

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y PESCA DEL PULPO
COMÚN ("OCTOPUS VULGARIS", CUVIER 1797) EN
AGUAS DE GRAN CANARIA**

JOSE LUIS HERNÁNDEZ LÓPEZ

Las Palmas de Gran Canaria, noviembre de 2000

22/2000-01

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO

Reunido el día de la fecha, el Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector Magfco. de esta Universidad, el/a aspirante expuso esta TESIS DOCTORAL.

Terminada la lectura y contestadas por el/a Doctorando/a las objeciones formuladas por los señores miembros del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de SOBRESALIENTE CUM LAUDE POR UNANIMIDAD

Las Palmas de Gran Canaria, a 18 de enero de 2001.

El/a Presidente/a: Dr. D. Carlos Bas Peired,

El/a Secretario/a: Dr. D. Pedro Sosa Henríquez,

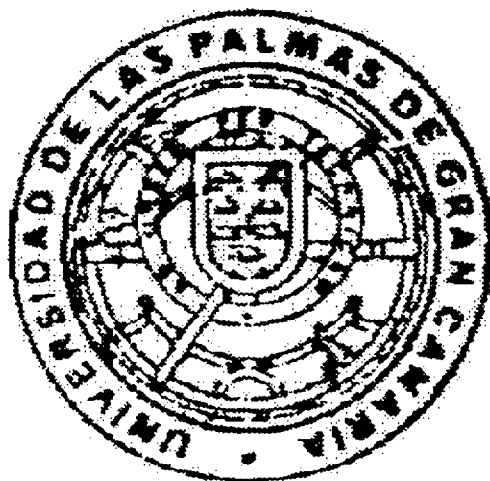
El/a Vocal: Dra. Dña. María del Pilar Sánchez Zalacaín,

El/a Vocal: Dra. Dña. María del Pilar García Jiménez,

El/a Vocal: Dr. D. ~~Angelo~~ Santana del Pino,

El Doctorando: D. José Luis Hernández López,

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA



BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y PESCA DEL PULPO COMÚN (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) EN AGUAS DE GRAN CANARIA

TESIS DOCTORAL

U.L.P.G.C.

Ciencias Básicas
Biblioteca

Nº D.

Nº C. 606.995

JOSÉ LUIS HERNÁNDEZ LÓPEZ

Noviembre del 2000

BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y PESCA DEL PULPO COMÚN (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) EN AGUAS DE GRAN CANARIA

José Luis Hernández López

Noviembre del 2000

Departamento de Biología
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria
Apdo. 550
Las Palmas de Gran Canaria
Tel:
Fax: ,
E-mail:

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y PESCA DEL PULPO
COMÚN (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) EN AGUAS
DE GRAN CANARIA

Tesis doctoral presentada por D. José Luis Hernández López

Dirigida por los Drs. José Juan Castro Hernández y Vicente Hernández García

Directores

~~Doctorando~~

José Juan Castro Hernández Vicente Hernández García José Luis Hernández López

Las Palmas de Gran Canaria a 15 de Noviembre del 2000

D. José Juan Castro Hernández, profesor titular del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, y D. Vicente Hernández García (Inst. Pesq. Mar., Gdynia, Polonia)

INFORMAN

Que el trabajo de investigación titulado “Biología, ecología y pesca del pulpo común (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) en aguas de Gran Canaria”, realizado bajo nuestra dirección por el Licenciado D. José Luis Hernández López, se considera finalizado y puede ser presentado para su exposición y defensa como Tesis Doctoral en la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Fdo: José Juan Castro Hernández

Vicente Hernández García

AGRADECIMIENTOS

Suele ser costumbre que al inicio de un trabajo de investigación de estas características se comience con la expresión de agradecimiento a todas las personas que, de un modo u otro, han facilitado, apoyado y colaborado en la consecución del objetivo final, la tesis doctoral. No es tarea fácil enumerarlos a todos. Uno siempre tiene la sensación de quedarse escaso en palabras y la posibilidad de haber cometido alguna omisión. Tras esta consideración inicial confío en la comprensión de todos los que aquí no se mencionan, lo cual también le agradezco.

Sin duda, las personas que más han apoyado en el día a día, de forma incondicional, han sido mis padres, mi hermano y toda mi familia. Deseo expresar mi agradecimiento de forma especial a María José García Morales por estar ahí, en los momentos buenos y malos.

A la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias por la financiación de los proyectos de investigación 1155/98 y 085/96, los cuales han servido de base para la realización del presente estudio. En particular, deseo expresar mi agradecimiento a Dña. María Dolores Ojeda Guerra por su particular apuesta por esta investigación.

A mis directores de tesis, los Drs. José Juan Castro Hernández y Vicente Hernández García, por la confianza depositada en mi persona y cuyos conocimientos me han servido de punto de referencia. Su apoyo constante ha hecho posible la realización del presente documento.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Pilar García Jiménez por su amable y entusiasta disposición y ayuda para la realización del estudio histológico de los órganos reproductivos del pulpo. Gracias al Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por las facilidades dadas para el uso de laboratorios y equipos.

Gracias a mis compañeros del grupo de recursos pesqueros, Catalina Caballero, Ana Y. Martín, Ana Santana, Ana Malheiro, José Angel Santiago, Néstor Mancera y Az-Ddine Ben por su ayuda, sugerencias y soportarme durante todo este tiempo.

A la tripulación del barco “*Cabrera*”, D. Alejandro Medina y D. Ulises Medina, expresarles mi agradecimiento por permitirme embarcar durante numerosas jornadas de pesca, por su gran amistad y compartir conmigo los conocimientos adquiridos en el día a día en el mar. Su colaboración ha permitido la adquisición de datos de gran valor. No quisiera olvidar a Leo Hernández sin cuya labor la pesquería artesanal desarrollada en Gran Canaria sería para mi aun más desconocida.

A mi estimado amigo José Alberto Rodríguez, por su compañía en las largas peregrinaciones a la Playa del Cabrón cada domingo.

A los compañeros del Club Baloncesto de Agüimes, gracias por los buenos momentos que hemos pasado juntos y permitirme así poder desconectar por un instante del trabajo.

Gracias a todas las personas que me ayudaron temporalmente en la tediosa labor de manipulación del material biológico y recopilación de datos: Julio Masip, Gonzalo Santana, Carlos Escudero y Aketza Herrero.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.	1
1.1. Introducción	2
1.2. Objetivos	5
1.3. Características generales	5
1.3.1. Descripción de la especie	5
1.3.1.1. Nombre científico	5
1.3.1.2. Sinónimos	6
1.3.1.3. Identidad taxonómica	7
1.3.1.4. Nombres vulgares o vernáculos	7
1.3.1.5. Descripción morfológica y anatómica	7
1.3.1.6. Hábitos generales de la especie	9
1.3.1.7. Comportamiento	11
1.3.1.8. Depredadores.	12
1.3.1.9. Distribución geográfica	12
1.4. Área de estudio	13
1.4.1. Localización	13
1.4.2. Características oceanográficas	15
1.4.3. Efecto de la geografía y oceanografía de las Islas en la distribución de los recursos y la actividad pesquera	17
2. MATERIAL Y MÉTODOS.	19
2.1. Procedencia de las muestras biológicas	20
2.2. Estrategia en la toma de muestras	21
2.3. Metodología de laboratorio.	21
2.4. Análisis de los datos	23
3. REPRODUCCIÓN	25
3.1. Introducción	26
3.2. Material y métodos	27
3.2.1. Asignación del grado de madurez	27
3.2.2. Proporción de sexos	27
3.2.3. Histología gonadal	27
3.2.4. Cálculo del estado de madurez	31
3.2.5. Determinación de la talla de madurez sexual	32
3.2.6. Fecundidad	32
3.3. Resultados	32
3.3.1. Asignación del grado de madurez	32
3.3.1.1. Gónadas de machos	33
3.3.1.2. Gónadas de hembras	33
3.3.2. Proporción de sexos	34

3.3.3. Descripción histológica de las gónadas	36
3.3.4. Estado de madurez y período de freza	39
3.3.5. Talla de madurez	42
3.3.6. Fecundidad	43
3.4. Discusión	44
4. ALIMENTACIÓN	49
4.1. Introducción	50
4.2. Material y métodos	51
4.3. Resultados	54
4.3.1. Composición de la dieta	54
4.3.2. Grado de llenado de los estómagos	56
4.3.3. Grado de digestión	57
4.3.4. Diversificación de la dieta	58
4.3.4.1. Variación de la composición de la dieta con la talla	58
4.3.4.2. Variación estacional	59
4.3.4.3. Diferencias inter-sexuales en la dieta	61
4.3.5. La dieta de juveniles	61
4.3.5.1. Variaciones estacionales en la dieta de los juveniles	62
4.3.6. La dieta de los adultos	63
4.3.6.1. Variaciones estacionales de la dieta de los adultos	65
4.3.7. Solapamiento	65
4.3.7.1. Hembras vs. machos	65
4.3.7.2. Juveniles vs. adultos	66
4.4. Discusión	66
5. CRECIMIENTO	73
5.1. Introducción	74
5.2. Material y métodos	76
5.2.1. Determinación de la edad	76
5.2.2. Determinación del crecimiento (análisis de frecuencia de talla)	79
5.2.3. Determinación del Factor de Condición	81
5.3. Resultados	82
5.3.1. Distribución temporal de las frecuencias de talla	82
5.3.2. Relación Longitud Ventral del Manto / Peso total	87
5.3.3. Factor de Condición	88
5.3.4. Determinación de la edad	90
5.3.5. Análisis de progresión modal (APM)	100
5.4. Discusión	103
6. PESQUERÍA Y FLUCTUACIONES EN LA ABUNDANCIA	111
6.1. Introducción	112
6.1.1. Descripción general de la actividad pesquera	113
6.1.1.1. Áreas de pesca y puertos pesqueros	113
6.1.1.2. Relación de infraestructuras	114
6.1.1.3. La flota de pesca	115
6.1.1.3.1. Flota de demersales	115
6.1.1.4. Dimensión de la flota	115

6.1.1.5. Características de las embarcaciones	116
6.1.1.5.1. Embarcaciones pequeñas	116
6.1.1.6. Población ocupada	117
6.1.1.7. Aparejos y artes de pesca: descripción y uso	117
6.1.1.8. Esfuerzo pesquero	119
6.1.1.9. Capturas	121
6.2. Material y métodos	122
6.2.1. Pesca de <i>Octopus vulgaris</i> con nasas	122
6.2.2. Cuantificación del esfuerzo	123
6.2.3. Variación de las capturas y CPUE	123
6.3. Resultados	125
6.3.1. Cuantificación del esfuerzo	125
6.3.2. Variación interanual del esfuerzo de pesca	126
6.3.3. Variación estacional del esfuerzo de pesca	126
6.3.4. Variación interanual en las capturas	127
6.3.5. Variación de la CPUE	129
6.3.6. Variaciones mensuales en las capturas	129
6.3.7. Fluctuaciones ambientales	130
6.3.8. Distribución de frecuencias de tallas en las capturas	134
6.3.9. Composición de las capturas en clases de edad	137
6.3.10. Distribución espacial de las capturas	139
6.3.11. Distribución con la profundidad de <i>Octopus vulgaris</i>	145
6.3.12. Composición específica de las capturas	148
6.4. Discusión	149
7. DISCUSIÓN GENERAL	159
8. CONCLUSIONES	169
9. BIBLIOGRAFÍA	173

RESUMEN.

El pulpo común (*Octopus vulgaris*, Cuvier 1797) presenta una dieta eminentemente carnívora basada en peces, crustáceos y moluscos. El canibalismo juega un papel importante en la misma, acentuándose durante los períodos próximos a la reproducción.

La reproducción ocurre a lo largo de todo el año, aunque se presentan dos estaciones reproductivas bien definidas, primavera y otoño, y de intensidad variable según las condiciones ambientales predominantes en cada año. Durante estos dos períodos tiene lugar una importante concentración de individuos maduros en aguas someras. La talla de madurez sexual para los machos ocurre a los 10.5 cm LVM, mientras que en las hembras es a los 11.3 cm.

El crecimiento de *Octopus vulgaris* muestra dos fases diferenciadas, una inicial de tipo exponencial (fase planctónica) y otra logarítmica (fase bentónica). La fase de crecimiento exponencial se prolonga más allá del asentamiento sobre el fondo y el paso a los hábitos bentónicos, llegando a una edad que oscila entre los 5 y 6 meses..

La variación en la distancia de separación entre las bandas registradas en la parte interna de la pared lateral del pico superior, indica que el ritmo de crecimiento del pulpo común sufre cambios estacionales, debido al efecto de factores ambientales (ej. temperatura del agua de mar).

Las relaciones entre la talla y el peso muestran una alometría positiva. Los machos son más pesados que las hembras a una talla dada, aunque no significativamente. La longevidad en ambos sexos no supera los 13 meses de vida.

Las fluctuaciones en la abundancia están influenciadas por el esfuerzo pesquero y por las condiciones climáticas (Oscilación del Atlántico Norte; NAO). Existiendo una marcada correspondencia entre las variaciones del índice NAO y las capturas de pulpos. Los niveles NAO por encima de 1 se corresponden con aumentos en la CPUE y los valores negativos con descenso en la abundancia. Cuando el agua de mar

superficial alcanza los 20-22 °C de temperatura se produce un aumento en la CPUE, relacionado con la reproducción.

El pulpo en aguas de Gran Canaria se encuentra en régimen de sobreexplotación, lo cual ha provocado un descenso superior al 70% en las capturas. Igualmente, se ha constatado una disminución significativa de la talla media de los individuos pescados. Esta situación se encuentra agravada por la concentración de gran parte del esfuerzo de pesca en aguas someras, inferiores a los 19 m de profundidad, donde habitan los juveniles. Las importantes agregaciones de individuos en estas aguas someras durante los períodos reproductivos aumenta el impacto de la actividad pesquera sobre la situación del recurso.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Introducción

Los cefalópodos han tenido siempre una gran importancia desde el punto de vista del desarrollo de las actividades extractivas de productos del mar, y por tanto en la dieta de muchas sociedades humanas desde tiempos muy antiguos. Quizás, en este aspecto los pulpos y las sepias han jugado un papel más destacado, posiblemente debido a su más fácil acceso y captura, al desarrollar gran parte de sus ciclos vitales en aguas someras. La importancia del pulpo en las sociedades humanas se ha dejado notar desde tiempos prehistóricos. Es más que destacada la representación de este animal en la cerámica de la Civilización Minoica que se desarrolló en el Mediterráneo Oriental en plena Edad de Bronce (3200-1100 a.C.). Igualmente, en los frescos y mosaicos romanos encontrados en Pompeya (s. I d C.) es frecuente observar representaciones muy fidedignas de pulpos y sepias. Sin embargo, estos animales no sólo han jugado un papel importante en la dieta de estas civilizaciones, sino que además han formado parte destacada de la cultura, siendo animales muchas veces venerados y también muy temidos. Aristóteles (384-322 a.C.) estaba convencido de que las langostas, capturadas en la misma red que un pulpo, morían de terror. En Grecia se creía que los pulpos podían ir a tierra a robar higos y aceitunas y que eran capaces de saquear depósitos de peces. Se imaginaban a los pulpos subiéndose a paredes o árboles, una creencia compartida por los japoneses y los habitantes de ciertas islas del Pacífico. En una leyenda escrita en 1555 por el sueco Olaus Magnus, se cuenta la existencia de un pulpo (o un calamar) fantástico y mitológico de los mares de Noruega conocido como kraken, capaz de parar los navíos y tragarse a los marineros. En La Odisea es donde por primera vez se encuentra indudablemente algo que induce a pensar en un kraken. La descripción que Homero (s. IX a.C.) hace de Escilas (Skylla) evoca con claridad a un pulpo, o un calamar, desmesuradamente grande. Este monstruo marino hembra, muerto por Hércules, personificaba a un escollo del estrecho de Messina (Sicilia, Italia), situado frente al de Caribdis, era antropófago y devoraba a cuantos marinos chocaban con él, entre ellos a seis compañeros de Ulises.

Con el paso del tiempo, los cefalópodos, y en concreto los pulpos, han pasado a ocupar un lugar más mundano, aunque no por ello menos importante para las sociedades actuales. El aumento de la población mundial ha ido acompañado de un incremento progresivo en las demandas de recursos pesqueros. Sin embargo, éstos siguen siendo capturados en caladeros tradicionales, muchos de los cuales se encuentran en fase de sobreexplotación. Dentro de los recursos pesqueros con un elevado interés comercial y contenido proteico, destacan los cefalópodos, así por ejemplo, el pulpo presenta un elevado índice de aprovechamiento que alcanza el 85 % de su peso. La mayor parte es pura proteína y tan solo un 3% es grasa (Sainz, 1998). En experimentos realizados con pulpos, un individuo de 148 g creció diariamente un 3.0 %, sintetizando 0.54 g de proteínas empleando 0.43 g de éstas para su crecimiento (Houlihan *et al.*, 1990). El interés comercial de los cefalópodos se ha incrementado en los últimos años motivado principalmente por la demanda que se genera en países que basan su alimentación en estas especies. Japón y España son los dos mayores consumidores de cefalópodos (El Afia, 1992; Guerra, 1997). Por ejemplo, en el mercado español de cefalópodos se consume anualmente una cantidad que oscila entre 130000 y las 175000 toneladas (Centenera Ulecia, 1997).

Las pesquerías importantes de cefalópodos se localizan a lo largo de la costa Atlántica oriental, Mar Mediterráneo, aguas japonesas, la costa norte de Chile y Venezuela (Guerra, 1997). En el Atlántico, el Banco Canario-Sahariano (entre 21° N y 26° N) en el noroeste africano destaca de forma importante, siendo una de las áreas oceánicas de mayor interés pesquero de cefalópodos a nivel mundial. En el Banco Canario-Sahariano se ha desarrollado una importante pesquería para cefalópodos desde la década de 1960. Las especies objetivo de esta pesquería son el pulpo común (*Octopus vulgaris*), sepia (*Sepia officinalis* y *S. bertheloti*) y calamar (*Loligo vulgaris*) (Hernández-García y Bas, 1993; Balguerías-Guerra *et al.*, 1993; Hernández-García & Castro, 1994; Raya *et al.*, 1994).

En el Atlántico las principales áreas de pesca de octópodos son por orden de importancia el Noroeste Africano (134750 Tm en 1995), seguidas por el Mar Mediterráneo y Mar Negro (23772 Tm en 1995), costas del Atlántico Centro Occidental (19715 Tm en 1995), Atlántico Nororiental (19301 Tm en 1995), Atlántico Sudoccidental (709 Tm en 1995) y Atlántico Sudoriental (72 Tm en 1995). En la pesquería industrial desarrollada en el

Noroeste Africano (principalmente en aguas del Sahara Occidental) se captura principalmente pulpo común (García-Cabrera 1968; Guerra y Pérez-Gándaras 1983; Hernández-García y Bas 1993), con descargas anuales que superan las 100000 toneladas (Guerra y Pérez-Gándaras, 1983; Bravo de Laguna 1985; Bravo de Laguna y Balguerías, 1993; FAO, 1998).

Por otro lado, en aguas de la Península Ibérica, los cefalópodos, con 2572 toneladas capturados durante 1990, son un recurso pesquero importante en el Mediterráneo Nororiental, donde las principales especies explotadas son pulpos (*Eledone cirrhosa* y *Octopus vulgaris*), representando el 70 % de la captura total de cefalópodos, y sepia (*Sepia officinalis*) con el 10 % del total (Sánchez & Martín, 1993).

España puede ser considerada como una de las potencias mundiales en la captura y comercialización de cefalópodos. El volumen de negocio de este sector en 1995 fue de 103000 millones de pesetas. Sin embargo, el porcentaje de las diferentes especies que forman este grupo, ha variado desde 1991. En este último año, el pulpo procedente del Banco Sahariano representaba el 36.8% de la producción, la cual pasó a ser de tan solo del 13.6 % en 1995. Estos cambios son debido a que en este último año sólo fue posible faenar durante 6 meses en el caladero norteafricano (Centenera Ulecia, 1997). Las capturas de cefalópodos (pulpo común) desembarcadas por España, procedentes del área del Atlántico Centro Oriental, han sufrido una fuerte regresión, pasando de las 92621 Tm en 1975 a sólo 37000 Tm en 1995. Este fuerte descenso está ocasionado por la gestión de las actividades pesqueras de la zona por parte de Marruecos y Mauritania, que han incrementado sus respectivas flotas en perjuicio de la española (Bravo de Laguna y Balguerías Guerra, 1993).

La explotación de los recursos africanos ha sido efectuada en sus inicios principalmente por buques procedentes de la Península Ibérica y, posteriormente, por flotas de otros países de gran tradición pesquera. La situación de las Islas Canarias, en la parte central de una de las zonas más productivas de los océanos, ha estimulado desde siempre la actividad pesquera de parte de la flota insular en la costa africana. Sin embargo, en las Islas la actividad pesquera sigue siendo típicamente artesanal y primitiva, subsistiendo junto a las pesquerías industriales efectuadas sobre la vecina plataforma africana (Bas *et al.*, 1995).

1.2. Objetivos

La importancia del pulpo, capturado en aguas neríticas del Archipiélago, es bastante significativa en la economía insular. Los cefalópodos bentónicos, es decir el pulpo y la sepia, representan entre el 10 y el 32% de la captura total desembarcada por la flota de bajura, siendo el pulpo la especie más pescada en 1992 y 1993 en aguas de la Isla de Gran Canaria. Sin embargo, y a pesar de su importancia, el desconocimiento que se tiene sobre la biología y ecología de estas especies es elevado. Las capturas de pulpo común han experimentado un alarmante descenso en los últimos cinco años. En 1996 las descargas de pulpos capturados sobre la plataforma insular fueron sólo el 24% de las obtenidas en 1994, sin embargo, se desconoce los motivos de este fuerte descenso.

En este trabajo se describen parámetros biológicos del pulpo (*Octopus vulgaris*), de relevancia para incrementar el conocimiento de su ecología (crecimiento, reproducción y alimentación) y su papel en los ecosistemas insulares. Por otro lado, se estudian los niveles de captura y las fluctuaciones en la abundancia registrados en las dos últimas décadas en la pesquería artesanal de las Islas Canarias, tomando como base los datos de capturas desde 1980 a 1997 y el esfuerzo desarrollado entre 1989 a 1997, con objeto de encontrar una explicación al descenso de las descargas en los últimos años. A partir del análisis de los datos biológicos, ecológicos y pesqueros, se propone una estrategia de gestión de la pesquería, y más concretamente de la pesca del pulpo, con objeto de permitir la recuperación de la población de estos cefalópodos en la isla de Gran Canaria, así como establecer una explotación sostenida.

1.3. Características generales.

1.3.1. Descripción de la especie.

1.3.1.1. Nombre científico.

Octopus vulgaris (Cuvier, 1797) (Fig. 1.1)

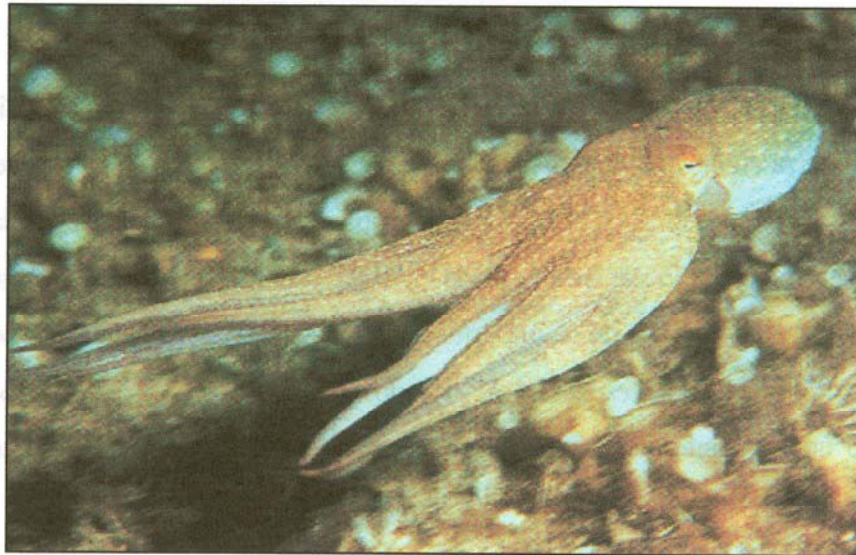


Fig. 1.1. Pulpo común (*Octopus vulgaris*)

1.3.1.2. Sinónimos.

Sepia octopodia Linnaeus, 1758

Sepia octopus Gmelin, 1790

Sepia rugosa Bosc, 1792

Octopus vulgaris Cuvier, 1797

Octopus granulatus Lamarck, 1798

Octopus americanus Froriep, 1806

Sepia polypus Oken, 1815

Polypus octopodia (Linnaeus): Leach, 1817

Octopus brevitentaculatus Blainville, 1826

Octopus tuberculatus Blainville, 1826

Octopus octopodia (Linnaeus): Fleming, 1826

Octopus cassiopea Gray, 1849

Octopus troschelii Targioni-Tozzetti, 1869

Polypus vulgaris (Cuvier): Hoyle, 1901

Octopus rugosus (Bosc): Robson 1929

1.3.1.3. Identidad taxonómica.

Filum: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Subclase: Coleoidea

Superorden: Octobranchia

Orden: Octopodida

Suborden: Incirrina

Familia: Octopodidae

Subfamilia: Octopodinae

Género: *Octopus*

Especie: *Octopus vulgaris*

1.3.1.4. Nombres vulgares o vernáculos.

En las Islas Canarias a esta especie se la conoce como pulpo, pulpo común o pulpo roquero. Los nombres oficiales empleados para identificar esta especie en países como España, Portugal, Inglaterra y Francia son pulpo común, polvo comun, common octopus y pieuvre, respectivamente.

1.3.1.5. Descripción morfológica y anatómica.

Alcanza una longitud dorsal del manto máxima de 400 mm y 1600 mm de longitud total. El pulpo adulto puede pesar entre 2 y 3 Kg, aunque existen datos de individuos de mayor peso, excepcionalmente hasta 10 Kg. El manto es saceliforme. La abertura paleal es prolongada y sobrepasa los bordes laterales del cuerpo. Los ocho brazos son robustos en la base y presentan dos filas de ventosas. Los brazos laterales son los más largos y el primer par es ligeramente más corto que los demás. El tercer brazo derecho de los machos está hectocotilizado. La lígula es pequeña (2.5% de la longitud del brazo) y en forma de cuchara. En los adultos, especialmente en los machos, las 15 a 17 ventosas del segundo y tercer par de brazos son mayores que las demás. Presenta de 7

a 11 laminillas por hemibranquia. Tiene 4 papilas en la cara dorsal del manto, una anterior, otra posterior y dos laterales. (Roper & Sweeney, 1981; Guerra, 1992) (Fig. 1.2.).

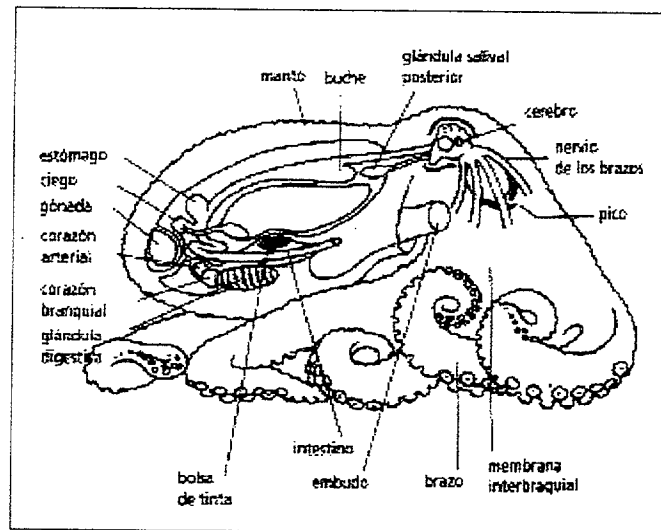


Fig. 1.2. Anatomía interna de *Octopus vulgaris*

La piel muestra un reticulado de fondo con 4 manchas blancas, dos entre los ojos y otras dos debajo de la primera papila dorsal (Roper & Sweeney, 1981; Guerra, 1992). Es especialmente notable la capacidad de cambiar radicalmente de color, a veces instantáneamente. Los cromatóforos se superponen en 4 ó 5 capas y sus pigmentos pueden ser amarillos, anaranjados o rojos, a menudo también pardos y negros. La disposición de las células pigmentarias parece ligada a las otras células subyacentes, que pueden provocar distintos efectos cromáticos según su estado de contracción. Se trata de los iridóforos y los leucóforos, cuyo tamaño no varía. El pulpo sólo posee 65 cromatóforos al nacer y a la edad de un año ya cuenta con 1 ó 2 millones (Packard & Sanders, 1969). Presenta un mayor número de cromatóforos en la superficie dorsal que en la parte ventral (Ferguson & Messenger, 1991).

El sistema nervioso y los órganos de los sentidos están concentrados en la región cefálica y evocan, por su desarrollo, el cerebro de los vertebrados. El pulpo se caracteriza por una visión muy desarrollada, ya que al contrario de lo que ocurre en muchos invertebrados, los ojos tienen la misma estructura básica que los mamíferos:

córnea, iris, cristalino, retina (aunque algo menos compleja) y dos párpados. La visión se adapta fácilmente a los cambios de luminosidad, pero el pulpo no distingue bien los colores. En cambio ve con relativa claridad de cerca y de lejos. Los cristalinos, al igual que los cristalinos de los vertebrados, están constituidos por una proteína metabólica protectora de estrés, la enzima glutatina-sulfotransferasa (Tomarev & Piatigorsky, 1996). Las glándulas ópticas endocrinas del conducto óptico controla la maduración de las gónadas. Las glándulas están innervadas por el nervio glandular óptico que se origina en el sistema nervioso central (Di Cosmo & Di Cristo, 1998).

El sistema circulatorio es cerrado. El corazón arterial se compone de un ventrículo de donde parten las arterias principales y de dos aurículas que reciben la sangre arterial de las branquias. Para producir una presión sanguínea elevada, la acción del ventrículo está reforzada por la de dos pequeños corazones branquiales que bombean sangre al sistema capilar de las branquias. El contenido acuoso de la sangre del pulpo es de 870 g/Kg de tejido húmedo, mientras el tejido sólido está entre 720 y 800 g/Kg, excepto para el hepatopáncreas que es de 680 g/Kg. El plasma sanguíneo es hiperosmótico con relación al medio marino. Las branquias transfieren el oxígeno tomado del agua a la circulación sanguínea y a la hemocianina, un pigmento de cobre de origen alimentario.

La orina es isosmótica (D'Aniello *et al.*, 1986). La excreción de amonio en esta especie refleja que la acumulación de amonio en el agua de mar es debida a una excreción renal y extrarrenal (Boucher-Rodoni & Mangold, 1988).

El código genético del *Octopus vulgaris* está constituido por 30 cromosomas (Vitturi *et al.*, 1990).

1.3.1.6. Hábitos generales de la especie.

Octopus vulgaris habita zonas que abarcan desde la misma línea de costa, en la zona intermareal, hasta el borde de la plataforma continental (200 m aproximadamente), aunque su rango de distribución más habitual oscila entre las zonas

intermareales y los 20 metros de profundidad (Roper & Sweeney, 1981). Se le puede encontrar en muy diversos tipos de ecosistemas y estructuras del fondo tales como zonas rocosas, grietas, praderas de fanerógamas, charcos intermareales, arenales o zonas fangosas sobre fondos planos y abiertos. El pulpo no soporta mucho las temperaturas inferiores a los 7 °C o superiores a los 33 °C, con un óptimo situado en torno a los 16-17 °C. Según las regiones, la salinidad de las aguas en las que vive varía entre 32 y 40 ‰ (Guerra, 1992).

Su fecundidad oscila entre 100000 y 400000 huevos por hembra madura, dependiendo del tamaño de ésta. Los huevos son pequeños (2.5x1 mm aproximadamente) y forman racimos. Las hembras los adhieren a oquedades rocosas o a otros tipos de sustratos y cuidan de la puesta hasta su eclosión. El período de puesta es dilatado, abarcando en el Mediterráneo principalmente desde marzo hasta octubre, aunque puede extenderse a lo largo de todo el año, sobre todo en zonas tropicales. También se ha observado que, dentro de la estación de puesta, parecen existir dos períodos de mayor actividad sexual, que en el Atlántico Centro Oriental se centran en primavera y otoño (Hatanaka, 1979).

La duración del desarrollo embrionario depende de la temperatura (de 20 a 25 días a 25 °C, 125 días a 13 °C) (Guerra, 1992). Los recién nacidos, denominados paralarvas, miden 2 mm de longitud. Estas paralarvas son planctónicas, concentrándose por encima de los 75 m de la columna de agua (Hayashi, 1991) durante un tiempo variable, que depende también de la temperatura, y puede durar entre 47 y 54 días (21.2 °C), tras el cual se vuelven bentónicas (Villanueva, 1995). Sin embargo, Mangold (1997) afirma que el asentamiento a la fase bentónica de las paralarvas tarda aproximadamente de mes y medio a tres meses. Durante la fase planctónica prevalece un tipo de desplazamiento a propulsión hasta que sufren cambios morfológicos, básicamente en el crecimiento de los brazos, favoreciendo el asentamiento sobre el fondo y un desarrollo de una vida bentónica (Villanueva *et al.*, 1997).

Su crecimiento es muy rápido y pueden llegar a pesar entre 2.5 y 4.5 Kg en un año, según la temperatura (Guerra, 1992). Alcanzan a lo sumo dos años de edad (Mangold, 1997).

1.3.1.7. Comportamiento.

El pulpo es un animal, generalmente, solitario y desarrolla un comportamiento territorialista, de forma que cada individuo posee su propia madriguera. Únicamente en los períodos reproductivos los individuos de esta especie se agregan para la fecundación, tras realizar migraciones hacia aguas someras (Tanaka, 1958; Mangold-Wirz, 1983; Guerra, 1992). Sin embargo, en los juveniles el comportamiento territorialista parece no estar muy desarrollado.

El comienzo de la maduración sexual puede ser considerado como el final de la fase juvenil y el inicio del comportamiento territorialista. En muchos casos, esta fase presenta una transición bastante larga debido a la complejidad de su comportamiento (Mangold & Boletzky, 1973).

Un pulpo, a lo largo de su ciclo vital, interacciona con individuos de su propia especie, competidores, predadores y presas. Los aspectos de cada uno de estas interacciones pueden influir en el crecimiento, directamente por el efecto de la comida o indirectamente por el desvío de energía hacia otro tipo de necesidades fisiológicas (reproducción) o de comportamiento (agresiones, huida, etc.).

Su alimentación es carnívora y está basada en crustáceos, moluscos y peces. El ataque a una presa es muy característico (Wells, 1978): el pulpo levanta la cabeza y encara a la presa, a la cual se acerca lentamente cambiando de color y, finalmente, se abalanza sobre ella empleando su sistema de propulsión. Hernández-García *et al* (2000) hacen una descripción de las fases del ataque en las paralarvas de esta especie. En estudios realizados sobre la predación de pulpo, se observó que tras inmovilizar a la presa con los tentáculos y las glándulas salibares, y previamente a la perforación del caparazón de la presa, la orienta de un modo característico y actúa preferentemente sobre lugares particulares de la región corporal (Guerra, 1978).

El modo de aparearse es otro comportamiento intraespecífico importante, que puede interrumpir la alimentación y el crecimiento (Mangold-Wirz, 1983). Igualmente, la competición interespecífica con peces y otros predadores pueden reducir la

disponibilidad de la presa (Ambrose, 1981; Smale & Buchan, 1981) y, por tanto, ralentizar el crecimiento (Forsythe & Van Heukelem, 1987).

1.3.1.8. Depredadores.

Los pulpos son presas de aves acuáticas e incluso cetáceos (Guerra, 1992; Hernández-García, 1995). Además, son presas frecuentes de un gran número de especies de peces, destacando la familia Sparidae (breca, bocinegro, sama, etc.). Otras especies de peces como los gallos (balístidos y monacántidos), morenas, tamboriles (tetradóntidos), etc., son también predadores habituales de pulpos y sepias.

La presión de predación sobre los cefalópodos puede restringir el movimiento y los tiempos de alimentación, de ahí que el incremento del comportamiento nocturno de la mayoría de los cefalópodos sea probablemente una respuesta a la presión de predación (Forsythe & Van Heukelem, 1987).

1.3.1.9. Distribución geográfica.

Octopus vulgaris es una especie considerada de aguas cálidas tropicales, subtropicales y templadas (Fig. 1.3.). Debido a que en muchas partes del mundo se denomina pulpo común a la especie más abundante en cada región, existe mucha confusión sobre su verdadera distribución. Por ello, la distribución mundial de *O. vulgaris* está siendo actualmente revisada. Mangold (1998) cree que la distribución geográfica de *O. vulgaris* se restringe al Océano Atlántico, Mar Mediterráneo y Mar Negro.



Fig. 1.3. Distribución atlántica de *Octopus vulgaris*

En el Atlántico Oriental su distribución abarca desde Escocia (60°N) hasta Sudáfrica (Smale & Buchan, 1981; McQuaid, 1994). Es muy frecuente en aguas de la Península Ibérica y en el Mediterráneo. En el Atlántico Occidental, *Octopus vulgaris* se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de la costa brasileña (Haimovici & Pérez, 1991) y en la zona caribeña (Solís-Ramírez, 1988).

1.4. Área de estudio.

1.4.1. Localización.

Las Islas Canarias se encuentran situadas frente a la costa Nororiental de África (Fig. 1.4), a una distancia mínima de unos 100 km. Ocupan una superficie de unos 7501 km² y están incluidas en el área limitada por los paralelos 27° 37' y 29° 25' N y los meridianos 13° 20' y 18° 10' W, al norte del Trópico de Cáncer (Carracedo, 1984).

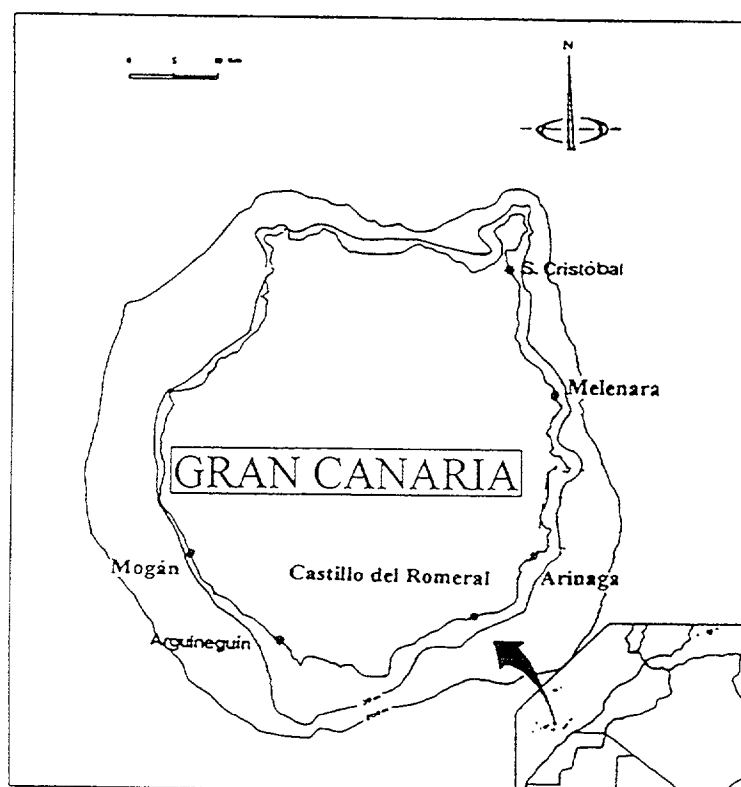


Fig. 1.4. Situación geográfica de las Islas Canarias y localización de los puertos pesqueros de Gran Canaria donde se obtuvieron muestras de *Octopus vulgaris*.

En concreto, este estudio sobre la bioecología y pesquería del pulpo ha sido realizado a partir de información recopilada en el área de pesca de las flotas de bajura o litoral con bases en los puertos de Mogán y Arguineguín, situados al suroeste de la isla de Gran Canaria (Fig. 1.4). Entre ambos puertos de pesca se desembarcan aproximadamente el 50 % de las capturas de especies demersales y más del 80% de las capturas de túnidos tropicales obtenidas en aguas neríticas de la isla.

Además, se ha realizado un seguimiento menos detallado de las áreas de actuación de las flotas litorales con base en los refugios de Arinaga, Castillo del Romeral, San Cristóbal y Melenara (Fig. 1.4).

1.4.2. Características oceanográficas.

La dinámica oceanográfica de las Islas Canarias está ligada a la del norte del Continente Africano (Molina y Laatzén, 1986, 1989). En este sentido, Fernández de Puellas (1987) y Arístegui (1990) observaron la influencia del afloramiento africano en los valores de clorofila y mesozooplankton. También Braun *et al.* (1986) observaron, de forma general, una gradación en la concentración de nutrientes con los valores más altos en las áreas más próximas al Continente.

Las Islas Canarias están separadas entre sí por profundidades del orden de 3000 m, con plataformas prácticamente ausentes, singularidad geológica común a la mayoría de las islas oceánicas. Estas plataformas son generalmente angostas y están seguidas de un talud muy pronunciado que se inicia a poca distancia de la costa. En el caso concreto de Gran Canaria, el área de mayor plataforma se ubica al sur y oeste de la misma, pero a partir de la isobata de 30 m se produce un aumento brusco de la pendiente.

El agua que rodea a las Islas está caracterizada como Agua Central del Atlántico Norte, tal y como han mostrado diversos autores a través de los valores de temperatura y salinidad medidos en los primeros 600 m de la columna de agua (Mascareño *et al.*, 1970; Mascareño, 1972; Braun, 1980; Fernández de Puellas, 1987). La temperatura del agua en superficie oscila a lo largo del año entre los 16 °C y 24 °C. Los valores de salinidad en los primeros metros de la columna de agua varían muy poco. Braun (1980) apuntó variaciones de 0.3 ‰ (36.6-36.9 ‰) en los primeros 100 m.

Según algunos autores, las aguas que bordean al Archipiélago son clasificadas como oligotróficas (Medina *et al.*, 1998, entre otros). En este sentido, Braun (1980), estudiando la distribución de nutrientes, observó que en los primeros 100 m de la columna de agua los fosfatos, nitratos y silicatos varían desde cantidades no detectables hasta 0.1, 2.5 y 2.0 $\mu\text{atom-g}$, respectivamente. Los valores de nitritos entran en el intervalo 0.05-0.10 $\mu\text{atom-g N-NO}_2/\text{l}$, mostrando máximos en agua profunda (50 - 150 m de profundidad) a lo largo del año; mientras que los de amonio son inferiores a 1.0 $\mu\text{atom-g N-NH}_4/\text{l}$ en los primeros 600 m.

Una característica oceanográfica de las aguas que circundan al Archipiélago es la presencia de estelas o zonas de calma, más o menos notables, en los lados resguardados de las Islas. Dichas estelas se caracterizan por tener una mayor temperatura superficial y se generan por efecto de los vientos alisios procedentes del noreste, los cuales causan la formación de frentes marinos que separan dos áreas, una turbulenta y otra de calma. En la área de cizallamiento, lugar donde el viento es cortado por la Isla, se produce un proceso de acumulación del plancton animal. Posteriormente, debido a la variación de los vientos y al consiguiente desplazamiento al área de sotavento, el zooplancton tiende a acumularse en la zona central de la calma de la Isla. Este fenómeno se puede apreciar en el sur de Gran Canaria, Fuerteventura, Tenerife, La Gomera y El Hierro, donde los valores de biomasa son superiores a los hallados al norte de las mismas (Bordes *et al.*, 1987). Arístegui *et al.* (1989) estudiando la estela generada al suroeste de Gran Canaria observaron una diferencia térmica superficial de 1 °C entre la área de calma y la turbulenta, y advirtieron diferencias significativas en las concentraciones de fitoplancton entre ambas, siendo menores en la turbulenta. Hernández-León *et al.* (1984) observaron al sur de Gran Canaria valores medios de biomasa zooplanctónica muy superiores a los dados por Braun (1981) para las aguas del norte de Tenerife, señalando que dicha diferencia era debida a la influencia de la plataforma insular. Ésto fue verificado en trabajos posteriores (Hernández-León, 1986, 1988a, 1988b; Hernández-León y Miranda-Rodal, 1987; Gómez-Cabrera, 1991).

Otro fenómeno hidrodinámico de relevancia, relacionado con los vientos alisios, lo constituyen la formación de dos giros, uno ciclónico al suroeste y otro anticiclónico al sureste de Gran Canaria, que tienen también un papel importante en la hidrografía de esta zona del Archipiélago. Ambos giros se originan como consecuencia, entre otras causas, del choque frontal que sufre la Corriente de Canarias con la Isla de Gran Canaria. Estos giros podrían motivar, posiblemente, la concentración y/o dispersión de zooplancton y de larvas de peces y cefalópodos (Lobel & Robinson, 1986; Crawford *et al.*, 1990; Gómez-Cabrera, 1991).

Por otro lado, y en lo concerniente a aguas estrictamente neríticas de la costa suroeste-sureste de Gran Canaria, se observó que la variación de la temperatura con la

Por otro lado, y en lo concerniente a aguas estrictamente neríticas de la costa suroeste-sureste de Gran Canaria, se observó que la variación de la temperatura con la profundidad no presentó una pendiente superior a 0.6° C entre la superficie y la isobata de los 15 m (Medina *et al.*, 1998). Estos autores observaron que la variación temporal de la biomasa fitoplanctónica en estas aguas fluctúa entre 0.11 y 0.3 mg Chla/m³, algo más alta que los 0.07 mg Chla/m³ registrados en aguas abiertas por Real *et al.* (1981).

1.4.3. Efecto de la geografía y oceanografía de las Islas en la distribución de los recursos y la actividad pesquera.

Uno de los elementos que favorece que Canarias sea una zona relativamente productiva en comparación con su entorno oceánico, es la actuación de las Islas a modo de estructuras que producen una dispersión, dando mayor amplitud a las áreas productivas y, consecuentemente, aumentan la productividad global de la zona (Bas *et al.*, 1995). La corriente de Canarias incrementa su velocidad cuando se desplaza a través de las zonas más estrechas que se encuentran entre islas, debido al efecto Venturi. Desde el punto de vista de la producción, el choque de la corriente con la parte norte de las Islas es seguramente la causa de la abundante biomasa de plancton pequeño que es arrastrado hacia el sur (Hernández-León, 1988c; Aristegui *et al.*, 1989). La presencia de una importante biomasa de peces pelágico-costeros al suroeste de la isla de Gran Canaria (Bordes *et al.*, 1987; Bordes *et al.*, 1997), sólo parece ser explicable por la existencia de una abundante cantidad de zooplancton. A este conjunto de fenómenos hay que añadir el calentamiento estacional de las aguas oceánicas (González-Ramos, 1992; Hernández-Guerra, 1993).

Las costas canarias se caracterizan por un perfil muy irregular y escarpado, lo que determina un litoral con pocos refugios naturales y escasas playas, con la excepción de algunas áreas generalmente al sur de las islas mayores. Además, la existencia de plataformas insulares estrechas y muy accidentadas permite sólo algunos tipos de pesca. La distribución de las actividades pesqueras en los entornos insulares muestra una clara diferenciación influida por las plataformas (Bas *et al.*, 1995), ya que existe una estrecha relación entre la superficie y naturaleza de las mismas y la densidad de las diferentes especies, tanto pelágicas como

demersales y bentónicas (Bordes *et al.*, 1987; Bordes *et al.*, 1997). Esta característica marca la diferencia en la capacidad de producción existente entre las islas orientales (Gran Canaria, Lanzarote y Fuerteventura), con mayor superficie de plataforma, y las occidentales (Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro).

2. MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES.

2. MATERIAL Y MÉTODOS GENERALES.

2.1. Procedencia de las muestras biológicas.

Los ejemplares de *Octopus vulgaris* utilizados para la realización de este estudio se obtuvieron en diferentes zonas de la isla de Gran Canaria. Así, en Gran Canaria, destacamos los puertos y playas, tales como Arinaga, San Cristóbal, Melenara, Arguineguín y Mogán. El período de muestreo se extendió desde junio de 1996 a julio de 1997 y desde diciembre de 1997 a junio de 1999. El importante descenso registrado en las capturas a partir de 1995, lo cual originó una escasez de pulpos en el mercado (generalmente la captura estaba vendida antes de ser pescada), y las restricciones presupuestarias motivadas por el elevado precio alcanzado por estos cefalópodos (1100 ptas/Kg) dio lugar a que el número de ejemplares muestreados fuera relativamente reducido (760 ejemplares de pulpo común). Las muestras se obtuvieron de capturas efectuadas con nasas caladas entre los 10 y 200 m de profundidad.

La recolección de las muestras, tanto en los puntos de venta de cada una de las áreas de pesca, como el seguimiento de las capturas *in situ* a bordo de embarcaciones dedicadas a la pesca con nasas, fue realizada con una periodicidad quincenal. El mayor número de muestras se obtuvieron de capturas realizadas por la flota con base en el puerto de Mogán, donde, además, la red de comercialización existente permitió crear una base de datos de capturas. En otros puntos de desembarco, la recolección de material fue más difícil, ya que muchas de las embarcaciones tenían las capturas vendidas o comprometidas a clientes habituales o a los “arrieros” (intermediarios del sector), incluso mucho antes de realizar la pesca.

Las muestras procedentes de Arguineguín fueron siempre obtenidas directamente del barco, ya que se acompañaba a los pescadores durante las faenas de pesca. Las muestras de Arinaga fueron consecuencia de observaciones submarinas y censos visuales realizadas durante el período de estudio.

2.2. Estrategia en la toma de muestras.

La toma de muestras biológicas procedentes de las capturas fue realizada al azar del total desembarcado, de forma que la composición de tallas fuese representativa de la distribución real de la captura. Las muestras fueron siempre trasladadas al laboratorio de pesquerías de la Universidad de Las Palmas, donde se tomaban las medidas morfométricas oportunas, con el mayor detalle posible. En el punto 2.3. se describen los parámetros obtenidos de cada ejemplar muestreado.

Para los estudios de crecimiento se realizó una selección de individuos que fuese representativa de todo el rango de talla disponibles para la especie, con objeto de evitar lagunas en determinadas clases de talla, especialmente en la fase juvenil.

Durante los censos visuales realizados en Arinaga, mediante observaciones subacuáticas, se registró la talla, peso y sexo de los individuos encontrados. Además, se anotó la profundidad a la que se observaron los individuos y la temperatura del agua de mar.

Los datos obtenidos de las salidas en barco, procedentes de Arguineguín, muestran el número total de individuos capturados de cada especie (peces y cefalópodos), peso total y sexo (si se observaba dimorfismo sexual) de cada ejemplar. Respecto a los individuos de *Octopus vulgaris*, se registró la talla, peso y sexo. Conjuntamente a estos datos, se anotó la fecha, nombre del caladero, latitud, longitud, hora de calado, hora de izado, profundidad, temperatura y salinidad del lugar de captura.

2.3. Metodología de laboratorio.

Debido a la distancia entre los puntos de muestreo y que en algunos casos las muestras eran congeladas inmediatamente después de la captura, no fue siempre posible realizar el análisis de las muestras en fresco. De forma general, la obtención de los parámetros morfométricos y de tipo biológico fueron obtenidos al día siguiente de la captura. La excepción a esta regla, la constituyen los datos procedentes de los embarques realizados con

pescadores en Arguineguín, los cuales fueron siempre registrados *in situ* y a partir de muestras vivas o recién muertas.

Cada ejemplar fue pesado con una precisión de 0.1 gramos y posteriormente medido y sexado. Las medidas corporales fueron realizadas al milímetro más próximo. Se obtuvo la longitud ventral (LVM) y dorsal del manto (LDM) de cada uno de los individuos analizados. Sin embargo, se considera que la LVM es una medida corporal más adecuada, a pesar de que diferentes autores utilizan en sus trabajos la LDM, ya que ésta presenta un mayor grado de objetividad a la hora de determinar los límites entre los que se establecen la medida. La LDM se considera como la distancia entre el extremo del manto (punto donde se unen las zonas ventral y dorsal) y la parte anterior, central o posterior del ojo, según los diferentes autores. Esta imprecisión impide que los datos procedentes de distintas fuentes puedan ser del todo contrastables. Sin embargo, la LVM es la distancia entre el extremo del manto y la parte final ventral del mismo.

A cada individuo se le extrajo la glándula digestiva, aparato digestivo (buche, estómago, glándulas e intestino) y gónada. El peso corporal (P) fue estimado con una precisión de 0.1 g. Se registró el peso de las diferentes partes del sistema reproductivo (testículo, complejo de Needham y sáculo espermatofoórico en machos, y ovarios, glándulas y oviductos en hembras) con una precisión de 0.01 g. Finalmente, se determinó el peso sin vísceras (PE).

También fueron extraídos los picos, que junto con los órganos descritos anteriormente eran conservados en alcohol etílico al 70 % para un posterior análisis más exhaustivo. Se obtuvieron los estatolitos que también se guardaban en seco para su posible uso en la determinación de la edad.

Las gónadas fueron conservadas en fluido de Gilson, alcohol etílico al 70 % y formol tamponado, con objeto de efectuar un posterior recuento del número de huevos y espermatoforos para determinar el nivel de fecundidad de las hembras y machos respectivamente.

2.4. Análisis de los datos.

Los datos fueron agrupados de forma estacional de la siguiente forma: primavera (marzo-mayo), verano (junio-agosto), otoño (septiembre-noviembre) e invierno (diciembre-febrero).

El análisis estadístico de los datos fue realizado a través de los paquetes de software Excel-97 (Microsoft) y CSS-Statistica (StatSoft, Inc.).

3. REPRODUCCIÓN

3. REPRODUCCIÓN

3.1. Introducción.

En el ciclo de vida de cualquier ser, la reproducción es el proceso que asegura la continuidad de la especie, de ahí la importancia del estudio en cuestiones reproductivas. El estudio de los aspectos reproductivos y, más concretamente, la determinación del sexo, la talla de madurez sexual, la época de desove o freza, la fecundidad de la especie y la determinación del período de reproducción, constituyen una base sólida e indispensable para estudiar el crecimiento y realizar una adecuada gestión de la explotación de la especie.

El conocimiento de la época de desove y de los lugares de freza son imprescindibles para la imposición de medidas de regulación pesquera, como vedas temporales o espaciales (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998).

Desde un punto de vista biológico, el crecimiento somático y el crecimiento gonadal están relacionados. En las primeras etapas de la vida, la energía y nutrientes que se incorporan a través de la alimentación se gastan casi por completo en el crecimiento somático. Con el transcurso del tiempo, cuando se llega a la etapa adulta, parte de esta energía se utiliza en el desarrollo del material reproductor, en detrimento del crecimiento somático (Mangold, 1987).

Durante el desarrollo de este capítulo se tratarán todos los aspectos que conciernen a la reproducción del pulpo común en aguas de Gran Canaria, con objeto de que su conocimiento pueda servir como paso previo al establecimiento de una ordenación adecuada de la explotación del recurso.

3.2. Material y métodos.

3.2.1. Asignación del grado de madurez.

Cada individuo fue sexado y se le asignó un estado de maduración a partir de la observación macroscópica de las gónadas. La escala de madurez empleada fue la descrita por Guerra (1975). En los machos, los individuos inmaduros fueron asignados al estadio I (individuos sin espermatozoides), mientras que los individuos maduros fueron asignados al estadio II, los cuales presentan espermatozoides en el complejo de Needham. El estadio III corresponde a los individuos gastados, que ya han verificado la reproducción, y presentan un sáculo mayor y el número de espermatozoides en el complejo de Needham es menor. Por otro lado, en las hembras inmaduras (estadio I) el ovario es pequeño y las glándulas no presentan bandas, mientras que las que se encuentran en fase de maduración (estadio II) muestran una banda denticulada que rodea la glándula oviductal. Las hembras frezantes (estadio III) tienen tres bandas características que rodean a la glándula. El ovario tiene una coloración más intensa y oscura (marfil). Una vez han verificado la puesta (estadio IV), la glándula presenta estas bandas de distinta intensidad y de formas estriadas durante un cierto tiempo. Además, los oviductos son anchos y de color marfil. No tienen huevos. Sin embargo, no se consiguieron hembras pertenecientes a este último estadio durante el período de muestreo.

3.2.2. Proporción de sexos.

La proporción entre sexos se determinó a través de los porcentajes obtenidos del número de machos y hembras registrados en cada estación del año y para intervalos de tallas. Para este análisis se usó el test de Chi-cuadrado (Martín Andrés y Luna del Castillo, 1990).

3.2.3. Histología gonadal.

Para el estudio histológico de los órganos reproductivos de hembras de *Octopus vulgaris* se emplearon gónadas pertenecientes a individuos en diferentes estadios de madurez, según la clasificación macroscópica descrita anteriormente. Éstas fueron conservadas en formol al 8 % tamponado hasta el momento de su procesamiento.

Se eligieron dos gónadas por cada estadio, de cada una de las cuales se obtuvieron tres fragmentos de aproximadamente 0.5 cm cada uno. Estos fragmentos fueron fijados, sumergiéndolos durante 4 horas a temperatura ambiente, en una disolución al 5% de glutaraldehído (v/v) en tampón cacodilato sódico 0.1 M y 0.25 M de sacarosa a pH 7.4. A continuación, se procedió a realizar cuatro lavados de 30 minutos de duración cada uno y con agitación periódica, en soluciones tamponadas de sacarosa de concentración decreciente (0.25M, 0.125M, 0.0625M, 0M).

La solución de preinfiltración se preparó disolviendo 0.5 g de activador en 50 ml de Resina Básica (Historesin MR embedding kit). El material, sumergido en esta disolución, se trató durante 10 minutos con vacío y se mantuvo en el desecador durante toda la noche a temperatura ambiente. Este material fue incluido posteriormante en glicol metacrilado (GMA, Historesin MR). La solución polimerizó después de 60-70 minutos a 60 °C.

Para su observación al microscopio óptico, se obtuvieron secciones seriadas de 5 μ m de grosor cortadas con cuchilla de tungsteno en un microtomo marca Reichert-Jung, modelo 2050. Los cortes se depositaron en un baño de agua destilada para su estiramiento y se recogieron en portas desengrasados, manteniéndose durante 20 minutos a 60 °C. Una vez adheridos, los cortes se tiñeron con azul de toluidina y hematoxilina-eosina. La primera de las tinciones se preparó con azul de toluidina al 1% en borax al 1%. Las secciones se tiñeron durante 1 minuto y se lavaron con abundante agua destilada. La tinción con hematoxilina-eosina se preparó según la tabla 3.1, tiñéndose los cortes durante 15 y 5 minutos respectivamente.

El revelado de polisacáridos y proteínas se realizó con el reactivo de Schiff (PAS) y el azul de Coomasie, respectivamente (García-Jiménez, 1994). La composición de ambas disoluciones se describe en las tablas 3.2 y 3.3. Para ello, las secciones semifinas se tiñeron con PAS durante 20 minutos, previa oxidación de 20 minutos con ácido periódico, para a continuación teñir 5 minutos con eosina.

Tabla 3.1. Composición de la solución de tinción hematoxilina-eosina para el control general del tejido.

A: Composición de la solución de hematoxilina

REACTIVOS	CANTIDAD
Hematoxilina	6 g
Iodato sódico	0.6 g
Sulfato de aluminio	52.8 g
Etilen-glicol	250 ml
Ácido acético glacial	60 ml
Agua destilada	690 ml

B: Composición de la solución de eosina

REACTIVOS	CANTIDAD
Eosina Y	0.5 g
Etanol 96%	100 ml
Ácido acético glacial	2 gotas

Tabla 3.2. Composición del reactivo de Schiff para la tinción de polisacáridos.

REACTIVOS	CANTIDAD
Fucsina básica	1 g
Metabisulfito sódico	1 g
Carbón activo	2 g
Ácido clorhídrico	20 ml
Agua destilada	200 ml

Tabla 3.3. Composición de la solución de tinción Azul de Coomasie para revelar la presencia de proteínas.

REACTIVOS	CANTIDAD
Ácido acético glacial	50 ml
Etanol absoluto	150 ml
Brilliant Indocyanine	40 mg

Para verificar que la reacción química entre el tinte y el grupo funcional tenía lugar de forma adecuada, se tomaron secciones alternativas de la serie obtenida y se sometieron a las siguientes reacciones control:

a) Grupos funcionales PAS

1. Tinción con reactivo de Schiff sin oxidar con HIO_4 . Este control sirvió para eliminar el posible efecto de fijación con glutaraldehído (Kiernan, 1990). En ningún caso se presentó reacción como consecuencia de ello.
2. Reducción con borohidruro de sodio de los grupos aldehídos (Kiernan, 1990). La reacción fue irreversible.

Esta solución control se preparó disolviendo 0.5 g de hidrógeno fosfato de sodio en agua destilada y añadiéndole 25 mg de borohidruro de sodio (NaBH_4). Los portas se sumergieron en esta disolución durante 10 minutos, con agitación ocasional, para liberar las burbujas de hidrógeno.

b) Grupos funcionales de Azul de Coomasie

Para bloquear los grupos aminos terminales de las proteínas se procedió con una deaminación (Kiernan, 1990). Esta solución se preparó con 7 g de nitrito sódico y 6 ml de ácido acético y enrasado hasta 100 ml con agua destilada. Los portas fueron puestos en contacto con esta solución durante 4 horas.

3.2.4. Cálculo del estado de madurez.

Para establecer la época de desove se realizó un seguimiento del estado de madurez de los individuos a lo largo del tiempo. Para determinar el estado de madurez de cada individuo se calcularon los índices de madurez (IM) (Guerra, 1975) y el índice gonadosomático relativo (IGS) (Gonçalves, 1991).

Los índices de madurez para los machos (m) y hembras (h), según Guerra (1975), fueron establecidos de la siguiente manera:

$IM_m = (\text{complejo de Needham}) / (\text{peso del testículo} + \text{complejo de Needham})$.

$IM_h = (\text{peso de las glándulas y oviductos}) / (\text{peso del ovario} + \text{peso de las glándulas y oviductos})$.

El índice de madurez (IM) aumenta progresivamente en los machos con el proceso de maduración, mientras que en las hembras este índice desciende.

El índice gonadosomático para los machos y hembras, según Gonçalves (1991), fueron establecidos de la siguiente manera:

$IGS_m = ((\text{peso del testículo} + \text{complejo de Needham}) / PE) \times 100$

$IGS_h = ((\text{peso del ovario} + \text{peso de las glándulas y oviductos}) / PE) \times 100$

siendo PE el peso eviscerado.

Según Mangold-Wirz (1983) el rango del índice de madurez de las hembras de la familia Octopodidae oscila entre el 10 y 40 % del peso del animal, tanto en individuos de pequeña como gran talla. Por ello, se ha considerado como hembras inmaduras a todas aquellas cuyo índice gonadosomático fue inferior a 0.29, en prefreza cuando el IGS varió entre 0.29 y 0.9 y maduras cuando el IGS fue superior a 0.9. Mientras que los machos han sido considerados como inmaduros cuando el IGS osciló entre 0 y 0.5 (sin espermatozoides), maduros cuando éste osciló entre 0.51 y 1.2 (con espermatozoides) y gastados o en postfreza cuando el IGS fue superior a 1.2.

Sin embargo, según el valor del IM, se obtiene que los machos son inmaduros cuando el IM osciló entre 0 y 0.27, maduros cuando osciló entre 0.27 y 0.6 y gastados o en post-freza cuando el IM fue mayor de 0.6. Por otro lado, las hembras son inmaduras cuando el IM osciló entre 0.14 y 0.36, en prefreza cuando estuvo entre 0.07 y 0.14 y maduras cuando osciló entre 0.01 y 0.07.

3.2.5. Determinación de la talla de madurez sexual.

La talla de madurez sexual, para cada sexo, fue estimada como el porcentaje acumulado de los individuos maduros en intervalos de talla de 1 cm de LVM. Así, los machos maduros fueron aquellos que estuvieran en estadios II y III (presentando espermatozoides en el complejo de Needham) y las hembras maduras presentaran los estadios II y III. Con estos datos se construyó la curva de madurez (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998), fijándose la talla de madurez como aquella en la cual el 50 % de los individuos presentaban actividad gonadal.

3.2.6. Fecundidad.

El potencial de fecundidad en ambos sexos se determinó como el número de espermatozoides y ovocitos por gramo de peso corporal de machos y hembras, respectivamente.

3.3. Resultados.

3.3.1. Asignación del grado de madurez.

La descripción macroscópica de las gónadas y glándulas oviductales se corresponden a los criterios establecidos por Guerra (1975).

3.3.1.1. Gónadas de machos.

Estadio I: Inmaduro.

Gónada pequeña, blanca y los distintos dispositivos del complejo de Needham apenas se diferencian. Se corresponde con un índice de madurez entre 0 y 0.27 y un IGS entre 0 y 0.5.

Estadio II: Maduro.

El testículo adquiere una coloración marfil; el conducto aferente se ensancha; la vesícula seminal y la bolsa de Needham crecen y presentan tonos ocre. El intervalo del IM oscila entre 0.28 y 0.59, mientras que el IGS toma valores entre 0.5 y 1.2.

Estadio III: Postfreza.

La bolsa de Needham es voluminosa a pesar de que está parcial o totalmente vacía; testículo pequeño, de color pajizo y surcado de arrugas. El IM y el IGS superan el valor de 0.6 y 1.2, respectivamente.

3.3.1.2. Gónadas de las hembras.

Estadio I: Inmadura.

Oviductos semitransparentes y delgados. Glándulas oviductales uniformes y blancas. El ovario es pequeño y blanquecino. Los valores del IM oscilan entre 0.14 y 0.36, mientras que el IGS toma valores inferiores a 0.29.

Estadio II: Prefreza.

Los oviductos se ensanchan y las glándulas aumentan de tamaño presentando una doble fila de denticulos de intenso color blanco en la región anterior. El IM oscila entre 0.14 y 0.07 y el IGS entre 0.29 y 0.9.

Estadio III: Madura.

Las glándulas de los oviductos presentan la siguiente zonación: la región anterior es blanca y denticulada como en la fase precedente, la región media es estrecha y de un color rojizo, y la posterior (más amplia) es de color nácar. El ovario es muy grande. El número de huevos es variable. El IM oscila entre 0.01 y 0.07, mientras que el IGS supera el 0.9.

Estadio IV: Postfreza.

No se encontraron ejemplares en esta fase reproductiva a lo largo de este estudio. Sin embargo, según Guerra (1975), en este estadio los oviductos son de color marfil y las glándulas se reducen ligeramente, se oscurecen y mantienen la zonación descrita durante un tiempo. El ovario, cuyas membranas están flácidas, no tiene huevos sino restos de tejidos de color oscuro surcados por bandas blanquecidas. El IM superan el valor de 0.36.

3.3.2. Proporción de sexos.

Del total de ejemplares obtenidos en la muestra procedente de las capturas, el número de hembras fue de 247, mientras que los machos fueron 481. La proporción de machos frente hembras en la captura fue de 1:0.51, la cual fue estadísticamente significativa (Chi-cuadrado observado vs. esperado = 51.95; $P < 0.001$). Sin embargo, en octubre de 1996, mayo de 1997, febrero y julio de 1998 y abril de 1999 la proporción de sexos no fue diferente de 1:1 (Tabla 3.1). Contrariamente a la tendencia habitual, en junio de 1998 las hembras fueron más numerosas que los machos, estableciéndose una proporción de sexos de 1:1.6 (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Distribución mensual de la proporción por sexos.

Mes	Año	Machos	Hembras	SEX RATIO
Junio	1996	10	6	1:0.6
Julio	1996	8	6	1:0.7
Agosto	1996	-	-	-
Septiembre	1996	0	2	0:2
Octubre	1996	11	12	1:1.1
Noviembre	1996	14	7	1:0.5
Diciembre	1996	-	-	-
Enero	1997	15	6	1:0.4
Febrero	1997	18	9	1:0.5
Marzo	1997	-	14	0:1
Abril	1997	32	8	1:0.3
Mayo	1997	14	11	1:0.8
Junio	1997	11	-	1:0
Julio	1997	-	-	-
Diciembre	1997	14	2	1:0.1
Enero	1998	28	7	1:0.3
Febrero	1998	14	10	1:0.7
Marzo	1998	16	2	1:0.1
Abril	1998	15	7	1:0.5
Mayo	1998	18	11	1:0.6
Junio	1998	8	13	1:1.6
Julio	1998	8	9	1:1.1
Agosto	1998	24	7	1:0.3
Septiembre	1998	13	6	1:0.5
Octubre	1998	22	5	1:0.2
Noviembre	1998	24	15	1:0.6
Diciembre	1998	18	10	1:0.6
Enero	1999	26	15	1:0.6
Febrero	1999	38	15	1:0.4
Marzo	1999	22	5	1:0.2
Abril	1999	11	10	1:0.9
Mayo	1999	18	11	1:0.6
Junio	1999	11	6	1:0.5

Los machos presentaron una proporción de sexo significativamente diferente (Chi-cuadrado observado vs. esperado = 79.475, $P < 0.0001$), siendo superior a las hembras en todos los rangos de tallas muestreados (Tabla 3.2)

Tabla 3.2. Distribución de sexos en clases de tallas

Clases de tallas	Machos	Hembras	SEX RATIO
[55-75)	54	14	1:0.3
[75-95)	138	83	1:0.6
[95-115)	171	87	1:0.5
[115-135)	89	41	1:0.5
[135-155)	23	17	1:0.7
[155-175)	6	5	1:0.8

3.3.3. Descripción histológica de las gónadas.

Se determinaron 4 estadios de desarrollo de la gónada en hembras de *Octopus vulgaris*:

Estadio I: Inmaduro.

Se compone mayormente de ovocitos de formas redondas, con un núcleo central grande y nucleólo prominente en muchas de las células. En otras, probablemente con un grado de desarrollo superior, se encuentra el núcleo desplazado hacia un costado de la célula, la cual también ha perdido la forma redondeada y es ligeramente ovoidal (Foto 1).

Alrededor del ovocito se dispone una capa de células planas, conformando una envuelta de células foliculares. En los ovocitos de un grado de desarrollo mayor forman una envoltura de 2 ó 3 estratos de estas células (Foto 1).

Este estadio se corresponde con el estadio I de la descripción macroscópica anteriormente descrita, cuando el IM toma valores entre 0.14-0.36, mientras que el IGS es inferior a 0.29.

Estadio II: En vitelación.

Se compone de ovocitos alargados y de mayor tamaño que el anterior estadio. La envuelta de células foliculares no presenta cambios, aunque muestra invaginaciones hacia el citoplasma (invaginaciones intraepiteliales). El citoplasma, por su parte, presenta abundantes granos de vitelo. Este estadio se corresponde con el estadio II de la descripción macroscópica (Foto 2).

Estadio III: Vitelado.

Predominan ovocitos alargados, con citoplasma vitelado y apariencia homogénea. Este estadio se corresponde con el estadio III de la descripción macroscópica (Foto 3).

Estadio IV: Vitelación máxima.

La envuelta folicular es irregular y los ovocitos son de gran tamaño. Ésto se corresponde con el estadio III de la descripción macroscópica (Foto 4).

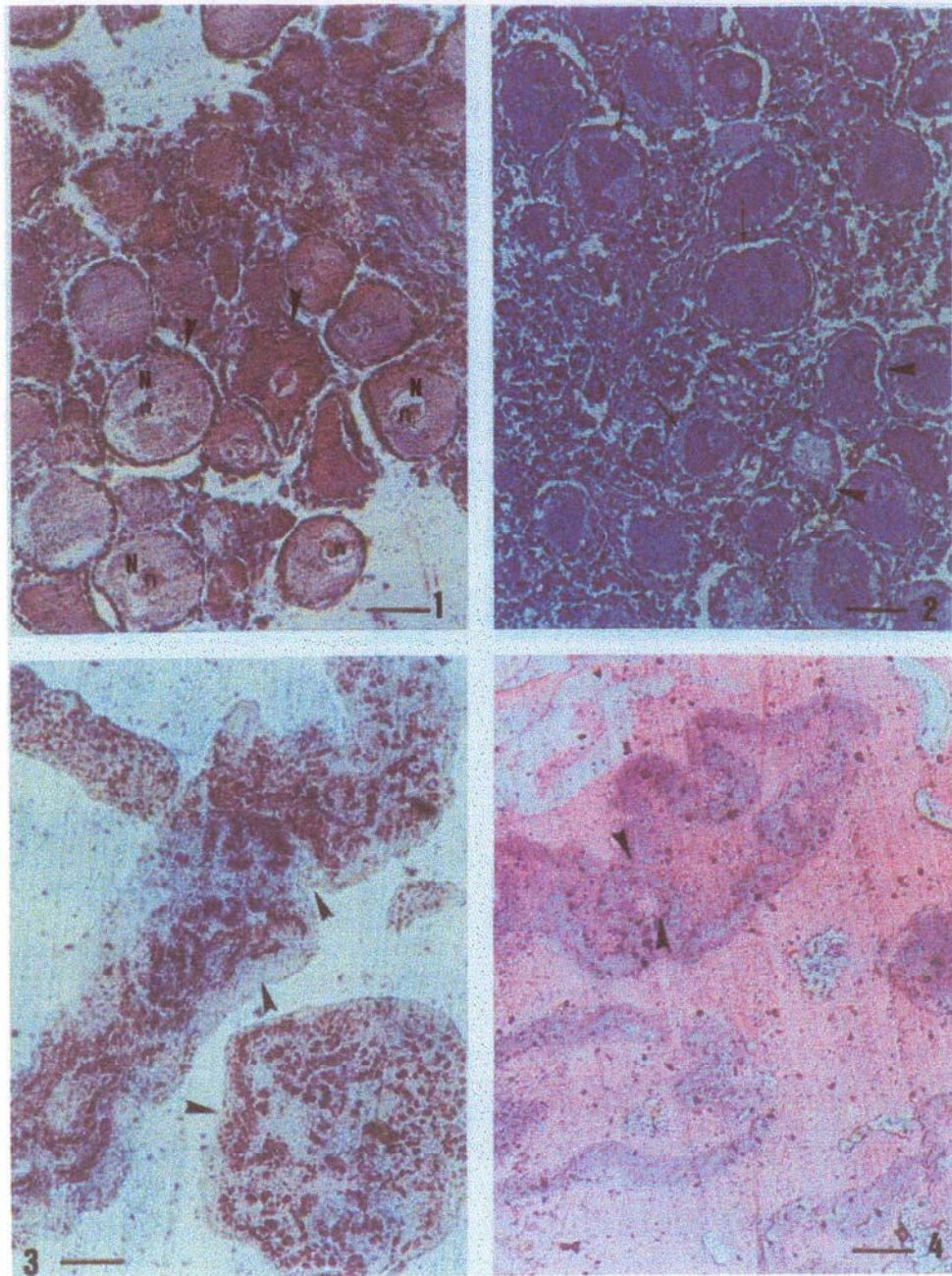


Fig. 3.1. Estadios de desarrollo de la gónada femenina de *Octopus vulgaris*. 1. Sección de una gónada en estadio I. Los oocitos muestran núcleo (N) y nucleólo (n), encontrándose rodeados de células planas (punta de flecha). Tinción Hematoxilina-Eosina. 2. Oocitos en estadio II, mostrando deposición de granos de vitelo (flecha) e invaginación de las células foliculares (punta de flecha). Tinción azul de Toluidina. 3. Estadio III. Los oocitos han perdido su forma redonda u ovoidal, siendo alargados y de mayor tamaño. Nótese las invaginaciones intraepiteliales (punta de flecha). Tinción Hematoxilina-Eosina. 4. Estadio IV. Vitelación máxima. Nótese la presencia de invaginaciones irregulares (punta de flecha). Tinción PAS + azul Coomasie. Escala en todas las figuras = 0.02 cm.

3.3.4. Estado de madurez y período de freza..

Los valores del IM de los pulpos de Gran Canaria oscilaron entre 0.097-0.858 para los machos y entre 0.009-0.316 para las hembras. Los correspondientes estados de madurez se encontraron dentro de los rangos expuestos por Guerra (1975) para pulpos capturados en el Mar Mediterráneo Occidental. Los valores de IGS obtenidos en los machos oscilaron entre 0.314-4.717 y entre 0.136-22.996 en las hembras.

Para establecer el período de freza se realizó un seguimiento del índice de madurez e índice gonadosomático de los individuos a lo largo del tiempo. Los machos mostraron diferencias significativas en los valores alcanzados por IM durante el período de estudio (Kruskal-Wallis ANOVA test, $H=5.619$, $p=0.0178$). Desde un punto de vista descriptivo, los valores del IM presentaron un máximo durante la primavera de 1998, descendiendo los valores progresivamente hacia el otoño del mismo año, a partir del cual volvió a experimentar un aumento significativo en su valor (Fig. 3.2).

En las hembras, también se observaron diferencias significativas en los valores del IM (Kruskal-Wallis ANOVA test, $H= 4.795$, $p=0.0285$). Los valores más bajos del IM (mayor madurez) fueron observados durante la primavera y el verano. El valor medio del IM alcanza un máximo en el invierno de 1998, a partir del cual desciende hasta el verano de ese mismo año. Seguidamente, el valor mostrado por este índice aumenta hasta el otoño, manteniéndose sin variaciones hasta la primavera de 1999 (Fig. 3.2).

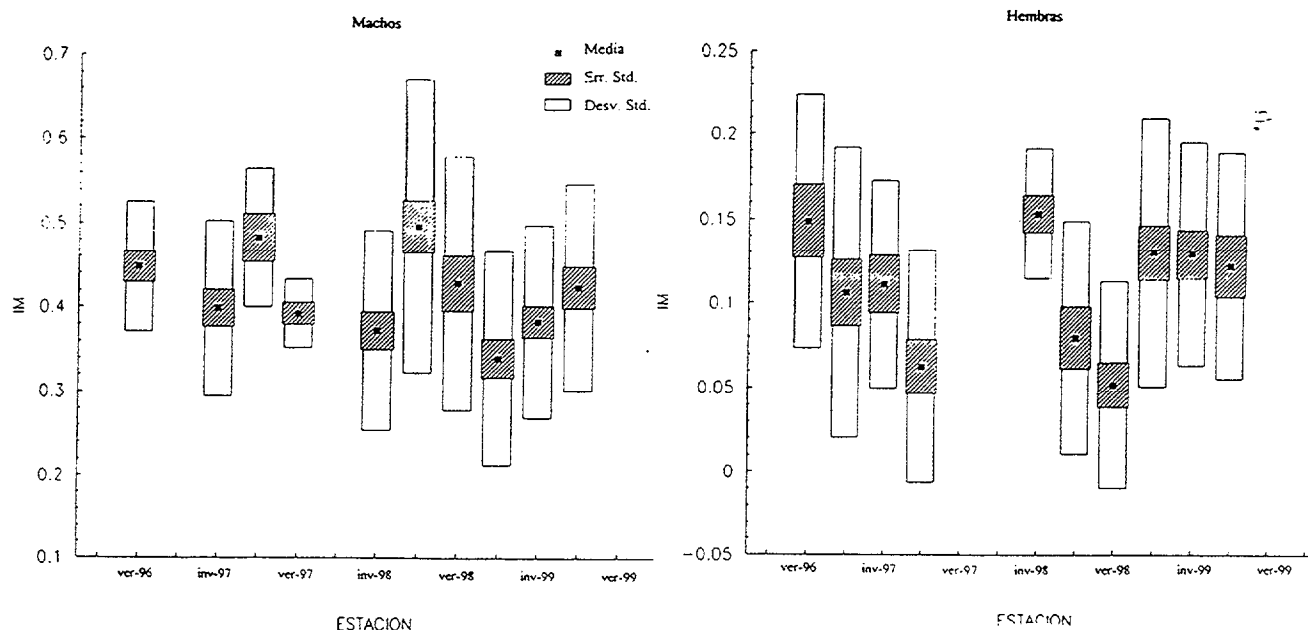


Fig. 3.2. Serie temporal del IM en machos y hembras

El análisis de los valores del IM mensual de los machos de pulpo, muestran diferencias significativas durante el período de muestreo (Kruskal-Wallis ANOVA test, $H=4.2113$, $p=0.0402$). En diciembre de 1997, el valor del IM aumenta progresivamente hasta abril de 1998. Luego, disminuyen hasta septiembre, mostrando un máximo secundario en octubre de ese año. Posteriormente, los valores del IM disminuyen en noviembre para aumentar progresivamente hasta febrero de 1999. En las hembras también se observan diferencias significativas (Kruskal-Wallis ANOVA test, $H=4.245$, $p=0.0394$). Los valores del IM muestran un mínimo principal en junio de 1998, aumentando progresivamente hasta agosto de ese año. A partir de agosto, los valores descienden hasta un mínimo secundario en octubre de 1998. Luego aumenta, manteniéndose sin cambios desde noviembre hasta enero de 1999. Posteriormente, se obtiene un nuevo mínimo entre febrero y abril de 1999 (Fig. 3.3).

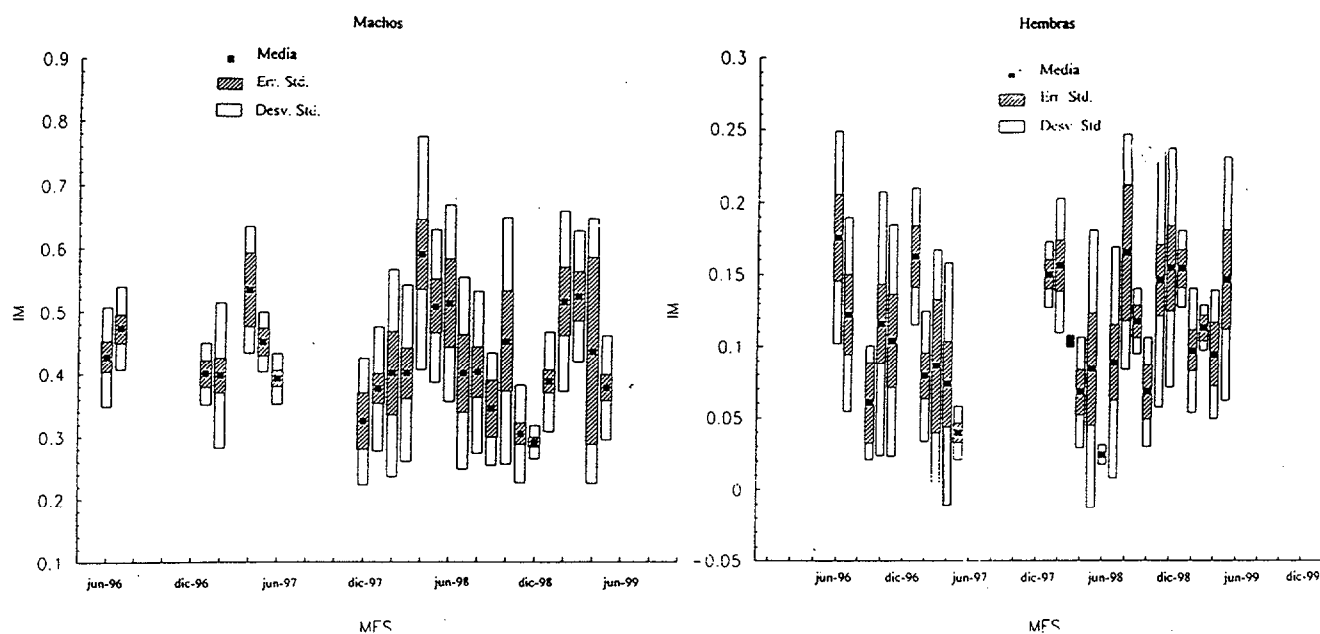


Fig 3.3. Variación mensual del IM en machos y hembras.

Analizando los valores del IGS, se observa en los machos un máximo entre marzo y mayo de 1998. Posteriormente, los valores del IGS descenden progresivamente hasta septiembre de ese mismo año. Se constató la presencia de un máximo secundario en octubre. El IGS disminuyó seguidamente hasta diciembre de 1998. En 1999, se observa un máximo primaveral en febrero que se mantiene hasta marzo. En el caso de las hembras, el IGS presenta un máximo principal en junio y otro secundario en noviembre de 1998 (Fig. 3.4)

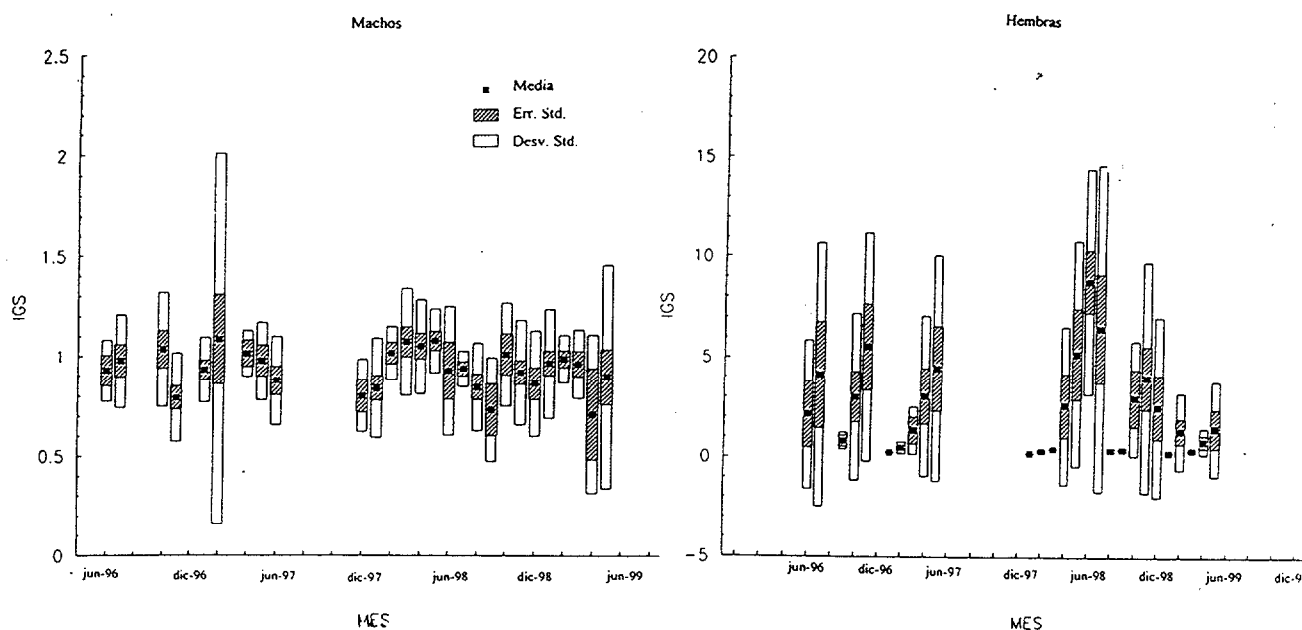


Fig. 3.4. Variación mensual del IGS en machos y hembras.

En los machos, se aprecian diferencias en los valores del IGS de las primaveras de 1998 y 1999, siendo superiores en 1998 respecto al año siguiente. En las hembras se produce un aumento del valor del IGS desde el invierno de 1998 hasta el verano de 1998. Posteriormente se produce un descenso paulatino hasta un mínimo en la primavera de 1999 (Fig. 3.5).

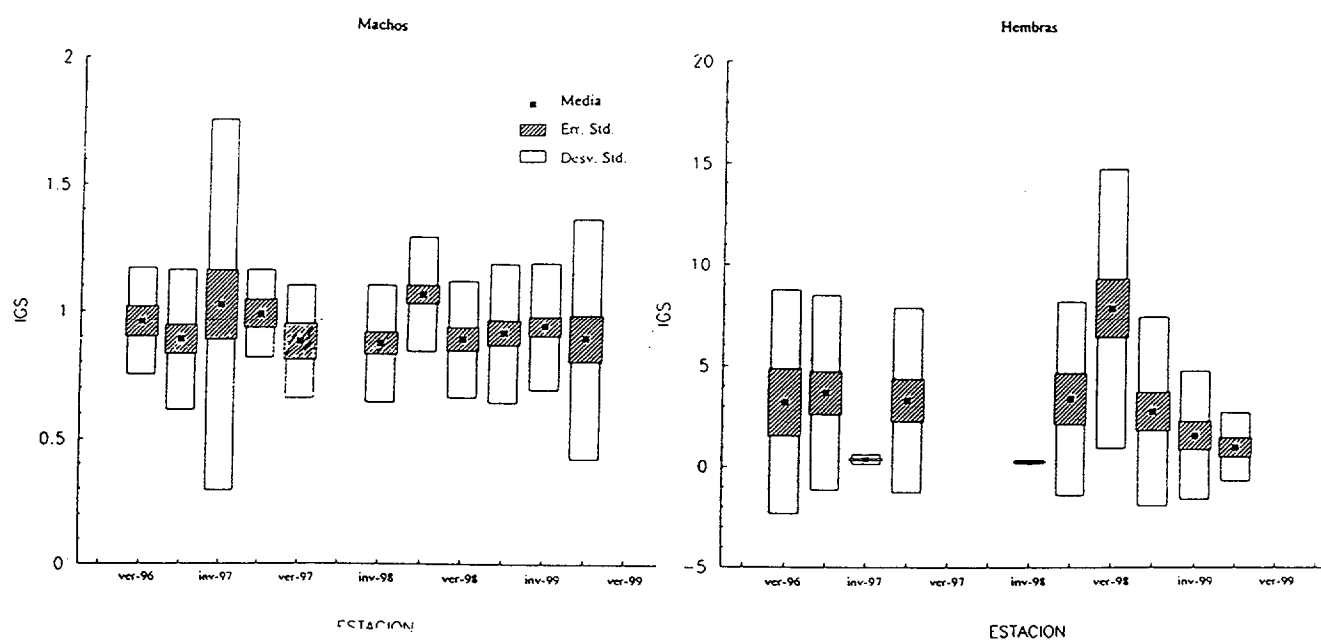


Fig. 3.5. Serie temporal del IGS en machos y hembras

3.3.5. Talla de madurez.

Los machos alcanzan la madurez sexual (50% de los individuos de una talla dada son maduros) a una talla de 105 mm de LVM y entre los 1125-1250 g de peso total. Sin embargo, se encontró un macho maduro con una talla de 58 mm LVM. Las hembras presentan una talla de madurez sexual mayor que la descrita para los machos (113 mm de LVM y 1200-1300 g de peso), pero se capturó una hembra madura a los 75 mm LVM. La madurez masiva se alcanzó en los machos a los 131 mm de LVM y en las hembras a los 153 mm (Fig. 3.6)

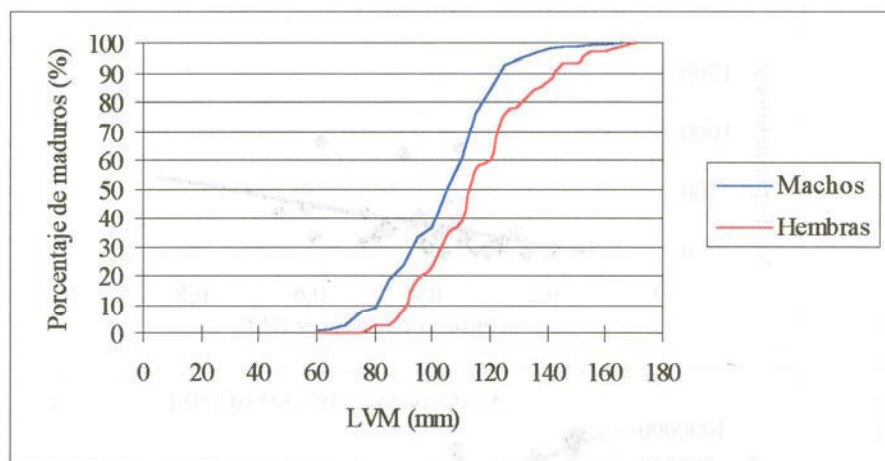


Fig. 3.6. Distribución de las clases de tallas respecto a la madurez sexual.

3.3.6. Fecundidad.

El número de espermatozoides mostró ser dependiente de la longitud del individuo (N° Espermatozoides = $-398.42 + 6.126 \cdot \text{LVM}$; $R^2 = 0.65$) (Fig. 3.7) y del estado de madurez (N° Espermatozoides = $-185.40 + 1060.57 \cdot \text{IM}$; $R^2 = 0.45$) (Fig. 3.8). El número de ovocitos también mostró una dependencia respecto al IM (N° Ovocitos = $10^6 - (4 \cdot 10^6) \cdot \text{IM}$; $R^2 = 0.838$). El potencial de fecundidad estimado en los machos (producción de espermatozoides por unidad de peso corporal del individuo) osciló entre 0.03 y 0.55 espermatozoides/g. En las hembras, el número de ovocitos por gramo de peso corporal varió entre 108 y 465 (Fig. 3.8).

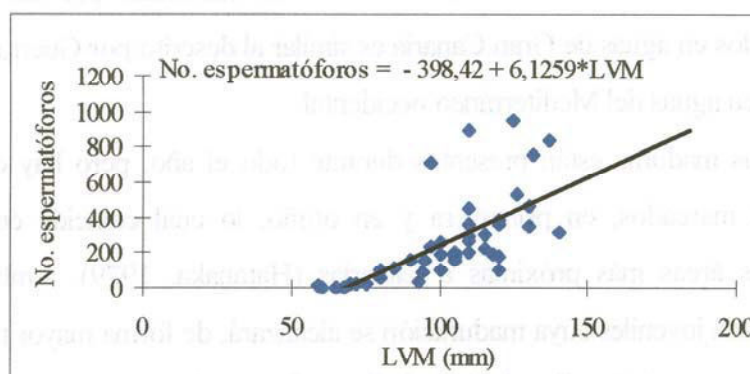


Fig. 3.7. Representa la relación número de espermatozoides respecto a la LVM

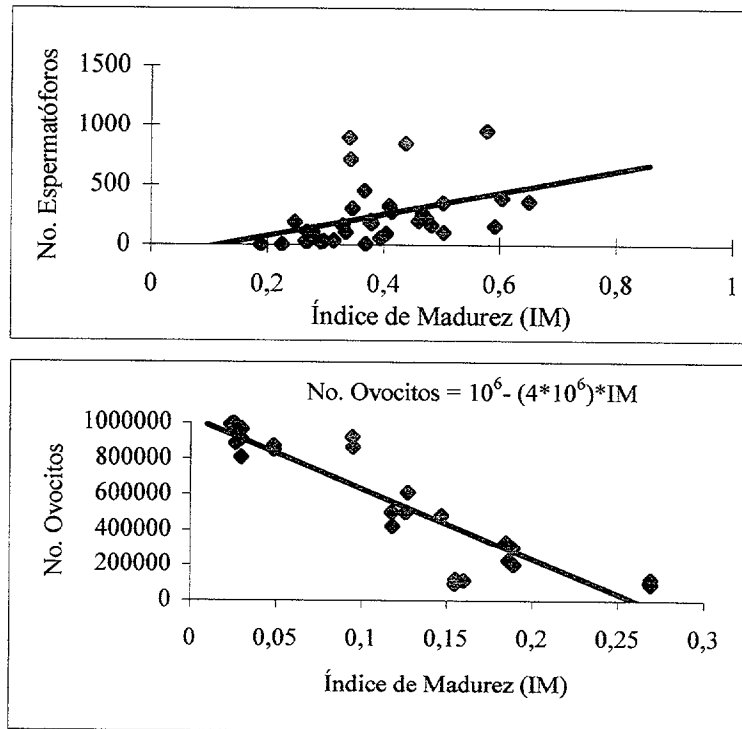


Fig. 3.8. Representa la relación entre número de espermatozoides (machos) y ovocitos (hembras) respecto al IM

3.4. Discusión.

El período de cópula y freza de *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria abarca todo el ciclo anual. Períodos reproductivos tan amplios como el aquí observado han sido también descritos en otras áreas geográficas (Hatanaka, 1979; Mangold-Wirz, 1983; Gonçalves, 1991; Guerra, 1992). El desarrollo mostrado por las gónadas de ejemplares capturados en aguas de Gran Canaria es similar al descrito por Guerra (1975) para pulpos capturados en aguas del Mediterráneo occidental

Las hembras maduras están presentes durante todo el año, pero hay dos períodos reproductivos bien marcados, en primavera y en otoño, lo cual coincide con los datos publicados para las áreas más próximas a Canarias (Hatanaka, 1979). Ambos períodos reproductivos originan juveniles cuya maduración se alcanzará, de forma mayoritaria, durante la próxima primavera u otoño. Resultados similares fueron descritos por Nigmatullin & Ostapenko (1976) y Nigmatullin & Barkovsky (1990) en el área de Cabo Blanco (Mauritania) y por Mangold-Wirz (1963) en el Mar Catalán.

Coincidiendo con las observaciones de Guerra (1992) para el Atlántico Centro-Oriental, en Gran Canaria existen dos períodos de máxima actividad reproductiva, uno desde enero a julio, con un pico en abril, y otro en otoño (octubre-noviembre). Los valores de mayor madurez fueron registrados durante la primavera (aunque en 1998 las hembras mostraron un pico a principios del verano) y descendieron progresivamente hacia el invierno, con una recuperación importante en el otoño. En aguas de Azores, Gonçalves (1991) también encontró dos picos de puesta, uno secundario en mayo y otro principal en septiembre. Estos dos picos de freza fueron también descritos por Hatanaka (1979) en la costa del Noroeste africano. Sin embargo, en Gran Canaria la intensidad de ambos picos parece ser variable de año en año y parecen presentar una ligera correspondencia con factores ambientales, tal y como lo describe Guerra (1992). La comparación de los ciclos reproductivos con las variaciones en la temperatura media del agua de mar indica que los picos de puesta coinciden con aguas de temperaturas entre 20 y 22 °C. En las Islas Canarias, este intervalo de tiempo donde se alcanzan estas temperaturas fluctúa anualmente debido a fenómenos meteorológicos probablemente relacionados con la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) (Lamb & Pepler, 1987; Hurrell & Van Loon, 1997; Jones *et al.*, 1997). Igualmente, se observa un descenso en los valores de los índices de madurez alcanzados por ambos sexos entre 1998 y 1999, lo cual puede estar relacionado con un descenso en la talla media de los individuos capturados (ver capítulo de pesquería), aunque no se descarta la influencia de factores ambientales (Mangold-Wirz, 1983).

Los dos períodos reproductivos anteriormente mencionados coinciden con los dos picos anuales de máxima captura de pulpo (Hernández-García *et al.*, 1998). El primer pico de captura es de abril a mayo y el segundo de septiembre a noviembre. La importancia (en kg. desembarcados) de ambos picos fluctúa de año en año. Estos dos períodos anuales de máxima captura puede estar relacionados con un incremento en la capturabilidad de esta especie, posiblemente motivado por una migración estacional hacia aguas someras (Mangold-Wirz, 1983) y por el tipo de aparejo usado.

Se ha constatado que en Gran Canaria a finales de invierno y principios de la primavera, los animales de mayor talla se desplazan a aguas someras para verificar la

reproducción (capítulo de pesquería), lo cual ha sido también descrito por Mangold-Wirz (1963, 1983) y Guerra (1992) en otras áreas del mundo. Este comportamiento migratorio tiene una gran influencia en las capturas mensuales (Hernández-García *et al.*, 1998). Las hembras tienden a desaparecer durante el verano, después de frezar y morir. A partir del final del verano las clases de tallas mayores están principalmente compuestas por machos. Parece que estos individuos abandonan las aguas costeras en otoño o a principios del invierno. Un grupo de individuos más pequeños entran en las aguas someras a principios del verano y algunas hembras probablemente frezan en otoño. Aparentemente, ambas frezas indican la presencia de al menos dos cohortes cada año (ver capítulo de crecimiento), generando dos picos de máxima puesta bien separados y de diferente intensidad, dependiendo de las características biológicas de cada cohorte y de las condiciones climáticas.

Al igual que lo descrito para otras áreas (Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979), se observó una alta proporción de machos en las capturas. Sin embargo, no se puede asegurar que esta desviación en la proporción de sexos sea realmente representativa de su distribución en la población. Posiblemente esto pueda ser una consecuencia de que los machos y hembras de *Octopus vulgaris* muestran diferentes patrones de comportamiento. Las hembras después de la freza permanecen en el interior de la madriguera limpiando, ventilando y cuidando de las ristras de huevos (Mangold-Wirz, 1983; Guerra, 1992). Durante este período de tiempo las hembras raramente abandonan la masa de huevos y, al igual que otras especies de octópodos (ej. *O. dofleini*, Cosgrove, 1993), normalmente no se alimentan durante todo el período de puesta e incubación (el desarrollo embrionario de los huevos requiere entre 22 y 25 días a 25° C de temperatura; Mangold, 1987). Como regla general, las hembras mueren después de la eclosión de las últimas paralarvas. En las hembras que han frezado, la glándula digestiva es muy pequeña y las reservas de lípidos también han sido empleadas durante un largo período de tiempo (Mangold, 1987). Esta inhibición de la alimentación de la hembra durante el período de incubación parece estar regulada por la secreción hormonal desde las glándulas ópticas (Wodinsky, 1977). Este fenómeno ha sido descrito también en otros grupos taxonómicos como peces (Mrowka, 1984; Keats *et al.*, 1985; Smith & Wootton, 1994, 1995; Wiegmann

& Baylis, 1995;) y mamíferos (Ofstedal *et al.*, 1987). En pocas ocasiones se ha observado que hembras frezantes reanuden la alimentación en mayor o menor medida (Mangold, 1987).

En un experimento realizado en tanques (Hernández-García *et al.*, 1997), las hembras muertas de *Octopus vulgaris* fueron encontradas dentro o ligeramente fuera de las madrigueras y, algunas veces, eran parcialmente devoradas por los machos. Al morir, las hembras habían perdido el 50 % de su peso corporal antes de la freza. Sin embargo, los machos vagabundeaban en busca de hembras con las que copular y murieron también al final del período reproductivo. Probablemente, este comportamiento errante hace que los machos sean más vulnerables a los aparejos de pesca. Por otro lado, la captura cuasi-selectiva de machos parece también estar fuertemente relacionado con los hábitos predatorios del pulpo. Los pulpos entran en las nasas buscando alimentos, predando sobre otros cefalópodos, peces y crustáceos (ver capítulo de alimentación), que ya han sido atrapados en el aparejo de pesca. La mayor proporción de machos en las capturas y la alta proporción de peces en los contenidos estomacales apuntan a que esta hipótesis puede ser acertada.

El potencial estimado de fecundidad de los machos osciló entre 0.03 y 0.55 espermatóforos/g, mientras que en las hembras fluctúa entre 108 y 465 ovocitos/g de peso corporal. Sin embargo, el número de huevos frezados en cautividad osciló entre 31 y 106 huevos/g peso corporal (152100-350000 huevos) (Hernández-García *et al.*, 1997), dentro del rango dado por Mangold-Wirz (1983) (entre 100000 y 500000). Mangold (1987) apunta como normal que sean pocos los huevos que quedan en el ovario, aunque esta diferencia podría ser debida a que los espermatozoides almacenados por la hembra no fertilizan todos los ovocitos o al efecto del estrés causados por las condiciones de cautividad (Mangold, 1987). El número de hileras de huevos producidas en una noche puede oscilar de 10 a 20 y puede continuar de cuatro a seis semanas, sin interrupciones, dependiendo del número de huevos, el modo de puesta y la temperatura (Mangold, 1987). El número de huevos en una puesta es función del tamaño de la hembra y se han observado puestas de hasta 400 hileras. Nunca se ha visto a una hembra frezar por segunda vez (Mangold, 1987).

4. ALIMENTACIÓN.

4. ALIMENTACIÓN.

4.1. Introducción.

Las actividades relacionadas con la alimentación son probablemente las más frecuentes de las actividades voluntarias llevadas a cabo por la mayoría de los animales, durante la totalidad de su ciclo vital. Escaparse de los predadores, reproducirse, migrar y otras muchas actividades pueden ser ocasionales o periódicas, pero alimentarse es normalmente parte de la rutina diaria en la vida de cualquier animal (Castro, 1991; Ridley, 1995).

La morfología, anatomía, hábitat, distribución, etc., están de alguna manera ligadas a la dieta (Ridley, 1995; Castro & Hernández-García, 1995; Moreno & Castro, 1995). La dieta de una especie no es constante a lo largo de su vida, existiendo variaciones con el crecimiento, grado de madurez, la estación del año, etc. (Castro, 1993). Los hábitos tróficos generalmente cambian con el desarrollo debido a los cambios morfológicos que acompañan al crecimiento (Castro & Hernández-García, 1995) y el conocer estos cambios ontogenéticos, bruscos o no, son esenciales para el entendimiento de la ecología del individuo. Superpuestos a estos cambios ontogenéticos en la dieta pueden existir cambios circadianos o estacionales.

Es importante determinar qué factores influyen en la composición de la dieta, ya que uno de los objetivos de la Biología Pesquera es cuantificar las variaciones relativas a factores tales como el sexo, fase de crecimiento, hora del día y estaciones del año. También resulta importante cuantificar las variaciones en la cantidad de alimento ingerido, ya que éstas pueden indicar la influencia de factores de carácter ambiental o ecológico sobre el individuo (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998).

El presente trabajo proporciona los resultados de la dieta y hábitos alimentarios de juveniles y adultos de *Octopus vulgaris*, aspectos que se entienden fundamentales para el conocimiento biológico y ecología trófica de esta especie en aguas de las Islas Canarias.

4.2. Material y métodos.

A un total de 296 ejemplares de pulpo común, capturados por las flotas con base en los puertos de Mogán, Arguineguín, San Cristóbal, Melenara y Arinaga, se les extrajo el sistema digestivo (estómago, ciego, buche, esófago e intestino), conservándolos en alcohol etílico al 70 %. Previamente al análisis de los contenidos estomacales, éstos fueron depositados sobre papel secante para eliminar el exceso de humedad y luego pesados, con una precisión de 0.001 g. La identificación de los elementos que constituían los contenidos estomacales se realizó con un microscopio estereoscópico Olympus, clasificando las diferentes categorías de presas hasta el taxón más bajo posible. La identificación se realizó con ayuda de guías taxonómicas de crustáceos, moluscos y peces (Zariquiey-Álvarez, 1968; Härkönen, 1986; Pérez-Sánchez y Moreno-Batet, 1991; González-Pérez, 1995; Gómez-Rodríguez y Pérez-Sánchez, 1997; entre otros).

Se calcularon los índices de vacuidad, de repleción y el grado de digestión. Se utilizó de forma rutinaria los métodos de las frecuencias y del peso o gravimétrico durante el análisis de los contenidos estomacales (Hyslop, 1980; Laevastu, 1980). El método de los puntos (Hyslop, 1980) se aplicó en aquellos casos en que la identificación de las categorías tróficas no fue posible por su avanzado estado de digestión o por el elevado grado de fracturación. Tras la aplicación de este método, los datos fueron convertidos a pesos. Seguidamente se calculó el índice de importancia en peso húmedo (Castro, 1993). Cabe destacar que cada método valora de forma diferente la importancia relativa de cada tipo de presa en la dieta. Ésto es especialmente importante cuando se toman muestras pequeñas y la variación en categorías taxonómicas es grande, lo cual puede producir diferentes resultados (Baird, 1978; Hyslop, 1980; Laevastu, 1980; Bowen, 1985; Castro, 1993).

De manera experimental se determinó el tamaño mínimo que debería tener una muestra para englobar la totalidad de las categorías tróficas de la especie (Mauchine & Gordon, 1985), estableciéndose que con el análisis de 13 estómagos mensuales se obtiene más del 80% del espectro trófico de la especie.

El índice de vacuidad (IV) representa el número de estómagos vacíos respecto al número total de estómagos analizados: $IV = (Ev/Et) \cdot 100$, siendo Ev los estómagos vacíos y Et el total de analizados.

El índice de repleción (IR) expresa el grado de llenado del estómago (Hyslop, 1980): $IR = (PE/Pt) \cdot 100$, siendo PE el peso del contenido estomacal del individuo y Pt el peso total de dicho individuo. Se estableció una escala subjetiva de llenado en función del máximo valor de repleción encontrado a lo largo del período de estudio. Se consideraron como estómagos vacíos aquellos que no presentaban alimento alguno y estómagos casi vacíos aquellos contenidos con un peso igual o inferior al 10 % del máximo valor de repleción registrado. El grado de llenado más elevado correspondió a un valor de IR igual a 3. De este modo se establecieron los diferentes grados de llenado estomacales según la siguiente escala:

Estómago vacío	$IR = 0$
Estómago casi vacío	$0 < IR \leq 0.3$
Estómago medio lleno	$0.3 < IR < 1$
Estómago lleno	$IR \geq 1$

El grado de digestión fue expresado subjetivamente de la siguiente manera: Alimento Digerido, siempre que fue imposible identificar la presa por el avanzado estado de descomposición. Alimento Parcialmente Digerido, cuando al menos apareció alguna pieza o estructura que permitió establecer o identificar el phylum al que pertenecía la presa. Alimento Fresco cuando existieron un mayor número de piezas o estructuras identificativas, como por ejemplo otolitos, picos, pinzas, etc., que permitieron establecer niveles de clasificación inferiores al phylum. Alimento Muy Fresco, cuando se apreciaron cantidades importantes de tejidos identificativos, como trozos de la piel de los peces digeridos, tentáculos de cefalópodos, que aún conservaban el color.

Se aplicó el método de las repeticiones u ocurrencias con objeto de observar, de forma rápida, cambios estacionales o entre clases de talla (Hyslop, 1980). Es el método más sencillo para contabilizar el número de presas de idéntica categoría que contienen los estómagos (Laevastu, 1980), aunque proporciona una información parcial, ya que da igual

importancia a las presas pequeñas que a las grandes. El porcentaje de ocurrencia se define como la frecuencia con que aparece un determinado tipo de presas en los estómagos analizados.

$$F = (N_p/E_t) \cdot 100$$

siendo N_p el número de presas de igual categoría taxonómica y E_t es el número de estómagos analizados. A partir de una escala modificada de Albertine-Berhaut (1973) y Moreno (1999), las diferentes presas fueron clasificadas en categorías tróficas muy comunes, frecuentes y raras según la siguiente escala:

Categoría muy común	$F \geq 50\%$
Categoría frecuente	$10\% \leq F < 50\%$
Categoría rara	$F < 10\%$

El método gravimétrico presenta una estimación del volumen estomacal, expresado como el porcentaje del peso estomacal de cada categoría trófica (Laevastu, 1980):

$$IG = (P_c/P_e) \cdot 100$$

Siendo, P_c el peso de cada categoría alimentaria y P_e el peso total del contenido estomacal. Este método tiene el inconveniente de sobrevalorar la aportación de las presas muy pesadas y poco frecuentes (Castro, 1991).

De igual forma que en el caso anterior, se estableció una escala de importancia acorde a los valores obtenidos a partir del método gravimétrico. Las diferentes categorías tróficas fueron clasificadas como principales, secundarias y anecdóticas, según los siguientes valores:

Categoría principal:	$IG \geq 50\%$
Categoría secundaria:	$10\% \leq IG < 50\%$
Categoría anecdótica:	$IG < 10\%$

Posteriormente, se calculó un índice de importancia en peso húmedo de cada categoría trófica y para cada estómago (Castro, 1993), referidos a una escala de 100, de la siguiente forma:

$$IP = [(IGi (\%) * Fi (\%))]^{1/2}$$

El análisis de la composición de la dieta se realizó desde un punto de vista estacional, inter-sexual y entre grupos de talla (adultos y juveniles). Los valores obtenidos se englobaron en la siguiente escala, diferenciando categorías básicas, complementarias y ocasionales:

Categoría básica	$IP \geq 50\%$
Categoría complementaria	$10\% \leq IP < 50\%$
Categoría ocasional	$IP < 10\%$

El grado de solapamiento en las dietas, y por tanto la competencia, entre los juveniles y adultos se estimó a partir del cálculo del índice de Morisita (Morisita, 1959), el cual se expresa del siguiente modo:

$$S_{ja} = 2(\sum((IP_j) \cdot (IP_a)))/(\sum(IP_j^2) + \sum(IP_a^2))$$

Donde IP_j , es el índice de importancia relativa en peso húmedo de la presa i en la dieta de los juveniles y IP_a es el índice de importancia relativa en peso húmedo de esa misma presa en la dieta de los adultos. Del mismo modo, se estudió el grado de solapamiento entre machos y hembras.

4.3. Resultados.

4.3.1. Composición de la dieta.

Los pulpos muestran una dieta fundamentalmente carnívora, compuesta por una gran variedad de especies de peces, crustáceos y moluscos (Tabla 4.1), con una contribución del 44.64, 13.65 y 16.06 %, respectivamente. Es de destacar el importante papel que juega el

canibalismo (12.25% del total de la dieta y el 76.28% de los moluscos consumidos). El material vegetal también estuvo presente en los contenidos estomacales, aunque en proporciones anecdóticas (0.86%). El 24.79% de la dieta estuvo compuesta por material diverso no identificable.

Tabla 4.1. Listado de especies identificadas en los contenidos estomacales de *Octopus vulgaris*.

Phylum	Orden	Familia	Especie
Arthropoda			
Crustacea	Decapoda	Alpheidae	<i>Ligur ensiferus?</i>
			<i>Athanas nitiscens?</i>
		Xanthidae	<i>Eriphia verrucosa</i>
			<i>Xantho</i> sp.
		Galatheididae	<i>Munida</i> sp.
			<i>Galathea</i> sp.
		Grapsidae	<i>Pachygrapsus</i> sp.
		Majidae	<i>Maja squinado</i>
		Portunidae	<i>Liocarcinus</i> sp.?
		Processidae	<i>Processa</i> sp.
	Isopoda	Idoteidae	<i>Idotea</i> sp.
	Amphipoda		
Mollusca			
Bivalvia	Filibranchia	Pectinidae	<i>Chlamys</i> sp.
Gastropoda	Mesogastropoda	Triphoriidae	<i>Triphora</i> sp.
	Neogastropoda	Marginellidae	<i>Marginella</i> sp.?
		Turridae	<i>Raphitoma philberti</i>
	Archaeogastropoda	Haliotidae	<i>Haliotis coccinea canariensis</i>
Cephalopoda	Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>
Chordata			
Osteichthyes	Scleroparei	Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i> spp.
		Sparidae	<i>Sarpa salpa</i>
			<i>Spondyllosoma cantharus</i>
	Percomorphi		<i>Pagellus erythrinus</i>
		Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>
		Gobiidae	<i>Gobius niger</i>

Entre los peces predados sobresalen las especies de hábitos sedentarios y bentónicos (ej. *Scorpaena* spp., *Mullus surmuletus*) (Tabla 4.2). Es de destacar que en un único estómago se encontraron 37 otolitos de *Gobius niger*.

Tabla 4.2. Frecuencia de aparición de diferentes especies de peces en los contenidos estomacales de *Octopus vulgaris*

Especies	Frecuencia (%)
<i>Mullus surmuletus</i>	44.44
<i>Scorpaena</i> spp	22.22
<i>Sarpa salpa</i>	11.11
<i>Spondyllosoma cantharus</i>	11.11
<i>Gobius niger</i>	5.56
<i>Pagellus erythrinus</i>	5.56

4.3.2. Grado de llenado de los estómagos.

No se aprecian diferencias inter-sexuales en el grado de llenado de los estómagos, sólo en invierno se observaron diferencias significativas en este índice (χ^2 Observado vs. Esperado = 25.59; $P < 0.001$).

Los machos presentaron una mayor proporción de estómagos medio llenos que las hembras, superando el 10% en invierno y verano. Las hembras mostraron estómagos medio llenos sólo en invierno y primavera. Por otro lado, la proporción de estómagos llenos fue baja en ambos sexos (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Frecuencia de llenado de los estómagos de juveniles y adultos de *Octopus vulgaris* capturados en aguas de Gran Canaria (V = vacío; C.V. = casi vacío; M. = medio lleno y Ll. = lleno)

IR	Machos				Hembras				Total			
	V.	C.V.	M.	Ll.	V.	C.V.	M.	Ll.	V.	C.V.	M.	Ll.
Invierno	3.03	86.36	9.09	1.51	6.06	90.91	3.03	0	4.04	87.88	7.07	1.01
Primavera	0	93.55	6.45	0	7.41	88.89	3.7	0	2.25	92.13	5.62	0
Verano	4.35	82.61	13.04	0	8	92	0	0	6.25	87.5	6.25	0
Otoño	20	76.67	3.33	0	17.39	78.26	0	4.35	18.87	77.36	1.89	1.89

De igual forma, tampoco se encontraron grandes diferencias cuando se realizaron comparaciones entre juveniles y adultos, con la excepción de que los estómagos que se encontraron llenos fueron siempre pertenecientes a individuos juveniles (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Frecuencia de variación estacional del índice de llenado de los estómagos de *Octopus vulgaris* capturados en aguas de Gran Canaria (V = vacío; C.V. = casi vacío; M.= medio lleno y Ll.= lleno).

IR	Machos				Hembras				Total			
	V.	C.V.	M.	Ll.	V.	C.V.	M.	Ll.	V.	C.V.	M.	Ll.
Juveniles	7.62	85.71	5.71	0.95	9.41	88.23	1.18	1.18	8.42	86.84	3.68	1.05
Adultos	1.31	88.16	10.53	0	8.7	86.96	4.35	0	3	87	9	0

4.3.3. Grado de digestión.

Los contenidos estomacales estaban mayoritariamente digeridos y en pocas ocasiones se apreciaron estómagos con contenidos muy frescos. Más del 75 % de los contenidos estomacales, independientemente de la estación del año, se encontraban digeridos o parcialmente digeridos, mientras que en estado fresco sólo se encontraron entre el 9.09 y el 17.07%. Ocasionalmente se analizaron contenidos estomacales muy frescos pero en una proporción relativamente baja (entre 2.44 y 9.09%) (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Frecuencia estacional de estómagos de *Octopus vulgaris* con alimento digerido (D), parcialmente digerido (PD), fresco (F) o muy fresco (MF).

Grado de digestión	Total				Machos				Hembras			
	D	PD	F	MF	D	PD	F	MF	D	PD	F	MF
Invierno	45.45	39.77	11.36	3.42	44.83	41.38	12.07	1.72	46.67	36.67	10	6.66
Primavera	46.43	36.9	11.9	4.77	43.33	38.33	15	3.33	54.17	33.33	4.17	8.33
Verano	47.73	34.09	9.09	9.09	45.45	45.45	0	9.1	50	22.73	18.18	9.09
Otoño	63.41	17.07	17.07	2.44	60.87	21.74	17.39	0	66.67	11.11	16.67	5.55

No se observaron diferencias estacionales significativas en las proporciones de los diferentes grado de digestión en los que se encontraba el alimento contenido en los estómagos, excepto durante el otoño (χ^2 Observado vs. Esperado; $P < 0.001$).

El 80 % de los contenidos estomacales de juveniles y adultos estaban digeridos o parcialmente digerido (Tabla 4.6). Sin embargo, el alimento fresco o muy fresco sólo se encontró en porcentajes relativamente bajos (10% y <5%, respectivamente). Igualmente, no se apreciaron diferencias inter-sexuales en las proporciones de estómagos con material

digerido o parcialmente digerido (más del 70%), frescos o muy frescos (10 % y 5%, respectivamente).

Tabla 4.6. Frecuencia de estómagos de juveniles y adultos de *Octopus vulgaris* con alimento digerido (D), parcialmente digerido (PD), fresco (F) o muy fresco (MF).

Grado de digestión	Total				Machos				Hembras			
	D	PD	F	MF	D	PD	F	MF	D	PD	F	MF
Juvenil	45.62	38.75	12.5	3.12	53.26	32.61	10.87	3.26	35.29	47.06	14.71	2.94
Adulto	53.19	26.6	11.7	8.51	60.94	18.75	12.5	7.81	36.67	43.33	10	10

4.3.4. Diversificación de la dieta.

4.3.4.1. Variación de la composición de la dieta con la talla.

La evolución de la composición de la dieta con l incremento en la talla de los individuos indica que, previamente a alcanzar la madurez sexual, los ejemplares se alimentaron básicamente de peces y de forma complementaria sobre crustáceos. A medida que el individuo crece, se observa un relativo desplazamiento hacia una mayor ingestión de peces, descendiendo a niveles ocasionales las categorías compuestas por crustáceos y moluscos. Se aprecia además la presencia de un fenómeno de canibalismo mucho más acentuado en los juveniles que en los adultos (Fig. 4.1).

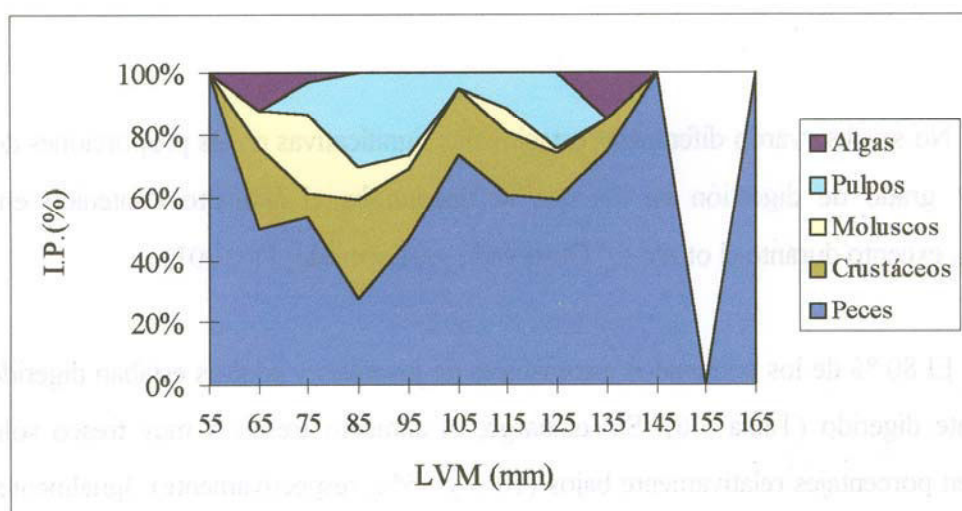


Fig. 4.1. Índices de Importancia Relativa en peso húmedo (IP) de las diferentes categorías alimentarias por intervalos de longitud (LVM) para *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria.

4.3.4.2. Variación estacional.

Los valores del índice de importancia en peso revelan que los peces fueron presas de carácter básico durante el invierno (53.35 %) y la primavera (51.83 %), y complementarios en las otras estaciones del año (27.4 y 24.44 % en verano y otoño respectivamente) (Tabla 4.7). Los crustáceos representaron un tipo de alimento complementario de invierno a verano (11.7, 13.24 y 24.18% respectivamente), pasando a ser una categoría trófica ocasional durante el otoño (9.73%) (Fig 4.2). Los pulpos de la misma especie constituyeron una fuente de alimento complementaria en invierno, verano y otoño (10.92, 12.86 y 29.44 % respectivamente). Sin embargo, el canibalismo descendió de forma significativa en primavera (3.19 %), pasando a ser presas ocasionales. Otros moluscos y el material vegetal fueron elementos ocasionales en la dieta a lo largo de todo período de muestreo (Fig. 4.2).

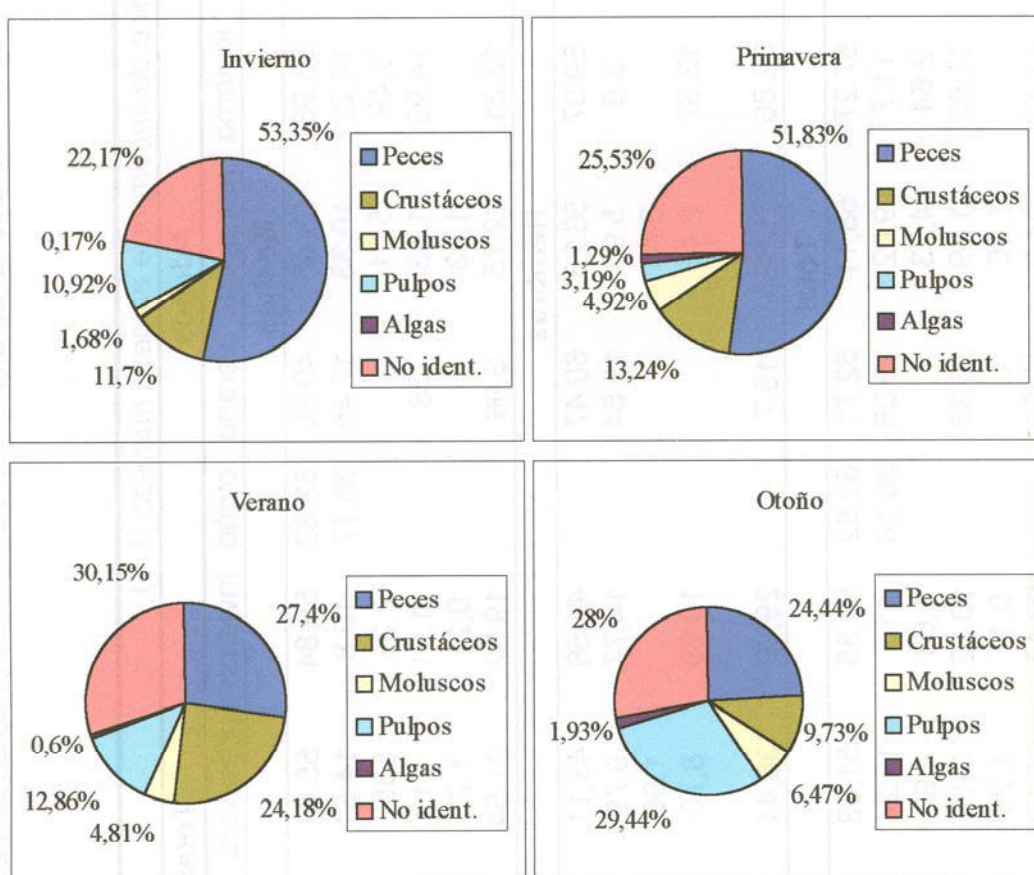


Fig 4.2. Variación estacional en del Índice de Importancia en Peso de las diferentes categorías tróficas en los contenidos estomacales de *Octopus vulgaris*.

Tabla 4.7. Valores del índice de importancia en peso húmedo (IP) estacional de diferentes elementos trófico en la dieta de adultos y juveniles de *Octopus vulgaris*.

<i>Índice de importancia en peso húmedo (I.P.)</i>												
	Juveniles				Adultos				Total			
	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño	invierno	primavera	verano	otoño
Machos												
Peces	60,69	49,98	5,82	50,48	53,98	58,46	40,59	63,83	55,84	55,41	21,61	53,05
Crustáceos	5,07	26,91	35,8	10,61	14,22	10,33	17,46	36,17	10,8	14,61	28,09	11,5
Moluscos		2,94	15,7	4,59	3,49	5,01			2,31	53,52	9,3	4,04
Cefalópodos	4,43				14,99	1,63	38		11,01	1,12	13,94	1,17
Algas	0,51			4,74		1,83			0,21	1,78		4,18
No identificable	29,31	20,17	42,7	29,57	13,31	22,75	3,96		19,82	21,54	27,06	26,06
Hembras												
Peces	33,59	21,35			59,97	56,28	60,47		44,56	43,11	35,51	
Crustáceos	16,6	16,5	23,1	8,27	3,8	5,98	19,84		14,77	9,79	21,26	8,27
Moluscos				7,82		3,46				1,96		7,82
Cefalópodos	7,83	17,68	13,7	55,06	13,37	2,46			10,69	8,73	5,64	55,06
Algas			3,35								1,39	
No identificable	38,98	44,47	59,8	28,85	22,86	31,82	19,7		29,99	36,41	36,21	28,85
Total												
Peces	51,32	37,96	3,64	21,56	57,27	58,11	52,71	63,82	53,35	51,83	27,4	24,44
Crustáceos	11,38	23,33	31,1	9,18	11,7	9,02	19,08	36,18	11,7	13,24	24,18	9,73
Moluscos		4,69	9,8	6,82	2,64	4,73			1,68	4,92	4,81	6,47
Cefalópodos	5,39	6,07	5,13	30,98	13,92	1,89	15,39		10,92	3,19	12,86	29,44
Algas	0,34	0,31	1,25	2,02		1,36			0,17	1,29	0,61	1,93
No identificable	31,56	27,65	49,1	29,45	14,47	24,9	12,82		22,17	25,53	30,15	28

4.3.4.3. Diferencias inter-sexuales en la dieta.

Los machos y hembras de pulpo no mostraron diferencias en la frecuencia en que aparecieron los peces en los contenidos estomacales, excepto en otoño donde este tipo de presas no estuvieron presentes en la dieta de las hembras. La contribución en peso mostró la mayor diferencia inter-sexual en otoño, cuando los peces fueron una categoría trófica básica en los machos (53.05%) y ausente en la dieta de las hembras. Por otro lado, a pesar de que los peces fueron un alimento básico para los machos de *Octopus vulgaris*, en todas las estaciones excepto en verano, éstos fueron un alimento complementario en la dieta de las hembras de invierno a verano (44.56, 43.11 y 35.51% respectivamente) (Tabla 4.7).

Los crustáceos presentes en los estómagos de los machos y las hembras aparecieron como presas frecuentes en todo el período de estudio. Sin embargo, su contribución en peso a la dieta fue como una categoría trófica complementaria para los machos, mientras que sólo alcanzó esta categoría en la dieta de las hembras durante el invierno (14.77%) y el verano (21.26%). El resto del año fue anecdótica su importancia para las hembras.

La importancia relativa en peso húmedo del canibalismo en la dieta de los machos fue una categoría trófica complementaria en invierno y verano (11.01 y 13.94 %, respectivamente) y ocasional en primavera y otoño (1.12 % y 1.17 %, respectivamente). En cambio, el canibalismo constituyó una categoría trófica complementaria en la dieta de las hembras durante el invierno (10.69%) y ocasional en primavera y verano (8.73% y 5.64%, respectivamente), mientras que fue una categoría básica en otoño (55.06%).

Los otros moluscos y el material vegetal fueron raramente encontrados en los estómagos de individuos de ambos sexos a lo largo del período de estudio.

4.3.5. La dieta de los juveniles.

La dieta de los juveniles está conformada por peces (34.38%), crustáceos (15.12%) y pulpos de su misma especie (14.44%). Otros moluscos y el material vegetal son

elementos ocasionales en la dieta (4.02 y 0.98% respectivamente). Es de destacar que el 31.07% de la dieta está compuesto por elementos no identificables (Tabla 4.7)

Existen algunas diferencias notables en la dieta de los juveniles de pulpo según su sexo ($\chi^2 = 86.79189$; $p < 0.001$). Mientras que los machos predan mayoritariamente sobre peces (46.94%), las hembras lo hacen sobre los cefalópodos (28.47%) y en menor medida sobre peces (20.03%). Ambos sexos predan en similar proporción sobre los crustáceos (15.76 y 14.59% en machos y hembras, respectivamente).

4.3.5.1. Variaciones estacionales en la dieta de los juveniles.

Los juveniles de pulpo muestran marcadas diferencias estacionales en la dieta, especialmente en la importancia de los peces y del canibalismo. Durante el invierno y la primavera, los peces constituyen un elemento fundamental de la dieta que es complementada con crustáceos (Tabla 4.7). Sin embargo, los peces son casi anecdóticos durante el verano, predominando la predación sobre los crustáceos. En otoño, la importancia de los peces aumenta hasta niveles semejantes a los mostrados en invierno y primavera. No obstante, en esta estación el canibalismo aumenta extraordinariamente, llegando a significar el 30.98 % de la dieta de los juveniles.

Los juveniles machos ejercen una mayor presión de predación sobre los peces en comparación con las hembras durante este estadio de desarrollo (Fig. 4.4). De forma casi general, los peces son un alimento básico durante el invierno y el otoño para los machos, complementario en primavera y anecdótico en verano, siendo sustituidos por los crustáceos. En cambio, en las hembras los peces sólo son un tipo de alimento importante, sin llegar a los niveles presentados en los machos, durante el invierno y la primavera. Este tipo de elemento trófico está ausente de la dieta de las hembras durante el verano y el otoño. Sin embargo, las hembras presentan niveles de canibalismo muy superiores a los mostrados por los machos durante todo el año, oscilando entre el 7.83% en invierno y el 55.06% en otoño (Tabla 4.7). Los machos solo dan señales de un comportamiento caníbal durante el invierno, pero de forma anecdótica (4.42%). Los crustáceos, al igual que ocurre en la dieta de los machos, son un tipo de alimento complementario excepto en otoño que es anecdótico.

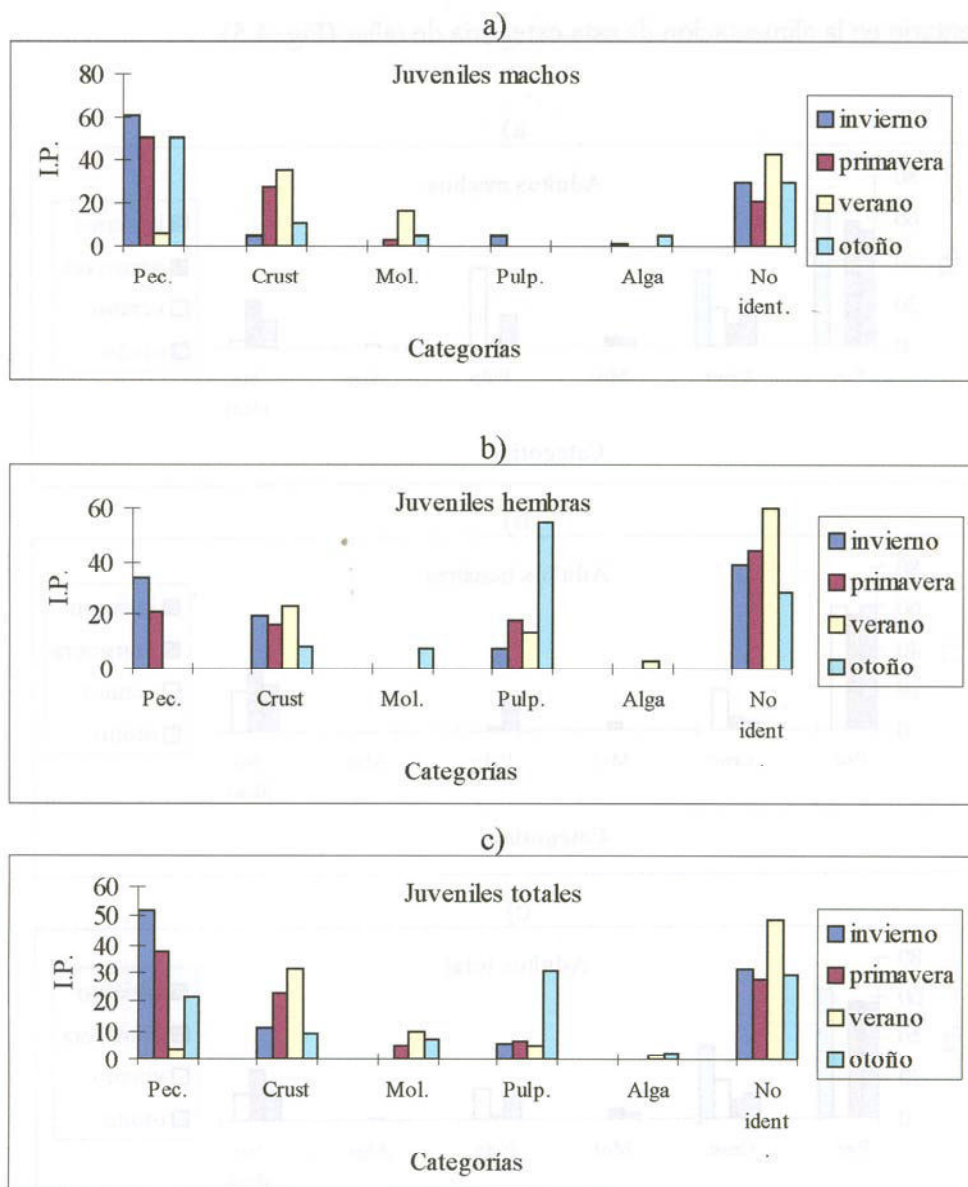


Fig. 4.4. Importancia en Peso (IP) de los diferentes elementos tróficos en la dieta de individuos juveniles: a) machos, b) hembras y c) total. (Pec=peces; Crust= crustáceos; Mol= moluscos; pulp= pulpos de su misma especie y No ident= no identificables).

4.3.6. La dieta de los adultos.

Los peces fueron presas frecuentes en los contenidos estomacales de los pulpos adultos, siendo la parte básica de su dieta. Ésta estuvo complementada generalmente por crustáceos (Tabla 4.7). Aunque la predación sobre otros pulpos de su misma especie fue

mucho menos frecuente que sobre peces y crustáceos, estos también fueron un elemento complementario en la alimentación de esta categoría de tallas (Fig. 4.5)

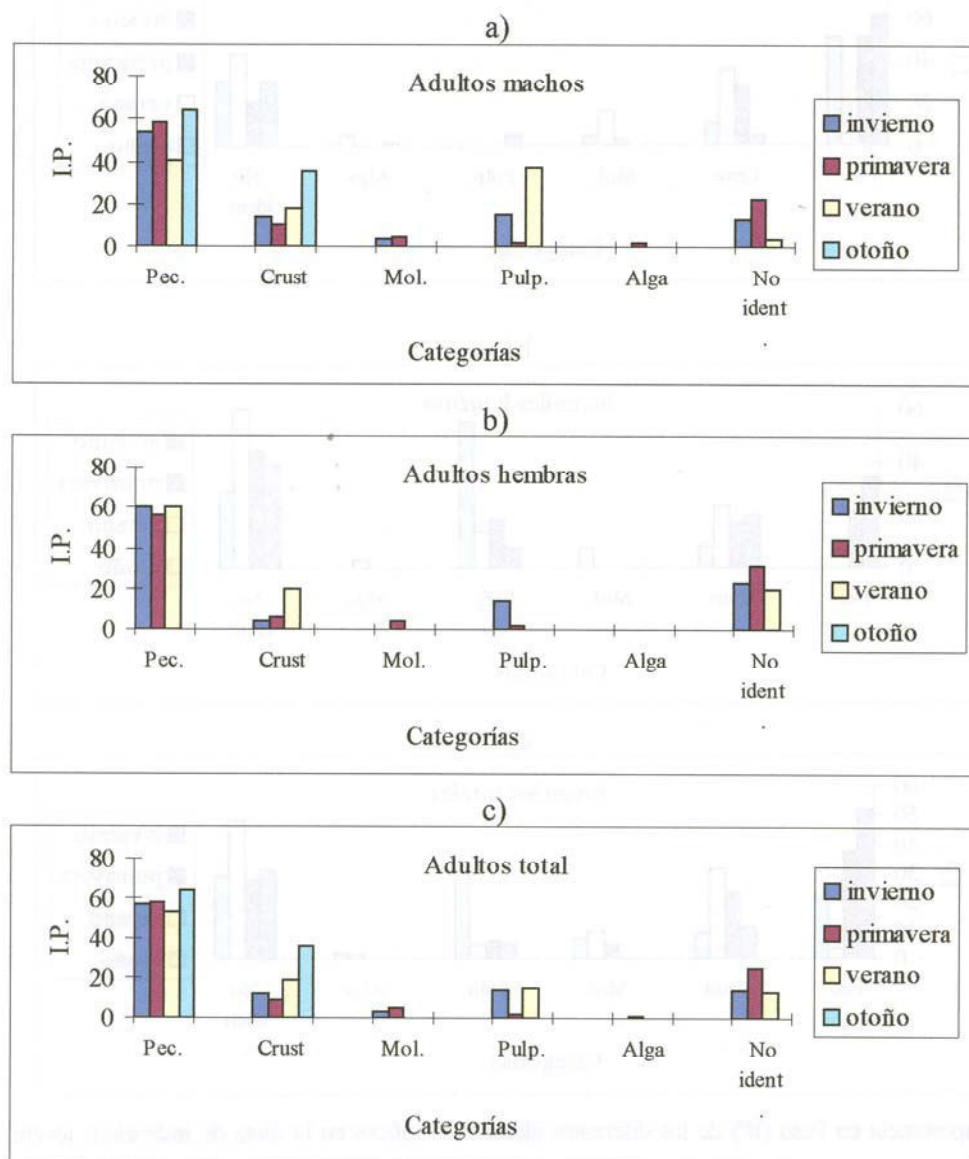


Fig. 4.5. Importancia en Peso (IP) de los diferentes elementos tróficos en la dieta de individuos adultos: a) machos, b) hembras y c) total. (Pec=peces; Crust= crustáceos; Mol= moluscos; pulp= pulpos de su misma especie y No ident= no identificables).

Los moluscos y el material vegetal fueron elementos tróficos ocasionales en la dieta de los adultos de *Octopus vulgaris*.

No se observaron diferencias en la composición de las dietas de los adultos de ambos sexos, aunque si existieron diferencias en la importancia relativa de los diferentes grupos tróficos en las mismas ($\chi^2 = 12.60913$, $p = 0.027$). La importancia del canibalismo

mostró algunas diferencias inter-sexuales. Al contrario de los observados entre los juveniles, el canibalismo fue más intenso entre los machos adultos, llegando a ser los pulpos un grupo de presas complementarias en la dieta, mientras que en la de las hembras este fue ocasional.

4.3.6.1. Variación estacional de la dieta de los adultos.

En la dieta de los machos adultos, los peces son siempre una categoría trófica básica, con pequeñas diferencias estacionales en su importancia, excepto en verano que paso a ser un elemento trófico complementario (Tabla 4.7). Por otro lado, los crustáceos que fueron un elemento trófico complementario, duplicaron sus niveles de importancia durante el otoño en comparación con los mostrados en las otras estaciones del año.

Fue desde el invierno hasta el verano cuando se observó canibalismo en la dieta, siendo este mucho más elevado en el verano (38 %). Las tasas de canibalismo fueron mayores en los machos que en las hembras durante el verano, siendo casi del mismo orden en invierno y primavera (Tabla 4.7).

Las hembras adultas, al igual que los machos, ejercen mayor presión trófica sobre los peces, siendo estos una categoría básica en su dieta (Tabla 4.7). Sin embargo, los crustáceos son anecdóticos, registrándose su mayor importancia en verano (19.84 %) cuando pasan a ser un alimento complementario. No se constató canibalismo en las hembras durante el verano.

4.3.7. Solapamiento de la dieta.

4.3.7.1. Hembras vs. machos.

A partir de los resultados mostrados anteriormente, la competencia trófica entre ambos sexos es alta, dando un valor elevado del Índice de Morisita próximo a 1 ($S = 0.76$). Sin embargo, el grado de solapamiento en la dieta mostró diferencias estacionales muy importantes. El grado de competencia fue generalmente alto desde el invierno hasta el verano (Tabla 4.8), cuando ambos sexos predan mayoritariamente sobre los peces y en menor

medida sobre los crustáceos. La menor competencia por los mismos elementos tróficos se da durante el otoño ($S=0.246$), período en el cual los machos se alimentan mayoritariamente de peces, mientras que las hembras lo hacen de individuos de su misma especie (canibalismo).

4.3.7.2. Juveniles vs. adultos.

El grado de solapamiento en la dieta y, por tanto, la competencia trófica entre juveniles y adultos es relativamente elevado durante todo el período de estudio ($S = 0.68$). Sin embargo, se aprecian importantes diferencias a lo largo de las estaciones del año (Tabla 4.8). El índice de Morisita indica una mayor competencia por los mismos recursos tróficos durante el invierno ($S=0.95$) y algo menor en primavera ($S=0.91$), decreciendo a niveles intermedios en verano y otoño (0.42 y 0.44 respectivamente). La mayor competencia durante el invierno y la primavera se da porque ambas clases de talla se alimentan mayoritariamente de peces. Sin embargo, y a diferencia de los adultos, la presencia de los peces en la dieta de los juveniles es mucho menor durante el verano y otoño. Además, los juveniles se alimentan más de crustáceos durante el verano (31.1%) y existe una importante tasa de canibalismo en el otoño (30.98%), comportamiento que no se observa entre adultos (Tabla 4.7).

Tabla 4.8. Solapamiento estacional en las dietas de juveniles-adultos y machos-hembras.

Índice de Solapamiento		Estación			
		Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Juveniles vs. Adultos	Machos	0.937	0.953	0.303	0.805
	Hembras	0.833	0.761	0.374	
	Total	0.946	0.908	0.423	0.437
Machos vs. Hembras	Juveniles	0.863	0.723	0.879	0.258
	Adultos	0.968	0.986	0.733	
	Total	0.964	0.932	0.91	0.246

4.4. Discusión.

El estudio de la dieta de *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria se ve altamente afectado por el método de pesca empleado en las Islas para capturar estos cefalópodos, las nasas para peces. El amplio período que dura el calado de estos aparejos de pesca, que oscila entre 5 y 15 días (Hernández-García *et al.*, 1998), permite que los animales

atrapados en ellos efectúen la digestión completa del alimento ingerido. Se estima que la digestión completa del contenido estomacal dura 16 horas a una temperatura de 14 °C y 12 horas a una temperatura de 18-19 °C (Boucaud-Camou *et al.*, 1976; Boucher-Rodoni & Mangold, 1977).

Esto provoca que la gran mayoría de los individuos presenten estómagos vacíos o casi vacíos, o que su contenido se encuentren en un avanzado estado de digestión. Otro inconveniente que se añade al anterior es que los pulpos con sus poderosas mandíbulas trocean por completo las presas, lo cual facilita aún más la digestión. Por otro lado, durante la predación de crustáceos, los pulpos reducen el gasto metabólico no ingiriendo el exoesqueleto (Boyle, 1987; Nixon, 1987), realizando la digestión externa de las presas (Nixon, 1980; 1984; ; Nixon *et al.*, 1980; Mather & Nixon, 1990; 1995; Fiorito & Gherardi, 1999). Este comportamiento también ha sido recientemente descrito en las paralarvas (Hernández-García *et al.*, 2000). Todo esto impide conocer, con el detalle deseable, la composición específica de la dieta de estos cefalópodos, con lo cual la descripción que se puede realizar es básicamente a grandes rasgos.

La dieta del pulpo en aguas de Gran Canaria es eminentemente carnívora, lo cual coincide con lo ya descrito en otras áreas geográficas (Guerra, 1978; Boletzky & Hanlon, 1983). En la actualidad existen muchas evidencias que no dejan duda de la alimentación carnívora de todas las especies de cefalópodos (Ambrose, 1984; Lam & Chiu, 1985; Aronson, 1989; Guerra, 1992; Villanueva, 1993; Hernández-García, 1995; Cortéz *et al.*, 1995; Boyle, 1997; Solis-Ramírez, 1997; Hartwick & Barriga, 1997; Vincent *et al.*, 1998), incluyendo las formas fósiles (Boyle, 1983). La mayoría predan sobre una gran variedad de presas, crustáceos, moluscos y peces y, en menor medida, equinodermos, poliquetos y sifonóforos. Además, Hatanaka (1979) constató que el pulpo presenta ritmos circadianos de predación, variando el tipo de presas con la hora del día y con la profundidad. En este mismo sentido, Nigmatullin y Ostapenko (1976) ya habían observado que en las primeras horas de la mañana los poliquetos y cefalópodos (*Sepia* spp., *Loligo* spp., *Octopus* spp.) eran las presas favoritas. Curiosamente, Forsythe & Hanlon (1997) también observaron que *Octopus cyanea* se alimentaba normalmente durante las primeras horas de la mañana y nuevamente después del mediodía.

El pulpo común se muestra como un predador oportunista, capaz de sobrevivir sin comer durante largos períodos, movilizándolo sus proteínas musculares para sus costes metabólicos (Boletzky & Hanlon, 1983). Esto último es especialmente patente en las hembras, las cuales no se alimentan durante todo el período de incubación de la puesta (Wodinsky, 1978; Mangold-Wirz, 1983). Sin embargo, por regla general el pulpo es un predador muy activo, especialmente durante la noche (Guerra, 1992). En Gran Canaria, esta actividad predatoria queda reflejada en la alta proporción de peces que forman parte de la dieta (entre el 24.44 y el 53.35%). Estos altos porcentajes contrastan con los datos proporcionados por Guerra (1978), donde los peces sólo representaron el 12% de la dieta de pulpos capturados en el Mar Catalán. También en el Mar Mediterráneo, otros autores (Sánchez & Obarti, 1993; Quetlas *et al.*, 1998) observaron que los peces constituyen entre el 6.5 y el 27 % de la dieta de *Octopus vulgaris*. Por otro lado, Nigmatullin & Ostapenko (1976), observaron que la contribución de los peces a la dieta de pulpos capturados en profundidades comprendidas entre los 15 y 80 m, en el Noroeste africano, fue del 29.5%. En este mismo área, Hatanaka (1979) observó que los peces representaban entre el 19 y 34% de la dieta.

La explicación de la alta contribución de los peces a la dieta de los pulpos capturados en Gran Canaria puede radicar, en parte, en el tipo de aparejo utilizado en la pesca. La nasa es un tipo de trampa diseñada para la captura de peces demersales, siendo las especies objetivo los espáridos, múlidos, monacántidos, escáridos, etc. (Bas *et al.*, 1995; Mancera-Rodríguez, 2000). El pulpo puede entrar dentro de las nasas atraído por los peces atrapados en ellas y, una vez dentro, los consume con cierta facilidad. Ésto explicaría la presencia en la dieta de peces con cierto grado de movilidad como las salemas (*Sarpa salpa*), chopas (*Spondyllosoma cantharus*) y brechas (*Pagellus erythrinus*), aunque predominen en frecuencia especies de ambientes bentónicos como los salmonetes (*Mullus surmuletus*) y rascacios (*Scorpaena* spp). Sin embargo, tampoco se puede descartar la predación nocturna sobre las mismas. Por otro lado, la presencia de otolitos de góbidos (*Gobius niger*) (hasta 37 en un único estómago) muestra también que parte de la actividad predatoria de esta especie se realiza en aguas somera y charcos intermareales, donde los góbidos son de fácil acceso para los pulpos. Lo cual refleja, indirectamente, la presencia de migraciones, posiblemente diarias, entre las zonas intermareales y aguas más profundas (más de 10 metros de profundidad) donde se efectúa la actividad pesquera artesanal.

Quizás el resultado más llamativo de los obtenidos en agua de Gran Canaria es la elevada incidencia del canibalismo. La predación del pulpo sobre individuos de su misma especie llega a representar entre el 3.19 y el 29.44% de la dieta, lo cual puede ser igualmente causado por el aparejo utilizado. Ésto contrasta con los resultados de Nigmatullin & Ostapenko (1976), los cuales dan valores de canibalismo del orden del 6.0% para pulpos capturados en la costa noroeste de África. En este mismo área, Hatanaka (1979) da valores de canibalismo que oscilaron entre el 4 y 13%. Mientras que en el Mediterráneo, estos valores no superan el 10 % (Sánchez & Obarti, 1993). Los valores más intensos de canibalismo se dan durante los periodos próximos a la reproducción y en especial entre las hembras juveniles. Es probable que durante la reproducción aumente la probabilidad de ingestión de puestas o de individuos juveniles, como consecuencia de las luchas por las madrigueras donde depositar las mismas.

Los crustáceos son un grupo de presas muy característicos de la dieta de los pulpos y su importancia oscila entre el 9.73 y 24.11 %. Sin embargo, en Gran Canaria el papel de los crustáceos se ve relativamente disminuido en comparación con los resultados obtenidos en otras áreas geográficas. Guerra (1978) analizó los contenidos estomacales de esta especie en el Mar Catalán, obteniendo que el 80 % de la comida consistió en crustáceos, variando las especies con la profundidad y el tipo de substrato. También en el Mar Mediterráneo, otros autores (Sánchez & Obarti, 1993; Quetlas *et al.*, 1998) observaron que los crustáceos constituían entre el 59 y 76 % de la dieta de esta especie. Por otro lado, Nigmatullin & Ostapenko (1976) obtuvieron que la dieta de *Octopus vulgaris* en la costa noroeste de África se basa en crustáceos (61.5 %). Sin embargo, y en contraposición, Hatanaka (1979) observó que los crustáceos representaron entre el 7 y 16 % de la dieta del pulpo, en la misma zona geográfica. Mather & Nixon (1995) y Boyle (1997) observaron un elevado número de crustáceos (cangrejos, gambas, langostas, etc.) en los contenidos estomacales de los pulpos.

La predación sobre otros moluscos, especialmente gasterópodos, es poco significativa en aguas de Gran Canaria, aunque posiblemente el método de pesca haya distorsionado sensiblemente los resultados. Probablemente, los pulpos ejercen una mayor predación sobre bivalvos y gasterópodos, ya que es muy frecuente observar como en las

proximidades de las madrigueras se encuentran gran cantidad de conchas, especialmente de orejas de mar (*Haliotis coccinea canariensis*). Estas acumulaciones de residuos de la alimentación son frecuentes en las especies del género *Octopus* (Ambrose, 1983). Según Ambrose & Nelson (1983), los moluscos representan el 80 % de la dieta de *O. vulgaris* en la costa mediterránea francesa, causando el 60 % de la mortalidad de *Pitaria chione*, *Venus verrucosa* y *Haliotis tuberculata*, tras perforar sus conchas. Nigmatullin & Ostapenko (1976) dan valores de predación sobre moluscos del 6.3%, para el noroeste africano. Estos valores son similares a los que obtuvieron Sánchez & Obarti (1993) en aguas del Mediterráneo. Sin embargo, Hatanaka (1979) da valores de predación sobre gasterópodos y bivalvos entre el 45 y 60%. En aguas de Sudáfrica, McQuaid (1994) observó que el pulpo común preda principalmente sobre mejillones. Los mejillones pequeños eran simplemente abiertos, mientras que los grandes eran inicialmente perforados y luego abiertos. Este autor observó que los pulpos mayores de 500 g predaban sobre mejillones de gran talla, mientras que los individuos pequeños obtenían su alimento de mejillones pequeños, debido a que eran incapaces de arrancar los más grandes de las rocas. En las Islas Vírgenes, Boletzky & Hanlon (1983) encontraron también un amplio número de especies de moluscos en la dieta de *O. vulgaris*.

La presencia ocasional de material vegetal en la dieta del pulpo es un dato nuevo, que no necesariamente implica una alimentación herbívora o mixta. La ingestión de este material puede ser accidental como consecuencia de la alimentación sobre crustáceos u otros moluscos que habitan en las praderas de fanerógamas o en zonas de algas. Sin embargo, es también probable que el pulpo, al igual que hacen muchos animales carnívoros, ingiera algas de forma periódica como una forma de facilitar la actividad intestinal en la eliminación de elemento no digeribles tales como espinas, otolitos, escamas, picos, etc.

Mientras que la competencia trófica entre individuos de ambos sexos es alta, ésta es moderada entre adultos y juveniles. La menor competición trófica inter-sexual se da durante el otoño, período en el cual los machos se alimentan mayoritariamente de peces, mientras que las hembras lo hacen de individuos de su misma especie (canibalismo). Ésto puede ser debido a una diferenciación del comportamiento de ambos sexos motivada por la reproducción. Por otro lado, los adultos y juveniles entran en fuerte competencia por el alimento durante el invierno y la primavera, cuando los peces son el alimento principal de

ambos grupos de tallas y coincidir ambos estadios en las aguas someras de la Isla. En cambio, la competencia es relativamente baja en verano y otoño, cuando los juveniles se alimentan de crustáceos mientras los adultos lo hacen mayoritariamente de peces. Además, existe una importante tasa de canibalismo durante el otoño en la dieta de los juveniles, la cual no se da entre adultos. Estas diferencias en los hábitos alimentarios está motivada por la segregación espacial entre los adultos y juveniles, la cual es más acusada en el período no reproductivo, cuando los adultos se localizan en aguas más profundas que los juveniles.



5. CRECIMIENTO

5. CRECIMIENTO

5.1. Introducción.

El crecimiento constituye una de las características más complejas del organismo, que de forma simple se puede definir como el incremento en peso o talla con el tiempo. La mayoría de los estudios de crecimiento de animales acuáticos han sido realizados en peces y moluscos bivalvos. Las grandes similitudes existentes entre peces y cefalópodos (Packard, 1972) permiten hacer comparaciones en aspectos relativos al crecimiento. Sin embargo, mientras que los peces suelen vivir muchos años y crecer lentamente, los cefalópodos tienen una longevidad que generalmente no supera los dos años y su ritmo de crecimiento es mucho más rápido.

El crecimiento de los individuos se va haciendo progresivamente más lento al aumentar la edad, pero no cesa enteramente con el paso del tiempo (Pitcher & Hart, 1982; Forsythe & Van Heukelen, 1987). Generalmente, la tasa de crecimiento es mayor inmediatamente después del nacimiento y cae casi exponencialmente a medida que crece el cuerpo. En cefalópodos, la tasa de crecimiento permanece casi constante en rangos de talla varios órdenes de magnitud por encima de la de nacimiento. Después de este período inicial de crecimiento exponencial sostenido, la tasa de crecimiento decrece con la edad, pero el descenso no es tan rápido.

La relación de talla no es el único factor que influye en la tasa de crecimiento, también los parámetros biótico y el ambiente influyen en la actividad del organismo y en el crecimiento a través de sus efectos en el metabolismo (Brett, 1979). Las tasas de crecimiento y la eficiencia no están sólo influenciadas por la actuación de cada uno de estos factores de forma independiente. La relación de tallas influye fuertemente en el ritmo de crecimiento, pero la temperatura modera esta influencia y cambia la respuesta (Forsythe & Van Heukelen, 1987).

Los estudios de laboratorio han mostrado que el crecimiento de los octópodos bentónicos y loliginidos ocurre en dos fases a lo largo del ciclo de vida (Forsythe & Van Heukelen, 1987). La primera fase del crecimiento es exponencial y continúa de forma

constante a una tasa de entre el 4 y 8%, dependiendo de la especie (Forsythe, 1984). La segunda fase es logarítmica y dura hasta el final de la vida del individuo. En esta última fase, el ritmo de crecimiento se ralentiza de forma progresiva, aunque el crecimiento no parece ser asintótico (Forsythe & Van Heukelen, 1987). En muchos animales, el paso de una etapa a otra sucesiva se caracteriza por algún tipo de crisis o discontinuidad más o menos importante en el ritmo de crecimiento (Lorenzo, 1992; Castro & Hernández-García, 1995). En orden decreciente de importancia, pueden distinguirse diferentes tipos de modificaciones durante el desarrollo relacionadas con estas crisis, la metamorfosis, variaciones bruscas en la forma del cuerpo, importantes cambios fisiológicos y variaciones en la tasa de crecimiento. Los cefalópodos, exceptuado *Nautilus*, se distinguen de otros organismos pluricelulares en que la duración de la fase adulta es muy corta. Cuando se dan condiciones óptimas, los juveniles crecen rápidamente, maduran, se reproducen una vez y mueren (Mangold-Wirz, 1983).

Otra característica del crecimiento de muchos organismos marinos es su gran variabilidad estacional, sobre todo en zonas templadas del planeta, donde el crecimiento suele ser más lento en invierno que en verano (Boletzky & Hanlon, 1983). La temperatura acelera los procesos metabólicos (Forsythe & Van Heukelem, 1987) aumentando las tasas de crecimiento, con lo que también se anticipa la talla o la edad de primera madurez y puede disminuir la longevidad. Además, la temperatura durante el crecimiento produce un efecto sobre la talla final. Es decir, los animales en sus límites geográficos más fríos tienden a alcanzar tallas mayores (Ricker, 1979; Hernández-García & Castro, 1998). Sin embargo, no siempre es la temperatura el factor que regula la velocidad del crecimiento, pueden también afectar el fotoperíodo, el régimen de lluvias, la disponibilidad de alimento o la densidad de la población (Boletzky & Hanlon, 1983; Forsythe & Van Heukelem, 1987).

El objetivo de este capítulo es proporcionar los parámetros de crecimiento de *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria, así como determinar si existen diferencias entre sexos. Además, se propone un nuevo método de determinación de la edad a partir de señales de bandas sucesivas en las paredes laterales de los picos.

5.2. Material y métodos

5.2.1. Determinación de la edad.

En *Octopus vulgaris* y otras especies de cefalópodos de aguas someras, se han descrito patrones regulares de actividad y de algunas evidencias de ritmos endógenos inducidos por los ciclos de luz y oscuridad, tanto en animales silvestres como mantenidos en el laboratorio (Cobb *et al.*, 1995). Estos ritmos endógenos se pueden reflejar en las estructuras quitinosas tales como los picos (Raya & Hernández-González, 1998) o en las deposiciones de calcio en el estatolito. Los estatolitos son las estructuras duras más comúnmente utilizadas en cefalópodos para la estimación de la edad (Lipinski, 1986, 1993; Arkhipkin, 1993, entre otros), aunque también ha sido descrita la presencia de anillos concéntricos en la concha interna y lentes oculares (Gonçalves, 1993). Los picos han sido utilizados por Raya & Hernández-González (1998) con este mismo propósito.

Con objeto de determinar la edad se seleccionaron 302 ejemplares de pulpo común capturados entre enero de 1998 y mayo de 1999. Se extrajeron los picos de cada animal, los cuales se guardaron en alcohol etílico al 70%. Cada una de las dos partes, inferior (pico inferior) y superior (pico superior), que conforman el pico de cada pulpo fueron seccionadas siguiendo el plano sagital, con objeto de obtener dos mitades simétricas de cada parte (Fig. 5.1). Cada sección fue limpiada con agua y una vez humedecidas se eliminó la mucosa que recubre la parte interna de la pared lateral de cada sección.

Se contabilizó el número de bandas sucesivas que aparecen en la parte interna de la pared lateral del pico superior (Fig. 5.1), desde la área donde se inicia el rostrum hasta la zona opuesta de la pared, utilizando un microscopio estereoscópico Olympus SZ60. El pico inferior no fue utilizado para la lectura de edades debido a que muestra un patrón de formación de bandas más difícil de contabilizar. Igualmente, se midió las distancias entre bandas en diferentes zonas de la pared lateral, con objeto de determinar posibles variaciones en el ritmo de deposición de las bandas de crecimiento.

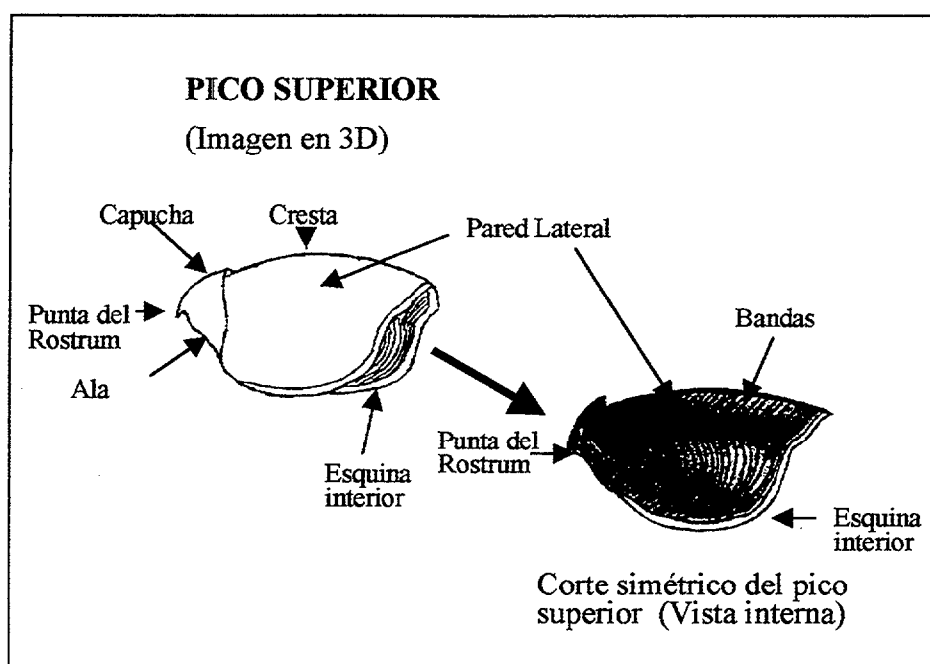


Fig. 5.1. Corte simétrico siguiendo el eje sagital del pico superior de *Octopus vulgaris*.

La edad en días de cada espécimen fue expresada como el número de bandas contadas sobre la cara interna de la pared lateral. Las bandas de cada pico fueron contadas tres veces, y se descartaron todos aquellos en los cuales las lecturas no mostraron al menos dos coincidentes.

Los datos obtenidos de la lectura directa de los picos fueron agrupados en clases de edad mensuales, de forma que la cohorte de nacimiento más reciente está compuesta por los juveniles de edad I (0-30 días), II (30-60 días), etc.

La validación del método de lectura de edad se estableció a través de una comparación entre los datos de los incrementos diarios obtenidos en la pared lateral de los picos y los días de vida de paralarvas cultivadas. Las paralarvas de pulpo se obtuvieron de experimentos de cultivos realizados por el Dr. Vicente Hernández-García (Inst. Pesq. Mar., Gdynia, Polonia) y Ana Y. Martín Gutiérrez, en julio de 1997 y en junio y julio de 1999. Las paralarvas procedían de puestas depositadas por hembras en madrigueras de plástico (pulperas) en un tanque de 12000 litros. El período de incubación de los racimos de huevos duró entre 25 y 30 días a una temperatura del agua que osciló entre 19 y 22 °C. Una vez eclosionadas, éstas fueron transferidas a cubetas de

12 litros con flujo de agua abierto. Se registró la fecha de eclosión y muerte de cada paralarva. El fondo de las cubetas fue sifonado diariamente para retirar los individuos muertos. Durante el período de cultivo, las paralarvas fueron alimentadas con zoeas de *Pachygrapsus marmoratus* (Crustacea: Brachyura) (Hernández-García *et al.*, 2000). La supervivencia de las paralarvas utilizadas osciló entre 3 y 25 días.

De los 760 ejemplares muestreados, 27 fueron paralarvas cultivadas a las que se les extrajo el pico con objeto de cuantificar el número de bandas sucesivas que presentaba la parte interna de la pared lateral de los mismos y contrastarla con la longevidad que habían mostrado cada una de ellas. Debido a la falta de pigmentación en los picos de las paralarvas, las bandas fueron contabilizadas utilizando un microscopio Leitz Labortlax S.

Por otro lado, también se realizó la validación de las edades de los individuos en fase bentónica a través del análisis de frecuencias de tallas.

Posteriormente, y una vez establecida la edad por los métodos anteriormente citados, a cada individuo se le agrupó dentro de una clase de edad. Se diseñó la clave talla-edad relacionando en una tabla de doble entrada las tallas en intervalos de 10 milímetros de diferencia y los grupos de edad en meses. Con los datos obtenidos se ajustó la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957), mediante un análisis de regresión no lineal iterativo, utilizando el algoritmo de Marquardt.

Los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy estacional se obtuvieron aplicando el análisis de los datos de longitud por clase de edad, utilizando el programa informático FISAT (The FAO-ICLARM Stock Assessment Tool; Gayanilo *et al.*, 1994). La expresión de la ecuación de von Bertalanffy estacional se define del siguiente modo:

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{(-K(t-t_0) + St + St_0)}] \quad (1)$$

donde, $St = (C \cdot K / 2\pi) \sin(2\pi(t - t_s))$; $St_0 = (C \cdot K / 2\pi) \sin(2\pi(t_0 - t_s))$; $t_s = WP + 0.5$.

5.2.2. Determinación del crecimiento (análisis de frecuencia de talla).

Los valores de la longitud ventral del manto fueron agrupados en intervalos de 1 centímetro y sus frecuencias se distribuyeron por meses. A las frecuencias así distribuidas les fue aplicada la metodología del análisis de progresión modal (APM). Esta metodología infiere el crecimiento a partir de cambios temporales en las modas o medias de las frecuencias de longitudes. El APM requiere tres fases: (1) descomposición de la distribución en sus componentes para identificar las medias, (2) identificación subjetiva y “enlazar” las medias que se perciban como pertenecientes a una misma cohorte y (3) uso de los incrementos de crecimiento y los datos de talla a una edad relativa resultantes de los “enlaces” para estimar los parámetros del crecimiento.

Para la realización del APM se utilizó el programa FISAT (Gayanilo *et al.*, 1994), el cual presenta dos métodos para descomponer las distribuciones de frecuencia de tallas: el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) y el NORMSEP (Hasselbland, 1966; Abrahamson, 1971, Pauly & Caddy, 1985). En primer lugar, se separaron los componentes normales correspondientes a clases de edad de cada distribución mensual de frecuencia de talla. Para ello se aplicó el método de Bhattacharya (1967), que utiliza las diferencias de los logaritmos de las frecuencias de tallas de dos clases consecutivas, para obtener una serie de líneas rectas correspondientes a los componentes de la curva de Gauss. De este modo, se obtiene la longitud media y su desviación estándar. Se consideró para los cálculos cada una de las distribuciones mensuales de frecuencias de tallas en intervalos de clase constantes. El FISAT, tras la identificación visual de las frecuencias que se perciben como pertenecientes a un grupo de edad a partir de gráficos, proporciona para cada grupo de edad identificado, la talla media, el tamaño de la población (en número), la desviación estándar y el índice de separación (IS). El IS ha de presentar un valor superior a 2 (valor crítico) para que la diferencia entre grupos de edad consecutivos sea significativa.

Posteriormente, se utilizó el método NORMSEP (Hasselbland, 1966; Abrahamson, 1971; Pauly & Caddy, 1985) que aplica el concepto de máxima probabilidad de separación de los componentes de frecuencias de talla distribuidos normalmente y que sirve para reajustar los cálculos obtenidos inicialmente con el método

de Bhattacharya. Con este propósito, el programa FISAT (Gayanilo *et al.*, 1994) requiere igualmente datos de tallas agrupados en intervalos constantes y el número de grupos de edad esperados con sus respectivas tallas medias. A partir de aquí, se obtiene para cada clase de edad la talla media reajustada, tamaño de la población (en número), desviación estándar y un índice de separación (IS) entre grupos.

Seguidamente, se estimó la longitud asintótica (L_{∞}) de la ecuación de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957) y, en general, los parámetros de crecimiento. Para ello se usaron métodos diferentes que utilizan los datos de incremento en crecimiento en un intervalo de tiempo, obtenidos a través de la separación de medias mensuales entre los grupos de talla. El método de Gulland & Holt (Gulland & Holt, 1959) permite una estimación preliminar de estos parámetros mediante incrementos periódicos de crecimiento. En la ecuación de von Bertalanffy, la tasa de crecimiento disminuye linealmente con la longitud, llegando a 0 en la longitud asintótica. Los otros tres métodos utilizados son el método de Munro (Munro, 1982), el método de Fabens (Fabens, 1965) y el método de Appeldoorn (Appeldoorn, 1987; Soriano & Pauly, 1989). Este último permite, mediante la utilización de incrementos de talla, obtener la estimación de los parámetros de oscilación estacional de la ecuación de von Bertalanffy, aplicando el programa ELEFAN I (Gayanilo *et al.*, 1994).

También se estimó la longitud asintótica (L_{∞}) de la ecuación de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957) a través del método de Wetherall *et al.* (1987). Para ello se empleó el programa ELEFAN II (Gayanilo *et al.*, 1989).

El valor obtenido por el método de Wetherall *et al.* (1987) fue utilizado como entrada inicial en el análisis de frecuencias de tallas. Mediante el método de Pauly & David (1981) se ajustó una curva de crecimiento a las clases modales de las distribuciones de frecuencia de tallas correspondientes a todo el período de estudio. Dicho método consiste en reestructurar las frecuencias de talla a fin de enfatizar los picos modales y, sobre las distribuciones obtenidas, trazar curvas de crecimiento para seleccionar la que pasa por el mayor número de picos. Para ello, se utilizó el software ELEFAN I (Gayanilo *et al.*, 1994) que usa una forma modificada de la ecuación de von Bertalanffy, incluyendo oscilaciones estacionales (Pauly & Gaschütz, 1979) [ver ecuación (1)].

La ecuación (1) es la expresión de la ecuación de von Bertalanffy pero con el término adicional $(C \cdot K / 2\pi) \sin(2\pi (t - t_s))$. Este término provoca oscilaciones estacionales en la tasa de crecimiento mediante cambios en t_0 durante el año. El parámetro C representa la amplitud de la oscilación, generalmente entre 0 y 1. Cuando $C=0$ la tasa de crecimiento no varía estacionalmente y cuanto mayor sea C , más pronunciadas serán las variaciones estacionales del crecimiento. Cuando $C=1$ la tasa de crecimiento será igual a cero en el punto de invierno (WP) (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Por su parte, el punto de invierno oscila entre 0 y 1 y designa el período del año (expresado como una fracción de un año) cuando el crecimiento es mínimo (Pauly, 1987). El programa presenta también un índice de ajuste (R_n), el cual es similar al coeficiente de correlación. Cuando más cercano sea su valor a 1 mayor será la variación explicada por el modelo.

Se debe tener en cuenta que el programa asume que las muestras son representativas de la población, que las diferencias en longitud son debidas principalmente a diferencias en la edad, que el crecimiento es similar cada año, es decir, no hay factores que introduzcan cambios notables en el crecimiento entre años, y que la ecuación de von Bertalanffy de crecimiento oscilatorio proporciona una aproximación apropiada para describir el crecimiento (Pauly & David, 1981; Gayanilo *et al.*, 1989).

Para la curva obtenida se calculó el valor del índice de actividad de crecimiento (θ) (Pauly & Munro, 1984), a fin de establecer comparaciones entre esa curva y la estimada por lectura directa. La expresión de dicho índice es:

$$\theta = 2(\log L_{\infty}) + \log K \quad (2)$$

5.2.3. Determinación del Factor de Condición.

El factor de condición (K_n) indica la relación existente entre el volumen del animal con relación a su talla y es un indicador del buen estado (saludable). Éste se calcula como el cociente entre el peso real y el peso teórico (obtenido a partir de la ecuación talla-peso)

(Anderson & Gutreuter, 1983), y da una idea de si el animal ha ganado (acumulación de proteínas y grasas de reserva) o ha perdido peso (ej. debido a la puesta) (Lorenzo, 1992). Anualmente ocurre un cambio estacional en el factor de condición a medida que el individuo desarrolla sus gónadas (especialmente las hembras). A medida que éstas crecen el animal se vuelve relativamente más pesado, de forma que b aumenta. Después de la freza el individuo pierde peso de forma que b decrece.

El factor de condición relativo (K_n) fue calculado de la siguiente forma: $K_n = (P/P_t) \cdot 100$ (Anderson & Gutreuter, 1983), donde P_t es el peso teórico estimado para un individuo de igual talla a partir de la ecuación talla-peso.

5.3. Resultados.

5.3.1. Distribución temporal de las frecuencias de talla.

La talla de los ejemplares fue tomada como LVM (longitud ventral del manto) y como LDM (longitud dorsal del manto), presentando ambas una relación de tipo lineal (Fig. 5.2).

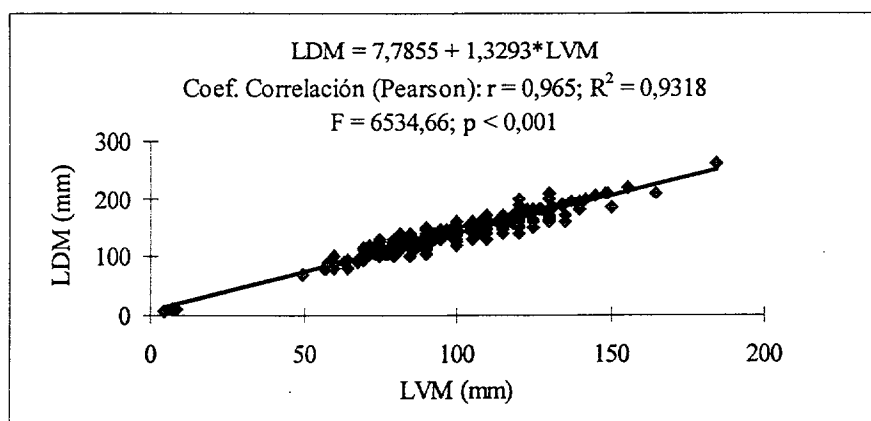
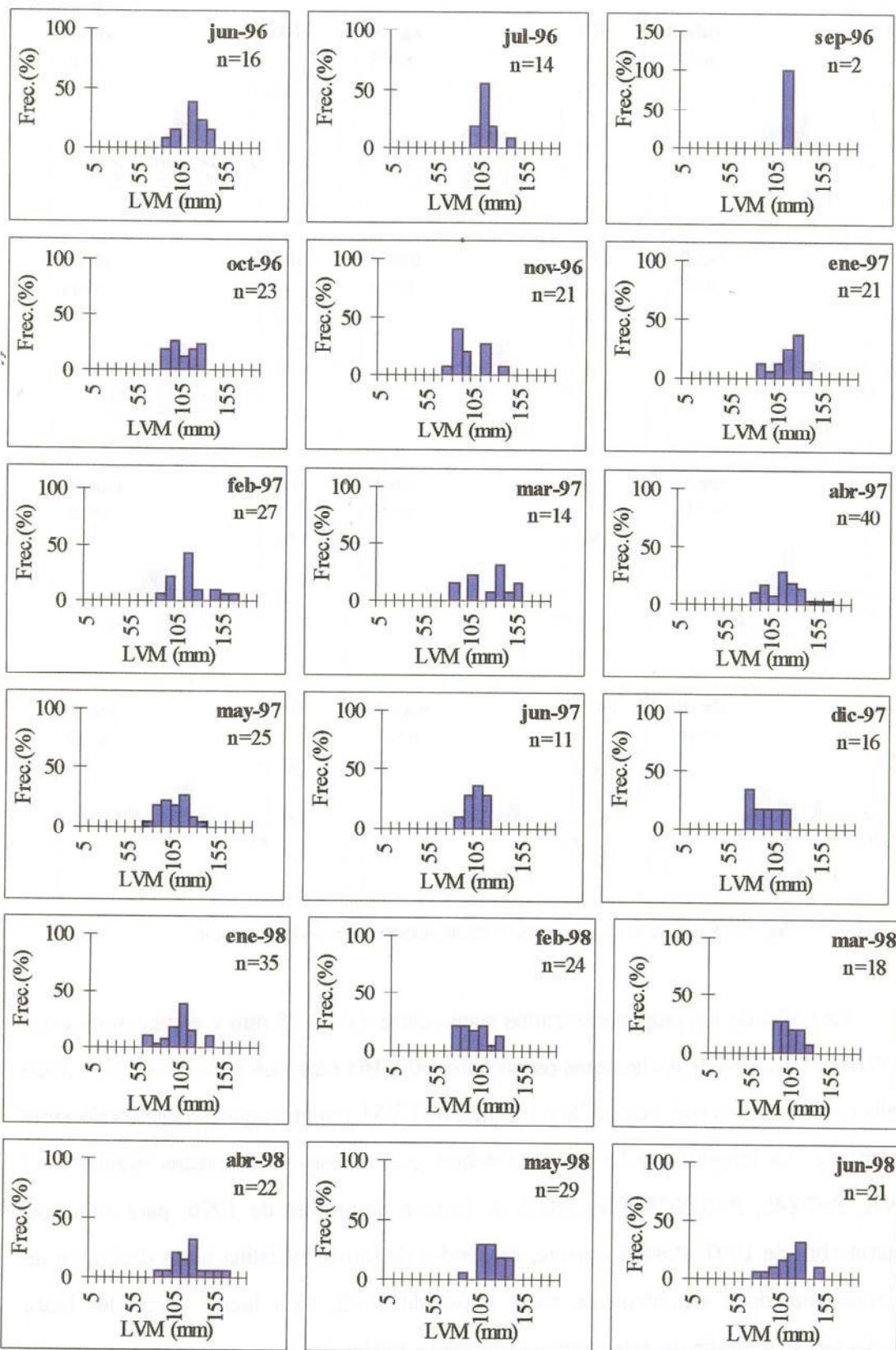


Fig 5.2. Relación entre las longitudes dorsal (LDM) y ventral (LVM) del manto de *Octopus vulgaris*.

Las tallas (LVM) fueron agrupadas por meses a lo largo del período de estudio. De esta manera se obtuvieron las distribuciones de frecuencias de tallas mensuales de los individuos capturados (Fig. 5.3).



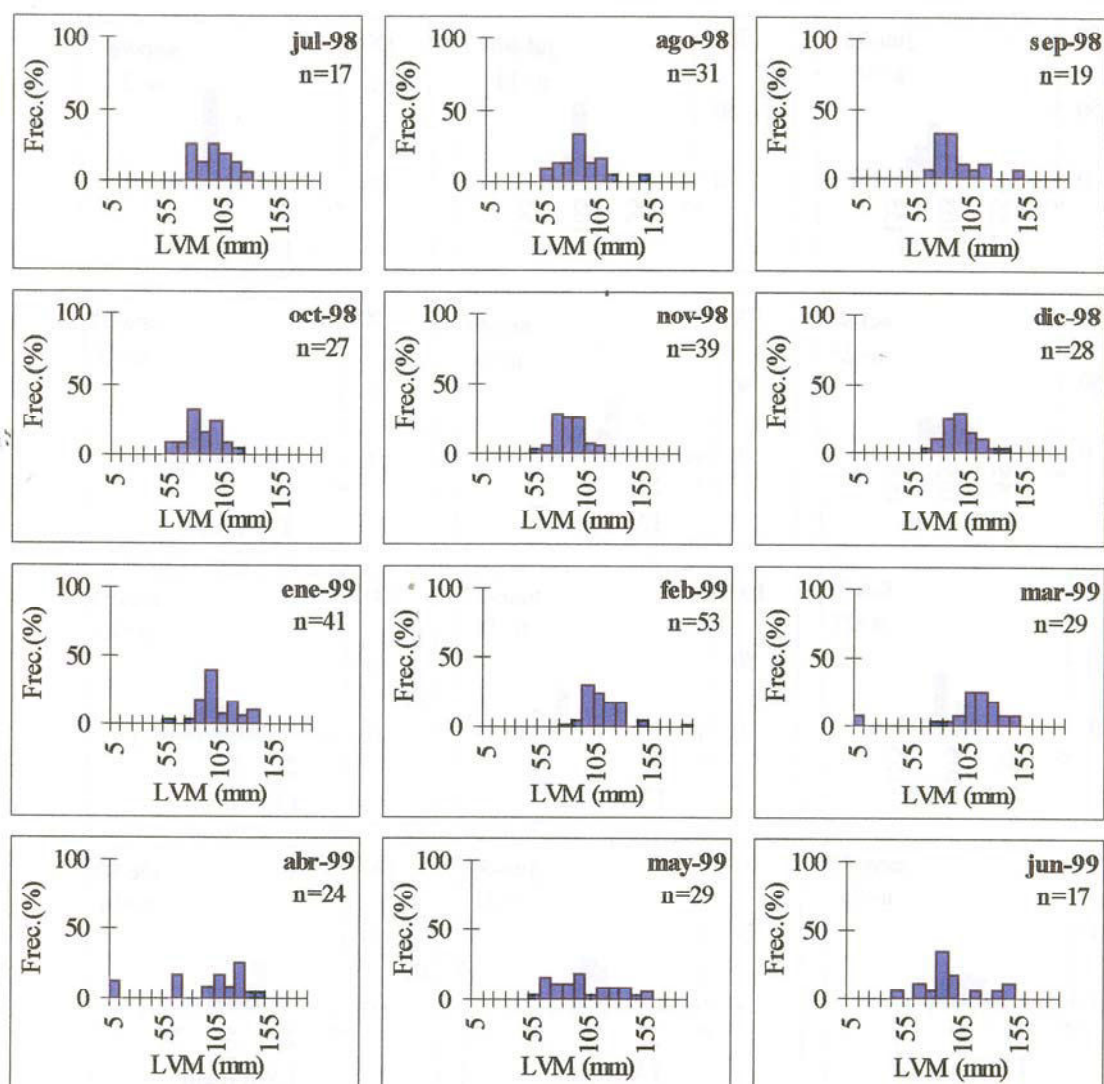


Fig. 5.3. Frecuencia de las clases de tallas durante el periodo de estudio.

La LVM de los pulpos analizados osciló entre 4.8 y 165 mm y el peso total entre 0.38 y 3926 g. La LVM de las hembras osciló entre 60 a 165 mm y un peso entre 250 a 3926 g. La talla de los machos varió entre 58 y 160 mm de LVM, mientras que el peso osciló entre 200 y 3600 g. La longitud media de los machos, que muestran diferencias significativas (ANOVA, $F=7.845$; $P=0.0078$), descendió de junio a noviembre de 1996, para aumentar luego hasta abril de 1997. Posteriormente, descendió de forma paulatina hasta diciembre de 1997, incrementándose seguidamente hasta mayo de 1998, para luego descender hasta octubre de 1998. A partir de este punto, la longitud media se incrementó hasta marzo de 1999 y posteriormente descendió hasta junio de ese mismo año. En las hembras, también se observó diferencias significativas (ANOVA, $F=5.174$; $P=0.038$), la talla media disminuyó de junio de 1996 a noviembre de ese mismo año, a partir de la cual se produjo un aumento hasta

marzo de 1997. Posteriormente, la talla media disminuyó de enero a febrero de 1998, y seguidamente aumentó hasta abril y decreció hasta agosto de 1998. A partir de septiembre de ese año, la talla media aumentó progresivamente hasta abril de 1999 (Fig. 5.4).

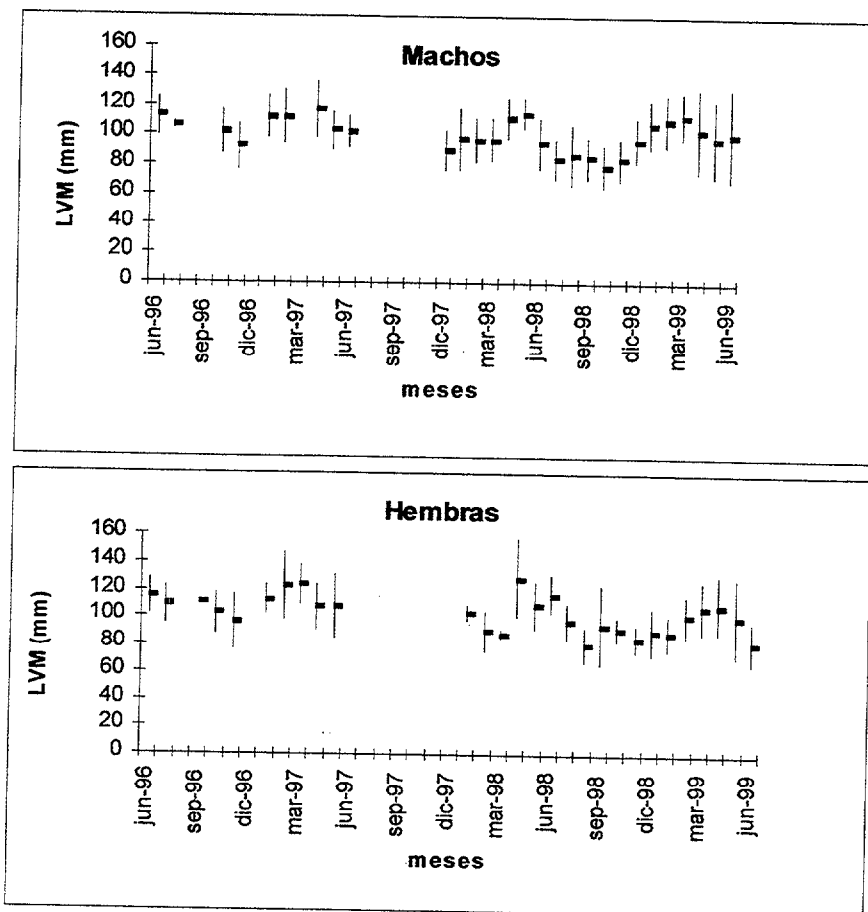


Fig. 5.4. LVM media y desviación estándar para machos y hembras de *Octopus vulgaris*.

Estacionalmente, los machos mostraron diferencias significativas durante el período de estudio (ANOVA, $F=6.043$; $P=0.0199$). En los machos se observó una talla media máxima durante el invierno y la primavera de 1997 y en la primavera de 1998. A partir de la primavera de 1998 la talla media disminuyó hasta el otoño de ese mismo año. Posteriormente, la talla media se incrementa hasta la primavera de 1999. En las hembras se observa la misma situación que en los machos, es decir, la talla media máxima se registra en el invierno y la primavera de 1997 y en la primavera de 1998. Posteriormente, ésta desciende gradualmente hasta el otoño de ese mismo año. A partir de aquí, la talla media aumenta progresivamente hasta la primavera de 1999 y descende seguidamente en el verano de ese año (Fig. 5.5).

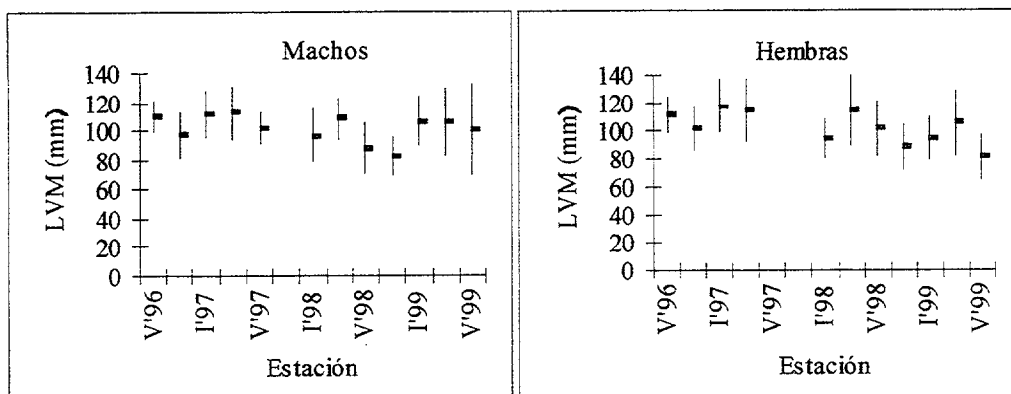


Fig. 5.5. Serie temporal por estaciones de la LVM media de machos y hembras de *Octopus vulgaris* (I= invierno y V=verano).

Los pesos totales obtenidos mensualmente en machos y hembras muestran una progresión temporal similar a la obtenida por las tallas (Fig. 5.6)

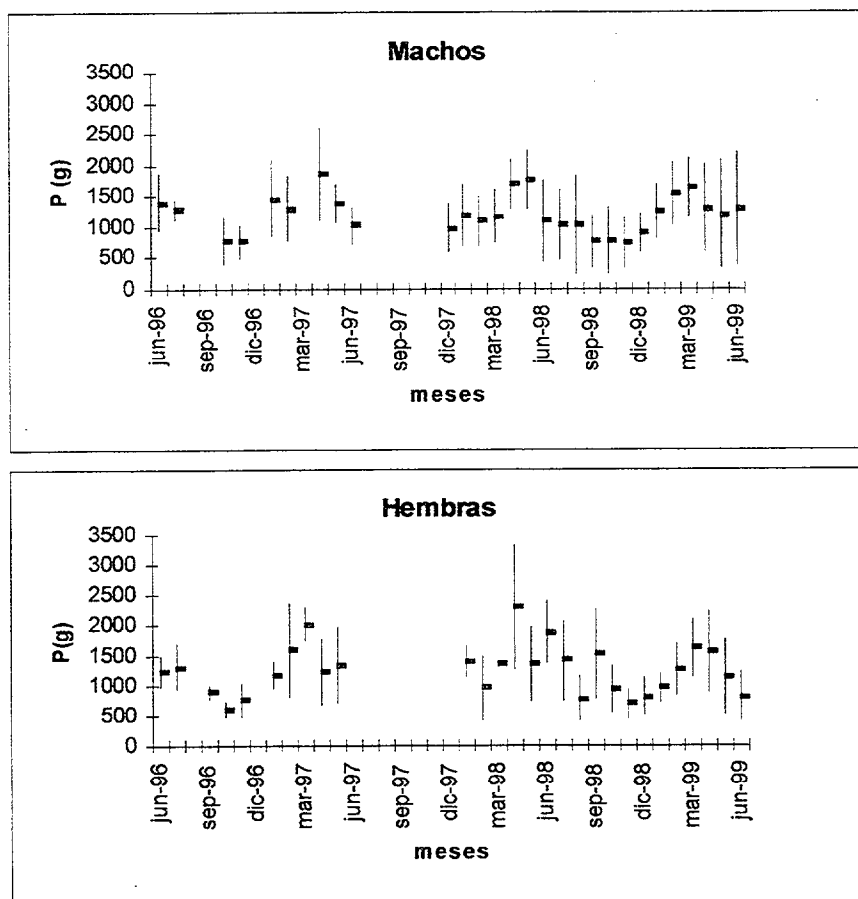


Fig. 5.6. Variación temporal mostrada por los pesos totales medios (P), en gramos, para machos y hembras de *Octopus vulgaris*.

Analizando la distribución por tallas entre ambos sexos se observaron diferencias intersexuales durante 1998 (aunque no significativas) y 1999 (ANOVA, $F= 6.82$, $p=0.00977$), siendo mayores los machos que las hembras. Igualmente, existen las mismas diferencias significativas (Kruskal Wallis ANOVA test, $H= 5.156$, $p=0.0232$) en los pesos totales durante el mismo período.

La talla media de los ejemplares capturados por la flota con base en el puerto de Mogán fueron significativamente mayores en comparación con los obtenidos en barcos con base en Arguineguín (ANOVA, $F=4.539$, $p=0.03364$). Sin embargo, no se apreciaron diferencias en las tallas y pesos medios mostrados por los machos y hembras de tallas comerciales capturados por ambas flotas. La diferencia encontrada radica en la presencia de juveniles muy pequeños, no comercializados y que generalmente pasan desapercibidos para los pescadores, que fueron seleccionados en muestras obtenidas directamente de los aparejos levados por barcos de Arguineguín.

5.3.2. Relación Longitud Ventral del Manto/Peso total.

La relación talla-peso fue calculada para el conjunto de individuos muestreados y para ambos sexos por separado (Fig. 5.7). Se obtuvieron las siguientes relaciones talla-peso: $P=0.0007 \cdot LVM^{3.096}$ ($N=760$, $R^2 = 0.986$) para todos los individuos muestreados, $P=0.0007 \cdot LVM^{3.112}$ ($N=513$, $R^2 = 0.99$) para los machos y $P=0.0007 \cdot LVM^{3.098}$ ($N=279$, $R^2 = 0.989$) para las hembras. Aplicando el análisis de comparación de pendientes en las relaciones talla-peso en ambos sexos se observa que no existen diferencias significativas ($p=0.21$). Posteriormente, el análisis de la covarianza tampoco indicó diferencias significativas entre ambos sexos (ANCOVA, $p=0.421$). Ésto significa que los machos fueron ligeramente más pesados que las hembras a una talla dada, aunque no significativamente. Las pendientes de las regresiones talla-peso indicaron una alometría positiva en el crecimiento de ambos sexos (Fig 5.7)

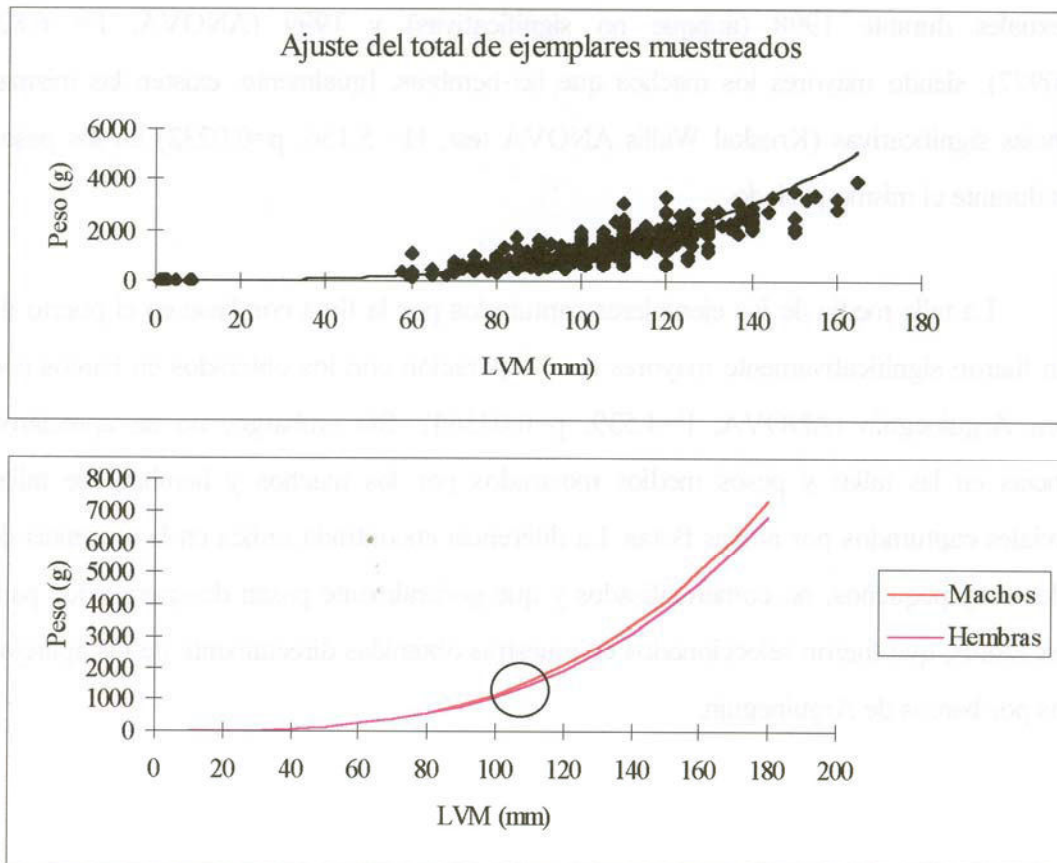


Fig. 5.7. Relación peso-LVM para el total de ejemplares, machos y hembras de *Octopus vulgaris*.

5.3.3. Factor de condición.

Los valores del factor de condición (K_n) oscilaron entre 0.33 y 2.38 en las hembras y entre 0.46 y 1.52 en machos (Fig. 5.8). Los machos mostraron desde diciembre de 1997 a junio de 1999 un máximo de K_n en agosto de 1998 y otro secundario en marzo de 1998. Las hembras mostraron máximos de K_n en marzo y septiembre de 1998.

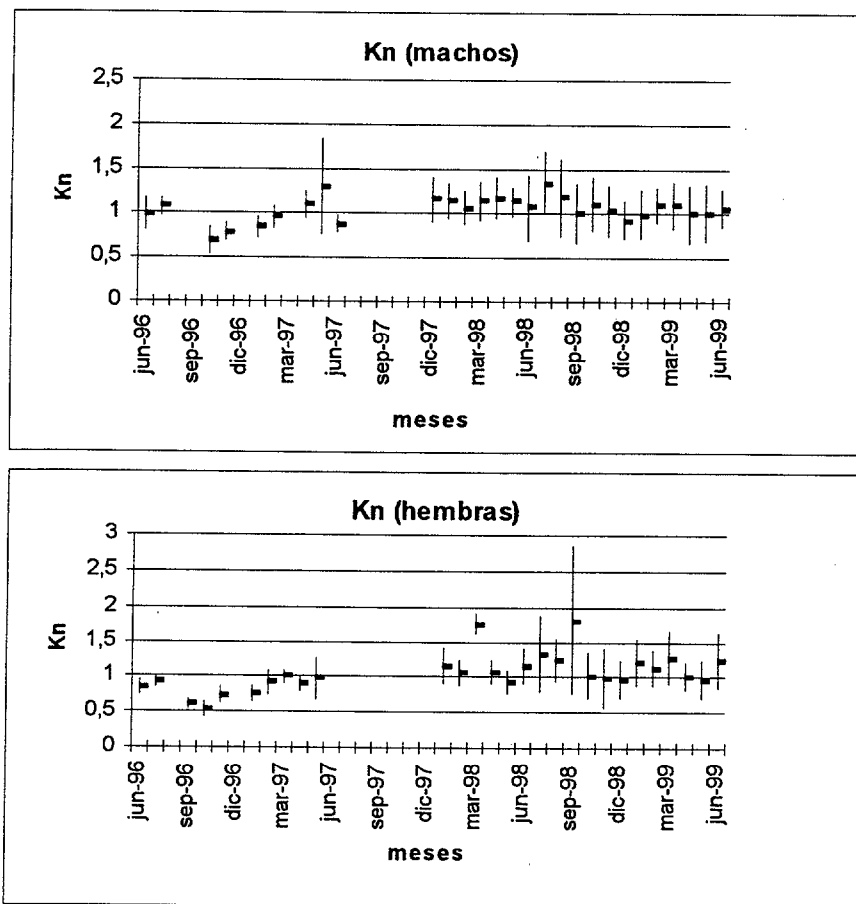


Fig 5.8. Variación temporal del factor de condición (Kn) para los machos y hembras de *Octopus vulgaris*.

A lo largo del ciclo vital del individuo se produce un cambio estacional a medida que se desarrolla su gónada. Cuando ésta crece el individuo es relativamente más pesado, de forma que el coeficiente b de la relación peso-LVM aumenta. Después de frezar, el individuo pierde peso y b decrece (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Parámetros de la ecuación talla-peso de *Octopus vulgaris* según las estaciones del año.

	Machos				Hembras				Total			
	a	b	N	R ²	a	b	N	R ²	a	b	N	R ²
Invierno	0.088	2.051	165	0.76	0.119	1.987	80	0.66	0.097	2.029	245	0.73
Primavera	0.002	2.842	162	0.981	0.003	2.772	73	0.99	0.003	2.812	230	0.975
Verano	$6 \cdot 10^{-4}$	3.141	100	0.99	$6 \cdot 10^{-4}$	3.14	81	0.99	$6 \cdot 10^{-4}$	3.148	154	0.994
Otoño	0.239	1.798	71	0.51	78.5	0.409	60	0.05	3.254	1.21	131	0.26

5.3.4. Determinación de la edad.

La edad de los individuos de *Octopus vulgaris* analizados se obtuvo aceptando que las bandas sucesivas observadas en la cara interna de la pared lateral de los picos superiores fueron depositadas con una frecuencia diaria. Es posible que la erosión del área rostral de los picos a lo largo de la vida del animal, como consecuencia de la alimentación, pueda ocasionar errores en la determinación de la edad. En este sentido, se han encontrado evidencias de incrementos incompletos en la superficie de la pared lateral, cerca del rostrum.

En las paralarvas, se compararon el número de bandas contabilizadas en las paredes laterales de los picos con la longevidad registrada durante su cultivo, obteniendo una correlación significativa entre ambas variables (Fig.5.9).

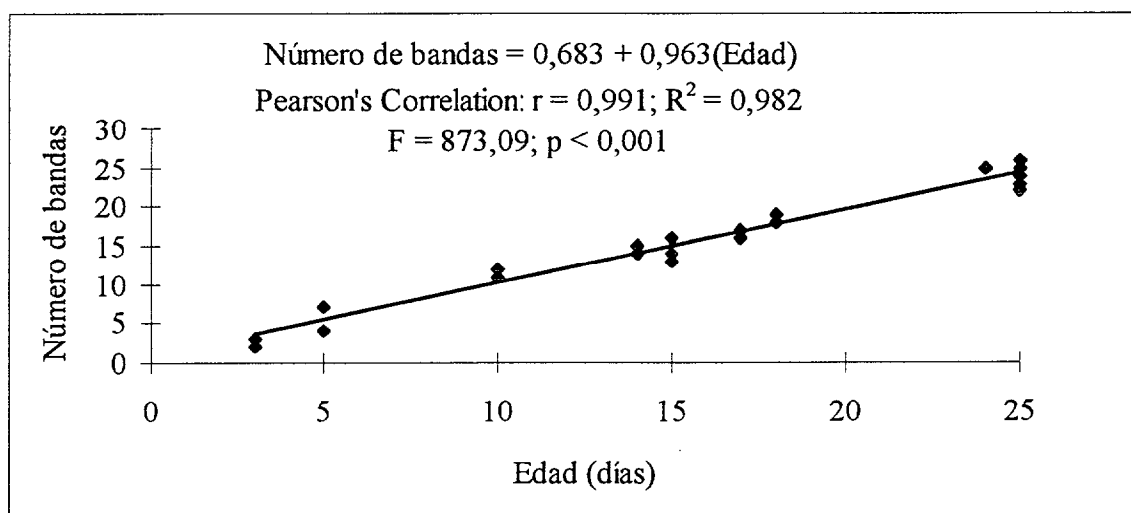


Fig. 5.9. Relación entre el número de bandas contabilizadas en la cara interna de la pared lateral del pico superior de las paralarvas de *Octopus vulgaris* y la edad alcanzada por las mismas durante su cultivo.

Las paralarvas utilizadas para este estudio tuvieron una supervivencia que osciló entre los 3 y 25 días. En el 48.1 % de los picos superiores de paralarvas, el número de bandas contabilizadas en la pared lateral coincidió con el número de días de vida del ejemplar.

Mientras que en el 22.2 % y 29.6 % de los picos se contabilizó, respectivamente, una banda más o una menos que la edad real del individuo.

En las paralarvas, las relaciones entre LVM-Edad (Fig. 5.10) y Peso-Edad (Fig. 5.11.) presentaron un ajuste de tipo exponencial.

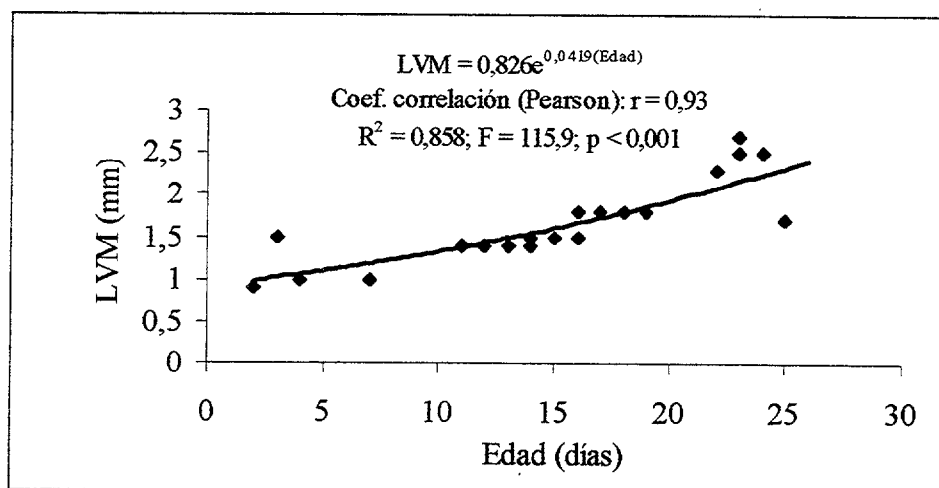


Fig. 5.10. Relación LVM- Edad en paralarvas de *Octopus vulgaris*.

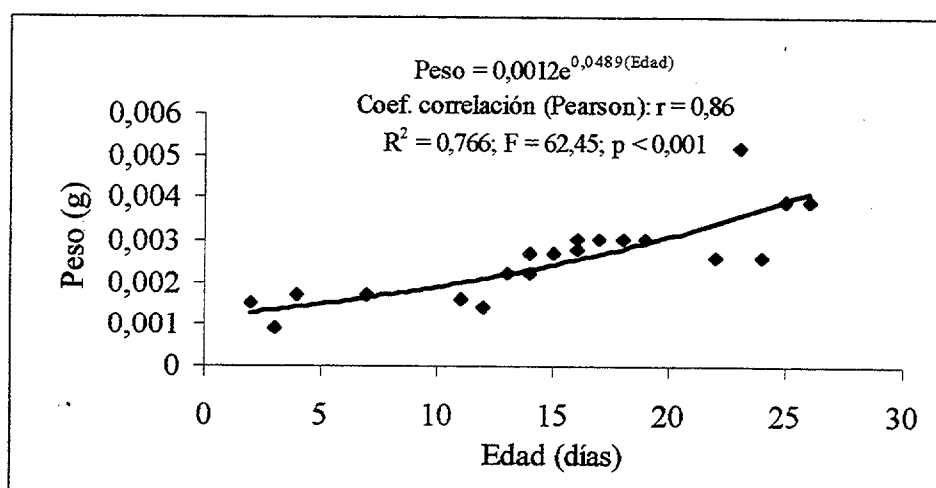


Fig. 5.11. Relación Peso-Edad en paralarvas de *Octopus vulgaris*

La alta correlación obtenida entre el número de bandas contabilizadas y la edad real de las paralarvas permitió emplear los picos superiores para determinar las edades de los especímenes de tallas entre 4.8 y 165 mm de LVM. Estos individuos presentaron una relación LVM-Edad (Fig. 5.12) y Peso-Edad (Fig.5.13) que se ajusta a una curva de tipo logarítmico.

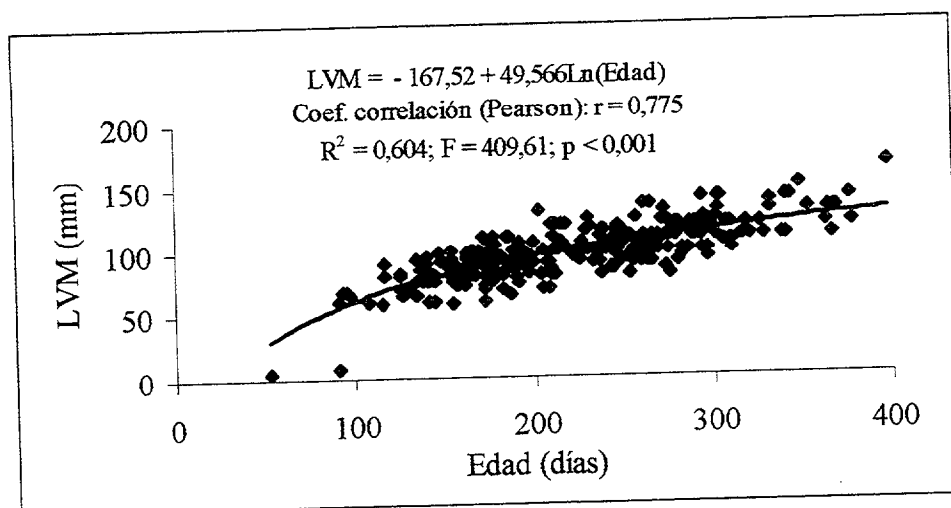


Fig. 5.12. Relación LVM-Edad de individuos de *Octopus vulgaris* en fase bentónica.

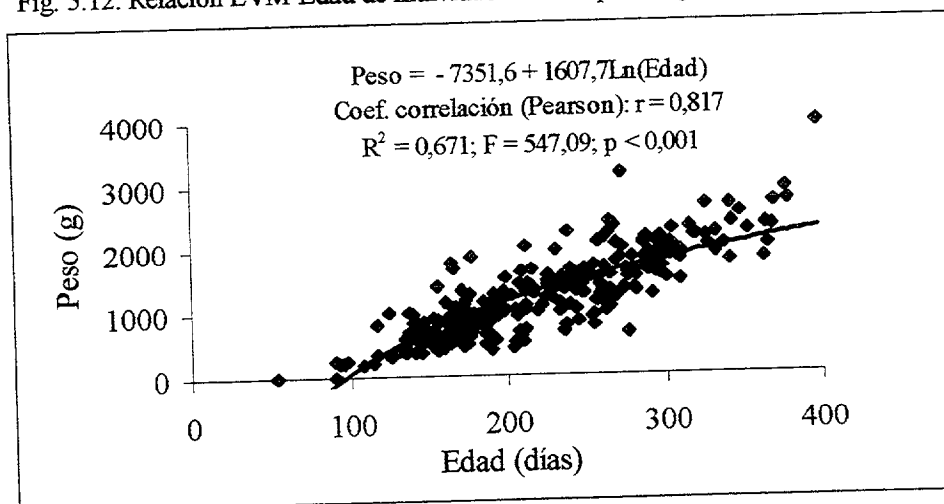
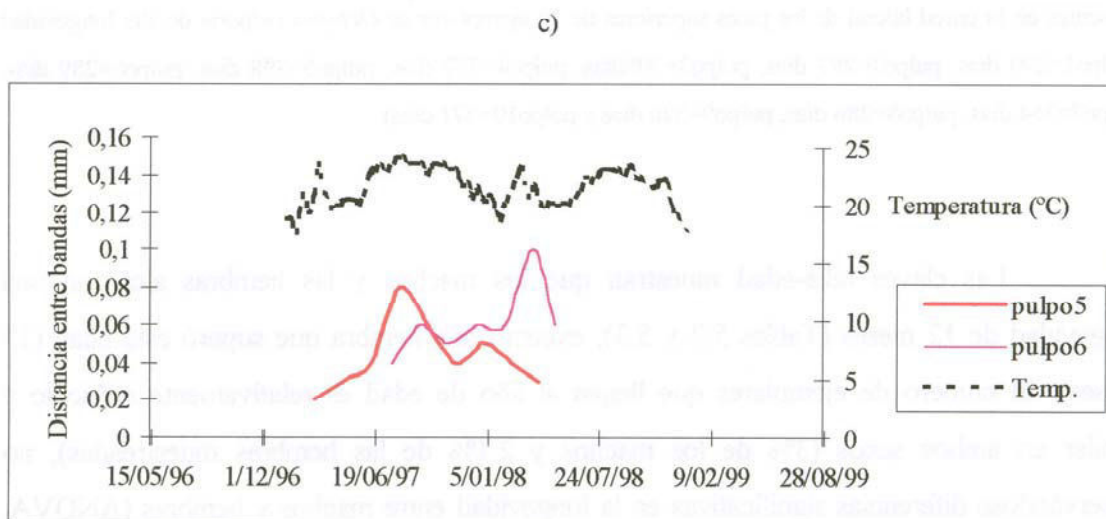
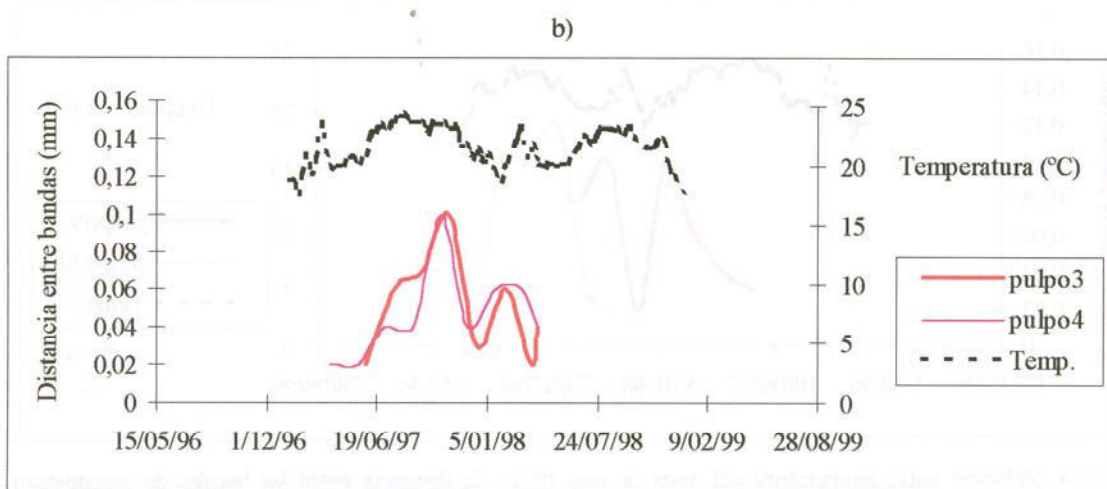
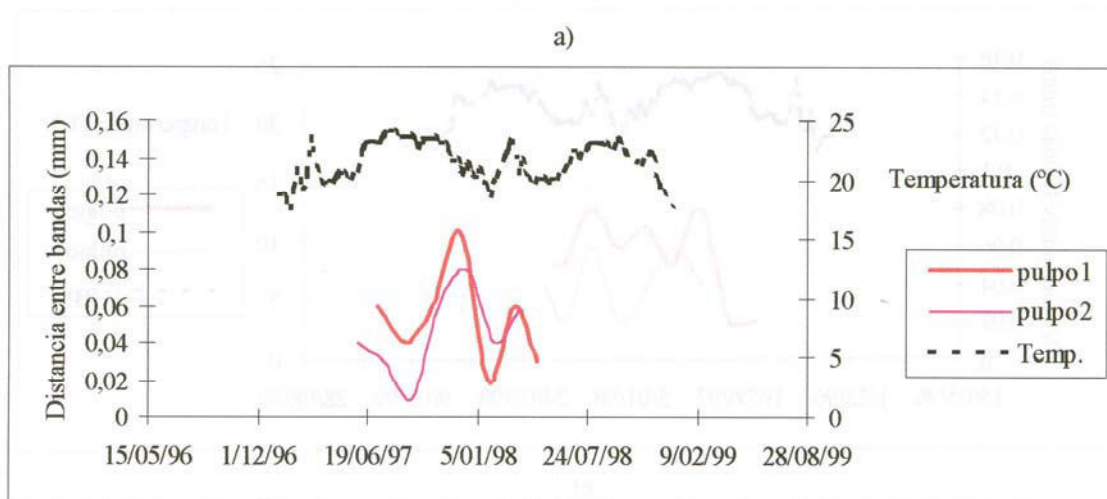


Fig. 5.13. Relación Peso-Edad de individuos de *Octopus vulgaris* en fase bentónica.

Tras retrocalcular las fechas correspondientes a cada banda presente en la pared lateral del pico de los individuos que mostraron más edad, a partir de la fecha de captura, se observó que la distancia entre los mismos mostró una cierta relación con la temperatura superficial del agua de mar. El mayor incremento en las distancias entre las bandas se corresponde con períodos de mayor temperatura del agua de mar (Fig. 5.14).



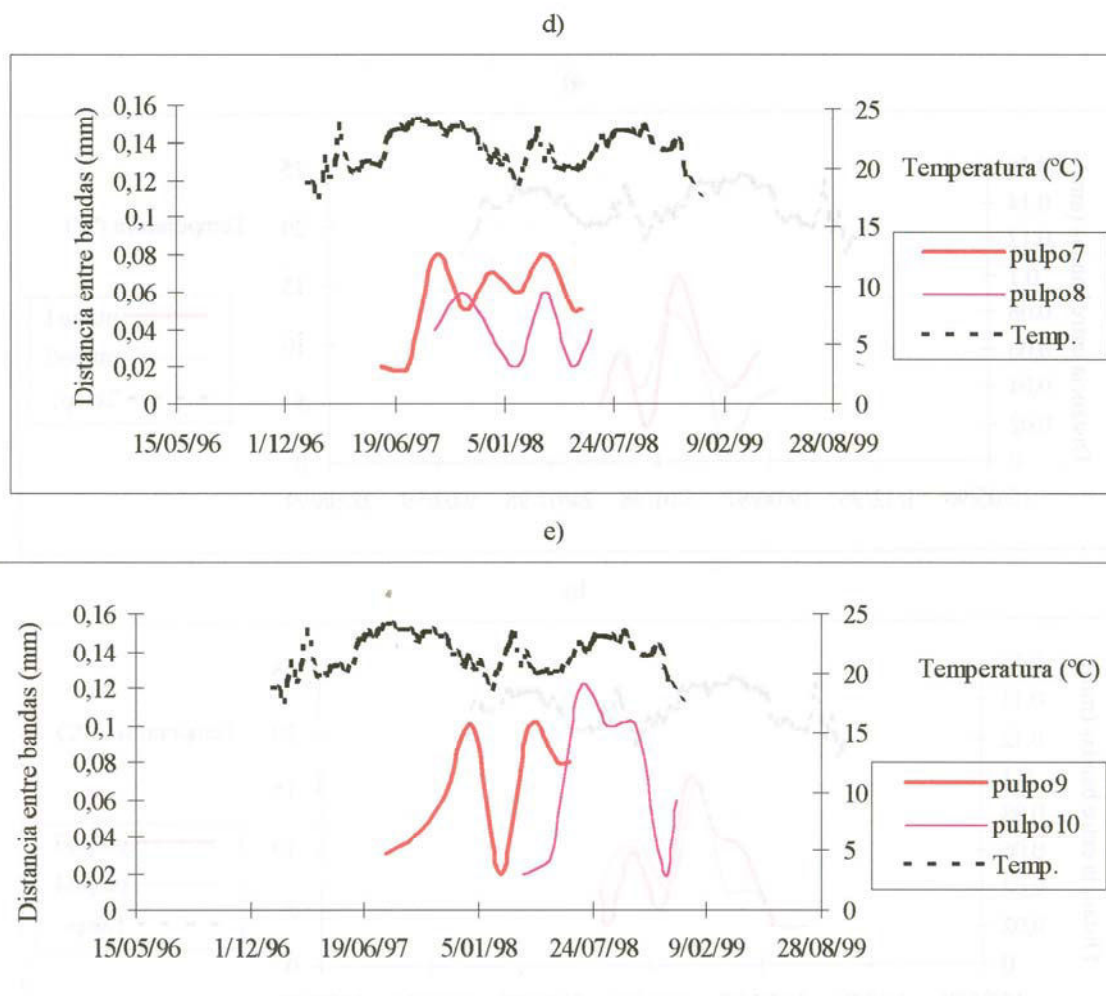


Fig. 5.14. Relación entre temperatura del agua de mar (°C) y la distancia entre las bandas de crecimiento presentes en la pared lateral de los picos superiores de 10 ejemplares de *Octopus vulgaris* de alta longevidad (pulpo1=290 días, pulpo2=297 días, pulpo3=309 días, pulpo4=377 días, pulpo5=398 días, pulpo6=289 días, pulpo7=364 días, pulpo8=286 días, pulpo9=320 días y pulpo10=271 días).

Las claves talla-edad muestran que los machos y las hembras alcanzan una longevidad de 12 meses (Tablas 5.2 y 5.3), excepto una hembra que superó esta edad (13 meses). El número de ejemplares que llegan al año de edad es relativamente reducido y similar en ambos sexos (3% de los machos y 2.1% de las hembras muestreadas), no observándose diferencias significativas en la longevidad entre machos y hembras (ANOVA, $F=0.0006$; $P=0.98$). En la tabla 5.4 se muestra la clave talla-edad para el conjunto de la población sin distinción de sexo.

Tabla 5.2. Clave talla-edad para los machos de *Octopus vulgaris* (la edad se expresa en meses y la talla en milímetros).

Talla	Machos (meses)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
[0-5)	1											
[5-10)			1									
[55-60)			1		1							
[60-65)			1	1								
[65-70)			2	2		1						
[70-75)				2	4	3						
[75-80)				3	1	1						
[80-85)				3	6	2	1	1	1			
[85-90)					3	2		1				
[90-95)				2	5	6		5				
[95-100)				2	4	3		1	1			
[100-105)					5	2	9	3	4	1		
[105-110)					1	1	3	4	6	2		
[110-115)					2	1		7	4	3	1	1
[115-120)							3	2	6			
[120-125)						1	3		1	2		1
[125-130)							1	1	1			
[130-135)						1				1	1	3
[135-140)								2			1	
[140-145)										1	1	
[145-150)												
[150-155)												
Media	4.8		52.0	78.2	89.3	91.3	106.4	104.9	111.1	115	129.2	124
Sd	-		24.8	11.6	12.5	15.9	10.89	13.58	11.61	12.3	13.5	8.9
N	1		5	15	32	24	20	27	24	10	4	5

Tabla 5.3. Clave talla edad para las hembras de *Octopus vulgaris* (la edad se expresa en meses y la talla en milímetros).

Talla	Hembras (meses)												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
[0-5)	1												
[5-10)			1										
[55-60)													
[60-65)					1								
[65-70)			1										
[70-75)			1		1	1							
[75-80)				2	3	1							
[80-85)				3	5	2	2						
[85-90)			1	1	6	4		1	1				
[90-95)			1	2	6	4	2	2	1				
[95-100)					2	1	2	1					
[100-105)					4	2	2	6	2				
[105-110)						1		3		1			
[110-115)						1	2	2	3	1	1		
[115-120)								1	3				
[120-125)							1		4	3		1	
[125-130)													
[130-135)											1		
[135-140)													
[140-145)									1	1	1	1	
[145-150)													
[150-155)											1		
[155-160)													
[160-165)													
[165-169)													1
Media	4.8		61.2	82.5	86.0	90.4	96.9	101.1	111.3	119.2	132.5	130	165
Sd	-		31.8	6.7	9.9	10.5	12.7	8.6	13.6	12.0	17.1	14.1	-
N	1		5	8	28	17	11	16	15	6	4	2	1

Tabla 5.4. Clave talla edad para toda la población de *Octopus vulgaris* muestreada, sin distinción de sexo (la edad se expresa en meses y la talla en milímetros).

Talla	Total (meses)												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
[0-5)	1												
[5-10)			1										
[55-60)			1		1								
[60-65)			1	1	1								
[65-70)			3	2		1							
[70-75)			1	2	5	4							
[75-80)				5	4	2							
[80-85)				6	11	4	3	1	1				
[85-90)			1	1	9	6		2	1				
[90-95)			1	4	11	10	2	7	1				
[95-100)				2	6	4	2	2	1				
[100-105)					9	4	11	9	6	1			
[105-110)					1	2	3	7		3			
[110-115)					2	2	2	9	9	4	2	1	
[115-120)							3	3	7				
[120-125)						1	4		10	5		2	
[125-130)							1	1	1				
[130-135)						1			1	1	2	3	
[135-140)								2			1		
[140-145)									1	2	2	1	
[145-150)													
[150-155)											1		
[155-160)													
[160-165)													
[165-169)													1
Media	4.8		62.0	79.7	87.9	90.9	103.0	103.5	111.2	116.6	130.9	125.7	165
Sd	-		22.7	10.2	11.4	13.6	12.2	12	12.2	12.1	14.4	9.8	-
N	1		9	23	60	41	31	43	39	16	8	7	1

Los valores de los coeficientes de correlación entre LVM-Edad y Peso-Edad (tabla 5.5) fueron similares para ambos sexos (0.743 y 0.816 para los machos y 0.787 y 0.866 para las hembras).

Tabla 5.5. Valores medios de peso y edad (en días) por intervalos de tallas (en milímetros) en hembras y machos de *Octopus vulgaris*.

LVM	Machos		Hembras	
	Peso	Edad	Peso	Edad
55-59	306.5 ± 142.13	135 ± 28.28		
60-64	290 ± 137.18	126.5 ± 26.16		
65-69	358 ± 125.62	128.4 ± 37.14	215	93
70-74	515.87 ± 123.81	170.37 ± 31.14	726 ± 114.55	172 ± 15.56
75-79	668 ± 283.38	139.33 ± 5.13	750.77 ± 427.94	170.5 ± 33.95
80-84	737.5 ± 182.94	185.21 ± 43.8	795.64 ± 264.54	167.73 ± 31.15
85-89	728.5 ± 138.09	192 ± 29.85	908.85 ± 430.41	183 ± 38.14
90-94	1035.83 ± 326.9	206.28 ± 43.44	982.56 ± 289.59	192.06 ± 50.43
95-99	969.36 ± 194.25	188.64 ± 45.54	1180.75 ± 218.44	205.5 ± 36.95
100-104	1307.52 ± 336.78	234.17 ± 41.73	1199 ± 311.1	222.06 ± 43.37
105-109	1582.09 ± 465.66	247 ± 43.23	1483.5 ± 67.12	254.25 ± 45.06
110-114	1807.95 ± 465.66	269.9 ± 49.95	1531.91 ± 355.05	266.18 ± 45.37
115-119	1670.78 ± 253.06	262.67 ± 27.26	1915.75 ± 235.87	281.75 ± 24.53
120-124	1757.64 ± 240.77	278.21 ± 51.74	2009.67 ± 489.37	300 ± 44.41
125-129	1893.67 ± 257.52	260.67 ± 32.65		
130-134	2097.28 ± 464.15	315.86 ± 61.84	2248	353
135-139	2094 ± 163.67	285 ± 40.15		
140-144	2304.33 ± 66.39	317 ± 22.52	2437.75 ± 414.82	328.75 ± 38.07
145-149				
150-154			2524	348
155-159				
160-164				
165-169			3926	398

Los valores de los parámetros de crecimiento de la ecuación estacional de von Bertalanffy, el correspondiente índice de actividad de crecimiento (θ), el número de lecturas realizadas (n) y la cantidad de clases de edad presentes (N) se recogen en la Tabla 5.6.

Las curvas teóricas de crecimiento de la ecuación estacional de von Bertalanffy obtenidas a partir del recuento de bandas de crecimiento en la pared lateral de los picos superiores se muestran en las figuras 5.15.

Tabla 5.6. Parámetros de crecimiento de la ecuación estacional de von Bertalanffy, índice de actividad de crecimiento (θ), número de lecturas realizadas (n) y clases de edad presentes (N).

	Talla máxima observada	L_{∞} (mm)	K (año ⁻¹)	t_0	C	WP (años)	θ	n	N
Machos	160.0	130.302	3.391	0.082	0.077	0.44	4.760	167	12
Hembras	165.0	196.086	1.506	0.071	0.68	0.54	4.763	114	13
Total	165.0	176.55	1.626	0.028	0.437	0.5	4.705	279	13

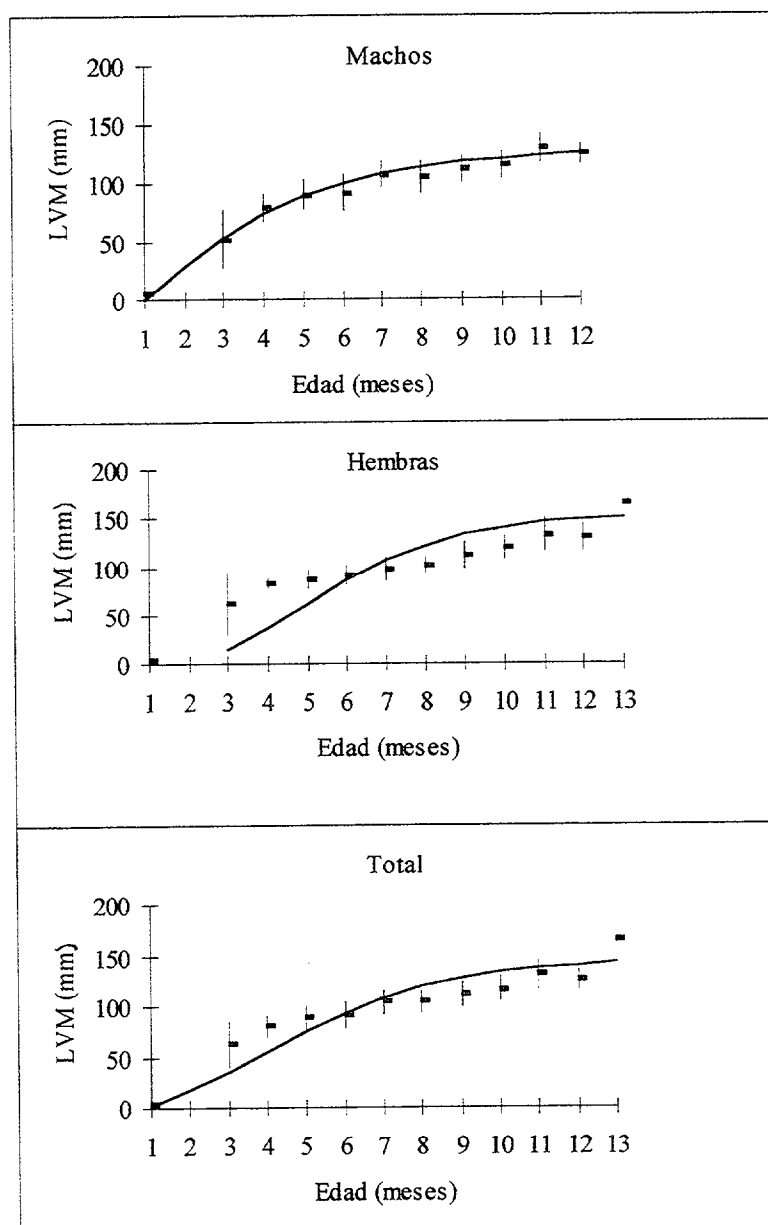


Fig. 5.15. Ajuste de la ecuación estacional de von Bertalanffy para machos, hembras y total de ejemplares capturados de *Octopus vulgaris*.

5.3.5. Análisis de progresión modal (APM).

Aplicando el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) en la distribución mensual de las frecuencias de tallas, se determinó las medias pertenecientes a cada clase modal de tallas. Se constató la presencia de entre una y dos clases modales en un mismo mes, excepto en mayo de 1999 donde se observó la presencia de tres (Tabla 5.7).

Tabla 5.7. Talla modal de las diferentes clases de edad de *Octopus vulgaris* detectadas mensualmente entre junio de 1996 y junio de 1999, utilizando el método de Bhattacharya (1967) (IS= Índice de separación entre clases de edad; R^2 = coeficiente de correlación).

Mes	Año	Clases modales de talla			R^2	IS
		I	II	III		
Junio	1996		101.3		0.89	
Julio	1996			105(1.35)	0.25	
Septiembre	1996					
Octubre	1996		80.8(1.06)		0.5	
Noviembre	1996		89(1.06)		0.49	
Enero	1997			113(0.9)	0.84	
Febrero	1997		95(1.55)	136(1.55)		2.657
Marzo	1997			125(1.2)	0.25	
Abril	1997		82(1.7)	113(1.3)	0.4/0.7	2.07
Mayo	1997		91(1.1)		0.94	
Junio	1997			100.3(1.2)	0.99	
Diciembre	1997					
Enero	1998		97(1.02)		0.8	
Febrero	1998		87(1.2)		0.53	
Marzo	1998		88(1.8)		0.56	
Abril	1998			110(1.08)	0.64	
Mayo	1998		98.3(0.75)		0.5	
Junio	1998			117.8(2.2)	0.94	
Julio	1998		96(1.5)		0.84	
Agosto	1998		85.3(0.47)		0.9	
Septiembre	1998		76.6(0.83)	121.7(1.54)		3.8
Octubre	1998		80(0.54)		0.76	
Noviembre	1998		81.2(1.1)		0.86	
Diciembre	1998		85.7(0.95)		0.88	
Enero	1999		87.1(0.96)		0.91	
Febrero	1999			106(0.52)	0.67	
Marzo	1999			110(1.2)	0.93	
Abril	1999		107(1.3)		0.3	
Mayo	1999	70.7(0.65)	96.4(0.01)	120.7(0.89)		2.9/4.3
Junio	1999		89(1.06)		0.5	

Tabla 5.8. Talla modal de las diferentes clases de edad de *Octopus vulgaris* detectadas mensualmente entre junio de 1996 y junio de 1999, utilizando el método NORMSEP de Hasselbland (1966) (IS= Índice de separación entre clases de edad).

Mes	Año	Clases modales de talla				IS
		I	II	III	IV	
Junio	1996			110(1.47)		
Julio	1996			102.7(1.05)		
Septiembre	1996			105(0.5)		
Octubre	1996		88(0.69)	115(0.53)		4.37
Noviembre	1996		82(0.6)	114(0.83)		4.46
Enero	1997		90.2(0.99)	116.7(0.69)		3.14
Febrero	1997			104(1.24)	147.7(0.84)	4.18
Marzo	1997		92.2(1.01)		135(1.01)	4.24
Abril	1997		86(0.52)	115.6(1.11)	155(0.53)	3.65/4.79
Mayo	1997			100.8(1.79)		
Junio	1997		98(0.94)			
Diciembre	1997	70(0.07)	94.8(1.13)			4.12
Enero	1998	60(0.07)	100.4(1.43)			5.37
Febrero	1998		74(0.51)	99(1.36)		2.61
Marzo	1998		85(0.52)	106(0.83)		3.1
Abril	1998			116(1.93)		
Mayo	1998		80(0.31)	112.5(0.77)		5.53
Junio	1998		73(0.47)	111.5(1.5)		3.8
Julio	1998		90(1.54)			
Agosto	1998	55(0.52)	84(1.29)		135(0.5)	3.16/5.68
Septiembre	1998		76.2(0.3)	106.9(1.2)	135(0.6)	5.82
Octubre	1998		69.8(1.13)	92.3(0.94)		2.15
Noviembre	1998		81(1.32)			
Diciembre	1998		84.6(1.15)	111.5(1.17)		2.32
Enero	1999	50(0.05)	87(0.66)	116(1.09)		10.4/3.27
Febrero	1999			103.8(1.77)		
Marzo	1999	10(0.02)		108.9(1.62)		12.11
Abril	1999	43(2.75)		112.4(1.36)		3.37
Mayo	1999	63.7(0.72)	86.5(0.55)		126(1.54)	3.6/3.82
Junio	1999		78(1.6)		135(0.5)	5.38

La aplicación posterior del método NORMSEP de Hasselbland (1966) permitió determinar la talla modal correspondientes a cada una de las clases de edad obtenidas, desglosando en determinados períodos hasta 3 clases modales, aunque normalmente se detectaron 1 ó 2 (Tabla 5.8). Este método permitió identificar clases modales que no fueron visualizadas con el método de Bhattacharya.

Con la aplicación del método de Wetherall *et al.* (1987) se estimó un valor de L_{∞} de 233 mm, aunque el valor de este parámetro mostró variaciones en función del método de ajuste utilizado (Tabla 5.9).

Tabla 5.9. Valores de los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy según diversos métodos y del índice de actividad de crecimiento (θ) (Pauly & Munro, 1984) para *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria. L_{∞} se muestra en milímetros, K en años⁻¹ (desviación estándar entre paréntesis) y Rn es el valor de ajuste.

Método	L_{∞} (mm)	K (año ⁻¹)	θ	Rn
Gulland & Holt (1959)	174	1.4	4.63	0.17
Munro(1982)	150	2.8	4.80	0.16
Fabens(1965)	166 (20.5)	1.5 (0.5)	4.61	0.18
Appeldoorn(1987)	194 (45.4)	1.2 (0.6)	4.64	0.16
Pauly & David (1981)	189	2.2	4.90	0.14

Los métodos de Appeldoorn (1987) y ELEFAN I (Pauly & David, 1981) mostraron que el crecimiento de *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria presentó estacionalidad ($C=0.43$) a lo largo del período de estudio. El punto de invierno (WP) se corresponde con un valor de 0.49, es decir, que el período de menor crecimiento se localizó entre los meses de mayo y junio.

5.4. Discusión.

El crecimiento del pulpo común (*Octopus vulgaris*) ha sido estudiado desde dos ópticas diferentes, a partir de estudios controlados en laboratorios (Nixon, 1966; Mangold & Boletzky, 1973; Villanueva, 1995) o de estudios de campo sobre poblaciones explotadas

(Guerra, 1979; Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979). Sin embargo, la gran cantidad de factores medioambientales y biológicos que influyen directamente sobre el crecimiento hacen muy difícil comparar los resultados obtenidos en ambos tipos de estudios. Ésto es especialmente significativo para las poblaciones de pulpos que habitan en zonas templadas con variaciones de temperaturas a lo largo del año (Mangold, 1987). Varios autores han hecho notar que la talla (y probablemente el peso) puede no ser un indicador realista de la edad de los cefalópodos procedentes de poblaciones silvestres (Mangold & Boletzky, 1973; Hixon, 1980), debido a que el crecimiento puede variar enormemente dependiendo de factores tales como el alimento y la temperatura (Van Heukelem, 1979; Mangold-Wirz, 1983). Los cefalópodos muestran una gran variabilidad morfológica con la latitud como consecuencia de la influencia del ambiente en su desarrollo (Hernández-García & Castro, 1998), y probablemente en su longevidad.

Por otro lado, si bien los modelos empleados nos permiten determinar las longitudes asintóticas y coeficientes de crecimiento para una muestra obtenida en una área descrita, y así, poder comparar resultados con otras zonas geográficas y gestionar el recurso. No hay que olvidar que el cumplimiento de los modelos supone la aceptación de una serie de hipótesis que se alejan de la realidad. Además, se emplean modelos que en muchos casos (si no en todos), dan resultados diferentes, debiéndose homogeneizar los datos obtenidos de los diferentes modelos. Por ejemplo, en el análisis de progresión modal se duda de su aplicación sobre especies donde: las tasas de crecimiento son muy variables, hay una dilatada época de puesta, existen subcohortes o microcohortes debido a varios desoves y hay migraciones que pueden introducir error si dos grupos separados se mezclan en la población. Y, se aconseja complementarlo con determinaciones de edad en estructuras duras (Caddy, 1991) como estatolitos, lentes oculares y picos en los cefalópodos (Young, 1960; Clarke, 1965; Gonçalves, 1993; Raya & Hernández-González, 1998). En la ecuación de von Bertalanffy se pueden dar sesgos positivos dentro del primer año de vida, ya que presupone que la relación entre la longitud y el peso es isométrica y que el crecimiento es asintótico. Aunque el crecimiento de muchas especies de peces y crustáceos explotados comercialmente se ajusta bastante bien a esta ecuación, se ha observado que hay otras especies, sobre todo de cefalópodos, cuyo crecimiento no es asintótico sino que se representa mejor mediante otro tipo de ecuaciones (Forsythe & Van Heukelem, 1987), pudiendo ser un ajuste de tipo lineal,

logarítmico o potencial, exponencial o doble exponencial (Guerra-Sierra y Sánchez-Lisazo, 1998). Mangold-Wirz (1983) apunta que de hecho el crecimiento no es asintótico sino que viene limitado por la maduración sexual y la puesta.

Según Mangold & Boletzky (1973) la longevidad del pulpo común en áreas templadas oscila entre los 12 y 18 meses, aunque algunos autores dan valores de longevidad algo mayores. En las poblaciones de pulpo del Noroeste africano se han constatado edades de hasta dos 2 años (Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979). Sin embargo, en Gran Canaria la edad máxima que hemos podido determinar no supera los 13 meses, muy por debajo de la edad máxima registrada en la costa africana próxima a las Islas. Esto último puede tener su explicación en tres fundamentos: la variabilidad introducida por el método utilizado en la determinación de la edad, el factor geográfico sobre el crecimiento de los cefalópodos (Hernández-García & Castro, 1998) y la influencia de la actividad pesquera sobre la dinámica poblacional (Pitcher & Hart, 1982). Por otro lado, los resultados de longevidad obtenidos en este estudio son coincidentes con los mostrados por Raya & Hernández-González (1998) en pulpos capturados en la costa del Noroeste de África (21-26° N), dando edades máximas de entre 10 y 12 meses. Aunque, los especímenes encontrados por estos autores fueron más pesados y más jóvenes que los empleados en este estudio para el área de Canarias. Por otro lado, Domain *et al.* (1997) sugieren una longevidad entorno a los 12 ó 15 meses para ejemplares criados en Senegal. Smale & Buchan (1981) propusieron una longevidad de 9 a 12 meses para las hembras y de 12 a 15 para los machos de *Octopus vulgaris* capturados en las costas de Sudáfrica.

Se conoce muy poco sobre el crecimiento de los primeros estadios de la vida del pulpo. Sin embargo, Itami *et al.* (1963) mostraron el crecimiento en peso del pulpo común en aguas de Japón, desde los primeros días de vida bentónica y encontraron una fase de crecimiento exponencial. En aguas de Gran Canaria, las paralarvas presentaron un crecimiento exponencial, resultados que coinciden con los obtenidos por Villanueva (1995). Observando que, a una temperatura de 20 °C, la tasa de crecimiento comenzó a descender cuando los individuos alcanzaron un tamaño de 100-150 g. Esta segunda fase de crecimiento es logarítmica y su duración en las hembras corresponde hasta el inicio de la maduración sexual. Por ello, en las hembras maduras, el crecimiento es irregular. Los machos son maduros durante esta fase de crecimiento y el ritmo con que se desarrolla no parece estar

afectado por la maduración (Mangold, 1987). Los datos obtenidos en aguas de Gran Canaria, parecen apoyar la argumentación dada por Itami *et al.* (1963) y también descrita por Mangold-Wirz (1983). La fase de crecimiento exponencial se prolonga más allá del asentamiento sobre el fondo y el paso a los hábitos bentónicos, cuando los juveniles alcanzan los 750 g de peso y comienzan a iniciar la maduración sexual, hasta una edad que oscila entre los 5 y 6 meses, según los ejemplares y las condiciones ambientales. A partir de esta edad se inicia un ligero declive en el ritmo de crecimiento, posiblemente como consecuencia de inicio de la maduración sexual, entrando en la fase logarítmica. Estos resultados coinciden con los obtenidos en aguas de Gran Canaria, donde la fase bentónica presenta un crecimiento logarítmico en peso y en longitud ventral del manto.

La variación en la distancia de separación entre las bandas de crecimiento de la cara interna de la pared lateral del pico superior indica que el ritmo de crecimiento sufre cambios estacionales durante la vida del animal. En la parte inicial del desarrollo se observa que estas bandas están más juntas, distanciándose hacia la parte central de la pared lateral del pico y uniéndose en la parte más distante al rostrum. Estas variaciones en el ritmo de deposición de las bandas pueden estar relacionadas con los cambios ambientales a los que se ve sometido el animal durante su ciclo vital, especialmente en aspectos tales como la temperatura del agua de mar y el alimento disponible (Mangold-Wirz, 1983). Si se asigna una fecha de nacimiento a finales de la primavera (mayo), el período de mayor crecimiento ocurre hacia finales del verano. Sin embargo, es posible que si el nacimiento sucede hacia mediados del otoño (octubre), el mayor crecimiento se observe a principios de la primavera siguiente. En este sentido, se constata que el punto de invierno, cuando el animal experimenta el menor crecimiento somático, se sitúa hacia los meses de mayo y junio, coincidiendo con la reproducción. En el caso de las hembras, es durante la incubación cuando se observa una merma significativa en el peso, llegando a ser al final de la misma del orden del 50% menos del mostrado previamente a la verificación de la puesta (Hernández-García *et al.*, 1997). Estas variaciones quedan también reflejadas en el Factor de Condición, el cual indica que los períodos de crecimiento son inversamente coincidentes con la reproducción.

Los pulpos más pequeños que se obtuvieron de la pesquería presentaron tallas de 4.8 y 8.1 mm LVM (0.38 y 0.60 g respectivamente), lejos de la talla mínima comercial

(90-100 mm LVM). Estos individuos tenían una edad de 51 y 91 días, respectivamente, y probablemente habían alcanzado el modo bentónico de vida en un intervalo de tiempo no muy anterior a la fecha de captura. *Octopus vulgaris* generalmente pasa de sus primeras 5-12 semanas como un activo predador en el plancton (Mangold-Wirz, 1983), y se asientan sobre el fondo después de los 33 ó 40 días, en función de la temperatura ambiental, con una longitud del manto alrededor de los 7.5 mm (Villanueva, 1995). El cambio de la vida planctónica a la vida bentónica no es un proceso rápido sino que se desarrolla de forma gradual (Boletzky, 1977) y es dependiente de la temperatura (Mangold-Wirz, 1983). En el Canal de La Mancha, la duración de la fase planctónica se estima en 3 meses (Rees, 1950; Rees & Lumby, 1954). Según Mangold-Wirz (1983) se puede considerar 0.2 g como un peso medio normal en el momento de la instalación sobre el fondo, independientemente de la temperatura.

El crecimiento en peso con la edad de los pulpos capturados en aguas de Gran Canaria muestra un patrón intermedio a los descritos para las poblaciones de esta especie en aguas de Sudáfrica (Smale & Buchan, 1981) y la costa occidental del Mar Mediterráneo (Mangold-Wirz, 1983), aunque con una mayor similitud al mostrado en este último área. Las relaciones entre la talla y el peso obtenidas en aguas de Gran Canaria muestran una alometría positiva en el crecimiento, es decir, existe una mayor tendencia a aumentar en peso que en talla. Este patrón de crecimiento es independiente del sexo, aunque en las hembras el coeficiente de alometría es ligeramente más bajo. Los machos son algo más pesados que las hembras a una talla dada, posiblemente como consecuencia de que las hembras emplean más energía en sus procesos de reproducción que el macho (Mangold-Wirz, 1983). En este sentido, se observa que las mayores diferencias en la relación talla-peso entre machos y hembras comienzan a una talla que oscila entre 100-110 mm, la cual coincide, relativamente, con la talla de madurez en machos y hembras (105 mm y 113 mm, respectivamente) (ver fig. 5.7). Además, los machos difieren de las hembras en múltiples aspectos, desde las tasas de digestión (más elevadas; Boucher-Rodoni & Mangold, 1977) hasta la estructura corporal más robusta, fruto de su mayor actividad. Guerra y Manríquez (1980) encontraron una relación similar entre hembras y machos en aguas de Cataluña.

Los valores de tallas asintóticas obtenidas para la curva estacional de von

Bertalanffy fueron 22.0 y 26.9 cm de LDM para machos y hembras, respectivamente, en aguas de Gran Canaria. En otras áreas geográficas se han descrito longitudes asintóticas de *Octopus vulgaris* muy superiores a las registradas en Canarias. Así, Pereiro y Bravo de Laguna (1979) dan tallas de entre 30 y 40 cm de longitud del manto para pulpos capturados en el Noroeste africano, mientras que Guerra (1979), para estas mismas aguas da valores de 40 cm y para la costa catalana (Mediterráneo) la longitud asintótica es de 30 cm. Es importante resaltar que si bien en los valores obtenidos por Pereiro y Bravo de Laguna (1979) y Guerra (1979) las longitudes asintóticas dadas son mucho más altas, las constantes de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy son notablemente más bajas. Mientras que, Pereiro y Bravo de Laguna (1979) y Guerra (1979) dan valores entre 0.05 y 0.51, la constante de crecimiento en Canarias oscila entre 1.51 y 3.39 dependiendo del sexo, valores que están más acorde con esta especie. Estas diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento con idéntica longevidad (1 año), así como una talla asintótica algo inferior a las tallas reales, indican que la ecuación estacional de von Bertalanffy no es adecuada para describir el crecimiento de *Octopus vulgaris*.

La gran variabilidad del ritmo de crecimiento del pulpo, algo que parece ser común a la mayoría de los cefalópodos (Forsythe & Van Heukelem, 1987; Guerra, 1992), unido a la existencia de dos marcados períodos reproductivos anuales, así como la presencia de individuos maduros todo el año, permiten la coexistencia de varias cohortes anuales. El análisis de la progresión modal de las frecuencias de tallas de los pulpos capturados en Canarias ha puesto de manifiesto la presencia de hasta tres cohortes en un mismo mes, aunque por regla general suelen ser dos las presentes en la pesquería. Estas cohortes suelen tener un desfase de entre 5 y 7 meses, el intervalo correspondiente a los dos principales períodos reproductivos anuales. Sin embargo, la presencia de tres cohortes en un mismo mes se debe, posiblemente, al ralentecimiento del crecimiento de una cohorte como consecuencia de anomalías en la temperatura ambiental durante su fase de desarrollo juvenil.

Entre 1997 y 1998 se produjo un fenómeno climático conocido como el Niño (ENSO, El Niño, Southern Oscillation), el cual tiene lugar principalmente en el Océano Pacífico pero cuyos efectos tienen escala planetaria. En el Océano Atlántico existe un

fenómeno meteorológico de características similares conocido como NAO (North Atlantic Oscillation) (Lamb & Pepler, 1987; Hurrell & Van Loon, 1997; Jones *et al.*, 1997). La NAO oscila de dos modos. En modo positivo, la diferencia de presión atmosférica entre Islandia y Azores es más alta de lo normal y refuerza los vientos del oeste que soplan hacia el continente europeo. En el norte de Europa, el invierno es suave, húmedo y ventoso, mientras que en el Mediterráneo es más seco. En modo negativo, se reduce la diferencia de presión, los vientos del oeste se debilitan y llegan masas de aire frío de Siberia: En el norte y el centro de Europa el invierno es frío y seco (Wanner, 1999). Así, la NAO+ es más cálida que la NAO-. Durante la NAO+ se producen variaciones térmicas del agua de mar que pueden afectar a la tasa metabólica y al crecimiento de los animales, especialmente de los cefalópodos (Brett, 1979; Forsythe & Van Heukelem, 1987). El valor negativo del índice NAO durante el otoño de 1997 pudo producir un período reproductivo más largo de lo habitual. Además, los individuos nacidos durante los meses finales de este intervalo se vieron sometidos a un descenso de la temperatura a lo largo de 1998. Esa baja temperatura del agua pudo provocar una disminución de la tasa metabólica de los individuos de la cohorte nacida en el otoño de 1997, experimentando un menor ritmo de crecimiento, lo cual pudo impedir la madurez de los mismos a lo largo de ese año, verificando la puesta en los primeros meses de la primavera de 1999. Igualmente, aquellos individuos nacidos a finales del período reproductivo de la primavera-verano de 1997, que correspondieron a unos valores del índice NAO negativos, alcanzaron la talla de reproducción (debido a las aguas relativamente frías de 1997), aproximadamente un año después, en la primavera de 1998. Sus crías se pudieron reproducir en la siguiente primavera, debido posiblemente al enfriamiento del agua de mar. Igualmente, algunos de los individuos nacidos a principios del período reproductivo otoñal de 1997, alcanzaron la madurez a principios del otoño de 1998 y algunas de sus crías en la primavera siguiente. Según Smale & Buchan (1981) la madurez puede alcanzarse entre los 3 y 6 meses de edad, y en Canarias los ejemplares maduros de menor talla tenían entre 4.5 y 5.1 meses de edad. Esta sucesión de acontecimientos climáticos y biológicos pudo haber ocasionado la presencia de tres cohortes en la primavera de 1999. Es importante destacar que en la serie de capturas del sur de Gran Canaria los máximos de captura se registran en años relacionados con los episodios meteorológicos anteriormente mencionados, posiblemente como consecuencia de una acumulación de cohortes y consecuentemente un aumento puntual de la biomasa.

6. PESQUERÍA Y FLUCTUACIONES EN LA ABUNDANCIA.

6. PESQUERÍA Y FLUCTUACIONES EN LA ABUNDANCIA.

6.1. Introducción.

La dinámica poblacional de una especie sometida a explotación no puede ser desligada de la propia actividad pesquera, ya que ésta influye de forma decisiva en la intensidad y sentido de las variaciones que sufre la biomasa. Por ello, se hace necesario conocer profundamente las características de todos los factores que rodean a la actividad pesquera para, a partir de este conocimiento, poder actuar positivamente y alcanzar la explotación sostenible de los recursos. Es evidente que este conocimiento de la pesquería no debe circunscribirse a la mera descripción de las artes y aparejos utilizados para la captura o al tipo de embarcaciones y avances tecnológicos que posea la flota y que permiten una más rápida localización de las especies.

Durante el período de explotación pesquera de una especie, sus poblaciones y/o stocks están sometidas a una serie de factores que afectan a su abundancia (Russel, 1931). Estos factores son el reclutamiento (Bakun, 1985), el crecimiento, etc., que producen incrementos en el número y en el peso de los ejemplares. Sin embargo, esta abundancia presenta fluctuaciones motivadas no sólo por estos incrementos sino por descensos producidos como consecuencia de las mortalidades causadas por la predación y otras causas de mortalidad natural, la pesca y las migraciones que realizan los individuos por diversos motivos (Pereiro, 1982; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998).

El objetivo de este capítulo es proporcionar la información básica sobre aspectos generales de la pesquería artesanal desarrollada en aguas neríticas de Gran Canaria, haciendo un especial hincapié en aquellos que se relacionan con la captura del pulpo común. Como premisa previa se debe dejar claro que se trata de una pesquería multiespecífica, en la cual no se puede separar la captura de una especie de los efectos que, como consecuencia de las mismas, ocurren sobre otras especies. La pesquería artesanal canaria no está dirigida a la captura de pulpos, o al menos no son estos cefalópodos el objetivo primero de la pesquería. La pesquería tiene como objeto la captura de peces y hacia ellos están orientados los aparejos

de pesca utilizados, siendo la captura de pulpo y choco (*Sepia officinalis*) “accidental” y en principio consecuencia de interacciones “no previstas” entre los aparejos y estas especies.

Se realizará una descripción de las características generales de la flota pesquera, la cual se define como polivalente (Castro, 1995), y cuales son los métodos de captura utilizados, deteniéndose en los aparejos que inciden sobre el pulpo. Como objetivo finalista se analizarán las fluctuaciones en la abundancia experimentadas por la especie en la última década y se intentará relacionarlas con aspectos inherentes a la propia actividad pesquera, al comportamiento de la especie y a factores de tipo climático. La importancia de esta parte del estudio radica en que permite complementar la información obtenida del análisis de los aspectos biológicos y ecológicos, al tiempo que sirve para realizar una primera descripción del estado del recurso y constituye una herramienta fundamental para la ordenación y regulación de la pesca en el Archipiélago.

6.1.1. Descripción general de la actividad pesquera.

6.1.1.1. Áreas de pesca y puertos pesqueros.

La isla de Gran Canaria, al igual que ocurre con el resto del Archipiélago Canario, presenta una costa muy recortada y escarpada, con una gran cantidad de pequeñas playas, generalmente de desembocaduras de barrancos, y refugios naturales que desde hace mucho tiempo han dado cobijo a pequeñas embarcaciones de pesca. En los últimos treinta años algunos de estos refugios han sufrido una transformación importante, convirtiéndose en pequeños puertos donde se fondean barcos de pesca artesanal junto a barcos de recreo y turismo. Posiblemente, la industria turística, surgida a partir de la década de 1960, ha sido el verdadero impulsor de la construcción de la mayoría de estos puertos, ya que generalmente los refugios pesqueros tradicionales estaban establecidos en zonas de alto atractivo turístico.

La mayor concentración de núcleos pesqueros se encuentra localizada en la mitad sur de la isla, donde también se da la mayor concentración de la flota y el mayor volumen de descargas. Ésto viene motivado, entre otras causas, por las características climáticas, ya que las partes sur y suroeste se encuentran protegidas de los vientos alisios procedentes del noreste, debido a la altitud de la isla.

El suroeste de la plataforma insular está explotada por las flotas pesqueras con base en los puertos de Arguineguín y Mogán, aunque en determinadas ocasiones se solapan parcialmente con caladeros utilizados por embarcaciones de otros puertos.

6.1.1.2. Relación de infraestructuras.

En los últimos años, uno de los objetivos de la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias ha sido dotar a los refugios pesqueros de una infraestructura adecuada para el desarrollo de sus actividades, teniendo dos orientaciones claramente diferenciadas. Por un lado, el apoyo a la flota en tierra, mediante medios de varamiento, suministros de combustible y almacenes de pertrechos. Y por otro, todas aquellas instalaciones que permitan a las cofradías acceder con sus productos, en las mejores condiciones a las cadenas de comercialización (instalaciones de congelación y transporte por carretera).

Actualmente, los puertos de Arguineguín, Mogán, Castillo del Romeral y Melenara cuentan con lonja, local social y oficinas para las Cofradías. Arguineguín, Mogán y Melenara cuentan con una fábrica de hielo con su correspondiente silo de almacenamiento y cámaras de mantenimiento de frío. Arguineguín posee varios túneles de congelación. Esta última cofradía posee, en régimen de explotación, un barco congelador propiedad de La Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación. Estos tres puertos tienen pórticos automotor con potencia para elevar barcos de hasta 20 Tm. Arguineguín, Melenara y Castillo del Romeral poseen además depósitos de combustible para los barcos de pesca. La mayoría de las cofradías tienen camiones de transporte de pescado.

Entre 1987 y 1991 se realizaron inversiones por parte de la Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación del Gobierno de Canarias, en materia de infraestructura pesquera en Gran Canaria por valor de 317905145 ptas., de un total de 1570785419 ptas. invertidas en todo el Archipiélago durante este mismo período (Memoria de Gestión 1987-1991). En los últimos diez años se han invertido en Canarias 5000 millones de pesetas en el sector pesquero, siendo destinados a la construcción de locales sociales, equipamiento comercial, túneles de congelación y cámaras frigoríficas, entre otros aspectos (Anónimo,

a Canarias le correspondió un total de 16143 millones de pesetas (Anónimo, 1997). Recientemente, el Gobierno Canario ha concedido 259 millones para la reconversión y modernización de la flota (Anónimo, 1997).

6.1.1.3. La flota de pesca.

La flota de pesca se dividió en dos estratos en función de su eslora que, hasta cierto punto, coincide con las características de su actividad. Sin embargo, ésto no sirve como una regla generalizable ya que depende del puerto base, de la época del año y de las características del mercado en cada momento. La flota de pelágicos está compuesta por embarcaciones de mediano porte, hasta los 20 m de eslora y generalmente se dedica a la pesca de especies pelágicas, especialmente túnidos y pelágicos-costeros (caballa *Scomber japonicus*, chicharro *Trachurus* spp., sardina *Sardina pilchardus* y boga *Boops boops*). Es de destacar que en el puerto de Mogán estos mismos barcos se dedican a la pesca con nasa durante el período invierno-primavera, mientras que en Arguineguín alternan la pesca de túnidos del verano con la de caballa y otros pelágicos-costeros el resto del año. La flota de demersales está constituida por embarcaciones pesqueñas, de escasa movilidad, y que generalmente se dedican a la pesca con nasas en aguas relativamente cercanas a la costa.

6.1.1.3.1. Flota de demersales.

Las embarcaciones de demersales son generalmente de madera o fibra de menos de 6 metros de eslora. Estas embarcaciones están principalmente dedicadas a la pesca de especies demersales en la zona de costa y plataforma insular. Por regla general, pescan utilizando nasas, trasmallos y, rara vez, cordeles. Algunas de ellas están preparadas para la pesca con palangres.

6.1.1.4. Dimensión de la flota.

La información referente a Gran Canaria es muy incompleta respecto al número de embarcaciones. Se estima que entre 1990 y 1991 el número de embarcaciones fue de aproximadamente 261 (Bas *et al.*, 1995). En esta información se prescinde de aquellas embarcaciones que pudieran frecuentar, quizás ocasionalmente, el puerto de La Luz y de

Las Palmas, por considerar que en este puerto atracan principalmente las embarcaciones que faenan en la costa africana. En conjunto, para la isla se estima que hay 29 embarcaciones medianas, la mayoría con base en los puertos de Arguineguín y Mogán, y el resto, más de 232, son embarcaciones pequeñas.

La flota se encuentra básicamente distribuida entre ocho refugios pesqueros, que por orden de importancia en el volumen de capturas desembarcados son Arguineguín (52 barcos), Mogán (31 barcos), Castillo del Romeral (41 barcos), Melenara (20 barcos), Sardina del Norte (22 barcos), Agaete (21 barcos), San Cristóbal (18 barcos) y Aldea de San Nicolás (17 barcos). Además de estos puntos existen un gran número de calas y playas que sirven de abrigo a pequeñas embarcaciones de pesca, tales como Las Canteras (18 barcos), Las Alcaravaneras, El Burrero (3 barcos), Arinaga (5 barcos), Playa del Águila (1 barco), Las Burras (3 barcos), playa del Aserradero (3 barcos), Sta. Agueda, Tasarte (2 barcos), la Caleta (15 barcos) y Bañaderos (6 barcos), entre otras.

6.1.1.5. Características de las embarcaciones.

6.1.1.5.1. Embarcaciones pequeñas.

Son embarcaciones construidas en madera de menos de 6 metros de eslora, la gran mayoría con motor dentro borda. Este tipo de embarcaciones son denominadas de dos proas, ya que la construcción de la proa y la popa tienen el mismo acabado y forma (Castro, 1995). Generalmente la tripulación de estas embarcaciones está constituida por dos personas.

La estructura interior de estas embarcaciones viene definida por dos pequeñas bodegas cubiertas, a proa y popa, dejando un amplio espacio intermedio donde se sitúa de dos a tres travesaños perpendiculares al eje principal de la embarcación, utilizado para sentarse los remeros. Cuando la embarcación posee un motor dentro borda, este queda cubierto por una especie de cajón, situado en el centro del barco o hacia popa, reduciendo significativamente el espacio útil del barco. Este tipo de embarcaciones son varadas sobre las playas.

6.1.1.6. Población ocupada.

De los 9461 pescadores que se dedican a la pesca marítima en el Archipiélago Canario, 4506 son de pesca artesanal o menor, faenando en la zona litoral o bajura de las Islas. Se estima que el número de pescadores profesionales en la flota de bajura en la isla de Gran Canaria ronda actualmente las 700 personas. La mayor parte de ellos trabajan en las flotas con base en Arguineguín, Mogán, Castillo del Romeral, Agaete-Sardina del Norte y Melenara (Bas *et al.*, 1995; González y Lozano, 1996)

La explotación de los buques que configuran esta flota se realiza basándose en una economía de tipo familiar, por lo que, pese a la pequeña importancia que tiene su potencial extractivo en relación a las otras modalidades de pesca de la flota, tiene una amplia cobertura social (Bas *et al.*, 1995).

Por lo general, las embarcaciones que se usan son de poco tonelaje y muy antiguas (mayoritariamente entre 27 y 50 años). La tripulación es siempre poco numerosa, en general de dos hombres (3 ó 4 como máximo), siendo familiares o socios en la propiedad de la embarcación. Es poco frecuente que sean trabajadores por cuenta ajena.

No existe información sobre el total de población ocupada indirectamente relacionada con el sector pesquero, tales como administradores de las asociaciones y cooperativas de pescadores, armadores, compradores (conocidos como "arrieros"), distribuidores de las capturas, dependientes de mercados, transportistas, comerciantes de pertrechos para buques de pesca, carpinteros de ribera, rederos, mecánicos de motores de barcos, comerciantes de aparatos electrónicos para barcos (radios, emisoras, balizas, ecosondas, etc.), etc.

6.1.1.7. Aparejos y artes de pesca: descripción y uso.

Son muy variados los aparejos y artes de pesca utilizadas por la mayor parte de la flota que faena en aguas muy costeras, aunque por la frecuencia de uso se puede clasificar la flota como monovalente. Es decir, que utiliza de forma preferente un único

aparejo, la nasa para peces. Los aparejos y artes utilizados son: redes de cerco o trañas, chinchorro (prohibidos y de uso muy restringido a algunos lugares), guelderas o pandorgas, trasmallos, nasas, tambores de morena, cordeles y palangres (Castro, 1995).

Las nasas son útiles de pesca que permiten la entrada de los peces, cefalópodos y crustáceos, pero debido a su estructura impiden la salida (Castro, 1995). Su tiempo medio de utilidad es de 2 años y la renovación de la malla se realiza cada 6 meses. Existen dos tipos de nasas, de igual morfología, pero de tamaño desigual y se calan a profundidades diferentes.

En Gran Canaria, las nasas se calan en hileras (tandas) compuestas por varias unidades separadas unos 30 m, unidas entre sí por un cabo madre. Es muy frecuente que sean agrupadas en hileras de cinco nasas, orientadas paralelamente a la costa, es decir, en la misma dirección que la corriente. Cuando las nasas son grandes y situadas sobre zonas rocosas profundas se calan en solitario o en parejas como máximo. Generalmente, a las nasas no se les añade cebo cuando se calan en grandes profundidades, en cambio en aguas someras el cebo empleado suele ser pan y en raras ocasiones restos de choco, estos últimos como consecuencia de haber sido parcialmente devorados por especies capturadas durante el calado anterior. En algunas ocasiones se suelen cebar con restos de platos o cerámica de colores claros.

Las nasas de profundidad son las de más rendimiento, pero debido a su tamaño y dificultad de manejo son poco utilizadas. Las especies más capturadas, en función de la profundidad y de la época del año, son: pulpos (*Octopus vulgaris*), chocos (*Sepia officinalis*), salemas (*Sarpa salpa*), mugarra (*Diplodus annularis*), rascacios (*Scorpaena spp.*), chopas (*Spondyliosoma cantharus*), roncadores (*Pomadasys incisus*), tapaculos (*Bothus podas*), viejas (*Sparisoma cretense*), congrios (*Conger conger*), morenas (*Muraena helena*, *M. augusti*, *Gymnothoxas maderensis*), gallos (*Stephanolepis hispidus*), fulas (*Chromis limbatus* y *Abudefduf luridus*), abades (*Mycteroperca rubra*), meros (*Epinephelus marginatus*), brecas (*Pagellus erythrinus*), samas (*Dentex gibbous*, *D. dentex*, *Pagrus auriga*), salmonetes (*Mullus surmuletus*), bocinegros (*Pagrus pagrus*), besugos (*Pagellus acarne*), cabrillas (*Serranus cabrilla* y *S. atricauda*), bogas (*Boops boops*), tamboril (*Sphoeroides spengleri*), etc.

Las nasas constan de las siguientes partes estructurales: a) Armazón formado por varillas longitudinales y aros de hierro de aproximadamente 1 cm de diámetro, que es lo que constituye el esqueleto sobre el que descansan el resto de estructuras. La reglamentación pesquera de la Comunidad Canaria (Decreto 154/1986 de 9 de Octubre), establece que el diámetro máximo de las nasas debe ser de 2 metros. b) Forro de malla, generalmente metálica que recubre al armazón. La mínima luz de malla debe ser 31.6 mm, sin embargo, ésta es muy variable, oscilando entre los 27 y los 60 mm. Las nasas de profundidad suelen ser las que presentan la luz de malla mayor. c) Entrada en forma de embudo, generalmente realizada con la misma malla que constituye el forro. El embudo de la entrada presenta la base mayor abierta hacia el exterior, a la altura del forro, mientras la base menor, denominada matadero, está dirigida hacia el interior de la nasa. La disposición del cono de entrada es el que dificulta la salida de la presa. d) Puerta por donde se vacía la nasa, sacando al exterior la captura (Fig. 6.1)

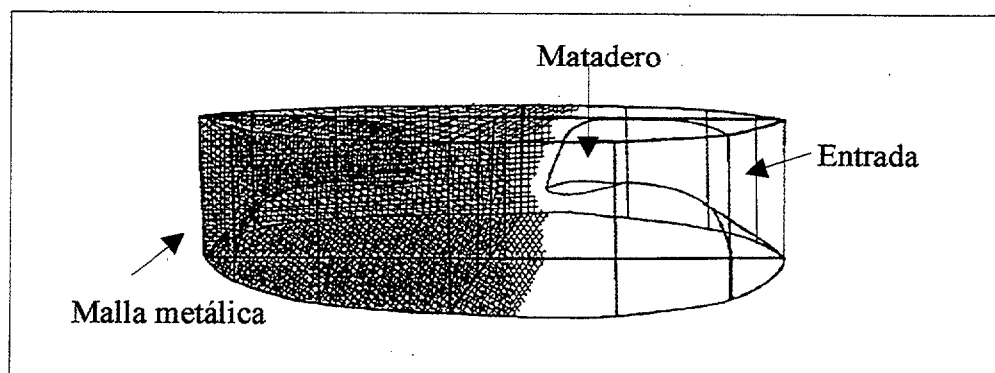


Fig. 6.1. Nasa para peces utilizada en Gran Canaria.

Por regla general, las nasas para peces son de forma circular. Presentan dos entradas, una en el lado opuesto a la otra, dirigidas hacia el centro de la misma. La base menor de las entradas está ligeramente orientada hacia abajo, de forma que obligan a los peces a descender hacia el fondo, impidiendo posteriormente su salida.

6.1.1.8. Esfuerzo pesquero.

Se estableció como unidad de esfuerzo pesquero la 'salida o jornada de pesca', consistente en la actividad de pesca ejercida por una embarcación en un día y referida a un solo arte de pesca, en este caso la nasa, ya que es el aparejo mayoritario y más

extendido en la Isla. Se empleó esta unidad de esfuerzo pesquero, ante la imposibilidad de conocer con exactitud otros datos, debido a la forma en que fue consignada la información durante la confección de las estadísticas de pesca. Hay que considerar que para el caso de la pesca artesanal en Gran Canaria, y en general para el Archipiélago, la jornada de pesca constituye una medida aceptable del esfuerzo pesquero, aunque no exacta y por tanto poco determinante. Se considera que la flota que opera en toda la isla tiene características similares ya que las diferencias en eslora o capacidad no influyen significativamente en la pesca con nasas, o en el número de estas fondeadas por cada barco, y que las características de los aparejos y el número de aparejos por barco son también similares, pudiéndose considerar como parámetros constantes. Sin embargo, la jornada de pesca no deja de ser una medida de esfuerzo nominal, no necesariamente proporcional a la mortalidad por pesca, lo cual introduce un considerable margen de error en las estimaciones.

El esfuerzo pesquero, concebido de esta forma, ha aumentado en los últimos años (Hernández-García *et al.*, 1998) como consecuencia del incremento en la demanda de pescado fresco y de las mejoras tecnológicas. Hace aproximadamente 20 años que se incorporó a las embarcaciones un motor para favorecer el izado de las nasas y por lo tanto llevar un mayor número de estos aparejos por jornada de pesca, con el consiguiente aumento del esfuerzo, favoreciendo además la disminución de bajas producidas entre los pescadores como consecuencia de lesiones de espalda. También ha incrementado el esfuerzo aparatos como el GPS, que permiten la localización de los caladeros sin emplear el método tradicional de la L o de los 3 puntos en tierra, posibilitando la pesca en circunstancias de reducida visibilidad como durante los episodios de intensa calima.

En lo referente al poder de pesca, se estima que el número de nasas caladas fluctúa entre 150 y 400 por pescador (Hernández-García *et al.*, 1998). Atendiendo a las estimaciones de captura realizadas a partir de las series históricas y a encuestas realizadas para la actualización de los datos efectuadas entre los pescadores (Castro *et al.*, 2000), se puede dividir la actividad pesquera realizada en la Isla en cuatro unidades geográficas de similar nivel extractivo (o poder de pesca), identificadas en las flotas de los puertos de Mogán, Arguineguín, Castillo del Romeral y el conjunto de refugios y playas de la vertiente norte.

6.1.1.9. Capturas.

La actividad pesquera desarrollada por la flota artesanal en Canarias está basada en la explotación, en gran medida, de especies demersales. Sin embargo, la evaluación de la situación de los recursos demersales tropieza con un gran número de dificultades, destacando principalmente la falta de datos globales de captura. La forma de registrar las capturas, cuando la hay, y la venta directa en la misma playa sin pasar por lonja, hacen imposible establecer ningún tipo de estadística mínimamente fiable. Las series históricas existentes presentan muchas dudas sobre su exactitud, ya que hay indicios que inducen a pensar que las capturas no son correctas, que han sido calculadas "a ojo de buen cubero" y en algunos casos simplemente no registradas.

La existencia en el puerto de Mogán de un único comerciante que adquiría la práctica totalidad de las capturas obtenidas por la flota y el acceso a los libros de facturación donde dicho comerciante, nos permitió efectuar una reconstrucción de la captura y esfuerzo realizados diariamente por la flota con base en el puerto de Mogán. La serie disponible abarca el período comprendido entre enero de 1989 y septiembre de 1998.

En conjunto, se identifica la importancia de algunos grupos de especies, destacando como más significativos los espáridos. Los espáridos representan el 62.4% de las capturas desembarcadas en el puerto de Taliarte (Melenara), 53.4% en Arinaga, el 37.6% en el Castillo del Romeral y el 68% en Mogán. A este grupo le siguen los cefalópodos, que globalmente considerados significan entre el 12 y el 30 %. La pesca de cefalópodos en aguas neríticas de Canarias está basada en dos grupos de especies, las pelágicas de carácter estacional (potas en verano y calamar en invierno) y las bentónico-demersales (de carácter permanente a lo largo de todo el año). Los cefalópodos bento-demersales alcanzan entre el 20 y 30% de la captura total de las especies demersales descargadas en el puerto pesquero de Mogán (Gonzalez *et al.*, 1991). El pulpo (*Octopus vulgaris*) es la especie con mayor peso, pues le corresponde el 86% del total de la captura de este grupo, seguido del choco (*Sepia officinalis*) con un 12%. Así mismo, el pulpo fue la especie más importante en la captura total entre los años 1985 y 1987 y entre 1991 y 1992. En 1998, los cefalópodos, especialmente el pulpo y el choco, aportaron el 4.2% a las capturas desembarcadas en Arinaga, 5.2 % en el Castillo del Romeral y 5% en

Melenara. El período comprendido entre septiembre y diciembre es el más propicio para la captura de los pulpos.

El resto de la captura se distribuye entre el salmonete de roca (8%), vieja (2%) y un grupo heterogéneo de especies dentro de las que se encuentran algunos peces cartilaginosos (*Mustellus mustellus* y otros), congrios, morenas, cabrillas y otros serránidos.

Las capturas de especies demersales varían a lo largo del año. Desde noviembre a junio es más abundante la breca, mientras de enero a junio lo son la sama y el bocinegro. Este mismo período es el más idóneo para la captura de los cefalópodos. En Mogán, las descargas de peces de profundidad presentaron como años más favorables 1981 y 1982, mientras que en los años peores correspondieron a 1987 y 1988. Las variaciones temporales de cada especie son bastante diferentes ya que parecen estar relacionadas no sólo con la abundancia, sino también con las técnicas de pesca utilizadas y la estacionalidad de la demanda del mercado.

6.2. Material y Métodos.

6.2.1. Pesca de *Octopus vulgaris* con nasas.

El registro de los datos de pesca de *Octopus vulgaris* se realizó a bordo de una embarcación de 6 m de eslora con base en el puerto de Arguineguín. El período de seguimiento fue desde diciembre de 1997 hasta junio de 1999, de forma semanal o quincenal. Durante este período se efectuó un censo de todas las capturas obtenidas, anotando el número de ejemplares pescados en cada nasa, peso de cada individuo, talla (longitud ventral del manto) y sexo, además se registró el peso total aproximado de cualquier otra especie capturada. La finalidad fue determinar la vulnerabilidad de la especie a la pesca con nasas, comparando la frecuencia de aparición, porcentaje de captura en peso con respecto al total de las capturas y peso medio obtenido por nasa, con respecto a las diferentes especies que se capturaron durante el período de estudio. En este período se realizaron un total de 38 jornadas de pesca y se registró la captura de 1940 nasas.

También se determinó la posición geográfica del área de fondeo de cada nasa utilizando un Geo-posicionador modelo Garmin 12XL, el tiempo de permanencia de las nasas en el agua, profundidad de la zona de pesca, naturaleza del fondo y la temperatura y salinidad superficial del agua de mar. Las pescas se realizaron entre los 27°41' y los 27°49' de latitud norte y los 15°37' y los 15°46' de longitud oeste.

Se determinó el índice de agregación de Morisita (1959) utilizando la siguiente ecuación:

$$I\delta = ((\sum_{i=1}^n n_i(n_i - 1))/(n(n-1)))N$$

donde N es el número total de muestras, n_i el número de ejemplares en la muestra y n el número total de individuos en todas las muestras.

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) fue representada en una carta batimétrica subdividida en diferentes áreas de pesca con una extensión de 1x1 minutos, con objeto de identificar diferencias geográficas en la distribución de las capturas, grupos de talla o edad y sexos. Además, y con el mismo objetivo, se realizó un análisis de las capturas por intervalo de profundidad (0 a 18 m, 19 a 30 m y 31 a 50 m y de 51 a 100 m).

6.2.2. Cuantificación del esfuerzo.

Tal y como se indicó anteriormente, las series de esfuerzo en jornadas de pesca se realizaron a partir de los vales de compra obtenidos del puerto de Mogán. Sin embargo, para la cuantificación del número medio de nasas desplegadas por cada pescador, días de calado y número medio de nasas levadas diariamente, se realizaron encuestas entre los pescadores de Arguineguín, Mogán y Castillo del Romeral.

6.2.3. Variación de las capturas y CPUE.

Se realizó un seguimiento de las capturas diarias de *Octopus vulgaris* en el puerto de Mogán desde 1989 hasta septiembre de 1998. Los valores de CPUE (Kg/jornada de pesca) mensuales y anuales fueron representados gráficamente con

objeto de identificar el patrón de variación temporal, así como la tendencia de la evolución de las capturas del pulpo en este puerto. La serie de capturas fue completada con datos de captura medias mensuales obtenidos entre 1980 y 1988 (González *et al.*, 1991), aunque para este período no se dispuso de datos de esfuerzo de pesca.

Para el puerto de Castillo del Romeral sólo se dispuso de los datos de captura entre los años de 1985 a 1992. Sin embargo, se pudo realizar un análisis de datos de CPUE y esfuerzo pesquero para este puerto registrados entre los meses de abril a septiembre de 1998 (Castro *et al.*, 2000).

Tal y como se indicó con anterioridad, la estimación del orden de magnitud de la captura total obtenida en la Isla se realizó tomando como serie de partida la del puerto de Mogán, la cual se tiene por representativa del período 1989-1997, y multiplicando ésta por cuatro (se estima que en el puerto de Mogán se encuentra el 25 % del poder de pesca de la Isla). En el período 1989-1992, en el que se dispuso de los datos de captura del puerto de Castillo del Romeral, la captura total en la Isla se estimó doblando la obtenida entre ambos puertos.

Los datos correspondientes a la abundancia fueron relacionados con factores de tipo climático. Se comparó la serie temporal de CPUE con la correspondiente al índice NAO y con la temperatura superficial del agua de mar. Los valores del índice NAO se obtuvieron de Stephenson (1999), donde se relacionan las diferencias de presión atmosférica a nivel del mar entre Stykkisholmur/Reykjavik (Islandia) y una estación variable que puede ser Azores, Lisboa o Gibraltar. Para este estudio se escogió el índice NAO que definía las diferencias de presión con respecto a la estación de las Azores, por la semejanza geográfica (Archipiélago Atlántico) y porque las variaciones de presión atmosférica en las Azores afectan localmente a Canarias. Los datos de temperatura de agua de mar fueron aportados por el Instituto Nacional de Meteorología.

6.3. Resultados

6.3.1. Cuantificación del esfuerzo de pesca.

Durante el período de seguimiento de la pesquería, la duración de las jornadas de pesca osciló entre 5 y 6 horas de faena. Por regla general, las embarcaciones dedicadas a la pesca con nasas abandonaron el puerto base en las horas previas al amanecer (aproximadamente a las 6:00 am, con ligeras variaciones según la estación del año), regresando al mismo antes del mediodía. Esta flota empleó exclusivamente las nasas, aunque en algunos casos se utilizan tambores de morena, palangres, cordeles y chinchorros.

A partir de encuestas realizadas entre los pescadores se estimó que el número de nasas caladas por embarcación fue de aproximadamente 275 unidades, oscilando entre las 150 y 400 nasas. Éstas fueron generalmente caladas en tandas de 4 ó 5, aunque cuando se trata de nasas de gran tamaño se fondearon en solitario. Estos aparejos permanecieron calados en el agua un promedio de cinco días, oscilando entre 3 y 30 días, según la profundidad de fondeo y el tamaño de los aparejos. El número medio de nasas levadas diariamente por barco fue de 50, variando entre las 8 y 12 líneas de 5 nasas cada una por jornada de pesca. El número medio de nasas levadas por día durante el período de seguimiento de la actividad pesquera de una embarcación artesanal con base en el puerto de Arguineguín fue de 51.1 (SD= 14.9). El tiempo medio que permanecían las nasas fuera del agua durante las operaciones de pesca fue de 10 minutos, tiempo suficiente para vaciar la captura y reparar el aparejo si era necesario.

Generalmente, los pescadores faenan seis días a la semana. La captura media por jornada de pesca y barco ronda los 23.5 Kg. (94 g/nasa/día), oscilando entre los 13 y 51 Kg. (52-204 g/nasa/día), dependiendo del caladero y del mes del año. A lo largo del período de estudio, la captura estuvo constituida por más de 45 especies, representando *Octopus vulgaris* el 15.79% en peso de la captura total obtenida.

6.3.2. Variación interanual del esfuerzo de pesca.

La flota artesanal de pesca con base en el puerto de Mogán, dedicada a la pesca con nasas, está compuesta por 26 barcos de madera con esloras que oscilan entre los 7.5 y 12.4 m ($\bar{x}=9.4$; $SD=1.2$) y motores entre 18 y 150 c.v. ($\bar{x}=52.7$; $SD=44.2$). La mayoría de los barcos de esta flota se dedican a la pesca con nasas durante casi todo el año. Sin embargo, gran parte de la misma (23 barcos) abandonan este tipo de pesca durante la zafra del atún (verano-otoño), aunque algunos desarrollan los dos tipos de pesquería de forma simultánea (de 5 a 13 barcos según los años).

El esfuerzo pesquero ejercido por esta flota aumentó gradualmente desde 1989 a 1994, con un ligero descenso en 1995 y 1996 y un aumento en 1997 (Fig. 6.1), con un incremento del 83% respecto a 1992.

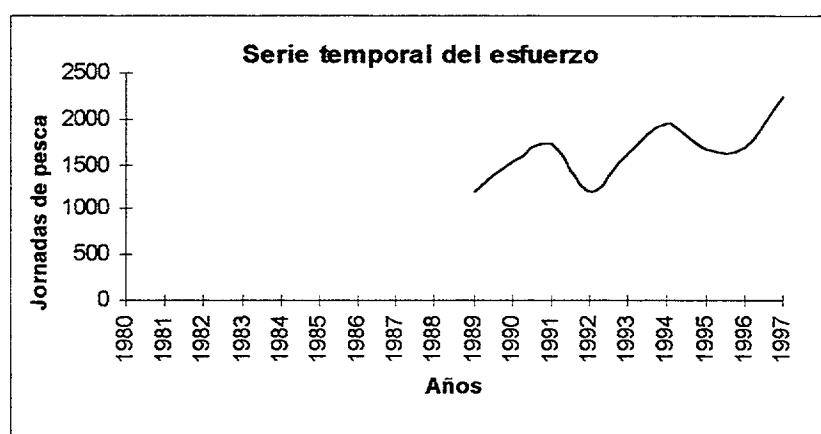


Fig. 6.1. Variación temporal del esfuerzo de pesca en el Puerto de Mogán, medido como número de salidas (jornadas de pesca) realizadas por toda la flota, entre 1989 y 1997.

6.3.3. Variación estacional del esfuerzo de pesca.

El esfuerzo desarrollado por la flota artesanal dedicada a la pesca con nasas y con base en el puerto de Mogán es claramente estacional, desplegando un esfuerzo más bajo durante el verano que durante el resto del año. Éste es más elevado en los primeros cuatro o cinco meses del año para, posteriormente, descender hacia la mitad del año y volver a aumentar de octubre a diciembre. El número medio de días de pesca mensuales

dedicados a la pesca con nasas por parte de la flota osciló entre 95 en 1992 a 244 en 1994 (Tabla 6.1)

Tabla 6.1. Porcentaje mensual de esfuerzo desde 1989 hasta 1997 en el puerto de Mogán

Mes	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Enero	9,18	11,79	11,65	10,31	3,30	8,85	9,06	12,29	7,46	8,76
Febrero	9,59	15,03	12,17	15,46	6,78	14,74	22,37	9,45	11,71	12,43
Marzo	11,58	11,14	11,60	10,83	10,20	10,29	17,87	10,63	11,89	13,03
Abril	12,16	9,39	13,15	8,82	11,84	9,00	9,48	10,81	10,68	11,42
Mayo	15,22	6,02	10,62	10,83	13,92	8,85	9,42	7,62	9,20	10,08
Junio	5,29	3,37	5,63	12,40	10,99	9,00	8,63	8,09	7,82	8,17
Julio	2,48	3,11	3,62	4,45	5,86	5,33	4,32	7,50	6,34	5,79
Agosto	0,99	2,78	3,16	7,25	6,11	6,62	2,19	5,02	2,59	3,26
Septiembre	3,23	5,63	3,39	7,77	5,43	5,59	3,34	4,55	2,73	3,54
Octubre	10,59	10,88	6,43	4,28	5,31	7,50	3,89	5,73	9,83	
Noviembre	10,59	12,31	7,81	2,97	8,79	7,09	3,89	7,44	9,61	
Diciembre	9,10	8,55	10,79	4,63	11,48	7,14	5,53	10,87	10,14	

6.3.4. Variación interanual en las capturas.

Las capturas desembarcadas de *Octopus vulgaris* en Mogán muestran un gran nivel de fluctuación interanual, oscilando entre 2 y 25 toneladas. En el intervalo transcurrido entre 1980 y 1997 se observan dos períodos de máximas capturas, en 1982 con más de 21 toneladas y en 1994, seguidos de fuertes caídas hasta alcanzar niveles de sólo el 20% de la registrada en los años de máximos (Fig. 6.2).

En 1982, se obtuvo una captura de casi 21.5 Tm en Mogán, pero decreció hasta niveles del 40% de la misma en 1983, alcanzando su punto más bajo (3 Tm) en 1985 (14% de la desembarcada en 1982). Posteriormente al máximo de capturas de las dos décadas registrado en 1994, la captura de 1995 descendió un 72%, cayendo a un nivel similar al obtenido en 1989. En 1996 y 1997 la captura cayó a los niveles más bajos de la década (24% de la captura obtenida en 1994).

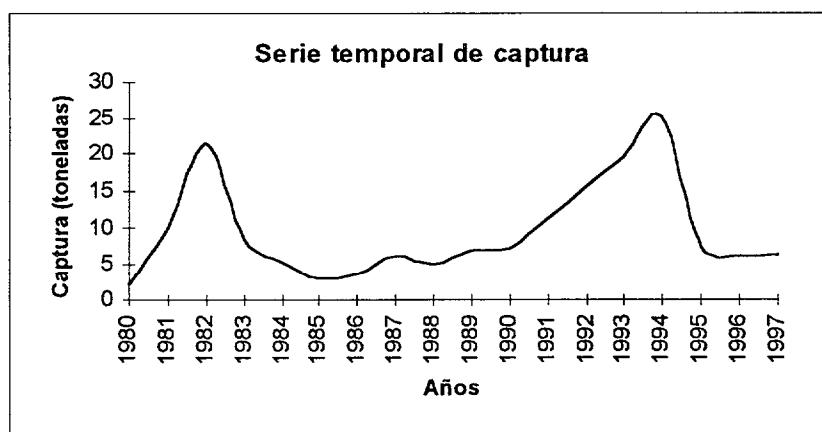


Fig. 6.2. Capturas anuales de *Octopus vulgaris* desembarcadas en el puerto de Mogán entre 1980 y 1997

Se poseen datos más fraccionados de los puertos de Taliarte (Melenara) y del Castillo del Romeral. En el primer caso las estadísticas de captura son aparentemente incompletas, observándose algunas lagunas en los registros. En lo que se refiere al Castillo del Romeral, el período de tiempo del que se dispone información abarca desde 1985 a 1992, siendo la magnitud de la mayor parte de los registros muy dudosos. Según el volumen de capturas registradas, este último puerto pesquero tiene un potencial extractivo similar al demostrado por Mogán (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Capturas de *Octopus vulgaris* desembarcadas en los puertos de Mogán, Melenara, Castillo del Romeral y total estimada para Gran Canaria, calculada a partir del poder de pesca declarado en la Isla.

Año	Mogán	Melenara	Castillo del Romeral	Total Estimada
1980	2181			8724
1981	9884			39536
1982	21472			85888
1983	8340			33360
1984	5217			20868
1985	3136		31073	68418
1986	3541		35495	78072
1987	6045		35545	83180
1988	4936		7260	24392
1989	7006		7235	28482
1990	7096		9715	33622
1991	11412	44	8265	39442
1992	15561		5750	42622
1993	19507	352		78380
1994	25209	455		101291
1995	7409	317.5		29953.5
1996	6007	302		24330
1997	6392			25568

6.3.5. Variación de la CPUE.

La Captura Por Unidad de Esfuerzo (CPUE) mostrada por la pesquería artesanal basada en la pesca con nasas entre 1989 y 1997 muestra variaciones significativas entre años (Friedman ANOVA, $P < 0.001$). La fluctuación principal se originó en los valores de CPUE obtenidos entre 1992 y 1994, período durante el cual fueron máximos (Fig. 6.3)

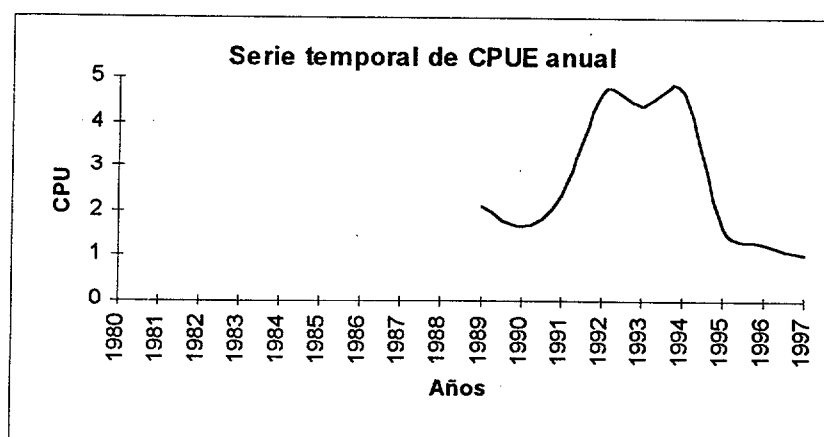


Fig. 6.3. Variación anual de la CPUE del pulpo común desembarcado en Mogán entre 1989 y 1997.

6.3.6. Variaciones mensuales en las capturas.

La CPUE del pulpo revela la existencia de dos picos de máxima abundancia anual, uno entre abril y mayo y otro entre septiembre y noviembre. Los valores más bajos de CPUE se obtienen de julio a septiembre, coincidiendo con los máximos de CPUE obtenidos en la pesquería de túnidos. El valor máximo de CPUE varía de año en año, estableciéndose en primavera u otoño (Fig. 6.4).

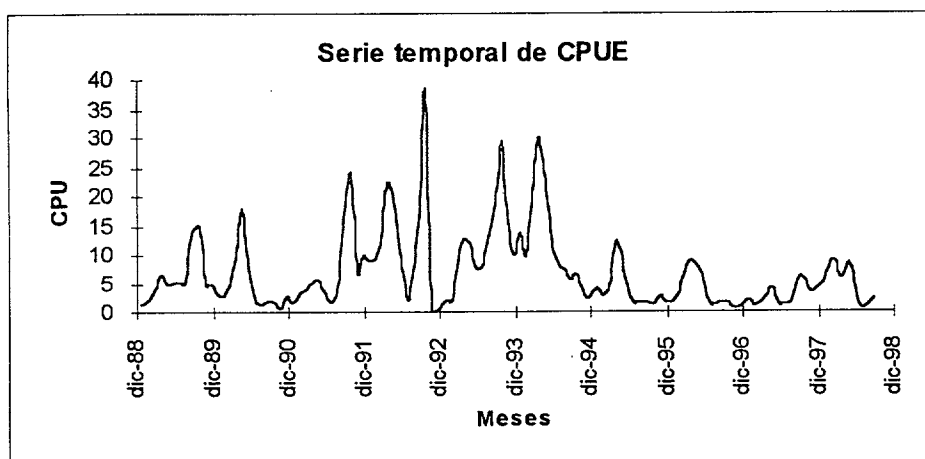


Fig. 6.4. Variación mensual de la CPUE del pulpo común a partir de los desembarcos en Mogán entre 1989 y 1998.

6.3.7. Fluctuaciones ambientales.

El análisis de la serie temporal de la CPUE anual de *Octopus vulgaris* del puerto de Mogán entre 1989 y 1997 mostró la existencia de fluctuaciones, cuya posible explicación a las mismas parece estar ligada a variaciones climáticas. Así pues, existe una marcada correspondencia entre las series temporales del índice NAO (Oscilación del Atlántico Norte) durante ese mismo período y la de CPUE del pulpo común desembarcado en Mogán (Fig. 6.5).

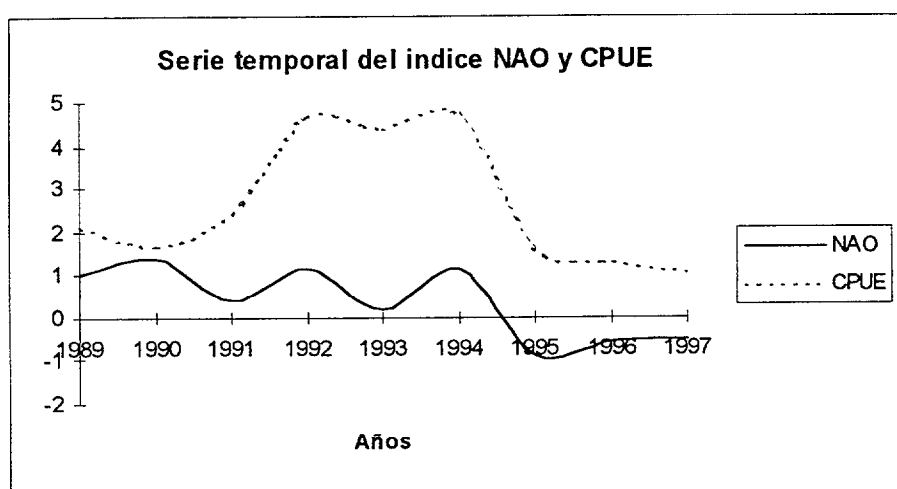


Fig. 6.5. Representación gráfica del Índice NAO (Oscilación del Atlántico Norte) y de la CPUE (Captura por Unidad de Esfuerzo) de *Octopus vulgaris* desembarcado en el puerto de Mogán, entre 1989 y 1997.

El coeficiente de correlación entre ambas series es del 87.33 %, entre 1991 y 1997. Los niveles NAO por encima de 1 se correspondieron con aumentos en la abundancia (CPUE), excepto en 1990. Igualmente, la simetría se mantiene incluso cuando el índice NAO alcanza valores negativos, a partir de 1995, el cual se ve acompañado con un marcado descenso de los valores de CPUE. Sin embargo, cuando se realiza un estudio de la correspondencia mensual entre las series del índice NAO y de la CPUE, se observa que existe un desfase de aproximadamente dos meses entre los máximos relativos de la NAO y los teóricamente correspondientes de CPUE (Fig. 6.6).

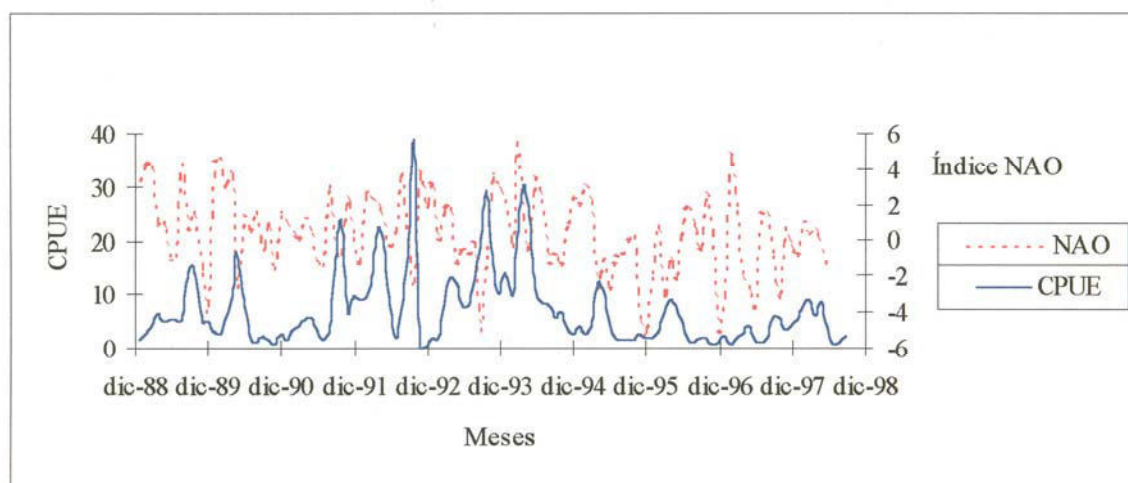


Fig. 6.6. Series temporales mensuales de NAO y CPUE entre 1989 y 1998.

En el período comprendido entre 1992 y 1994 se obtienen valores de CPUE relativamente superiores a los observados en años anteriores y posteriores. Por otro lado, a partir de 1995 la abundancia desciende de forma muy notable, abarcando un período que se extiende hasta 1997, intervalo durante el cual el valor medio del índice NAO fue inferior a 1.

Por otro lado, la variación mensual de la CPUE del pulpo desembarcado en Mogán permite definir fluctuaciones de ciclo corto (meses) posiblemente relacionados con los procesos reproductivos. Los períodos de concentración de individuos para la reproducción parecen venir determinados por la temperatura del agua (Fig.6.7). Cuando

la temperatura superficial del agua de mar alcanza un umbral próximo a los 20 °C se produce un aumento en la CPUE. Estos umbrales se sitúan previamente al verano y cuando la temperatura desciende después de haber alcanzado el máximo térmico del año. Si los 20 °C se alcanzan en los meses finales del invierno y comienzo de la primavera se produce un pico de CPUE primaveral que es el máximo del año, seguido de un pico secundario en el otoño. Sin embargo, cuando durante este primer período (invierno-primavera) no se supera el umbral térmico de los 20 °C el pico otoñal es más importante que el primaveral.

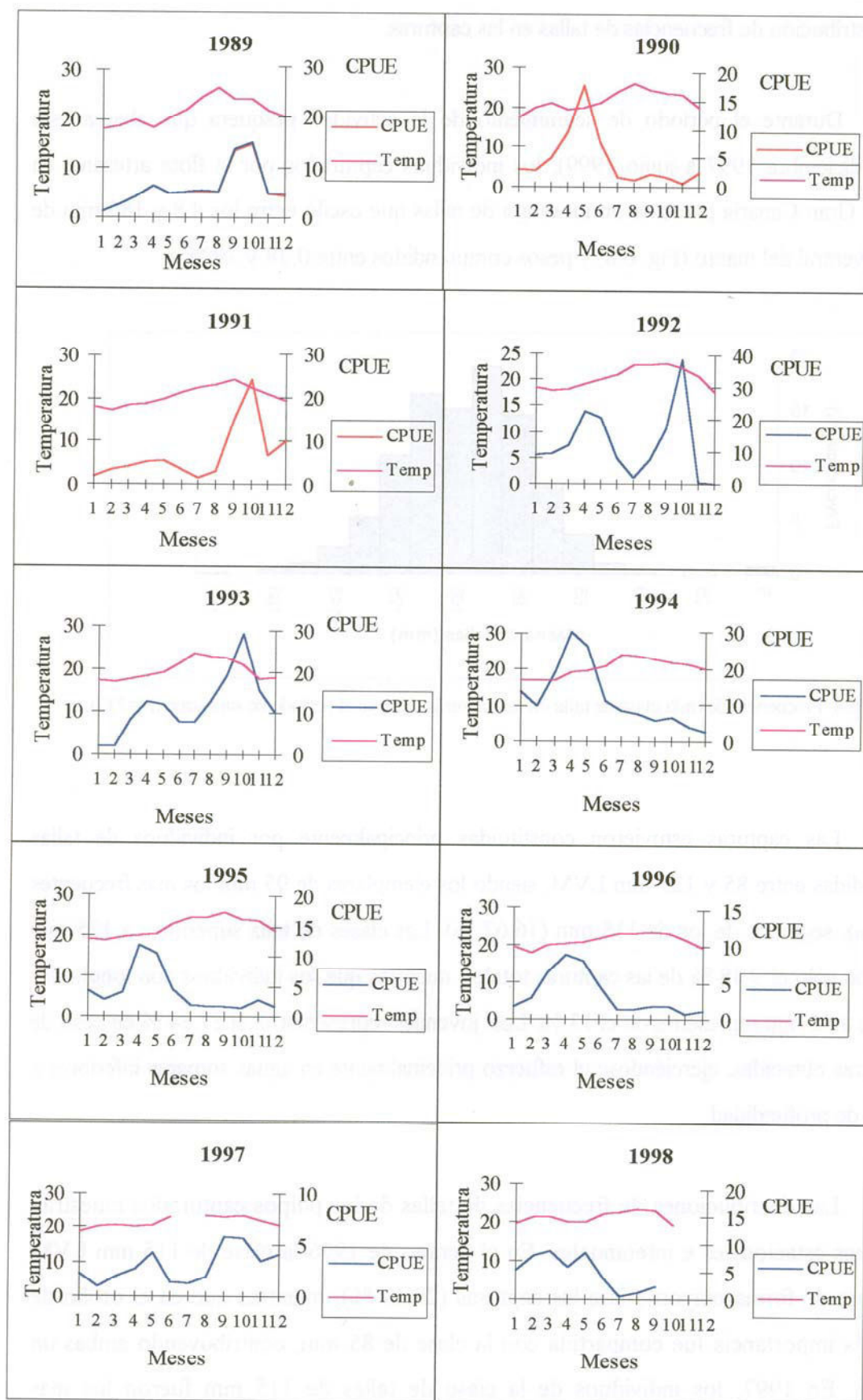


Fig. 6.7. Variación mensual de la temperatura superficial del agua de mar y de la CPUE de pulpo capturado por la flota de Mogán (Gran Canaria), entre 1989 y 1998.

6.3.8. Distribución de frecuencias de tallas en las capturas.

Durante el período de seguimiento de la actividad pesquera que abarca este estudio (diciembre 1997 a junio 1999), los individuos capturados por la flota artesanal en aguas de Gran Canaria presentaron un rango de tallas que osciló entre los 4.8 y 185 mm de longitud ventral del manto (Fig. 6.8) y pesos comprendidos entre 0.38 y 3926 g.

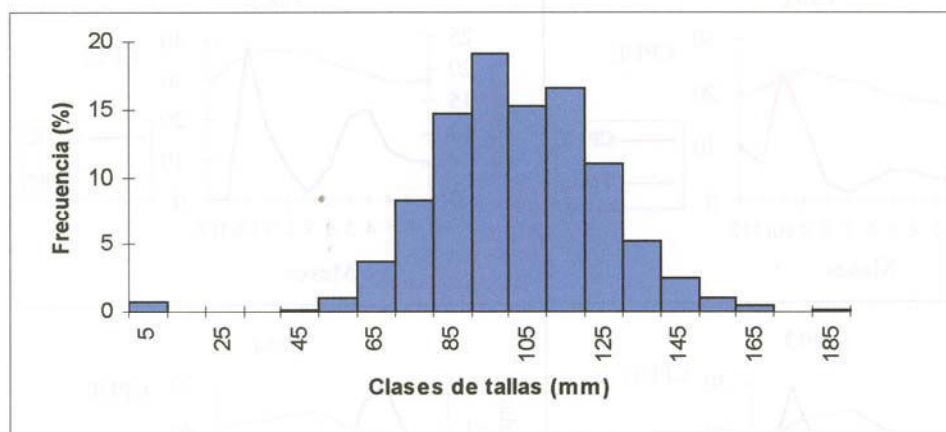


Fig. 6.8. Frecuencia de cada clase de talla en las capturas durante el período de muestreo (N=733).

Las capturas estuvieron constituidas principalmente por individuos de tallas comprendidas entre 85 y 125 mm LVM, siendo los ejemplares de 95 mm los más frecuentes (19.09 %), seguidos de los de 115 mm (16.67 %). Las clases de talla superiores a 125 mm supusieron sólo el 9.38 % de las capturas totales, mientras que los individuos con longitudes inferiores a 85 mm representaron el 13 %. Los juveniles representaron el 57.54 % en peso de las capturas obtenidas, ejerciéndose el esfuerzo principalmente en aguas someras inferiores a los 19 m de profundidad.

Las distribuciones de frecuencias de tallas de los pulpos capturados muestran variaciones estacionales e interanuales. En el verano de 1996 la clase de 115 mm LVM contribuyó de forma mayoritaria a las capturas (29.17 %), mientras que en el otoño de ese año la importancia fue compartida con la clase de 85 mm, contribuyendo ambas un 26.32 %. En 1997, los individuos de la clase de tallas de 115 mm fueron los más pescados durante el invierno (34.29 %) y primavera (22.67 %), aunque en verano se capturaron individuos de menor talla (105 mm), los cuales contribuyeron en un 36.36 %

de la captura total. En 1998, las mayores capturas se produjeron en la clase de tallas de 105 mm tanto en invierno (29.31 %) como en primavera (23.53 %). Durante el verano de ese año la talla media de captura disminuyó, obteniéndose individuos desde 85 mm a 105 mm LVM en proporciones similares (18.33 %). En el otoño se alcanzó la talla media de captura más baja de 1998, representando los individuos con 75 mm el 30.12 % de la captura realizada. En 1999, la talla media de captura desde el invierno al verano fue variable (95, 125 y 85 mm, respectivamente) (Fig. 6.9).

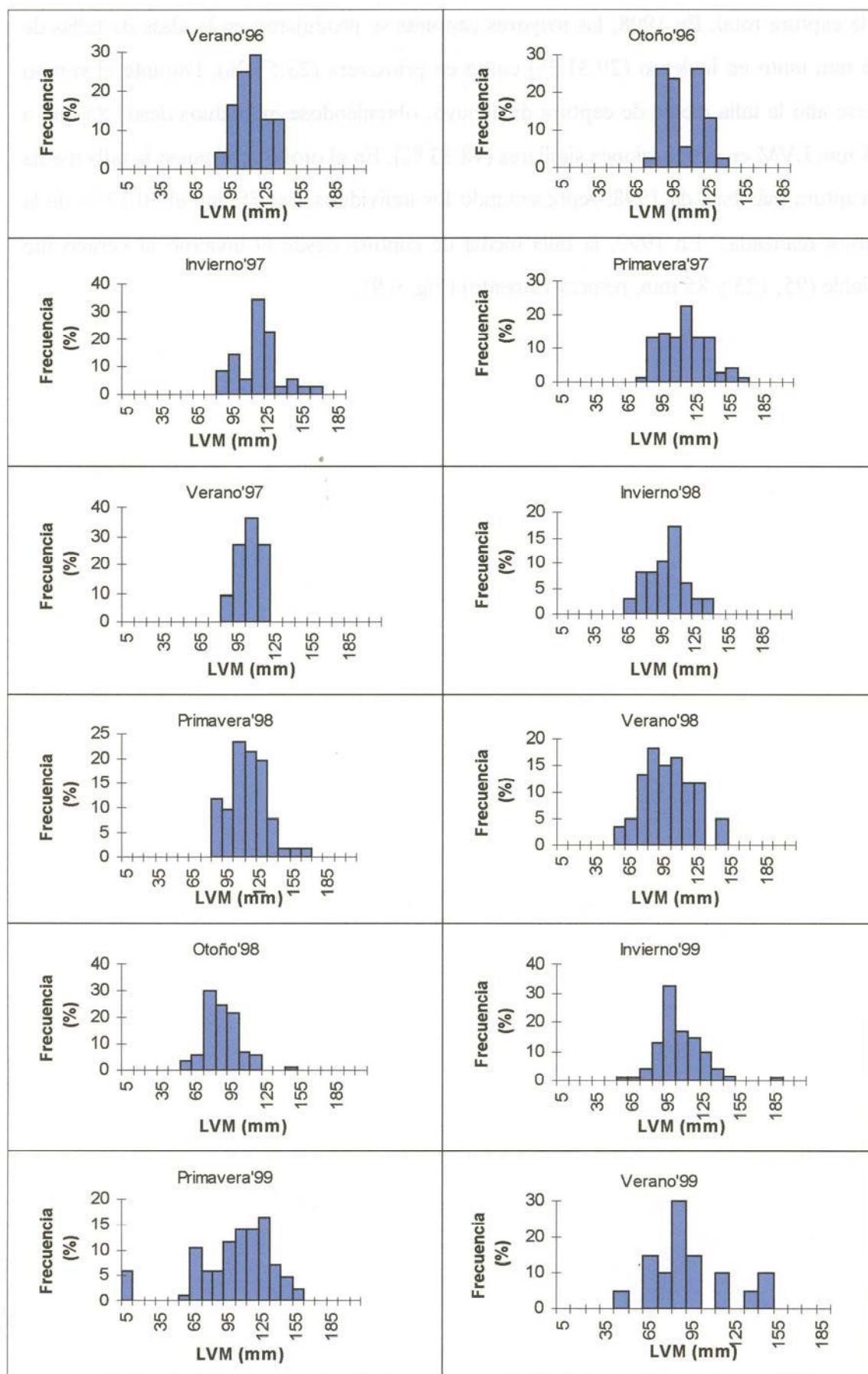


Fig. 6.9. Contribución a las capturas, en porcentaje de individuos, de las diferentes clases de talla.

Hubo diferencias significativas en la talla media anual de los pulpos capturados durante el período de muestreo (ANOVA; $F=6.776$; $P < 0.005$), siendo la talla media de los individuos obtenidos en 1997 mayor que la de los otros años. Igualmente, cuando la talla media de captura se comparó entre estaciones similares en diferentes años, se observó que la longitud ventral del manto descendió progresivamente año tras año.

En el verano de 1996 la talla media de captura fue de 112 mm, descendiendo progresivamente en los años siguientes a 103, 98 y 92 mm LVM. Este descenso también se observa en los períodos de primavera e invierno, aunque no de forma tan acentuada. En las primaveras de 1997 y 1998, la talla media de captura fue 113 mm LVM, más alta que la mostrada en la primavera de 1999 (106 mm). En el invierno de 1997 la talla media de captura fue de 116 mm, más alta que la observada en los inviernos de 1998 (98 mm) y 1999 (104 mm).

6.3.9. Composición de las capturas en clases de edad.

Las edades de los pulpos capturados en aguas de Gran Canaria oscilan entre los 2 y 13 meses. Sin embargo, se observa que se ejerce una mayor presión de pesca sobre individuos con edades comprendidas entre los 5 y 9 meses, siendo la clase de edad V meses la más frecuente en las capturas (19 % del total; Tabla 6.3).

La importancia relativa de las diferentes clases de edad en las capturas presentan acusadas variaciones estacionales. Por ejemplo, en el invierno de 1998 las clases de edad VII y VIII meses constituyeron el 54.54 % del total de individuos capturados, mientras que en la primavera y verano de ese mismo año, los individuos de 9 meses de edad fueron los más pescados (33.3 y 21.4 % del total, respectivamente). Durante el otoño, la edad media de los pulpos capturados descendió, siendo los individuos de 5 meses de edad los más frecuente (52.94 %).

En 1999, la clase de edad de VI meses es la más pescada durante el invierno con una contribución a la captura total del 26.32 %. En primavera, son individuos más jóvenes (3 meses de edad) los que conforman el grueso de la captura (17.65 %) (Tabla 6.3).

Tabla 6.3. Contribución de cada clase de edad (en meses) a las capturas de pulpo obtenidas en Gran Canaria.

Estación	Grupos de edad											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Invierno'98	0	0	9,09	6,06	18,18	24,24	30,3	12,1	0	0	0	0
Primavera'98	0	0	0	3,92	7,84	13,72	19,61	33,3	9,8	5,88	3,92	1,96
Verano'98	0	0	7,14	14,29	16,67	4,76	16,67	21,4	11,9	4,76	2,38	0
Otoño'98	0	1,96	21,57	52,94	15,69	3,92	3,92	0	0	0	0	0
Invierno'99	0	0	7,02	19,3	26,32	10,53	19,3	14	3,51	0	0	0
Primavera'99	2,94	17,65	11,76	8,82	5,88	8,82	14,71	8,82	5,88	8,82	5,88	0
Total	0,37	2,24	9,33	19,03	15,67	10,82	16,79	15,3	5,22	2,98	1,86	0,37

La composición estacional de las capturas también mostró diferencias con relación a los sexos. Así, durante el invierno de 1998, los machos capturados pertenecieron mayoritariamente a la clase de edad VII meses, contribuyendo con un 35 % a las capturas de machos de *Octopus vulgaris*. La contribución de los machos de esta clase de edad aumentó en la primavera, siendo reemplazados por individuos de 9 meses de edad (38.9 %). En el verano de 1998, las claves de edad 5 y 8 meses constituyeron el 47.37 % del total de individuos capturados. Durante el otoño, los machos de la clase de edad V significaron más del 50 % de las capturas de este sexo. En 1999, los machos pertenecientes a la clase de edad VIII meses fueron los más capturados durante el invierno (25.71 %), disminuyendo 5 meses la edad más frecuente de los machos capturados durante la siguiente primavera (16.67 % de las capturas de machos) (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Contribución de cada clase de edad (en meses) a las capturas de machos de pulpo obtenidas en Gran Canaria.

Estación	Grupos de edad											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Invierno'98	0	0	5	0	20	35	30	10	0	0	0	0
Primavera'98	0	0	0	2,78	11,11	11,11	19,44	38,9	11,1	2,78	2,78	0
Verano'98	0	0	15,79	21,05	15,79	0	26,32	10,5	5,26	5,26	0	0
Otoño'98	0	0	24,14	55,17	10,34	6,9	3,45	0	0	0	0	0
Invierno'99	0	0	2,86	22,86	22,86	8,57	25,71	11,4	5,71	0	0	0
Primavera'99	8,33	16,67	12,5	4,18	8,33	8,33	8,33	8,33	8,33	8,33	8,33	0

Las hembras por su parte también muestran variaciones estacionales en la distribución de las diferentes clases de edad capturadas. Así, en 1998 se observó que las clases de edad más frecuentes entre las hembras fueron de 8 y 9 meses, significando el 30.77 y 30.4 % de las capturas de este sexo durante el invierno y el verano, respectivamente. En primavera, las clases de edad VII, VIII y IX meses fueron las más pescadas, representando el 20 % cada una de ellas. En el otoño, la mayoría de las hembras capturadas fueron de 5 meses de edad, en una proporción del 50 %. En 1999, las hembras de 6 meses de edad fueron el 31.82 % de las capturas de este sexo durante el invierno. Sin embargo, en primavera, la mayor frecuencia de captura se observó en las clases de edad V y VIII meses con un 16.67 % y 25 %, respectivamente (Tabla 6.5).

Tabla 6.5. Contribución de cada clase de edad (en meses) a las capturas de hembras de pulpo obtenidas en Gran Canaria.

Estación	Grupos de edad											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Invierno'98	0	0	15,38	15,38	15,38	7,69	30,77	15,4	0	0	0	0
Primavera'98	0	0	0	6,67	0	20	20	20	6,67	13,3	6,67	6,67
Verano'98	0	0	0	8,7	17,39	8,7	8,7	30,4	17,4	4,35	4,35	0
Otoño'98	0	4,55	18,18	50	22,73	0	4,55	0	0	0	0	0
Invierno'99	0	0	13,64	13,64	31,82	13,64	9,09	18,2	0	0	0	0
Primavera'99	8,33	8,33	8,33	16,67	8,33	8,33	25	8,33	0	8,33	0	0

6.3.6. Distribución espacial de las capturas.

A nivel general, el valor del índice de agregación de Morisita (0.561) indica que la distribución espacial de *Octopus vulgaris* es ligeramente gregaria en las zonas de pesca donde se desarrolla la actividad de la flota con base en el puerto de Arguineguín.

El análisis de los valores de CPUE parecen indicar que la especie muestra una ligera variación en el patrón de agregación, en función de los cambios en las características de la geomorfología de los fondos del área de pesca. Se han podido diferenciar, significativamente, dos sectores en el área de estudio, uno occidental y otro oriental (ANOVA, $F=11.34$, $p=0.001$) (Fig. 6.10). Sin embargo, el índice de agregación de Morisita mostrado por la especie es similar en ambas zonas (0.55 y 0.58 para la zona occidental y oriental respectivamente). El sector occidental es más abrupto, rocoso, con

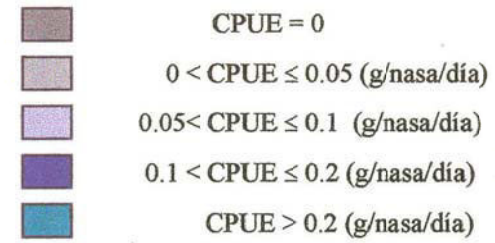
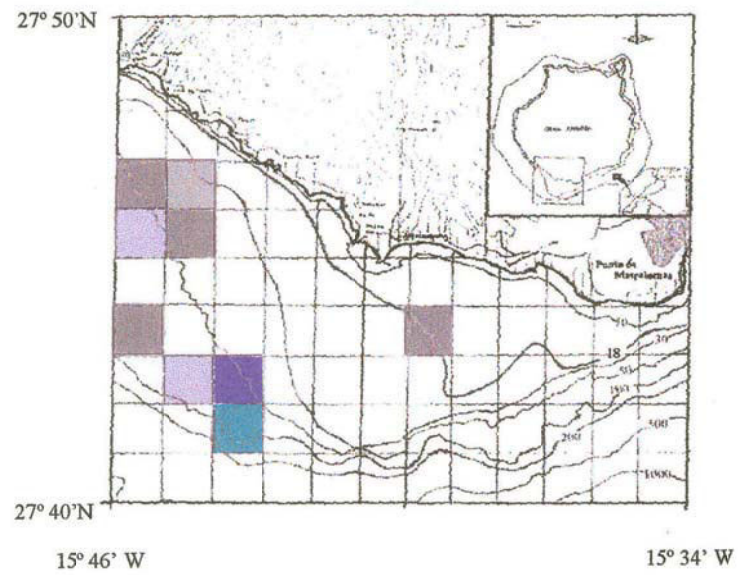
presencia de facies algales y escasez de material arenoso, mientras que el sector oriental se caracteriza por presentar una amplia área, que se extiende desde la isobata de los 10 hasta 30 m, con una menor pendiente que el sector occidental y de fondos básicamente arenosos.

En el sector occidental del área de estudio, *Octopus vulgaris* fue el 21.36 % del peso de la captura total obtenida, aunque su frecuencia de aparición en las nasas fue de solo el 12.4 %, ocupando el 5º puesto en frecuencia entre las especies pescadas. El valor medio del rendimiento de pesca de pulpo fue 34.4 g/nasa/día (SD=50.6), siendo la especie más abundante en biomasa en este sector. Sin embargo, en el sector oriental la frecuencia de aparición del pulpo en las nasas fue menor (5.7 %), así como su contribución en peso a las capturas también fue sensiblemente más bajo (8.58 %), con un valor medio del rendimiento de pesca de 8.7 g/nasa/día (SD= 15.4), lo cual indica una distribución más heterogénea de la especie.

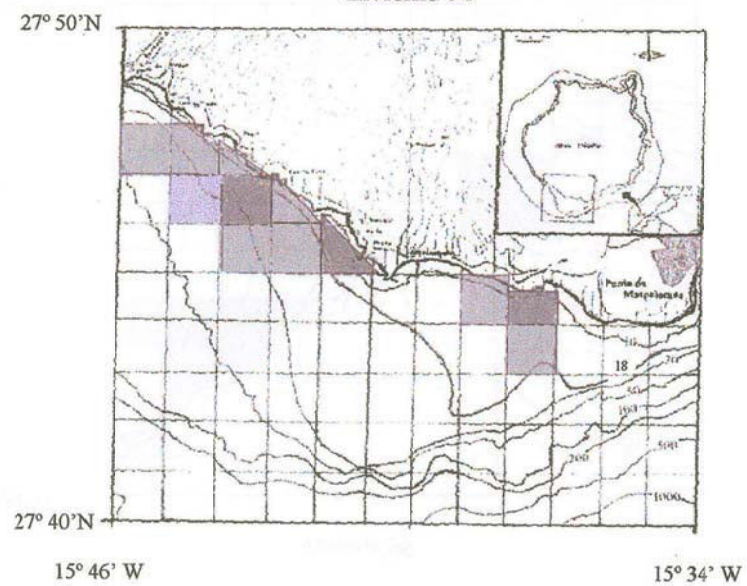
Analizando las diferencias estacionales existentes en el rendimiento de pesca de *Octopus vulgaris*, se observó que, durante la primavera de 1997, la abundancia fue superior a 0.2 g/nasa/día entre los 50 y 200 m de profundidad en la zona occidental, a diferencia de las zonas más someras donde nunca se supero los 0.2 g/nasa/día. En el invierno y la primavera de 1998, las mayores pescas se localizaron en aguas someras a lo largo de toda la zona de estudio, aunque en general la abundancia fue menor que en la primavera de 1997, excepto en una zona occidental lejana a costa donde el rendimiento de pesca osciló entre 0.05 y 0.1 g/nasa/día. Durante el verano de 1998, la actividad pesquera se localizó mayoritariamente en el sector oriental, obteniéndose valores de rendimiento de pesca que no superaron abundancias de 0.05 g/nasa/día, tanto en aguas someras como profundas. Durante el otoño del mismo año, el sector occidental mostró niveles de abundancia superiores al 0.05 g/nasa/día en aguas someras, próximas a la costa, mientras que en el sector oriental no superaron este valor. En el invierno y la primavera de 1999, se registraron nuevamente diferencias entre las zonas occidental y oriental. En el sector occidental destaca un aumento de la abundancia del recurso en áreas costeras, la cual se atenúa a medida que aumenta la profundidad. Contrariamente, en la zona oriental se registraron valores de rendimiento de pesca inferiores a 0.05 g/nasa/día. En el verano de 1999, la abundancia del recurso alcanzó los valores más

bajos, excepto en una zona concreta de la costa donde se superó los 0.05 g/nasa/día. De forma general, durante este período, los valores de rendimiento de pesca fueron inferiores a los obtenidos en la primavera de 1999.

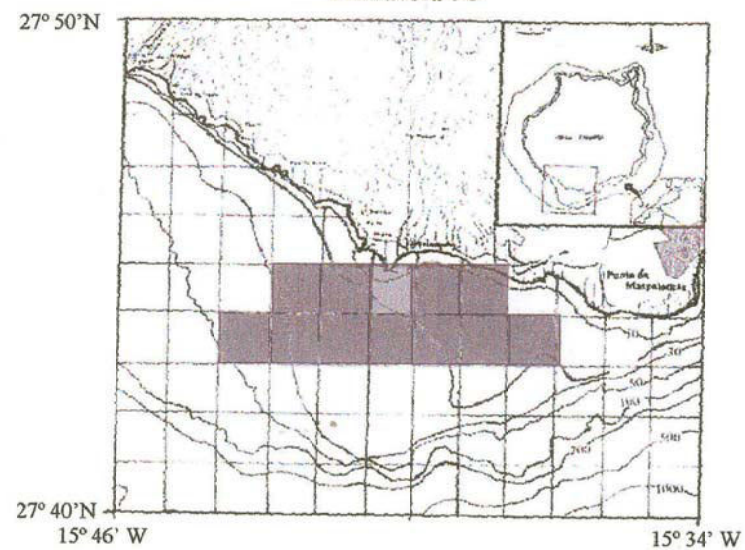
Primavera'97



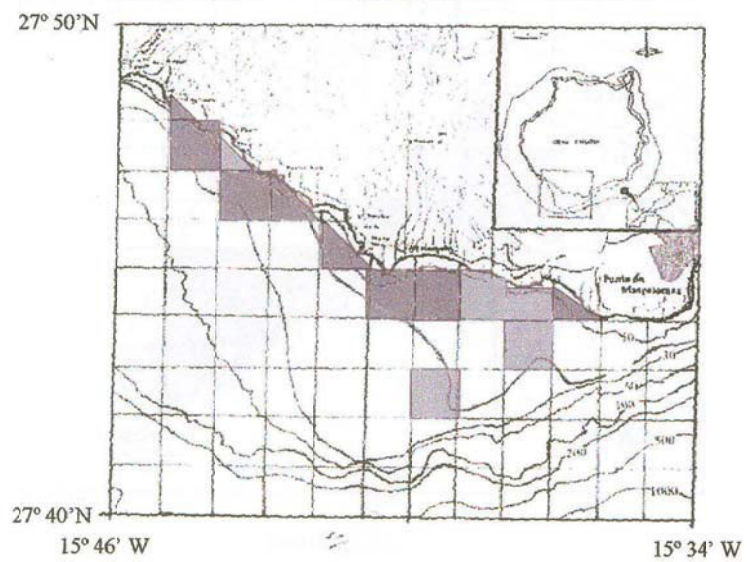
Invierno'98



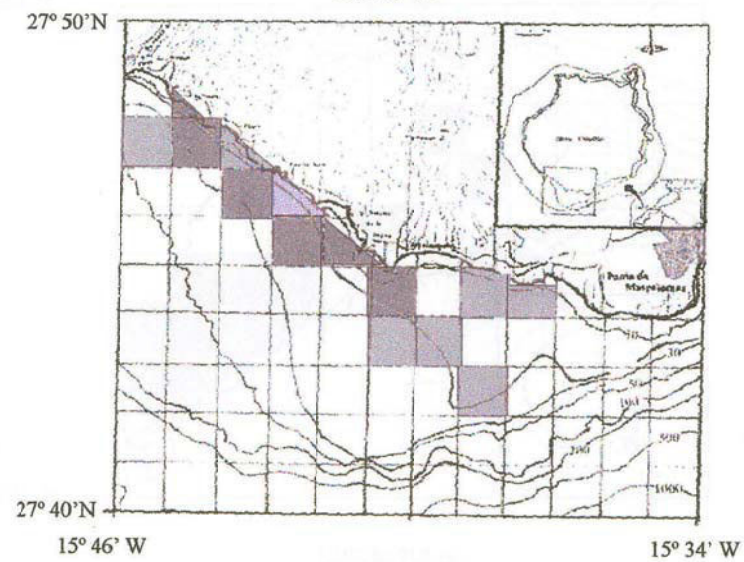
Primavera'98



Verano'98



Otoño'98



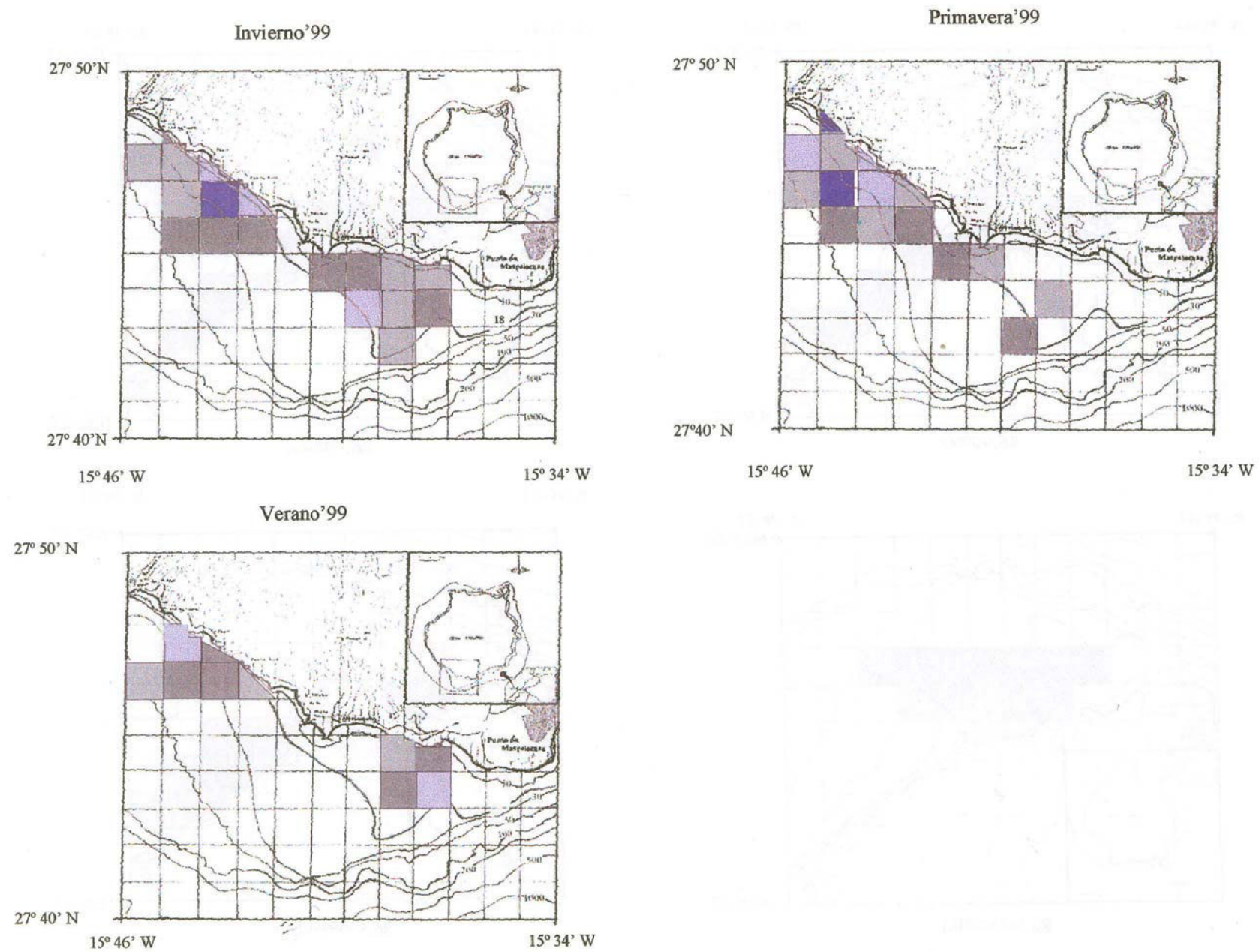


Fig 6.10. Variación estacional de la distribución espacial de la abundancia en *Octopus vulgaris* en el sur de Gran Canaria

6.3.11. Distribución con la profundidad de *Octopus vulgaris*.

La distribución de las diferentes fases de desarrollo de *Octopus vulgaris* en las capturas indicó una segregación por clases de tallas con la profundidad. En aguas someras los juveniles constituyeron la fracción principal de las capturas (entre el 59.4 y el 69.4 %), mientras que los adultos (66.67 % de las capturas) lo fueron en aguas de profundidades superiores a los 30 m (Tabla 6.6).

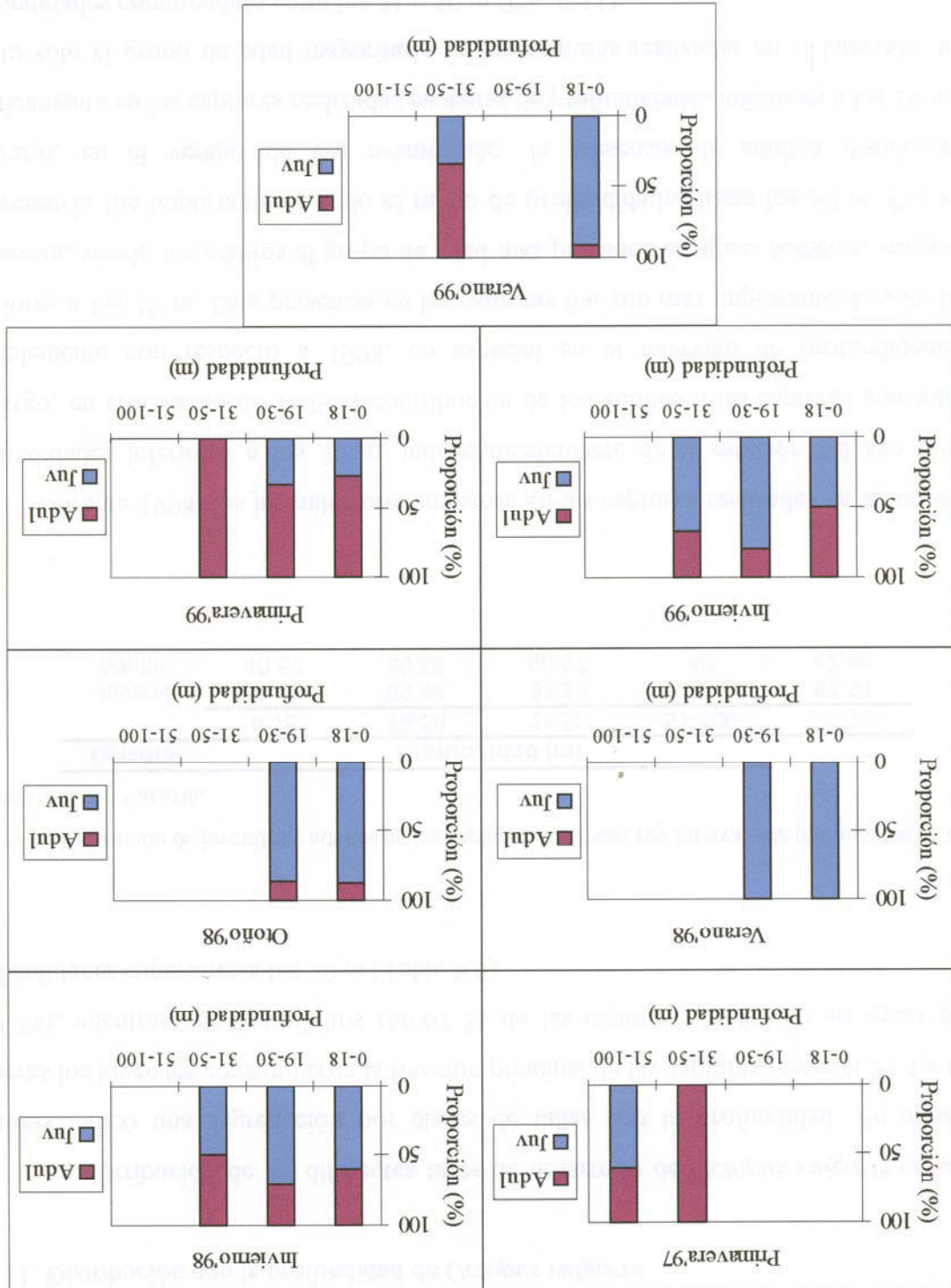
Tabla 6.6. Proporción de juveniles y adultos en las capturas realizadas por intervalo de profundidad en el suroeste de Gran Canaria.

Estadio	Profundidad (m)				TOTAL
	0-18	19-30	31-50	51-100	
Juvenil	59.43	69.44	33.33	60	57.54
Adulto	40.57	30.56	66.67	40	42.46

Durante 1998, los juveniles predominaron en las capturas realizadas en aguas de profundidades inferiores a los 30 m, independientemente de la estación del año. Sin embargo, en el invierno de 1999 la contribución de los adultos a las capturas aumentó sensiblemente con respecto a 1998, en especial en el intervalo de profundidades inferiores a los 19 m. Esta presencia en las capturas fue aún más importante durante la primavera, siendo los adultos el grupo de edad más pescados en aguas someras, aunque su presencia fue importante en todo el rango de profundidades hasta los 50 m. Por el contrario, en el verano de ese mismo año, la presencia de adultos disminuyó drásticamente en las capturas realizadas en aguas de profundidades inferiores a los 19 m, siendo sólo el grupo de edad mayoritario en las capturas realizadas en el intervalo de profundidades comprendido entre los 31 y 50 m (Fig. 6.11).

En 1998, durante el invierno, las capturas más frecuentes se realizaron entre los 19 y 30 m de profundidad, intervalo donde se obtuvieron tanto adultos como juveniles. Sin embargo, en verano, los juveniles constituyeron el grueso de las capturas (83.33 %).

Fig. 6.11. Proporción de juveniles (Juv) y adultos (Adul) en las capturas realizadas estacionalmente, por intervalo de profundidad, en el sur de Gran Canaria.



obtenidas principalmente en aguas someras a profundidades inferiores a los 18 m. En este mismo intervalo de profundidad se obtuvieron las mayores capturas otoñales (75 %), tanto de juveniles como en adultos. Este mismo patrón, mayores capturas en aguas someras, se repitió durante el invierno y primavera de 1999. Sin embargo, la distribución de edades de las capturas con la profundidad cambió durante el verano, ya que los juveniles fueron pescados mayoritariamente (83.33 %) a profundidades inferiores a los 18 m, mientras que la mayoría de los adultos (80 %) fueron capturados entre 31 y 50 m (Figs. 6.12 y 6.13).

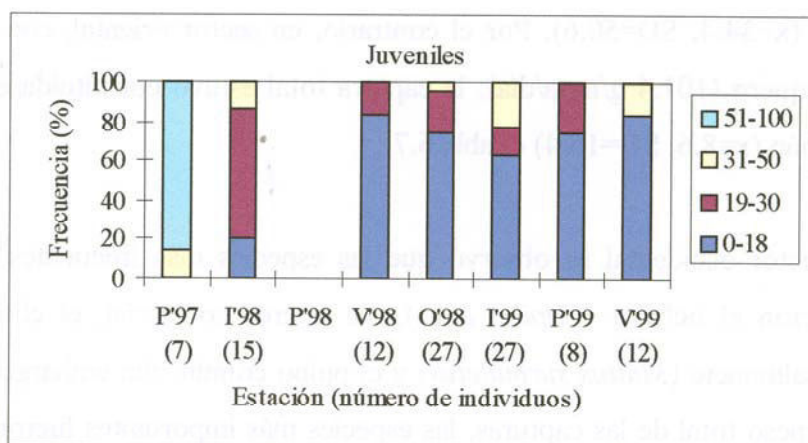


Fig. 6.12. Distribución con la profundidad de las capturas de juveniles de *Octopus vulgaris* según la estación del año, en el sur de Gran Canaria (I=invierno; P=primavera; V=verano y O=otoño).

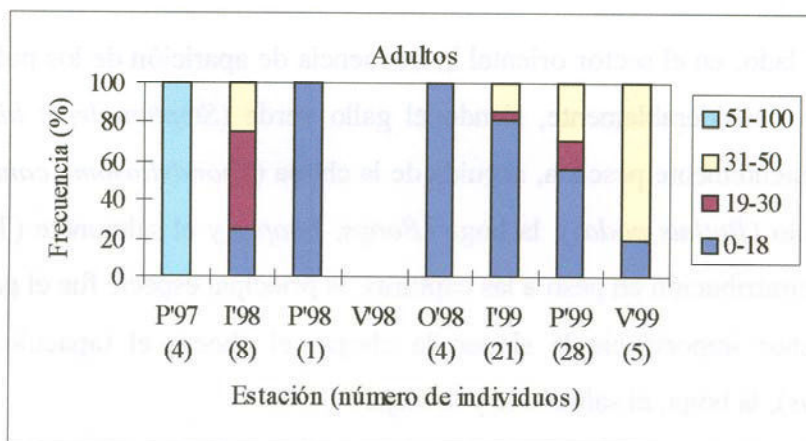


Fig. 6.13. Distribución con la profundidad de las capturas de adultos de *Octopus vulgaris* según la estación del año, en el sur de Gran Canaria (I=invierno; P=primavera; V=verano y O=otoño).

6.3.12. Composición específica de las capturas.

Durante el período de estudio, la captura total estuvo constituida por más de 45 especies, representando el pulpo común el 15.79 % de la misma, con un rendimiento medio de 19 g/nasa/día (SD=64).

Analizando los dos sectores, se observa que la zona occidental presenta un mayor rendimiento de pesca con 158 g/nasa/día, de los cuales el pulpo representó el 21.35 % de la captura total ($x=34.4$, $SD=50.6$). Por el contrario, en sector oriental, con un menor rendimiento pesquero (101.4 g/nasa/día), la captura total estuvo constituida en un 8.56 % de pulpo común ($x=8.6$, $SD=15.4$) (Tabla 6.7).

En el sector occidental se observó que las especies más frecuentes, en orden decreciente, fueron el ochavo (*Capros aper*), sin interés comercial, el choco (*Sepia officinalis*), el salmonete (*Mullus surmuletus*) y el pulpo común. Sin embargo, según su contribución al peso total de las capturas, las especies más importantes fueron el pulpo, choco, ochavo, fulas (*Abudefduf luridus* y *Chromis limbatus*), vieja (*Sparisoma cretense*) y salmonete (Tabla 6.7).

Por otro lado, en el sector oriental la frecuencia de aparición de los pulpos en las nasas disminuyó considerablemente, siendo el gallo verde (*Stephanolepis hispidus*) la especie más frecuentemente pescada, seguida de la chopá (*Spondyllosoma cantharus*), el choco, el tapaculo (*Bothus podas*), la boga (*Boops boops*) y el salmonete (Tabla 6.7). En cuanto a su contribución en peso a las capturas, la principal especie fue el gallo verde. Con mucha menor importancia le siguen la chopá, el choco, el tapaculo, el sargo (*Diplodus sargus*), la boga, el salmonete y la vieja.

Comparando ambos sectores se observa que la zona occidental presenta un rendimiento de pesca de pulpo común cerca de 4 veces superior a la registrada en el sector oriental (Tabla 6.7).

Tabla 6.7. Frecuencia de aparición (F%), porcentaje en peso (P%) y rendimiento por nasa (g/nasa/día), para las diferentes especies en dos zonas del suroeste de Gran Canaria (diciembre 1997 - junio 1999)

Especie	Sector Occidental			Sector Oriental		
	F%	P%	Rend.	F%	P%	Rend.
<i>Abudefduf luridus</i>	10.7	8.47	13.4	2.3	0.10	0.1
<i>Balistes carolinensis</i>	1.3	1.41	2.2	0.6	1.39	1.4
<i>Boops boops</i>	7.0	4.11	6.4	7.8	4.45	4.6
<i>Bothus podas</i>	9.2	1.03	1.6	8.5	1.52	1.6
<i>Capros aper</i>	20.2	11.37	18.0	0.3	0.27	0.2
<i>Dentex dentex</i>	0.6	1.16	1.8	0.3	0.49	0.6
<i>Diplodus sargus</i>	8.0	4.44	7.0	5.0	5.06	5.2
<i>Mullus surmuletus</i>	15.5	4.84	7.6	7.1	3.48	3.6
<i>Octopus vulgaris</i>	12.4	21.36	34.4	5.7	8.58	8.6
<i>Pagellus acarne</i>	6.5	1.61	2.4	4.3	1.5	1.6
<i>Pagellus erythrinus</i>	10.0	4.29	6.8	1.4	0.87	0.8
<i>Sarpa salpa</i>	2.3	1.28	2.0	1.6	1.43	1.4
<i>Sepia officinalis</i>	17.5	13.57	21.4	10.1	9.02	9.2
<i>Serranus atricauda</i>	6.0	1.65	2.6	4.0	0.64	0.6
<i>Sparisoma cretense</i>	11.7	5.55	8.8	5.4	2.92	3.0
<i>Sparus auriga</i>	3.6	1.13	1.6	4.0	0.92	1.0
<i>Sphoeroides spengleri</i>	6.6	1.13	1.8	6.0	1.54	1.6
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	9.7	2.64	4	17.4	9.99	10.2
<i>Stephanolepis hispidus</i>	12.1	2.44	4.8	63.4	39.23	39.6
Otros	13.5	6.52	10.4	12.6	6.6	6.6

6.4. Discusión

La actividad pesquera que se desarrolla en aguas neríticas de la isla de Gran Canaria, orientada a especies demersales, comparte características generales con la pesca artesanal que se realiza en el resto del Archipiélago (Bas *et al.*, 1995). Quizás, las características más notables de la pesquería artesanal canaria es su multiespecificidad (incide sobre casi un centenar de especies) y el estar prácticamente basada en un único aparejo de pesca, la nasa para peces.

El estudio del desarrollo de la pesquería y sus efectos sobre los recursos presenta como gran obstáculo la práctica ausencia de series históricas de datos de capturas y esfuerzo realizado. Por otro lado, hay indicios que inducen a pensar que los escasos registros de capturas existentes en algunos puntos de descarga no son correctos en la mayoría de los

casos y en algunas ocasiones simplemente no han sido registradas. Sin embargo, a pesar de su inexactitud, son descriptores de una realidad de captura y reflejan la tendencia que ha experimentado la pesquería en este intervalo de tiempo. Los bajos valores de rendimiento pesquero obtenidos (120.5 ± 170.9 g/nasa/día de calada del aparejo; Castro, J.J. Comm. Pers.) deja entrever que los recursos demersales están siendo sometidos a una intensa presión de pesca, que en algunos casos están originando situaciones de sobreexplotación. Esta situación de sobreexplotación ha sido descrita con anterioridad en varias especies de peces demersales (Pajuelo & Lorenzo, 1995; González-Pajuelo, 1997; Mancera-Rodríguez, 2000) y en el pulpo (Hernández-García *et al.*, 1998).

Aunque el pulpo no es la especie objetivo de la pesca desarrollada con nasas para peces, es una especie muy importante en las capturas efectuadas con este aparejo en aguas de Gran Canaria y del Archipiélago en general. El pulpo ocupó el primer lugar en las capturas desembarcadas en el puerto de Mogán en 1992 y 1993, cayendo progresivamente a un cuarto puesto en los tres años siguientes, siendo reemplazado por la sama (*Sparus pagrus pagrus*), breca (*Pagellus erythrinus*) y salmonete (*Mullus surmuletus*). En 1982, la captura de pulpo en el puerto de Mogán se cifró en casi 21.5 Tm, pero decreció hasta el 40 % en 1983, alcanzando su nivel más bajo (3 Tm) en 1985 (14 % de la desembarcada en 1982). Posteriormente al máximo de capturas de las últimas dos décadas (25.2 Tm), registrado en 1994, la captura descendió un 72 %, cayendo a un nivel similar al obtenido en 1989. En 1996 y 1997 la captura de pulpo continuó descendiendo hasta alcanzar los niveles más bajos de la década de 1990 (24 % de la captura obtenida en 1994). Este descenso progresivo de las capturas ha venido acompañado de un aumento del esfuerzo nominal realizado por la flota (hasta un 83 % respecto a 1992; se piensa que el esfuerzo efectivo, número de nasas caladas, se ha incrementando en mayor medida), lo cual ha quedado patente en las variaciones experimentadas en la CPUE.

Sin embargo, las fluctuaciones observadas en las capturas no pueden explicarse enteramente por el incremento experimentado en el esfuerzo de pesca. En el análisis de las oscilaciones anuales de la CPUE de *Octopus vulgaris* del puerto de Mogán entre 1989 y 1997, se aprecian variaciones que parecen estar fuertemente ligadas a factores de tipo climático. En este sentido, Moussa-Haurona & Technichkov (1985) apuntan que las condiciones ambientales influyen en las capturas de pulpo, planteando una estrecha

relación entre éstas y la intensidad del afloramiento norteafricano. Así pues, existe una marcada correspondencia entre las fluctuaciones de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO), durante ese mismo período y las capturas de pulpo desembarcadas en el suroeste de Gran Canaria. Los niveles NAO por encima de 1 se corresponden con aumentos en la CPUE, excepto en 1990. Igualmente, cuando el índice NAO alcanza valores negativos, a partir de 1995, se observa un marcado descenso en la abundancia de esta especie. En el caso concreto de 1993, se produce un pico de CPUE sin que hubiese un máximo previo del índice NAO. Ésto puede haber sido una respuesta amortiguada por la gran abundancia producida en 1992, la cual se repitió en 1993 con la misma forma pero en menor intensidad. Por otro lado, entre 1992 y 1994 se obtienen valores de CPUE más altos a los observados en años anteriores y posteriores. A partir de 1995, y hasta 1997, se conjugan dos factores negativos para la población, una excesiva explotación en 1994 que pudo llevar a la misma hasta límites de abundancia muy bajos y la presencia de una NAO con un valor medio inferior a 1 durante todo el período. Esta situación pesquera y climática favoreció que la abundancia descendiera de forma muy notable, a los valores anteriormente descritos. La falta de datos de esfuerzo pesquero impide saber lo sucedido en los años previos a 1989.

La variación mensual de la CPUE permite definir fluctuaciones de ciclo corto (meses) relacionados con procesos reproductivos. Los períodos de concentración de individuos para la reproducción parecen venir determinados por la temperatura del agua. Cuando en superficie se alcanzan los 20 °C se produce un aumento de la CPUE especialmente en zonas someras. Este umbral de temperatura se obtiene en los meses previos al verano y cuando la temperatura del agua desciende después de haber alcanzado el máximo térmico del año (octubre). Se ha observado que cuando los 20 °C se alcanzan a finales del invierno y comienzo de la primavera, se produce un pico de CPUE primaveral que es el más intenso del año, seguido de un pico secundario en el otoño. Sin embargo, cuando durante este primer período (invierno-primavera) no se supera el umbral térmico de los 20 °C, el pico de captura otoñal es más intenso que el de primavera. Sin embargo, se observa que en 1994 no se supera el umbral térmico durante la primera parte del año, lo cual debería corresponderse con un pico otoñal más importante que el primaveral, pero éste no se produce. La explicación a esta situación "anómala" está en el incremento notable del esfuerzo ejercido durante ese año y en los

inmediatamente precedentes (aumentó un 73% en 3 años), lo cual unido a la presencia de una situación climática no favorable (índice NAO inferior a 1), produjo una respuesta negativa de la especie, posiblemente sometida ya a una situación de sobreexplotación (Hernández-García *et al.*, 1998), que se reflejó en los años posteriores

La distribución de tallas en las capturas realizadas durante el período que abarca este estudio muestra que la flota pesquera ejerce una mayor presión sobre individuos inmaduros. Los ejemplares de tallas inferiores a los 115 mm representaron el 79.7 % de las capturas en número de individuos (el 57.5% en peso), mientras que los individuos de tallas superiores a 125 mm supusieron sólo el 9.38 % del peso de la captura total. Sin embargo, y a pesar de la importancia en las capturas de individuos de tallas pequeñas, la talla media de captura en Gran Canaria es superior a la que se obtiene en el banco Canario-Sahariano, donde la talla media dorsal del manto es de 12.9 cm (Hernández-García y Bas, 1993) (en Gran Canaria la LDM media es de 13.3 cm).

Además del descenso notable en los volúmenes de capturas desembarcadas, se han constatado otros síntomas, más allá de la posible incidencia climática, que indican que se ha alcanzando una situación de sobrepesca que está afectando a la dinámica poblacional del pulpo en aguas de Gran Canaria. La talla media de los individuos capturados descendió progresivamente año tras año. Por ejemplo, en el verano de 1996 la talla media de captura fue de 112 mm, pasando a ser de 103, 98 y 92 mm en los veranos de 1997, 1998 y 1999. Este descenso también se observa en los períodos de primavera e invierno, aunque no de forma tan acentuada.

Esta situación de intensa explotación de inmaduros se encuentra parcialmente agravada por la concentración de gran parte del esfuerzo de pescar en aguas someras, inferiores a los 19 m de profundidad.

También es claro que el proceso de sobreexplotación no sólo viene dado por la estrategia de pesca desarrollada por la flota, sino que ésta viene en gran parte favorecida por el comportamiento de la especie. Por ejemplo, en un estudio realizado en Carolina del Sur, la mayor proporción por sexos durante la primavera correspondió a las hembras (Whitaker *et al.*, 1991), al igual que sucede en aguas de la isla de Gran Canaria. Esta variación en la

distribución estacional de sexos en las capturas implica que la pesquería incide más sobre un sexo que sobre otro, generando una distorsión en la población. De forma casi general la pesquería incide principalmente sobre los machos (al igual que lo observado por Pereiro y Bravo de Laguna (1979) y Hatanaka (1979) en el noroeste africano), posiblemente debido al comportamiento errante de los mismos, excepto cuando las pescas se realizan en aguas muy someras, donde abundan las hembras. Esto último posiblemente esté motivado en que la reproducción ocurre principalmente en aguas someras (Mangold-Wirz, 1963, 1983; Caveriviere, 1990).

El comportamiento migratorio estacional del pulpo (Caveriviere, 1990) y las importantes agregaciones que se producen como consecuencia de la reproducción (Mangold-Wirz, 1963, 1983; Hanlon & Messenger, 1996) influyen también en la situación de la pesquería (Hernández-García, *et al.*, 1998). Estas agregaciones estacionales originan un aumento de la accesibilidad y de la capturabilidad. Este aumento de la capturabilidad está asociado a un incremento significativo de la mortalidad por pesca (Pereiro, 1982) y, por tanto, muestra la clara influencia que tiene el comportamiento del recurso sobre la pesquería (Pitcher, 1995).

A diferencia de lo observado por Sánchez (1986) en el Mediterráneo Occidental, en Gran Canaria no se puede decir que los juveniles y adultos muestren áreas de pesca espacialmente bien diferenciada. El patrón “normal” de distribución sufre frecuentes variaciones estacionales e interanuales. Los juveniles predominan en las capturas realizadas en aguas de profundidades inferiores a los 30 m, independientemente de la estación del año. Sin embargo, durante el invierno la contribución de los adultos a las capturas aumenta sensiblemente, en especial en el intervalo de profundidades inferiores a los 19 m. Esta presencia en las capturas es aún más importante durante la primavera, siendo los adultos el grupo de edad más pescados en aguas someras. Por el contrario, durante el verano, la presencia de adultos disminuye drásticamente en las capturas realizadas en estas aguas. Estas variaciones pueden ser el resultado de las migraciones reproductivas realizadas por los adultos y su posterior desaparición, por muerte (Mangold-Wirz, 1983), tras la eclosión de las paralarvas.

La distribución en profundidad del pulpo descrita para Gran Canaria muestra grandes similitudes con la dada por otros autores en diferentes áreas geográficas. En el Atlántico Centro-oriental, Guerra (1979) encontró que en la primavera de 1973, el pulpo fue más abundante entre 50 y 100 m, mientras que en la primavera de 1974, la mayor concentración de individuos se localizó en aguas más someras (20 y 30 m). Las mayores concentraciones se encontraron a lo largo de la isoterma de 16 a 17 ° C. También los desplazamientos con la profundidad de *Octopus vulgaris* en el área de Cabo Blanco fueron estudiados por Hatanaka (1979). Este autor observó un descenso gradual de la CPUE hacia aguas más profundas, homogeneizándose hacia finales del año. En el Banco Canario-Sahariano, Hernández-García y Bas (1993) describen una distribución modal de talla a diferentes profundidades similar a la encontrada en Gran Canaria. Estos autores dan una longitud dorsal del manto media de 11.5 cm para el intervalo de 0 y 25 m de profundidad (12.9 en Gran Canaria), de 22.1 cm de 25 a 50 m (14.7 cm en Gran Canaria) y de 13.2 cm entre 74 y 100 m de profundidad (13.6 cm entre 50 y 75 m en Gran Canaria). En el Mediterráneo Occidental y en el Tirreno, Sánchez y Martín (1993) y Sánchez *et al.* (1998) observaron que los pulpos presentaron una mayor abundancia en profundidades comprendidas entre los 0-50 m, descendiendo la abundancia a medida que aumentaba la profundidad hasta los 200 m. Por otro lado, en aguas de Gran Canaria, y durante este estudio, en contadas ocasiones se obtuvieron individuos entre 50 y 100 m, apuntando a una profundidad máxima de captura inferior a la obtenida por Sánchez (1986) en el Mar Catalán (con capturas entre 0-340 m). Aunque esta diferencia en la profundidad máxima de captura puede ser debida a que en Gran Canaria el esfuerzo ejercido se concentró en el área costera, evitando zonas profundas de mayor incertidumbre económica (mayor gasto y riesgo de pérdida de aparejos).

Resulta complicado determinar cual es el factor, o factores, que pueda explicar de forma clara las razones que generan las fuertes fluctuaciones en la abundancia observadas en el pulpo durante las dos últimas décadas. Las características biológicas y ecológica de la especie y la propia estrategia pesquera desarrollada en Canarias muestran una intrincada interdependencia que hacen imposible aislar una cosa de la otra. Está claro que la estrategia desarrollada por la flota artesanal no es adecuada, especialmente en lo relativo a las tallas capturadas y a las áreas de pesca utilizadas. Sin embargo, resulta imposible asegurar que esta “mala” estrategia sea la única responsable de las

fluctuaciones en la abundancia, aunque está claro que su contribución a la situación actual es más que notable. La fuerte dependencia del pulpo, y quizás de los cefalópodos en general, de las características ambientales, especialmente en todos aquellos aspectos concernientes a la supervivencia de las paralarvas y por tanto del reclutamiento, hacen difícil de asegurar cual ha de ser la estrategia pesquera más adecuada. Quizás el Banco Canario-Sahariano es un ejemplo de pesquerías de pulpo sometidas a intensa explotación, con algunos síntomas claros de sobre-explotación (Hernández-García y Bas, 1993), y que aún sigue soportando tasas de captura del orden de las 100.000 toneladas. Las capturas de pulpo registradas en el noroeste africano en 1994 se sitúan en 137844 Tm, representando el 47.17 % de la captura mundial del pulpo. En 1996 fueron 156300 Tm, lo que significó el 50.03% de la captura mundial de pulpo (FAO, 1998).

Son varias las estrategias que se pueden adoptar con objeto de corregir la situación actual de los recursos pesqueros demersales de la Isla de Gran Canaria y concretamente del pulpo. El control de la captura total desembarcada para todas las especies, estableciendo una captura máxima permisible para el pulpo, calculada en función de los niveles de población cuando las condiciones ambientales son desfavorables para la especie, puede ser una medida eficaz (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Ésta debe venir acompañada de una regulación efectiva del esfuerzo, de la profundidad mínima de pesca y del establecimiento de una talla de primera captura. Sin embargo, es posible que la aplicación de estas medidas de ordenación no signifiquen una mejora de la situación del recurso si no vienen acompañadas por condiciones ambientales que favorezcan la recuperación de las especies.

En otras pesquerías han sido varias las medidas propuestas y adoptadas con objeto de establecer una estrategia sostenible de pesca. En un estudio realizado entre el Golfo de México y Mar Caribe, Solís-Ramírez (1988) propuso los 122 mm como talla de primera captura para el pulpo, estableció áreas protegidas para la repoblación de las zonas de capturas, la implantación de una parada estacional (paro biológico) y una reducción del esfuerzo. Algunas de estas soluciones fueron también propuestas por Gonçalves (1991) para las Islas Azores. Sin embargo, el establecimiento de una talla de primera captura en función de la talla de primera madurez presenta algunos inconveniente en el caso del pulpo y de los cefalópodos en general. La talla de primera madurez se establece como la talla a la cual la

mitad de los individuos ha alcanzado la madurez sexual, que en los pulpos capturados en Canarias se ha considerado que es 105 y 113 mm para machos y hembras, respectivamente. Pero, en el caso del pulpo, alcanzar la talla de madurez sexual significa posiblemente la verificación inmediata de la reproducción y tras la misma la muerte del individuo (Mangold-Wirz, 1983). Ésto, entre otras cosas, implica que hay una parte importante de la biomasa que ya no sería accesible a la pesquería. En sí mismo no sería un gran inconveniente, si el porcentaje de individuos que se han reproducido anteriormente a esta talla mantienen los efectivos de la población, pero se puede correr el riesgo de favorecer una sobrepesca demográfica o, en el peor de los casos, una sobrepesca genética. La primera situación implicaría una reducción de la edad media de la población de tal modo que unas pocas clases anuales producen la mayor parte de los productos sexuales, pudiéndose producir el colapso del recurso por la variabilidad natural del reclutamiento. En este caso, el tamaño del stock puede ser suficiente para mantener la pesquería en condiciones normales, pero varios años de bajo reclutamiento provocaría el agotamiento del recurso (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). La sobrepesca genética ocurren cuando las características genéticas de la población cambian con el tiempo debido a una selección dirigida. La pesca eliminaría selectivamente a los individuos más grandes de tal modo que, con el tiempo, se seleccionarían caracteres genéticos no adecuados, como aquellos que ralentizan el crecimiento o hacen que la reproducción se produzca a tallas inferiores, lo que afectaría negativamente a la fecundidad (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Ésto implica que la talla de primera captura debe ser establecida por encima de la talla de madurez.

En conclusión, la pesquería del pulpo en Gran Canaria presenta síntomas claros de encontrarse en una situación de sobrepesca, lo cual ha producido un descenso importante en las capturas y una disminución en la talla media de los individuos capturados. Esta situación requiere la aplicación de una ordenación pesquera urgente que ha de estar basada en tres pilares: 1. El establecimiento de una captura máxima permisible que ha de ser calculada en función de la capacidad de carga de la isla en situaciones climáticas desfavorables (NAO negativo). Ésta ha de estar acompañada del establecimiento de cuotas de captura mensual, evitando alcanzar el cupo total en un período corto de tiempo y reducir las capturas en los períodos reproductivos (primavera y otoño). 2. Fijar una profundidad mínima de pesca, prohibiendo la captura de pulpo en aguas de profundidad inferior a los 19 metros, y 3.

Establecer una talla de primera captura que sea superior a la talla de madurez (115 mm) para evitar las sobrepescas demográfica y genética.



7. DISCUSIÓN GENERAL

7. DISCUSIÓN GENERAL

Las capturas de pulpo común (*Octopus vulgaris*) han sufrido grandes fluctuaciones en las últimas décadas (Hernández-García *et al.*, 1998) pero, a pesar de ser una especie de gran importancia económica en Canarias, sus hábitos y biología son prácticamente desconocidos. El intentar reconocer los factores que han motivado estas fluctuaciones y diseñar una política pesquera que permita una gestión adecuada del recurso requieren de un conocimiento profundo de todas aquellas características y variables que rodean a la especie (Pitcher & Hart, 1982; Pauly, 1994; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). No basta con disponer de amplias series de datos de captura y esfuerzo, que por regla general no existen, para poder explicar y predecir las fluctuaciones de la biomasa de especies sometidas a explotación (Gulland, 1988). A pesar de que la actividad pesquera es un factor que distociona la dinámica poblacional de cualquier especie, aunque no sea el objetivo de la misma, no siempre es el motivo exclusivo de dichas fluctuaciones (Cushing, 1980; Pitcher & Hart, 1982). La incidencia de factores climáticos sobre las diferentes fases del desarrollo del animal o del ecosistema (Boyle, 1983; Glantz, 1992), la interacción entre los organismos y con los aparejos de pesca (Gunderson, 1993; Fernö & Olsen, 1994) o el propio comportamiento migratorio de la especie por causas reproductivas, tróficas o de hibernación (Royce, 1984), añaden un nivel de incertidumbre que impiden dar total validez a las predicciones realizadas desde los modelos de evaluación al uso (Beddington *et al.*, 1984; Steele, 1984; Walters, 1984; Hilborn & Walters, 1992). Igualmente, no debemos conformarnos con conocer, con el mayor detalle posible, todos los aspectos que rodean a la biología y ecología de la especie, obviando la importancia de la actividad pesquera. Se hace necesario no sólo conocer en profundidad la especie en cuestión sino también todos aquellos aspectos relativos a la actividad extractiva, tales como aparejos, tendencias del mercado e incluso la forma de pensar de los pescadores (Pitcher & Hart, 1982; McGoodwin, 1990). Ésto puede ayudar a entender algunos fenómenos cuya explicación no se encuentra en la biología, ya que la pesca es un proceso de intensa interacción entre la especie y el hombre, arbitrado por el ambiente y, en algunos momentos, por el azar.

Las fuertes fluctuaciones registradas desde 1982 en las capturas de pulpo procedentes de aguas de Gran Canaria vienen motivadas por factores de diferente naturaleza. El primero de ellos está relacionado con la propia biología y comportamiento de la especie, la

cual realiza migraciones estacionales y circadianas por motivos reproductivos y/o tróficos que producen un aumento de la capturabilidad en determinados periodos del año. Las fluctuaciones ocasionadas por estos motivos se pueden denominar de “ciclo corto”, registrándose variaciones estacionales importantes en las capturas, con máximos en la primavera u otoño y mínimos en verano. Por otro lado, el aumento del esfuerzo pesquero, especialmente a partir de 1989, también ha contribuido de forma importante a la fluctuación observada en las capturas, generando una reducción en la talla media de los individuos. Ésto ha dado lugar a que el recurso se encuentre en una situación de sobreexplotación (Hernández-García *et al.*, 1998). Finalmente, la incidencia de fenómenos de tipo climático de periodicidad más o menos larga, como la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, North Atlantic Oscillation; Lamb & Pepler, 1987; Hurrell & Van Loon, 1997; Jones *et al.*, 1997), han tenido también efectos negativos sobre la especie, posiblemente incidiendo sobre la intensidad y viabilidad del reclutamiento anual. Los efectos negativos de esta dos últimas variables, esfuerzo pesquero y condiciones climáticas, tienen repercusiones en la abundancia que se dejan sentir en un período de tiempo más largo que el mostrado por la biología de la especie, conformando las “fluctuaciones de ciclo largo”.

Las fluctuaciones en la abundancia de ciclo corto, por motivos biológicos y de comportamiento, están ocasionadas especialmente por los hábitos tróficos de la especie, con desplazamientos circadianos de individuos (Nigmatullin & Ostapenko, 1976; Hatanaka, 1979) entre aguas someras y zonas intermareales o profundas, y por el comportamiento reproductivo que da lugar a la migración de individuos adultos desde zonas profundas hacia aguas someras (Mangold-Wirz, 1983) en primavera y otoño. También, las variaciones en el ritmo de crecimiento a lo largo del ciclo vital de la especie, fuertemente dependiente del entorno (Forsythe & Van Heukelem, 1987), juegan un papel importante en las fluctuaciones de la biomasa disponible, afectando a la longevidad y a la tasa de mortalidad natural.

En Gran Canaria, al igual que ocurre en otras áreas (Guerra, 1978; Hatanaka, 1979; Boletzky & Hanlon, 1983) el pulpo presenta una dieta eminentemente carnívora basada en peces (44.64%), destacando los de hábitos bentónicos, crustáceos (13.65%) y moluscos (16.06%). En la composición de la dieta resulta evidente la distorsión ejercida por el aparejo de pesca utilizado en la Isla (la nasa para peces), aunque posiblemente sólo remarcando la

predominancia de algunos grupos. No existen evidencias que nos permita asegurar que el aparejo de pesca utilizado esté modificando, de forma sensible, el espectro trófico de la especie. El canibalismo (12.25%) muestra una incidencia similar a la descrita en la literatura (Nigmatullin & Ostapenko, 1976; Hatanaka, 1979), acentuándose durante los períodos próximos a la reproducción y en especial entre las hembras.

La presencia en la dieta de peces y crustáceos intermareales indican que el pulpo realiza migraciones tróficas, de tipo circadiano, entre zonas intermareales y aguas someras (entre 10 y 50 m de profundidad). Por otra parte, la ingestión de crustáceos de gran profundidad revela que esta especie también se desplaza por motivos tróficos hacia zonas más profundas, fuera de las áreas habituales de pesca. Este tipo de migraciones tróficas han sido también descritas en otras partes del Atlántico (Nigmatullin & Ostapenko, 1976; Hatanaka, 1979). Sin embargo, la moderada competencia trófica existente entre adultos y juveniles indica la existencia de una segregación espacial entre ambos grupos de tallas en el período no reproductivo, cuando los adultos se localizan en aguas más profundas que los juveniles.

En las aguas que rodean Gran Canaria, el pulpo presenta un ciclo reproductivo muy amplio, con individuos maduros a lo largo de todo el año. Sin embargo, hay dos períodos de reproducción masiva que están bien definidos, en primavera y en otoño, y de intensidad variable según las condiciones ambientales predominantes en cada año. Estos dos períodos reproductivos anuales han sido también descritos en aguas del Sahara Occidental (Hatanaka, 1979; Guerra, 1992), Mauritania (Nigmatullin & Ostapenko, 1976; Nigmatullin & Barkovsky, 1990), Azores (Gonçalves, 1991) y en el Mediterráneo Occidental (Mangold-Wirz, 1963). Es importante destacar que en los últimos años (1998 y 1999) el índice de madurez ha experimentado un descenso significativo, relacionado con una reducción en la talla media de los individuos.

Los períodos de concentración de individuos para la reproducción en aguas someras (Mangold-Wirz, 1963; 1983; Guerra, 1992) parecen venir determinados por la temperatura del agua. Cuando en superficie se alcanzan los 20-22 °C se produce un aumento en la CPUE. Este umbral de temperatura se obtiene en los meses previos al verano y cuando la temperatura del agua desciende después de haber alcanzado el

máximo térmico del año (octubre). Se ha observado que cuando los 20-22 °C se alcanzan a finales del invierno y comienzo de la primavera, se produce un pico de CPUE primaveral que es el más intenso del año, seguido de un pico secundario en el otoño. Sin embargo, cuando durante este primer período (invierno-primavera) no se supera el umbral térmico de los 20-22 °C el pico de captura otoñal es más intenso que el de primavera. Por otro lado, se observa que en 1994 no se supera el umbral térmico durante la primera parte del año, lo cual debería corresponderse con un pico otoñal más importante que el primaveral, pero éste no se produce. La explicación a esta situación "anómala" está en el incremento notable del esfuerzo ejercido durante la primera mitad de ese año, y en los inmediatamente precedentes, así como en la presencia de una situación climática no favorable (el índice NAO fue negativo), que pudo tener como consecuencia una respuesta de la especie algo más débil de lo esperada.

Al igual que lo descrito para otras áreas (Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979), se observa una mayor proporción de machos en las capturas. Sin embargo, esta desviación es posiblemente consecuencia de la existencia de distintos patrones de comportamiento en ambos sexos. Las hembras después de la freza permanecen en el interior de las madrigueras, limpiando, ventilando y cuidando de las ristras de huevos (Mangold-Wirz, 1983; Guerra, 1992), sin alimentarse durante todo este tiempo (el desarrollo embrionario de los huevos requiere entre 22 y 25 días a 25 °C; Mangold-Wirz, 1983). Este comportamiento reproductivo, unido a la gran variabilidad del ritmo de crecimiento del pulpo (Forsythe & Van Heukelem, 1987; Guerra, 1992), genera la presencia de dos cohortes anuales con un desfase de entre 5 y 7 meses, el intervalo de tiempo existente entre los dos períodos reproductivos anuales.

En aguas de Gran Canaria la edad máxima de los individuos capturados no supera los 13 meses, de forma similar a las edades registradas por Raya & Hernández-González (1998) en la costa africana próxima (10-12 meses). Sin embargo, otros autores (Mangold & Boletzky, 1973; Hatanaka, 1979; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979; Domain *et al.*, 1997) han citado edades mayores, de hasta dos años. Esta variabilidad puede estar motivada por la influencia del hábitat y del factor geográfico sobre el crecimiento de los cefalópodos (Hernández-García & Castro, 1998) y la incidencia de la actividad pesquera en la dinámica poblacional (Pitcher & Hart, 1982).

El crecimiento del pulpo muestra dos fases bien diferenciadas (Forsythe & Van Heukelem, 1987), una inicial de tipo exponencial y otra logarítmica. La fase de crecimiento exponencial se prolonga más allá del asentamiento sobre el fondo y el paso a los hábitos bentónicos, cuando llegan a una edad que oscila entre los 5 y 6 meses. *Octopus vulgaris* generalmente pasa de sus primeras 5-12 semanas como parte del zooplankton y posteriormente se asientan sobre el fondo (Rees, 1950; Rees & Lumby, 1954; Mangold-Wirz, 1983; Villanueva, 1995). El cambio de la vida planctónica a la vida bentónica no es un proceso rápido sino que se desarrolla de forma gradual (Boletzky, 1977). En las hembras, la fase de crecimiento logarítmico se prolonga hasta el inicio de la maduración sexual, mostrando por ello un crecimiento irregular. Los machos son maduros durante esta fase de crecimiento y su tasa no parece estar afectada por la maduración (Mangold, 1987).

La variación en la distancia de separación entre las bandas registradas en la parte interna de la pared lateral del pico superior, indica que el ritmo de crecimiento del pulpo sufre cambios estacionales durante la vida del animal. Estas variaciones en el ritmo de deposición de las bandas parecen estar relacionadas con los cambios ambientales a los que se ve sometido el animal durante su ciclo vital, especialmente en aspectos tales como la temperatura del agua de mar y, posiblemente, el alimento disponible (Mangold-Wirz, 1983). En este sentido, se constata que el punto de invierno, cuando el animal experimenta el menor crecimiento somático, se sitúa hacia los meses de mayo y junio, coincidiendo con la época de reproducción.

Las relaciones entre la talla y el peso obtenidas en Gran Canaria muestran una alometría positiva en el crecimiento. Los machos son algo más pesados que las hembras a una talla dada, posiblemente como consecuencia de que las hembras emplean más energía en sus procesos de reproducción que los machos (Mangold-Wirz, 1983). Sin embargo, ambos sexos presentan una longevidad casi similar (12 meses).

Por otro lado, las fluctuaciones en la abundancia de ciclo largo están motivadas, entre otras causas, por el aumento progresivo experimentado por el esfuerzo pesquero desde 1989 y por condiciones climáticas adversas para la especie a partir de 1994. La Oscilación del Atlántico Norte (NAO) se presenta en 2 modos. En modo positivo, el

invierno es suave, húmedo y ventoso en el norte de Europa y más seco en el Mediterráneo. En modo negativo, el invierno es frío y seco en el norte y el centro de Europa (Wanner, 1999). Así, el NAO+ es más cálido que el NAO-. En el NAO+, se producen variaciones térmicas del agua de mar que pueden afectar a la tasa metabólica y al crecimiento de los animales, especialmente de los cefalópodos (Brett, 1979; Forsythe & Van Heukelem, 1987). La temprana madurez sexual del pulpo (los individuos maduros de menor talla localizados en Canarias tenían entre 4.5 y 5.1 meses de edad), unida al efecto de la temperatura del agua sobre la tasa de crecimiento de esta especie, ralentizándolo o acelerándolo, pudo haber ocasionado la presencia de hasta tres cohortes en determinados momentos, afectando a la biomasa disponible.

En el análisis de las oscilaciones anuales de la CPUE de *Octopus vulgaris* del puerto de Mogán entre 1989 y 1997 se aprecian variaciones que parecen estar fuertemente ligadas a factores de tipo climático. En este sentido, existe una marcada correspondencia entre las fluctuaciones de la NAO durante ese mismo período y las capturas de pulpos desembarcadas en el suroeste de Gran Canaria. Los niveles NAO por encima de 1 se corresponden con aumentos en la CPUE, excepto en 1990. Igualmente, cuando el índice NAO alcanza valores negativos, a partir de 1995, se observa un marcado descenso en la abundancia de esta especie. En el caso concreto de 1993, se produce un pico de CPUE sin que hubiese un máximo previo del índice NAO. Esto puede haber sido una respuesta amortiguada por la gran abundancia producida en 1992, la cual se repitió en 1993 con la misma forma pero en menor intensidad. Por otro lado, entre 1992 y 1994 se obtienen valores de CPUE más altos que los observados en años anteriores y posteriores. A partir de 1995 se conjugan dos factores negativos para la población, una excesiva presión pesquera en 1994 (en este año el esfuerzo fue 2.4 veces superior al registrado en 1989) que pudo llevar a la misma hasta límites de abundancia muy bajos, y la presencia de una NAO con un valor medio inferior a 1 durante todo el período. Esta situación pesquera y climática favoreció que la captura, y posiblemente la abundancia, descendiera un 72% en 1995 respecto a 1994. En 1996 y 1997 la captura de pulpo desembarcada continuó descendiendo hasta alcanzar los niveles más bajos de la década de 1990 (24% de la captura obtenida en 1994).

Además del descenso notable en los volúmenes de capturas desembarcadas, destaca la posible situación de sobrepesca que está afectando a la dinámica poblacional del pulpo en aguas de Gran Canaria. La distribución de tallas en las capturas realizadas durante el período de estudio muestra que la flota pesquera ejerce una gran presión de pesca sobre individuos inmaduros. Los ejemplares de tallas inferiores a los 11.5 cm representaron el 79.7 % de las capturas en número de individuos (el 57.5% en peso), mientras que los individuos de tallas superiores a 12.5 cm supusieron sólo el 9.38 % en peso de la misma. La talla media de los individuos capturados descendió progresivamente año tras año.

Esta situación de intensa explotación de inmaduros se encuentra parcialmente agravada por la concentración de gran parte del esfuerzo de pesca en aguas someras, inferiores a los 19 m de profundidad. Las importantes agregaciones de individuos en estas aguas someras durante los períodos reproductivos (Mangold-Wirz, 1963; 1983; Hanlon & Messenger, 1996), aumentando la accesibilidad del recurso a los aparejos de pesca, aumenta el impacto de la actividad pesquera. El aumento estacional de la capturabilidad tiene como consecuencia un incremento significativo de la mortalidad por pesca (Pereiro, 1982).

Resulta imposible determinar cual es el factor, o factores, que pueda explicar de forma clara los motivos de las fuertes fluctuaciones en la abundancia observadas en el pulpo durante las dos últimas décadas. Las características biológicas y ecológica de la especie y la propia estrategia pesquera desarrollada en Canarias muestran una intrincada interdependencia que hace imposible aislar una cosa de la otra. Está claro que la estrategia desarrollada por la flota artesanal no es adecuada. Sin embargo, no se puede asegurar que esta “mala” estrategia sea la única responsable de las fluctuaciones observadas, aunque es evidente que su contribución a la situación actual es más que notable. La fuerte dependencia del pulpo de las características ambientales, especialmente en todos aquellos aspectos concernientes al reclutamiento, hace difícil de asegurar cual ha de ser la estrategia pesquera más adecuada. Quizás el Banco Canario-Sahariano es un ejemplo de pesquerías de pulpo sometidas a intensa explotación, con algunos síntomas claros de sobreexplotación (Hernández-García y Bas, 1993), y que aún sigue soportando capturas superiores a las 100000 toneladas (FAO, 1998).

Existen varias estrategias que se pueden adoptar con objeto de corregir la situación actual de los recursos pesqueros de la Isla de Gran Canaria. El control de la captura total desembarcada para todas las especies, estableciendo en este caso una captura máxima permisible para el pulpo calculada en función de los niveles de población cuando las condiciones ambientales son desfavorables, puede ser una medida eficaz (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Ésta debe venir acompañada de una regulación efectiva del esfuerzo, de la profundidad mínima de pesca y del establecimiento de una talla de primera captura. Se estima recomendable que la talla de primera captura sea superior a la talla de madurez sexual (11.5 cm LVM), con objeto de evitar la sobrepesca genética (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998) y seleccionar caracteres genético no adecuados, como los que ralentizan el crecimiento o hacen que la reproducción se produzca a tallas inferiores, lo que afectaría negativamente a la fecundidad.

8. CONCLUSIONES.

8. CONCLUSIONES.

1. La proporción de sexos en las capturas de *Octopus vulgaris* fue favorable a los machos (1:0.5). Sin embargo, éstos sólo predominaron en el intervalo de tallas inferior a 145 mm de LVM, mientras que en talla mayores las hembras fueron más frecuentes.
2. Los machos alcanzan la madurez sexual con anterioridad a las hembras, siendo las respectivas tallas (LVM) de madurez 105 y 113 mm. La talla de maduración masiva se alcanza a los 131 mm en los machos y a los 153 mm en las hembras.
3. El potencial de fecundidad estimado en los machos osciló entre 0.03 y 0.55 espermátóforos/g de peso corporal. En las hembras, el número de ovocitos por gramo de peso corporal varió entre 108 y 465.
4. *Octopus vulgaris* es una especie eminentemente carnívora. La dieta está basada en peces, crustáceos y moluscos. El canibalismo juega un papel importante en la dieta, especialmente entre los juveniles.
5. Se ha observado un cambio en la composición de la dieta con el crecimiento. En los adultos se acentúa la importancia de los peces, pasando los crustáceos y moluscos a ser presas menos relevantes, con respecto a la dieta de los juveniles.
6. La lectura de las bandas presentes en la cara interna de la pared lateral del pico superior fue un método viable en el estudio del crecimiento de *Octopus vulgaris*. La variación en la distancia de separación entre estas bandas de crecimiento indica que el ritmo de crecimiento sufre cambios estacionales durante la vida del animal.

7. Las capturas de *Octopus vulgaris* muestran grandes oscilaciones, con máximos que superan las 21 toneladas en 1982 y 1994, seguidos de fuertes caídas hasta alcanzar niveles de sólo el 20% de la registrada en los años de máximos.

8. Las variaciones anuales de la CPUE parecen estar fuertemente ligadas a los cambios experimentados en la Oscilación del Atlántico Norte. La concentración de individuos para la reproducción parecen venir determinados por la temperatura superficial del agua de mar. Cuando la temperatura superficial del agua alcanza un umbral próximo a los 20 °C se produce un aumento en la CPUE. Si los 20 °C se alcanzan en los meses finales del invierno y comienzo de la primavera se produce un pico de CPUE primaveral que es el máximo del año, seguido de un pico secundario en el otoño. Sin embargo, cuando durante este primer período (invierno-primavera) no se supera el umbral térmico anterior, el pico otoñal es más importante que el primaveral.

9. El descenso de las capturas y la reducción de la talla media de los individuos capturados, como consecuencia del fuerte aumento del esfuerzo pesquero en las últimas décadas y la pesca intensiva de juveniles en aguas muy someras, indican que la población de *Octopus vulgaris* en aguas de Gran Canaria se encuentra sometida a sobreexplotación.

9. BIBLIOGRAFÍA

9. BIBLIOGRAFÍA.

Abrahamson, N.J. 1971. Computer programs for fish stock assessment. *FAO. Fish. Tech. Pap* 101 pag. Var.

Albertine-Berhaut, J. 1973. Biologie des stades juveniles de téléostéens Mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* 1810. 1. Régime alimentaire. *Aquaculture*, 2: 251-266

Ambrose, R.F. 1981. Octopus predation and community structure of subtidal rocky reefs at Santa Catalina Island, California. Ph D. Dissertation, University of California, Los Angeles, California, 153 pp.

Ambrose, R.F. 1983. Midden formation by octopuses: The role of biotic and abiotic factors. *Mar. Behav. Physiol.*, 10(2):137-144.

Ambrose, R.F. 1984. Food preferences, prey availability, and the diet of *Octopus bimaculatus* Verrill. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 77(1):29-44.

Ambrose, R.F. & B.V. Nelson. 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. *Mar. Ecol.*, 4(3):251-261.

Anderson, R.O. & Gutreuter, S.J. 1983. Length, weight, and associated structural indices. In : *Fisheries Techniques*. Nielsen, L.A. & D.L. Johnson (eds). pp 283-300. Bethesda: American Fisheries Society.

Anónimo. 1997. El sector pesquero canario invertirá 6000 millones de pesetas en la renovación de su flota. *Europa Azul*. 27-33 pp

Appeldoorn, R. 1987. Modification of a seasonally oscillating growth function for use with mark-recapture data. *J. Cons. CIEM*, 43: 194-198

Aristegui, J. 1990. La distribución de la clorofila *a* en aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp.*

Aristegui, J., S. Hernández-León, M. Gómez, L. Medina, A. Ojeda & S. Torres. 1989. Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria Island. Topics in Marine Biology. Ros, J.D. (Ed). *Scien. Mar.* 53(2-3):223.-229.

Arkhipkin, A. 1993. Age, growth, stock structure and migratory rate of pre-spawning short-finned squid *Illex argentinus* based on statolith ageing investigations. *Fish. Res.*, 16(4):313-338.

Aronson, R.B. 1989. The ecology of *Octopus briareus* Robson in a Bahamian saltwater lake. *Am. Malacol. Bull.*, 7(1):47-56.

Baird, D. 1978. Catch composition and population structure of the commercially exploited mackerel *Scomber japonicus*, 1954-1975. *Fish. Bull. S. Afr.*, 10:50-61

Bakun, A. 1985. Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Inves. Rep.*, 26:30-40

Balguerías-Guerra, E, C.L. Hernández-González, M. Fernández-Núñez y C. Perales-Raya. 1993. Analisis de los descartes producidos en la pesquería española de cefalópodos del Banco Sahariano. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 9(1):75-87

Bas, C., J.J. Castro, V. Hernández-García, J.M. Lorenzo, T. Moreno, J.G. Pajuelo y A. G. Ramos. 1995. *La pesca en Canarias y áreas de influencia*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. 332 pp.

Bhattacharya, C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution with gaussian components. *Biometrics.* 23(1):115-135.

Beddington, J.R., W.E. Arntz, R.S. Bailey, G.D. Brewer, M.H. Glantz, A.J.Y. Laurec. R.M. May, W.P. Neller, V.S. Smetacek, F.R.M. Thurow, J.-P. Troadec & C.J.

Walters. 1984. Management under Uncertainty. Group Report. In: *Exploitation of marine communities*. May, R.M. (Ed.). Springer-Verlag. Berlin. 366 pp.

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest., Lond., Ser. II*, 19:1-533.

Boletzky, S. v. 1977. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symp. zool. Soc., Lond.*, 38:557-567.

Boletzky, S.V. & R.T. Hanlon. 1983. A review of laboratory maintenance rearing and culture of cephalopod molluscs. *Mem. Nat. Mus. Victoria*, 44:147-187.

Bordes, F., A. Barrera, R.Castillo, J. Gómez, I.J. Santana, S. Hernández-León, F. Pérez, R. Ramirez, J. Arístegui, O. Llinás, M.J. Rueda, A. Ojeda y L. Medina. 1987. Prospección hidroacústica para la evaluación del stock de peces pelágicos costeros de Canarias. Informe Gobierno Autónomo de Canarias y Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. 95 pp.

Bordes, F., A. Barrera, J. Carrillo, R. Castillo, J.J. Castro, J.A. Gómez, K. Hansen, V. Hernández, F. Pérez y F. Ublein. 1997. Evaluación acústica de los recursos epipelágicos y estudio de la capa profunda de reflexión en Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria (Islas Canarias). Viceconsejería de Pesca. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Telde, Las Palmas de Gran Canaria.

Boucaud-Camou, E., R. Boucher-Rodoni & K. Mangold. 1976. Digestive absorption in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). *J. Zool. Lond.* 179:261-271

Boucher-Rodoni, R. & K. Mangold. 1977. Experimental study of digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). *J. Zool Lond.* 183: 505-515

Boucher-Rodoni, R. & K. Mangold. 1988. Comparative aspects of ammonia excretion in cephalopods. *Malacologia*, 29(1):145-151

Bowen, S.H. 1985. Quantitative description of the diet. In: *Fisheries techniques*. Nielsen, L.A. & D.L. Johnson (eds.) American Fisheries Society. Virginia. 468 pp

Boyle, P.R. 1983. *Cephalopod Life Cycles. Volume 1. Species accounts*. London UK Academic Press. 475 pp.

Boyle, P.R. (ed.). 1987. *Cephalopod Life Cycles. Volume 2. Comparative reviews*. London UK Academic Press., 441 pp.

Boyle, P.R. 1997. Octopus interactions with crustacean fisheries. In: *Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of octopus in California*. Lang, M.A., F.G. Hochberg, R.A. Ambrose & J.M. Engle (eds). Smithsonian Institution's Office of the Provost Scientific Diving Program, 192 pp.

Braun, J.G. 1980. Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 285:149-154

Braun, J.G. 1981. Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. II. Producción del zooplancton. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 291:91-96

Braun, J.G., J.D. de Armas, F. Real, J.E. Escáñez, J.E. Villamandos & M.T.G. Santamaria. 1986. Oceanographical conditions in Canary Islands waters. I. Oxygen and nutrients. *I.C.E.S. C.M. 1986/C:26*; 14 pp

Bravo de Laguna, J. 1985. Los recursos pesqueros del área de afloramiento del NO Africano. In: *Simposio Internacional sobre las áreas de Afloramiento más importantes del Oeste Africano (Cabo Blanco y Benguela)*. Bas, C., R. Margalef & P. Rubies (eds.). *Inv. Pesq.*, 761-798 pp.

Bravo de Laguna, J. y E. Balguerías. 1993. La pesquería sahariana de cefalópodos: Una breve revisión. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 9(1):203-213.

Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. In: *Fish physiology. Vol. 8*.

Bionergetics and growth W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds). Academic Press. New York. pp: 599-675.

Caddy, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models?. In: *Squid age determination using statoliths*. Jereb, P, S. Ragonese & S.v. Boletzky (eds.). Mazara del Vallo: N. T. R.-I.T. P. P. Special publication1 53-66 pp

Carracedo, J.C. 1984. Marco geográfico. En : *Geografía de Canarias*. 1. *Geografía física*, L. Afonso (dir.), (ed.) Interinsular Canaria, Santa Cruz de Tenerife: 17-28.

Castro, J.J. 1991. Ecología trófica de la caballa (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) en aguas del Archipiélago Canario. Mem Tes Doc. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria, España. 313 pp.

Castro, J.J. 1993. Feeding ecology of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in Canary Islands area. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 13:323-328

Castro, J.J. & V. Hernández-Gacia. 1995. Ontogenic changes in mouth structures, foraging behaviour and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetti*. *Sci. Mar.*, 59(3-4): 347-355.

Castro-Hdez, J.J., A. Fdez-Acosta, J. Perez-Fdez, F. Tuya, L. Medina y A. Luque. 2000. Nivel de explotación del área propuesta como reserva marina en la costa Este de Gran Canaria (Islas Canarias, España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* (en prensa).

Caveriviere, A. 1990. Study on the octopus fishing in the coastal waters of the Gambia and Senegal : Population explosion in the summer of 1986. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Dakar Thiaroye. 116: 63 pp.

Centenera Ulecia, R. 1997. El mercado español de cefalópodos. *Europa Azul*. 48-51 pp

Clarke, M.R. 1965. "Growth rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae). *Malacologia*, 3(2):287-307.

Cobb, C.S., S.K. Pope & R. Williamson. 1995. Circadian rhythms to light-dark cycles in the lesser octopus, *Eledone cirrhosa*. *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.*, 26:47-57.

Cortéz, T., B.G. Castro & A. Guerra. 1995. Feeding dynamics of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) in northern Chile waters. *Mar. Biol.*, 123(3):497-503.

Cosgrove, J.A. 1993. In situ observations of nesting female *Octopus dofleini* (Wulker, 1910). *J. Cephalopod. Biol.*, 2(2):33-45

Crawford, W.R., A.V. Tyler & R.E. Thomson. 1990. A possible eddy retention mechanism for ichthyoplankton in Hecate Strait. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 47:1356-1363.

Cushing, D.H. 1980. The decline of the herring stocks and the gadoid outburst. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 39:70-81.

D'Aniello, A., L. Strazzullo, G. D'Onofrio & M. Pischetola. 1986. Electrolytes and nitrogen compounds of body fluids and tissues of *Octopus vulgaris* Lam. *J. Comp. Physiol.*, B, 156(4):503-509.

Decreto nº 154 de 9 octubre de 1986, de regulación de artes y modalidades de pesca en las aguas interiores del Archipiélago Canario. *Boletín Oficial de Canarias*, 125 (17-10-1986): 2917-2920

Di Cosmo, A. & C. Di Cristo. 1998. Neuropeptidergic Control of the Optic Gland of *Octopus vulgaris*: FMRF-Amide and GnRH Immunoreactivity. *J. Comp. Neurol.*, 398(1): 1-12

Domain, F., A. Caveriviere & A. Diallo. 1997. Growth of *Octopus vulgaris* in concrete tanks: first results in Senegal. In: *Programmes and Abstracts, CIAC'97 International*

Symposium, Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. Cape Town South Africa. September 1997. 58 pp.

El Afia, C. 1992. Mauritania: Octopus and cephalopod production and outlook. In: *Proceedings of the Second World Cephalopod Conference Squid'91* Madrid. Spain, 11-12-13 Noviembre 1991. Infofish, Kuala-Lumpur, Malasia Turnbridge Wells UK Agra Europe London Ltd. 125-128 pp.

Fabens, A.J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265-289

FAO. 1998. Fishery Statistics. Capture production. Vol 82. 1996. FAO Fisheries Series No. 50. FAO Statistics Series, No. 140. FAO, Rome. 678 pp.

Ferguson, G.P. & J.B. Messenger. 1991. A countershading reflex in cephalopods. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 243(1306):63-67

Fernández de Puellas, M.L. 1987. Evolución anual del microzooplancton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 4(2):79-90

Fernö, A. & S. Olsen. 1994. Marine fish behaviour in capture and abundance estimation. *Fishing News Books*. Cornwall. 221 pp.

Fiorito, G. & F. Gherardi. 1999. Prey-handling behaviour of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) on bivalve preys. *Behavioural Processes*, 46(1):75-88.

Forsythe, J.W. 1984. *Octopus joubini* (Mollusca: Cephalopoda): A detailed study of growth through the full life cycle in a closed seawater system. *J. Zool. Lond.* 202:393-417.

Forsythe, J.W. & R.T. Hanlon. 1997. Foraging and associated behavior by *Octopus cyanea* Gray, 1849 on a coral atoll, French Polynesia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 209(1-2):15-31.

Forsythe, J.W. & W.F. Van Heukelem. 1987. Growth. In: *Cephalopod Life Cycles*. vol 2. Boyle, P.R. (ed). Academic Press. London: 135-156

García-Cabrera, C. 1968. Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco (*Sepia officinalis hierredda*) en aguas del Sáhara español. *Publ. Técn. J. Est. Pesc.*, 7:141-198.

García-Jiménez, P. 1994. Aclimatación reproductiva, fisiológica y estructural al cultivo in vitro del alga *Grateloupia dosyphora* (Montagne) Howe (Rhodophyta). Mem. Tes. Doc. Universidad de Las Palmas, España. 338 pp.

Gayanilo, F. C. Jr., M. Soriano & D. Pauly. 1989. A draft guide to the compleat ELEFAN. International Center for Living Aquatic Resources Management. Manila. 70 pp.

Gayanilo, F. C. Jr., P. Sparre & D. Pauly. 1994. *The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT) User's Guide*. FAO Computerized Information Series. Fisheries. D/T4224.

Glantz, M.H. 1992. *Climatic variability, climate change, and fisheries*. Cambridge University Press. Cambridge. 450 pp.

Gómez-Cabrera, M.M. 1991. Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto de Masa de Isla en aguas de Gran Canaria. Mem Tes. Doc., Universidad de Las Palmas de G.C., 236 pp.

Gómez-Rodríguez, R. y J.M. Pérez-Sánchez. 1997. *Moluscos bivalvos de Canarias*. Ed. del Cabildo Insular de Gran Canaria. Madrid. 425 pp.

Gonçalves, J.M. 1991. Biology and exploitation of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Mollusca:Cephalopoda). *Copenhagen Denmark ICES*. 13 pp

Gonçalves, J.M.A. 1993. *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (polvo-comun): sinopse da biologia e exploração. Ph.D. thesis, Universidade dos Açores: 470 pp.

González, J.A. y I.J. Lozano. 1996. Las pesquerías artesanales en las Islas Canarias: Metodología de estudio y características generales. En: *Oceanografía y recursos marinos en el Atlántico Centro-Oriental*. Llinás, O, J.A. Gonzalez y M.J. Rueda (ed.). pp:441-456. ICCM. Las Palmas de Gran Canaria.

González, J.A., J.I. Santana y J. Carrillo. 1991. La pesca en el puerto de Mogán (Islas Canarias): flota, artes y análisis de las capturas entre 1980 y 1990. Informe Técnico del Centro de Tecnología Pesquera (Pesquerías). Cabildo Insular de Gran Canaria ed., Telde, Las Palmas, España. 32 pp.

González-Pajuelo, J.M. 1997. La pesquería artesanal Canaria de especies demersales: análisis y ensayo de dos modelos de evaluación. Mem. Tes. Doc. Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 347 pp.

González-Pérez, J.A. 1995. *Catálogo de los crustáceos decápodos de las Islas Canarias. Gambas, langostas, cangrejos*. Ed. Turquesa. Sta. Cruz de Tenerife. 282 pp.

González-Ramos, A. 1992. Bioecología del listado (*Katwonus pelamis* Linnaeus, 1758) en el área de Canarias. Modelo de gestión y explotación mediante el uso de la teledetección. Mem. Tes. Doc. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria, España. 196 pp.

Guerra, A. 1975. Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lam. mediante un índice de madurez. *Inv. Pesq.*, 39:397-416.

Guerra, A. 1978. Food and feeding behaviour of *Octopus vulgaris*. *Inv. Pesq.*, 42(2): 351-364.

Guerra, A. 1979. Fitting a von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Inv. Pesq.*, 43:319-327.

Guerra, A. 1992. Fauna ibérica. Mollusca:Cephalopoda. Museo Nacional de Ciencias Naturales, *Consejo Superior de Investigaciones Científicas*. Madrid. 327 pp.

Guerra, A. 1997. *Octopus vulgaris*: Review of the World fishery. In: *Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of Octopus in California*. Lang, M.A., F.G. Hochberg, R.A. Ambrose & J.M. Engle (eds). Smithsonian Institution's Office of the Provost Scientific Diving Program. 192 pp.

Guerra, A. y M. Manríquez. 1980. Parámetros biométricos de *Octopus vulgaris*. *Inv. Pesq.* 44: 177-198

Guerra A. y G. Pérez-Gándaras. 1983. Recursos mundiales de cefalópodos: situación actual y perspectivas. *Inf. Técn. Inst. Inv. Pesq.*, 102-104: 1-141.

Guerra-Sierra, A. y J.L. Sánchez-Lizaso. 1998. *Fundamentos de explotación de recursos vivos marinos*. Editorial Acirbia, S.A. Zaragoza, España. 249 pp.

Gulland, J.A. 1988. *Fish population dynamics*. 2nd Ed. John Wiley & Sons, Inc. Chichester. 422 pp.

Gulland, J. A. & S.J Holt. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. CIEM*, 25(1):47-49

Gunderson, D.R. 1993. *Surveys of fisheries resources*. John Wiley & Sons, Inc.. New York. 248 pp.

Haimovici, M & J.A.A. Perez. 1991. Coastal cephalopod fauna of southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.*, 49(1-2): 221-230.

Hanlon, R.T. & J.B. Messenger. 1996. *Cephalopod behaviour*. New York, N.Y. USA Cambridge University Press. 232 pp

Härkönen, T. 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. *Danbiu ApS. Biological consultants*. 256 pp.

Hartwick, E.B. & I. Barriga. 1997. *Octopus dofleini*: Biology and fisheries in Canada. In: *Proceeding of the Workshop on the Fishery and Market potential of Octopus in California*. Lang, M.A., F.G. Hochberg, R.A. Ambrose & J.M. Engle (eds.). Smithsonian Institution's Office of the Provost Scientific Diving Program, 192 pp

Hasselblad, V. 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, 8(3): 431-444

Hatanaka, H. 1979. Studies on the fisheries biology of common octopus off northwest coast of Africa. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.*, 17:13-124

Hayashi, S. 1991. Seasonal changes in distribution of eggs and paralarvas of Cephalopoda in Toyama Bay, the Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr. Suisan Kaiyo Kenkyu.*, 55(4):315-322.

Hernández-García, V. 1995. Contribución al conocimiento bioecológico de la familia Ommastrephidae (Steenstrup, 1857) en el Atlántico centro-oriental. Mem. Tes. Doc. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Islas Canarias, España. 307 pp.

Hernández-García, V. y C. Bas. 1993. Análisis de la evolución de las tallas de los cefalopodos explotados en la costa del Sáhara (División 34.1.3 de CEECAF) entre los periodos 1967-70 y 1989-90. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 9(1):215-225.

Hernández-García, V. & J.J. Castro. 1994. A note on the DML distribution and catches of *Sepia bertheloti* and *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Sepiidae) on the Saharan Bank. *ICES CM* 1994/K:29. 9 pp.

Hernández-García, V. & J.J. Castro. 1998. Morphological variability in *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) along the North-west coast of Africa. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 78:1259-1268.

Hernández-García, V., J.L. Hernández-López & J.J. Castro. 1998. The octopus (*Octopus vulgaris*) in the small-scale trap fishery off the Canary Island (Central-East Atlantic). *Fish. Res.*, 35:183-189.

Hernández-García, V., A.Y. Martín & J.J. Castro-Hernández. 2000. Evidences of external digestion of crustaceans in *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) paralarvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* (in press).

Hernández García, V, J.J. Castro, A.Y. Martín Gutierrez y C. Caballero. 1997. Estudio del cultivo de cefalópodos: Producción de alimento adecuado para las fases de paralarva y juvenil. Memoria Final de Proyecto. Viceconsejería de Pesca. Gobierno de Canarias.

Hernández-Guerra, A. 1993. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using coastal Zone Colour Scanner data. *Int. J. Remote Sensing*, 14(7): 1431-1437.

Hernández-León, S. 1986. "Efecto de masa de Isla" en aguas del Archipiélago Canario según estudios de biomasa y actividad del sistema de transporte de electrones en el mesozooplankton. Mem. Tes. Doc. Universidad de la Laguna, España. 402 pp.

Hernández-León, S. 1988 a. Ciclo anual de la biomasa del mesozooplankton sobre un area de plataforma en aguas del Archipiélago Canario. *Inv. Pesq.*, 52(1):3-16.

Hernández-León, S. 1988 b. Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplankton en aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5(1):109-118

Hernández-León, S. 1988c. Gradients of mesozooplankton biomass of ETS activity in the wind shear area as evidence of an island mass effect in Canary Islands Waters. *Journal of Plankton Research*. 10.

Hernández-León, S. y D. Miranda-Rodal. 1987. Actividad del sistema de transporte de electrones y biomasa del mesozooplankton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 4(2): 49-62

Hernández-León, S., O. Llinás y J.G. Braun. 1984. Nota sobre la variación de la biomasa del mesozooplankton en aguas de Canarias. *Inv. Pesq.*, 48:495-508

Hilborn, R. & C.J. Walters. 1992. *Quatitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman & Hall. New York. 570 pp.

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

Houlihan, D.F., D.N. McMillan, C. Agnisola, I. Trara-Genoino & L. Foti. 1990. Protein synthesis and growth in *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.* 106(2): 251-259.

Hurrell, J.W. & H. Van Loon. 1997. Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation. *Clim. Change*. 36(3-4):301-326

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17(4):411-431.

Itami, K., Y. Izawa, S. Maeda & K. Nakai. 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 29:514-520.

Jones, P.D., T. Jonsson & D. Wheeler. 1997. Extension to the North Atlantic Oscillation using early instrumental pressure observations from Gibraltar and south-west Iceland. *Int. J. Climatol.*, 17(13): 1450-1466. Josupeit, H. & P. Rodhouse. 1997. World cephalopod boom is over. *Seafood Int.* 12(5): 28-31.

Keats, D.W., G.R. South & D.H. Steele. 1985. Reproduction and egg guarding by Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus*: Anarhichidae) and ocean pout (*Macrozoarces*

americanus: Zoarcidae) in Newfoundland waters. *Can. J. Zool.*, 63(11):2565-2568.

Kiernan, J.A. 1990. *Histological and histochemical methods: Theory and practice*. 2nd Edition Pergamon Press. UK. 433 pp.

Laevastu, T. 1980. *Manual de métodos de biología pesquera*. Ed. Acribia, Zaragoza. 243 pp.

Lam, V.W.W. & S.T. Chiu. 1985. Prey selection and feeding behaviour of *Octopus membranaceus* (Quoy & Baimard, 1822). In.: *Proceeding of the 2nd. International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*. Morton, B. & D. Dudgeon (eds.). Vol 2. pp. 661-681.

Lamb, P.J. & R.A. Pepler. 1987. North Atlantic Oscillation: Concept and an application. *Bull Am. Meteorol. Soc.*, 68(10):1218-1225

Lipinski, M. 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 66(2):505-526.

Lipinski, M. 1993. The deposition of statoliths: a working hypothesis. In: *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*. T. Okutani, R.K. O'Dor & T. Kubodera (eds.). Tokyo; Tokai University Press: 241-262.

Lobel, P.S. & A.R. Robinson. 1986. Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep-Sea Research*, 33(4):483-500.

Lorenzo, J.M. 1992. Crecimiento de la caballa *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) en aguas del Archipiélago Canario. Mem. Tes. Doc. Univ. Las Palmas G.C.

Mancera-Rodríguez, N. 2000. Biología, ecología y pesca del gallo verde (*Stephanolepis hispidus*) en aguas de Canarias. Mem. Tes. Doc. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 299 pp

Mangold, K. 1987. Reproduction. In: *Cephalopod Life Cycles*, Vol. II. P.R. Boyle (ed.). Academic Press, London. 157-200

Mangold, K. 1997. *Octopus vulgaris*: Review of the biology. In: *Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of Octopus in California*. Lang, M.A., F.G. Hochberg, R.A. Ambrose & J.M. Engle (eds). Smithsonian Institution's Office of the Provost Scientific Diving Program. 192 pp.

Mangold, K. 1998. The Octopodinae from the Eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. In: *Systematic and biogeography of cephalopods*. Voss, N.A., M. Vecchione, R.B. Toll & M.I. Sweeney (eds.). Vol II. Contributions to Zoology, 586:521-528

Mangold, K. & S. Boletzky. 1973. New data on the reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, 19:7-12.

Mangold-Wirz, K. 1963. Biologie des cephalopodes benthiques et nectonique del Mer Catalane. *Vie Milieu*. 13:1-285

Mangold-Wirz, K. 1983. *Octopus vulgaris*. In: *Cephalopod Life Cycles*, Vol. I. *Species Accounts*. P.R. Boyle (ed.). Academic Press, London. 335-364 pp.

Martín-Andrés, A. y J.D. Luna del Castillo. 1990. *Bioestadística para las ciencias de la salud*. Madrid, España. Ediciones norma S.A. 622 pp.

Mascareño, D. 1972. Algunas consideraciones oceanográficas de las aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 158:79 pp.

Mascareño, D. et R. Molina. 1970. Contribution a l'étude de l'upwelling dans la zone Canarienne Africaine. *Rapp. P. v. Réun. Cons. Pem. int. Explor. Mer.*, 159:61-73

Mather, J.A. & Nixon, M. 1990. *Octopus vulgaris* drills Chiton. *J. Cephalopod*

Biol., 1(2):113-116.

Mather, J.A. & Nixon, M. 1995. *Octopus vulgaris* (Cephalopoda) drills the chelae of crabs in Bermuda. *J. Molluscan Stud.*, 61(3):405-406.

Mauchine, J. & J.D. Gordon. 1985. Trophic diversity in deep-sea fish. *J. Fish. Biol.*, 5: 527-535.

McGoodwin, J.R. 1990. *Crisis in the World's Fisheries. People, problems, and policies*. Stanford University Press. Stanford, California. 235 pp.

McQuaid, C.D. 1994. Feeding behaviour and selection of bivalve prey by *Octopus vulgaris* Cuvier. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177(2): 187-202

Medina, L., P. García-Jimenez, A. Luque & R. Robaina. 1998. The community structure of phytoplankton as indicator of coastal water quality in the tourist area. *Bol. Mus. Mun. Funchal* 50(288):91-106.

Molina, R. y F.L. Laatzen. 1986. Hidrología en la región comprendida entre las Islas Canarias Orientales, Marruecos y Las Islas Madeira. Campaña "Norcanarias I". *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 3(3):1-16

Molina, R. y F.L. Laatzen. 1989. Hidrología en la Región Canaria. Campaña "Canarias I". *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5(2):71-86.

Moreno, T. 1999. Contribución al conocimiento de las comunidades de peces en sistemas litorales de las Islas Canarias. Mem. Tes Doc. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 254 pp.

Moreno, T & J.J. Castro. 1995. Community structure of the juvenile of coastal pelagic fish species in the Canary Islands waters. In: *International Symposium on middle sized pelagic fish held in Las Palmas de Gran Canaria 24-28 January 1994*. Bas, C, J.J. Castro, J.M. Lorenzo (eds), 59(3-4): 405-413.

- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E., (Biol)*, 3: 65-80
- Moussa-Harouna, S & P.P. Technichkov 1985. Influences des conditions thermiques sur le rendement de la peche des poulpes (*Octopus vulgaris*) dans la region du Cap Blanc. *Bull. Cent. Natl. Rech. Oceanogr. Peches Maurit.* 13(1):85-92
- Mrowka, W. 1984. Brood care motivation and hunger in the mouthbrooding cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor*. *Behav. Processes*, 9(2-3):181-190.
- Munro, J.L. 1982. Estimation of the parameters of the von Bertalanffy growth equation from recapture data at variable time intervals. *J. Cons. CIEM*, 40: 199-200
- Nigmatullin, Ch. M. & A.E. Barkovsky. 1990. Seasonal grouping of *Octopus vulgaris* off Cap Blanc (Mauritania). In 5th *All-Union Conference on the Comm. Invertebrates*, Minsk (Naroch), 9-13 Octobre 1990, Thesis Reports. VNIRO, Moscow. 87-89 pp.
- Nigmatullin, Ch. M. & A.A. Ostapenko. 1976. Feeding of *Octopus vulgaris* Lam. from the Northwest African coast. *ICES C.M.* 1976/K:6.
- Nixon, M. 1966. Changes in body weight and intake and learning in *Octopus vulgaris*. *J Zool. Lond.* 150:1-9
- Nixon, M. 1980. The salivary papilla of Octopus - as an accessory radula for drilling shells. *J. Zool.*, 190(1):53-57.
- Nixon, M. 1984. Is there external digestion by Octopus?. *J. Zool.*, 202(3):441-447.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. In: *Cephalopod life cycles. Volume 2. Comparative Studies*. Boyle, P.R. ed. 201-219
- Nixon, M., E. Maconnachie & P.G.T. Howell. 1980. The effects on shells of

drilling by Octopus. *J. Zool.*, 191(1):75-88.

Oftedal, O. T., D.J. Boness & R.A. Tedman. 1987. The behavior, physiology and anatomy of lactation in the Pinnipedia. *Curr. Mammal.*, 1:175-245.

Packard, A. 1972. Cephalopods and fish: The limits of convergence. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 47:241-307.

Packard, A. & G.D. Sanders. 1969. What the octopus shows to the world. *Endeavour*, 28:92-99

Pajuelo, J.G. & J.M. Lorenzo. 1995. Biological parameters reflecting the current state of the exploited pink dentex, *Dentex gibbosus* (Pisces:Sparidae), population off the Canary Islands. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 16: 311-319.

Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. In: *Length-based methods in fisheries research*. D. Pauly & G.R. Morgan (eds.). pp: 7-34. ICLARM Conference Proceedings 13. International Center for Living Aquatic Resources Management, and Safat: Institute for Scientific Research. Manila.

Pauly, D. 1994. On the sex of fish and gender of scientists. A collection of essays in fisheries science. Chapman & Hall. *Fish and Fisheries Series* 14. London. 250 pp.

Pauly, D. & J.F. Caddy. 1985. A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions. *FAO fish Circ.*, 781: 1-16

Pauly, D. & N. David. 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Meeresforschung*, 28 (4): 205-211

Pauly, D. & G. Gaschütz. 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *ICES CM* 1979/G:24(mimeo), 26 pp

Pauly, D. & J.L. Munro. 1984. Once more on growth comparison in fish and invertebrate. *Fishbyte*, 2: 21-23.

Pereiro, J.A. 1982. Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.*, nº 1.

Pereiro, J.A. & J. Bravo de Laguna. 1979. Dinámica de la población y evaluación de los recursos del pulpo del Atlántico Centro-oriental. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5:69-105.

Pérez-Sánchez, J.M. y E. Moreno-Batet. 1991. *Invertebrados marinos de Canarias*. Ed. del Cabildo Insular de Gran Canaria. Madrid. 335 pp.

Pitcher, T. 1995. The impact of pelagic fish behaviour on fisheries. *Sci. Mar.* 59(3-4):295-306.

Pitcher T.J. & P.J.B. Hart. 1982. *Fisheries Ecology*. Chapman & Hall. London. 414 pp.

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

Raya, C.P. & C.L. Hernández-González. 1998. Growth lines within the beak microstructure of the *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. In: *Cephalopod biodiversity, ecology and evolution*. A.I.L. Payne, M.R. Lipinski, M.R. Clarke & M.A.C. Roeleveld (eds.). *S. Afr. J. mar. Sci.*, 20:135-142.

Raya, C.P., M. Fernandez-Núñez, E. Balguerías & C.L. Hernandez-Gonzalez. 1994. Progress towards ageing cuttlefish *Sepia hierredda* from the northeastern African coast using statoliths. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114(1-2): 139-147

Real, F., J.D. de Armas y J.G. Braun. 1981. Distribución especial de la clorofila *a* y del

carbono orgánico particulado en aguas costeras superficiales de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 292:109-115

Ress, W.J. 1950. The distribution of *Octopus vulgaris* Lamarck in British waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 29:361-378.

Ress, W.J. & J.R. Lumby. 1954. The abundance of Octopus in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass.*, 33:515-536.

Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. In: *Fish physiology*. Vol. 8. *Bionergetics and growth*. W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds). Academic Press. New York. pp: 677-743.

Ridley, M. 1995. *Animal Behaviour*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications. Boston. 288 pp

Roper, C.F.E. & Sweeney, M.J. 1981. Octopodidae. In: *FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34-47 (in part)*. Fischer, W., G. Bianchi & W.B. Scott (eds.). Canada Funds in Trust. Ottawa, Department of fisheries and Oceans Canada, by arrangement with the Food and Agriculture Organization of United Nations, vol 1-7: pag. var.

Royce, W.F. 1984. *Introduction to the practice of fishery science*. Academic Press, Inc. San Diego. 428 pp.

Russell, E.S. 1931. Some theoretical considerations on the "overfishing" problem. *J. Cons. CIEM*, 6: 1-20.

Sainz, J. 1998. El engorde del pulpo, un negocio con futuro. *Europa Azul*. 60-63 pp

Sánchez, P. 1986. Distribución batimétrica y abundancia de algunos cefalopodos del mar Catalan. *Inv. Pesq. Barc.*, 50(2):237-245

Sánchez, P. & P. Martín. 1993. Population dynamics of the exploited cephalopod species of the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Sci. Mar. Barc.* Lleonart, J. (ed). 57(2-3):153-159.

Sánchez, P. & Obarti, R. 1993. The biology and fishery of *Octopus vulgaris* caught with clay pots on the Spanish Mediterranean Coast. In: *Recent Advances in Fisheries Biology*. Okutani, T., O'Dor, R. & Kubodera, T. (eds.) Tokai University Press. Tokyo.

Sánchez, P, P. Belcari & P. Sartor. 1998. Composition and spatial distribution of cephalopods in two north-western Mediterranean areas. In: *Cephalopod biodiversity, ecology and evolution*. Payne, A.I.L., M.R. Lipinski, M.R. Clarke & M.A.C. Roeleveld (eds.). *S.Afr. J. Mar. Sci.* 20: 17-24.

Smale, M.J. & P.R. Buchan. 1981. Biology of *Octopus vulgaris* off the East Coast of South Africa. *Mar. Biol.*, 65(1):1-12

Smith, C. & R.J. Wootton. 1994. The cost of parental care in *Haplochromis argens* (Cichlidae). *Environ. Biol. Fishes.*, 40(1):99-104.

Smith, C. & R.J. Wootton. 1995. Experimental analysis of some factors affecting parental expenditure and investment in *Cichlasoma nigrofasciatum* (Cichlidae). *Environ. Biol. Fish.*, 42(3):289-302.

Solís-Ramírez, M.J. 1988. The octopus resources of the Gulf of Mexico and the Caribbean: *The Fishery Resources of Mexico*. 463-478 pp

Solís-Ramírez, M. 1991. Octopus fisheries in the Mexican waters of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Bull. Mar. Sci.* 49(1-2): 667-668.

Solís-Ramírez, M. 1997. *Octopus maya*: Biology and fishery in Mexico. In: *Proceeding of the Workshop on the Fishery and Market potential of Octopus in California*. Lang, M.A., F.G. Hochberg, R.A. Ambrose & J.M. Engle (eds.). Smithsonian Institution's Office of the Provost Scientific Diving Program, 192 pp

Soriano, M. L. & D. Pauly. 1989. A method for estimating the parameters of a seasonally oscillating growth curve from growth increment data. *ICLARM Fishbyte*, 7(1): 18-21

Steele, J.H. 1984. Kinds of variability and uncertainty affecting fisheries. In: *Exploitation of marine communities*. May, R.M. (ed.). Springer-Verlag. Berlin. 366 pp.

Stephenson, D. 1999. <http://www.met.rdg.ac.uk/cag/NAO>

Tanaka, J. 1958. On the stock of *Octopus vulgaris* Lam. on the east coast of Boso Peninsula, Japan. *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.*, 24: 601-607

Tomarev, S.I. & J. Piatigorsky. 1996. Lens crystallins of invertebrates. Diversity and recruitment from detoxification enzymes and novel proteins. *Eur. J. Biochem.*, 235(3):449-465

Van Heukelen, W.F. 1979. Environmental control of reproduction and life span in Octopus: An hypothesis. In: *Reproductive Ecology of Marine Invertebrates*. S.E. Stancyk (ed.) The Belle W. Baruch Library in Marine Science, No. 9. Columbia: University of South Carolina Press. pp. 123-133

Villanueva, R. 1993. Diet and mandibular growth of *Octopus magnificus* (Cephalopoda). *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 13:121-126.

Villanueva, R. 1995. Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 2639-2650

Villanueva, R., C. Nozais & S.V. Boletzky. 1997. Swimming behaviour and food searching in planktonic *Octopus vulgaris* Cuvier from hatching to settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 208(1-2): 169-184

Vincent, T.L.S., D. Scheel & K.R. Hough. 1998. Some aspects of diet and

foraging behavior of *Octopus dofleini* (Wuelker, 1910) in its northernmost range. *Mar. Ecol.*, 19 (1):13-29.

Vitturi, R., D. Colombero, E. Catalano & J.M. Arnold. 1990. Spermatocyte chromosome study of eight species of the class Cephalopoda(Mollusca). *J. Cephalopod. Biol.*, 1(2):47-50

Walters, C.J. 1984. Managing fisheries under biological uncertainty. In: *Exploitation of marine communities*. May, R.M. (ed.). Springer-Verlag. Berlin. 366 pp.

Wanner, H. 1999. El Balancin del Atlantico Norte. *Mundo Cientifico* 204:56-57

Wells, M.J. 1978. Octopus. Physiology and behaviour of advanced invertebrate. Chapman & Hall, London

Wetherall, F.A., J.J. Polovina & S. Ralston. 1987. Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length frequency data. In: *Length-based Methods in Fisheries Research*. Pauly, D. & G.R. Morgan (eds). pp: 53-74. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, and Safat: Institute for Scientific Research. *ICLARM Conference Proceedings*, 13: 468 pp

Whitaker, J.D., L.B. DeLancey & J.E. Jenkins. 1991. Aspects of the biology and potential for *Octopus vulgaris* off the coast of South Carolina. *Bull. Mar. Sci.* 49 (1-2):482-493.

Wiegmann, D.D. & J.R. Baylis. 1995. Male body size and parental behaviour in smallmouth bass, *Micropterus dolomieu* (Pisces: Centrarchidae). *Anim. Behav.*, 50(6):1543-1555.

Wodinsky, J. 1977. Hormonal inhibition of feeding and death in Octopus: control by optic gland secretion. *Science Wash.*, 198(4320):948-951.

Wodinsky, J. 1978. Feeding behaviour of broody female *Octopus vulgaris*. *Anim.*

Behav., 26(3):803-813.

Young, J.Z. 1960. The statocyst of *Octopus vulgaris*. *Proc. R. Soc., Ser. B* 152:3-29.

Zariquiey-Álvarez, R. 1968. Crustáceos decápodos ibéricos. *Inv. Pesq.*, 32. 510 pp.