



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología

Programa de doctorado: *“Ecología y Gestión de Recursos marinos Vivos.”*

Título:

***Contribución a la ecología de
Sepia officinalis
(Cephalopoda:Sepiidae) en Gran
Canaria.***

Tesis Doctoral presentada por D. Eduardo Almonacid Rioseco.

Las Palmas de Gran Canaria a 25 de septiembre de 2006.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

Programa de doctorado: *"Ecología y Gestión de Recursos Marinos Vivos."*

Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Título:

Contribución a la ecología de Sepia officinalis (Cephalopoda: Sepiidae) en Gran Canaria.

Tesis Doctoral presentada por D. Eduardo Almonacid Rioseco.

Dirigida por el Dr. D. José Juan Castro Hernández y el Dr. D. Vicente Hernández García.

1^{er} Director

2^{do} Director

El Doctorando

Las Palmas de Gran Canaria a 25 de septiembre de 2006.

***A la memoria de Pedro Almonacid Ferraz
A Yolanda Rioseco Pérez
A Miriam Almonacid Rioseco
A Verónica Almonacid Rioseco
A mi esposa María Luisa y mi hijo Jeremías***

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas a quien debo agradecer, tal vez sería mejor que empezar por aquellas que son más queridas. A mi padre, un luchador incansable, a mi madre, siempre atenta de mi sentir y siempre sufriendo en el alma las decisiones de su hijo, a María Luisa el amor de mi vida, que me ha hecho ser mejor persona y a Jeremías, mi hijo, quien me dio un sol donde ir. A Miriam y Verónica, a quienes les debo más que la simple amistad de hermano.

A todas aquellas personas que creen que otro mundo es posible. Al Dr. José Juan Castro, gracias por recibirme y confiar en mí. Al grupo que lo rodea, al Dr. Vicente Hernández, Concepción Cuyás, Aldo Solari, Yeray Pérez, José Luis Hernández, Vanessa Suárez, Ana Santana, Alberto Crespo, Alex Redondo, José Martí Trujillo, Silvia Rodríguez, Ana Malheiro, Unai Ganzedo, Catalina Caballero, Angela Caballero, Gonzalo Santana y Aarón Trujillo. A Ángelo Santana gran maestro, a mi amigo Alejandro Medina y sus hermanos, siempre atentos. A Ignacio Robaina, Vandi Hernández, Pino Santana, Sara Rubio y Dionionisio Villegas por su apoyo en momentos difíciles. A Félix López y esposa Sonia Valido.

A mis amigos Jesús Val y Mercedes Perdomo, su hijo Jesusín y esposa Susana, a Ana Morales y Eusebio Armas, a José Manuel Perdomo y esposa Adelita, por su apoyo incondicional, por no abandonarme, por su lealtad y por ser grandes personas. A don Antonio Hernández y su hijo Jaime.

A Marcos Henríquez, Pablo Tapia, Pablo Kirigin, Marcelo González, Guillermo Toro, Mauricio Oliva, Mauricio y José Luis Vargas por darme una enseñanza de valor y actitud.

Gracias, muchas gracias de todo corazón...

RESUMEN

La atención prestada hasta ahora a los cefalópodos en Canarias ha sido muy escasa a pesar del gran valor económico y ecológico que poseen. Existe muy poca información respecto de su biología, ecología y pesquería, siendo en muchos casos descripciones simples acerca del modo y los periodos de captura. En el presente trabajo se detallan los mecanismos a través de los cuales las fluctuaciones tanto de algunos factores ecológicos, así como físicos y humanos, inciden en el reclutamiento, crecimiento, madurez sexual, distribución y abundancia de *Sepia officinalis* Linnaeus, 1758 a partir del análisis de capturas artesanales obtenidas al sur de Gran Canaria, una de las zonas pesqueras más importantes del Archipiélago. Es de destacar que en Canarias, la pesquería artesanal tiene como objetivo principal la captura de peces, además de estar condicionada por una marcada estacionalidad del esfuerzo pesquero, con un comportamiento cíclico a lo largo del año motivado por la arribada estacional de túnidos.

Entre los aspectos abarcados destacan las variaciones en la CPUE respecto de la temperatura del agua de mar, en un periodo relativamente extenso, de diez años (1989-1998). Esta información fue comparada con *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 a fin de determinar las similitudes en su comportamiento frente al mismo método de pesca. *O. vulgaris*, mostró valores más altos de CPUE en los meses de mayo y octubre, coincidiendo con los periodos de máxima actividad reproductiva, lo que explica el desfase existente entre los máximos de captura y esfuerzo pesquero desplegado, ya que este último se incrementó en los meses invernales y disminuyó en los estivales. Sin embargo, *Sepia officinalis*, aunque también presentó dos periodos de mayor actividad reproductiva (entre junio-agosto y entre septiembre-octubre, dependiendo de las fluctuaciones climáticas interanuales) respondió de distinta manera a las fluctuaciones del esfuerzo pesquero. Esto es discutido a la luz de las variaciones estacionales de la temperatura superficial del agua de mar y las estrategias reproductivas de ambas especies.

Por otro lado, se relacionaron las capturas de *Sepia officinalis* (en un intervalo temporal más acotado a los años 1998-1999 y 2003-2004) frente a factores como la temperatura del agua de mar, la salinidad y la intensidad del viento, así como la profundidad de calado, tiempo de pesca, el tipo de fondo en que opera la flota, la profundidad, la atracción por el grado de cegamiento de la nasa por sedimentos o algas, y la fauna acompañante en las mismas pescas. En este sentido, *S. officinalis* no representó más del 4% de la captura total y su presencia dependió en parte de la profundidad y el tiempo que permaneció calado el material de pesca (durante los 4 primeros días es cuando los rendimientos son más altos, aunque la presencia de sepiones indica que la biomasa pescada viva es sólo el 50% de la total capturada). La fauna acompañante fue el principal factor condicionante de la presencia de *S. officinalis* en las capturas.

El crecimiento fue estudiado y comparado en dos periodos de pesca (1998-99 y 2002-03) y relacionado con la temperatura del agua de mar, actuando ésta como un buen indicador de las tendencias encontradas. *Sepia officinalis* mostró un tipo de crecimiento isométrico en los distintos lapsos estudiados y presentó una tendencia de aumento de la talla de los individuos a partir del inicio de la segunda mitad del año, detectando dos cohortes anuales. Se observaron diferencias significativas en las curvas de crecimiento estimadas para los ejemplares capturados en los dos periodos, lo que condicionó que la talla de madurez sexual fuera alcanzada con una diferencia de seis meses. Estas diferencias fueron relacionadas con la temperatura del agua de mar registrada hasta los 50 m de profundidad, observando una clara relación entre sus fluctuaciones y los parámetros de crecimiento.

Por otra parte, la mayoría de los ejemplares capturados se encontraron sexualmente maduros presentando una proporción de sexos con un claro predominio de los machos. Se observó una importante correlación entre las capturas de machos y hembras en los periodos de

máxima actividad reproductiva, y cierta segregación sexual por estrato de profundidad. El ciclo reproductivo fue prolongado, con individuos sexualmente maduros a lo largo de todo el año y con un evento de puesta masiva entre junio y agosto. Además, se observó otro periodo de puesta de menor intensidad, entre septiembre y octubre.

Ambos sexos mostraron un patrón de madurez similar, con una tendencia decreciente principalmente entre marzo y agosto, aunque en las hembras no estuvo tan definido como en los machos, posiblemente debido a falta de ejemplares y a la capacidad de éstas para acumular las unidades reproductivas transferidas por los machos. La talla de madurez sexual fue de 14,8 cm en los machos, siendo maduros el 40,8% del total capturado, y 14,0 cm en las hembras, siendo maduras el 47,0% del total.

Finalmente, y como consecuencia de las observaciones anteriores se realizó un análisis de la morfometría del sepión cuya importancia estuvo relacionada con su presencia como componente habitual de las capturas, indicando que las escasas series de capturas dan lugar a una subestimación importante de la mortalidad por pesca. La biomasa y algunas características biométricas podrían ser estimadas de acuerdo a las relaciones entre la medida del sepión (o algunas de sus partes) y la talla del animal, para cada sexo.

ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1.	Aspectos ecológicos.	2
1.1.1.	Distribución y hábitat.	2
1.1.2.	Rangos de temperatura y salinidad.	4
1.1.3.	Requerimiento de oxígeno.	4
1.1.4.	Rango de profundidad.	5
1.1.5.	Abundancia en función de otros factores.	5
1.1.6.	Comportamiento social.	5
1.1.7.	Especie oportunista.	6
1.1.8.	Origen de <i>Sepia officinalis</i> en Canarias.	7
1.1.9.	Migración.	7
1.1.10.	Madurez sexual.	8
1.1.11.	Competencia intraespecífica.	9
1.2.	Pesca de <i>Sepia officinalis</i> : Aspectos generales.	10
1.3.	Historia de la pesca de cefalópodos en Canarias.	12
1.4.	Objetivo.	17
2.	CARACTERÍSTICAS DE LA ZONA DE ESTUDIO.	18
2.1.	Área de estudio.	19
2.2.	Características meteorológicas.	20
2.3.	Características oceanográficas.	22
2.4.	Masas de agua.	24
2.5.	Ciclo estacional de producción de plancton.	26
2.6.	Afloramiento costero.	28
3.	MATERIALES Y MÉTODO: ASPECTOS GENERALES.	31
3.1.	Estrategia de pesca.	32
3.2.	Procedencia de las muestras.	33
3.3.	Análisis de las muestras biológicas.	35
3.4.	Soporte técnico estadístico.	37
4.	DINÁMICA TEMPORAL DE LAS CAPTURAS DE <i>Sepia officinalis</i> .	38
4.1.	Introducción.	39

4.2.	Materiales y método.	40
4.3.	Resultados.	42
4.4.	Discusión.	49
5.	INSIDENCIA DE FACTORES FÍSICOS, ECOLÓGICOS Y ANTRÓPICOS EN LAS CAPTURAS DE <i>Sepia officinalis</i> .	53
5.1.	Introducción.	54
5.2.	Materiales y método.	56
5.2.1.	Abundancia relativa y distribución.	57
5.2.2.	Factores físicos y ecológicos condicionantes de las capturas.	61
5.3.	Resultados.	62
5.3.1.	Abundancia relativa y distribución.	64
5.3.2.	Factores físicos y ecológicos condicionantes de las capturas.	64
5.4.	Discusión.	70
6.	CRECIMIENTO.	75
6.1.	Introducción.	76
6.2.	Materiales y método.	78
6.2.1.	Relación longitud-peso.	78
6.2.2.	Morfometría.	78
6.2.3.	Reclutamiento al arte de pesca.	79
6.2.4.	Variación temporal de la talla de madurez sexual (TMS).	81
6.2.5.	Efecto de la temperatura en el reclutamiento.	81
6.3.	Resultados.	81
6.3.1.	Relación longitud-peso.	81
6.3.2.	Morfometría.	83
6.3.3.	Reclutamiento al arte de pesca.	83
6.3.4.	Variación temporal de la talla de madurez sexual (TMS).	86
6.3.5.	Efecto de la temperatura en el reclutamiento.	88
6.4.	Discusión.	89
7.	REPRODUCCIÓN.	95
7.1.	Introducción.	96
7.2.	Materiales y método.	97
7.2.1.	Identificación del sexo.	97
7.2.2.	Asignación del grado de madurez sexual.	97
7.2.3.	Estado de madurez sexual.	100
7.2.4.	Talla de madurez sexual.	101
7.2.5.	Fecundidad.	101
7.3.	Resultados.	101
7.3.1.	Grado de madurez sexual.	101

7.3.2.	Proporción de sexos.	103
7.3.3.	Estado de madurez sexual.	104
7.3.4.	Talla de madurez sexual.	111
7.3.5.	Fecundidad.	112
7.4.	Discusión.	115
8.	MORFOMETRÍA DEL SEPIÓN.	118
8.1.	Introducción.	119
8.2.	Materiales y método.	120
8.3.	Resultados.	123
8.3.1.	Distinción de sexos.	123
8.3.2.	Relaciones morfométricas del sepión en función de la longitud del manto y el peso.	123
8.4.	Discusión.	128
9.	DISCUSIÓN GENERAL.	130
10.	CONCLUSIONES.	137
11.	BIBLIOGRAFÍA.	140

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.

1.1. Aspectos ecológicos.

1.1.1. Distribución y hábitat.

Sepia officinalis Linnaeus, 1758 pertenece a la familia Sepiidae (orden Sepioidea), y se caracteriza por poseer una concha calcárea interna (sepión), un manto ancho y robusto, ligeramente aplanado dorso-ventralmente, y dos aletas laterales finas, más o menos de la misma longitud del manto. Posee 10 apéndices (ocho brazos y dos tentáculos), con ventosas; los tentáculos son retráctiles y se encuentran dentro de dos pequeñas bolsas ubicadas ventro-lateralmente, a cada lado de la cabeza. Los ojos están cubiertos de una membrana córnea y su color es variable debido a la presencia de un gran número de cromatóforos (células pigmentarias). En los machos, el cuarto brazo izquierdo está hectocotilizado, con una reducción en el tamaño de las ventosas que les sirve como órgano copulador durante el periodo de apareamiento (Roper *et al.*, 1984; Guerra, 1992), (Foto 1.1).



Fotografía 1.1. *Sepia officinalis* (Autor: Pedro Castro Hernández).

Sepia officinalis se distribuye por el Atlántico Oriental, desde el mar del Norte hasta el Mediterráneo (Boletzky, 1983), y a lo largo de la costa noroeste africana, hasta los límites entre Mauritania y Senegal, incluyendo Azores, Madeira y Canarias (Hatanaka, 1979a, Boletzky 1983; Guerra *et al.*, 2001; Neige 2003) (Fig.1.2).

Vive en aguas neríticas, en fondos de lodo y arena, desde la costa hasta los 200 metros de profundidad, encontrándose preferentemente alrededor de los 100 metros (Roper *et al.*, 1984). Realiza migraciones estacionales, tanto latitudinales como en profundidad, durante el período reproductivo, esto es desde abril hasta julio en el mar Mediterráneo y desde enero hasta abril en la costa noroeste africana (Roper & Sweeney, 1981).

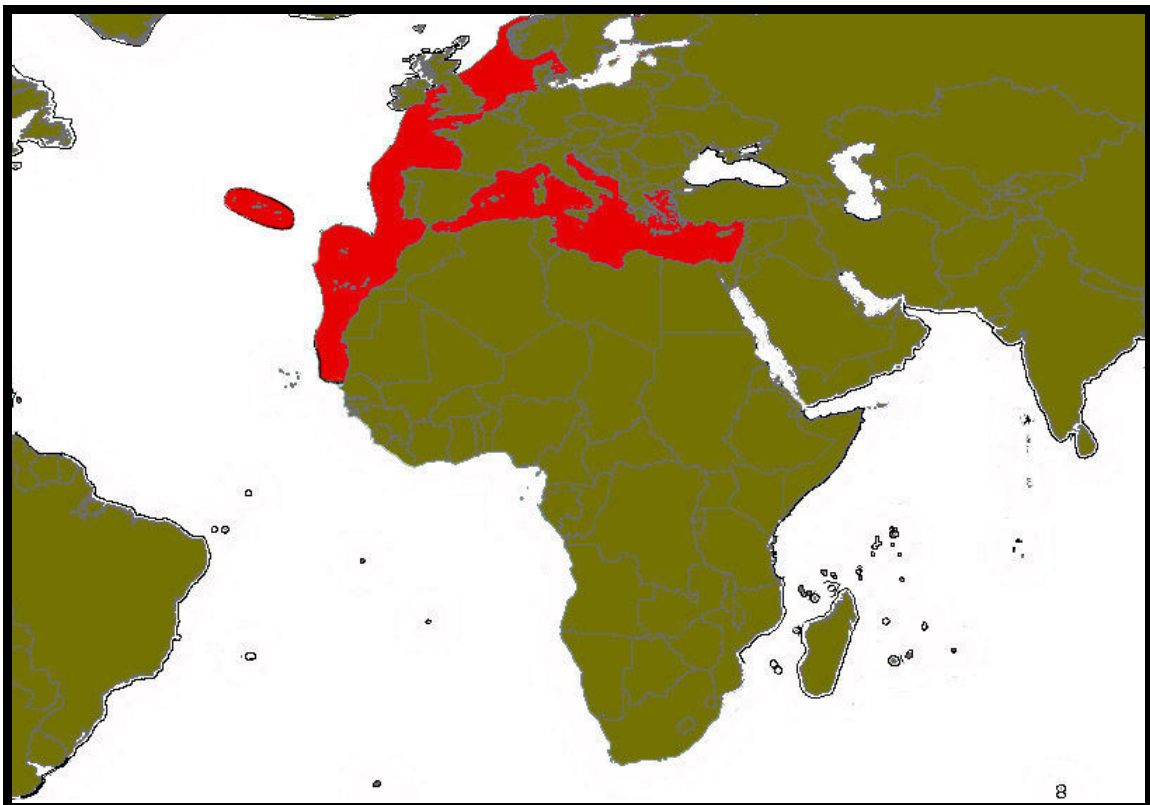


Figura 1.2. Distribución de *Sepia officinalis* (en rojo). Extraída de Cepibase (2005).

Las migraciones estacionales entre aguas superficiales y profundas otorgan a *Sepia officinalis* la posibilidad de encontrarse en variados tipos de fondos, ya sea suave o rocoso. La capacidad de los pequeños juveniles de fijarse a sustratos duros puede llegar a ser muy importante porque les permite resistir los fuertes movimientos del agua sin ser llevados por la corriente (Boletzky 1983). La morfología de esta especie sugiere que son capaces de vivir cerca o en el fondo marino en ambientes muy complejos (Hanlon & Messenger 1996).

Recientemente, Guerra (2006a) realizó una exhaustiva recopilación de los rasgos ecológicos más relevantes de la especie que guardan relación con los siguientes tópicos:

1.1.2. Rangos de temperatura y salinidad.

Los límites de temperatura de la especie oscilan entre 10 y 30 °C, no alimentándose a rangos inferiores a los 10 °C, donde los ejemplares estudiados permanecen inactivos y mueren a los pocos días (Richard, 1971, Bettencourt 2000), así como el rango de salinidad observado oscila entre 18 ± 2 PSU, si son gradualmente aclimatados (Boletzky, 1983; Guerra & Castro, 1988) y 37 ± 3 PSU cuando son criados en estanques (Domingues *et al.*, 2001). Sin embargo, se ha observado que algunos embriones provenientes del suroeste holandés se mantienen a 26,5 PSU y presentan malformaciones embrionarias a salinidades inferiores a 22,4 PSU (Paulij *et al.*, 1990).

1.1.3. Requerimiento de oxígeno.

Sepia officinalis no es muy tolerante a las bajas concentraciones de oxígeno. En lugares donde la concentración de oxígeno es baja en relación con la temperatura, la abundancia de la especie puede estar reducida o ausente, lo que atribuye a este factor una condición limitante para el desarrollo de sus poblaciones (Johnsen *et al.*, 1982; Guerra & Sánchez 1985).

1.1.4. Rango de profundidad.

Algunos experimentos han demostrado que el sepión de ejemplares grandes se quiebra entre los 150 y 200 m de profundidad, sin embargo en especímenes recién nacidos o en avanzado estado de desarrollo embrionario este fenómeno se produce entre los 50 y 100 m (Ward & Boletzky 1984). El proceso fisiológico de la flotabilidad del sepión determina su función como mayores consumidores bioenergéticos. La flotabilidad y la actividad son más altas en la noche que durante el día. Dentro de los límites impuestos por la implosión del sepión *Sepia officinalis* gasta menos energía a medida que se encuentra a mayor profundidad que algunos peces, de esta manera puede ocupar un lugar privilegiado en la trama trófica de aguas someras (Webber *et al.*, 2000).

1.1.5. Abundancia en función de otros factores.

Las capturas por unidad de esfuerzo al suroeste español indican que la abundancia de esta especie no muestra correlación con las tasas de precipitaciones, descarga de agua dulce proveniente de los ríos y la temperatura superficial del agua de mar (Sobrino *et al.*, 2002). Esto refuerza la hipótesis de que *Sepia officinalis* posee una alta flexibilidad fisiológica con una gran capacidad de resistir los cambios ambientales, no sólo durante su fase adulta, sino también durante su estado juvenil (Sobrino *et al.*, 2002). Sin embargo, Jorge & Sobral (2004) indicaron que las fuertes precipitaciones tuvieron una influencia negativa en su abundancia en la ría de Aveiro (centro de Portugal), y que el efecto acumulativo de altos valores de radiación solar, temperatura del aire, transparencia del agua y salinidad cerca del fondo marino parecen influenciar positivamente las capturas de esta especie.

1.1.6. Comportamiento social.

Sepia officinalis no forma bancos en condiciones naturales ni en condiciones de laboratorio. No obstante, en cultivo existe cierta tolerancia

entre individuos, excepto bajo situaciones de extrema escasez de alimento. La tolerancia es más alta en animales jóvenes que en adultos e inmaduros (Hanlon & Messenger 1996). Experimentos de animales criados en cautividad indicaron que su comportamiento estaba fuertemente afectado por las características del lugar donde fueron criados, sugiriendo que esta especie es probablemente semi-solitaria en el ambiente natural (Boal *et al.*, 1999). Los resultados obtenidos al estudiar los efectos del hacinamiento a diferentes densidades de individuos criados en laboratorio, de alguna manera han sido contradictorios, lo que puede surgir de la comparación de experimentos realizados bajo distintas condiciones. Domingues *et al.*, (2003) demostraron que animales criados en aislamiento tenían mayor crecimiento y tasas de supervivencia más altas que aquellos mantenidos a densidades relativamente altas, aún cuando fueron estresados, indicando que la densidad, o la carencia de espacio, parecen ser más limitantes que el aislamiento.

1.1.7. Especie oportunista.

El reemplazo de las pesquerías de peces por cefalópodos como *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis* en el Banco Sahariano (21° N – 26° N) en la década de los 60 fue atribuido a cambios en el ecosistema debido a la sobreexplotación de peces (particularmente los espáridos). Balguerías *et al.*, (2000) realizaron un análisis de esta problemática con la finalidad de determinar las razones por las cuales se originó este cambio, concluyendo que las variaciones en la composición faunística de las comunidades fueron causadas por una combinación de factores que incluían iniciativas de tipo económico, así como también oscilaciones oceanográficas y competencia por el alimento, lo que en última instancia favoreció a las poblaciones de cefalópodos. Aunque es imposible demostrar una relación de causa a efecto entre la disminución de peces de escamas, es decir, de competidores y depredadores de cefalópodos, y el aumento de éstos, la simultaneidad de ambos acontecimientos sugiere una significativa correlación negativa. El ecosistema que dejaron libre los espáridos fue ocupado por los cefalópodos (Guerra, 2006b).

1.1.8. Origen de Sepia officinalis en Canarias.

Actualmente, los patrones de distribución geográfica de la familia Sepiidae podrían ser originados por un complejo mosaico de factores que incluyen cambios paleo-oceanográficos (Neige 2003). Al respecto, Khromov (1998) sugiere que las formas actuales provinieron a partir de un proceso relativamente reciente de radiación nacido en aguas templadas del Mar de Tetis, el oeste del Mar Mediterráneo y sur de la costa atlántica europea, colonizando la costa oeste de África y otra área al este de la India. Los patrones descritos al sur de África sugieren una alta disparidad en la riqueza de especies. Estos patrones podrían haber sido originados por la coexistencia de dos grupos filogenéticamente independientes, uno proveniente del Atlántico y otro del Océano Índico, lo que ha sido observado en el registro paleogeográfico del Eoceno (hace 60-40 millones de años) cuando el Mar de Tetis aún se estaba abriendo hacia el este generando una conexión entre Europa por un lado, y el Océano Índico y costa este africana por otro. Al final del Eoceno, el corredor entre el Mediterráneo y el oeste de la India desapareció proporcionando amplias posibilidades para la migración de los individuos, lo que podría haber producido dos grupos de especies, una en Europa y a lo largo de la costa oeste africana (probablemente incluyendo Canarias), y otra en el Océano Índico y a lo largo de la costa este de África. La mezcla de éstos dos grupos podría haber originado las formas recientes (Neige 2003).

1.1.9. Migración.

El proceso de migración entre aguas someras y profundas ha sido constantemente observado en individuos de *Sepia officinalis* y distinguido como un evento ecológico que guarda relación principalmente con la reproducción. En el oeste del Mediterráneo se ha observado una tendencia general de los animales de migrar hacia la costa en las estaciones de primavera y verano, y de alejarse de ella en otoño, aunque no todos los animales migran al mismo tiempo diferenciándose en tamaño y edad

(Mangold, 1966). Este proceso, generalmente es realizado a distancias diferentes, desde unas pocas docenas a varios cientos de millas náuticas y representan un importante desplazamiento de la biomasa, lo cual también ha sido observado en otras regiones costeras (Richard 1971, Najaï 1983, Boucaud-Camou & Boismery 1991, Coelho & Martins 1991, Le Goff & Daguzan 1991b, Guerra & Castro 1988, Jorge & Sobral 2004). Así, el desplazamiento otoñal de *S. officinalis* hacia zonas alejadas de la costa está influenciada no sólo por el enfriamiento del agua, sino también por la longitud del tiempo y la intensidad de luz en los meses invernales, condicionando la madurez y el desove. En tanto que los desplazamientos hacia la costa en primavera son importantes debido al calentamiento del agua de mar (Boletzky 1983, Boucaud-Camou *et al.*, 1991). Particularmente, hacia el oeste del Canal Inglés, el papel de la fuerza de la Corriente del Atlántico y la parte sur del Mar Celta influenciaron fuertemente el tiempo de migración de la especie (Wang *et al.*, 2003).

1.1.10. Madurez sexual.

Sepia officinalis puede exhibir variaciones geográficas latitudinales a lo largo de su ciclo de vida. Alrededor de la Península Ibérica y en el Mar Mediterráneo el tamaño de postura de las hembras oscila entre 90 y 320 cm de longitud del manto. Esto sugiere la presencia de dos clases anuales presentando rara vez más de dos cohortes anuales y un ciclo de alternancia de corta y larga generación (Boletzky, 1963). Sin embargo, esta especie puede presentar individuos maduros sexualmente a tallas muy variadas, periodos de desove largos, maduración de los huevos dependiente de la temperatura y un crecimiento muy dependiente de otros factores ambientales (Bouchaud & Daguzan 1990; Forsythe *et al.*, 1994; Clarke *et al.*, 1989; Dunn 1999; Bettencourt 2000; Domingues *et al.*, 2002; Kuoeta & Boucaud-Camou 2003). Se ha observado que existen subgrupos, cohortes o micro-cohortes cuya edad varía significativamente entre estaciones anuales y muestran diferentes tasas de crecimiento, presentando variaciones interanuales entre ellos (Challier *et al.*, 2002; Challier 2005) cuyos complejos patrones

demográficos son destacables y constituyen una importante clave para el entendimiento de la dinámica poblacional de esta especie (Challier 2005).

1.1.11. Competencia intraespecífica.

El comportamiento reproductivo de esta especie es bien conocido (Hanlon & Messenger 1996), una única pareja puede aparearse varias veces durante un encuentro y a veces en forma entremezclada con la postura de huevos. En condiciones de laboratorio, se ha observado que el macho realiza guardia entre el apareo, sin embargo cuando la vigilancia es retirada otro macho maduro puede copular con la hembra. Aunque existe evidencia de promiscuidad, al menos en condiciones de laboratorio, se ha observado mediante microsatélites en el ADN que la competición del esperma puede ser un hecho más importante que el comportamiento de apareo en esta especie (Guerra, datos no publicados; Hanlon *et al.*, 1999).

En resumen, *Sepia officinalis* tiene un ciclo de vida de características bien conocidas con relación a otros cefalópodos coleoideos, presentando madurez sexual temprana, desove estacional prolongado, puesta terminal intermitente, rápido crecimiento con tasas variables dependientes de factores ambientales, ciclo de vida corto, pequeñas superposiciones generacionales y complejo reclutamiento, lo que probablemente ha sido la clave de su éxito evolutivo (Guerra, 2006b). Sin embargo, en contraste con otras especies, principalmente aquellas pelágicas o las que presentan estados de paralarvas planctónicas, *S. officinalis* es menos vulnerable a la depredación u oscilaciones ambientales. Esto es importante debido al hecho de que los recién nacidos de ésta especie son morfológicamente igual a los adultos, y no solo en su aspecto físico sino incluso en el comportamiento, así como en que su fisiología es altamente flexible (Nixon & Mangold 1998). Así también, como en todos los cefalópodos, *S. officinalis* muestra niveles relativamente bajos de variación genética (San Juan *et al.*, 1996; Shaw & Pérez-Losada 2000) y su dinámica poblacional parece estar influenciada principalmente por su plasticidad fenotípica en respuesta a los cambios ambientales (Boyle & Boletzky 1996).

1.2. Pesca de Sepia officinalis: Aspectos generales.

En la actualidad, se reconoce que los cefalópodos constituyen el recurso pesquero de mayor proyección, debido a su abundancia, rápido crecimiento y calidad de su carne. Desde 1950 hasta 2002, se ha observado una tendencia creciente en las capturas obtenidas de este grupo (FAO, 2004) (Fig. 1.3). Particularmente, el género *Sepia* es considerado un recurso marino relativamente importante al nivel global (Guerra *et al.*, 2001), del cual, aún siendo el grupo más estudiado, se dispone de escasa información pesquera, sobre todo aquella que se refiere a la actividad artesanal.

En 1965, *Sepia officinalis* no representó más del 2,1% del total de las capturas mundiales de cefalópodos, con una caída creciente hasta un 0,4% en el año 2002 (Fig. 1.4), experimentando importantes variaciones, entre 1951 y 1965, 1966 y 1981, 1982 y 1989, y entre 1993 y 2001 (Fig. 1.5), tal vez relacionadas con oscilaciones en el esfuerzo pesquero o en los niveles de distribución y abundancia del recurso tal y como lo afirmaron Denis *et al.* (2002), quienes demostraron que la distribución y abundancia de cefalópodos procedentes de capturas comerciales realizadas en el Atlántico Nororiental están condicionadas por una serie de factores biológicos y físicos, especialmente las oscilaciones climáticas estacionales. No obstante, todavía hay mucho que hacer para conocer el potencial de explotación de la mayoría de las especies de cefalópodos (Piatkowski *et al.*, 2001).

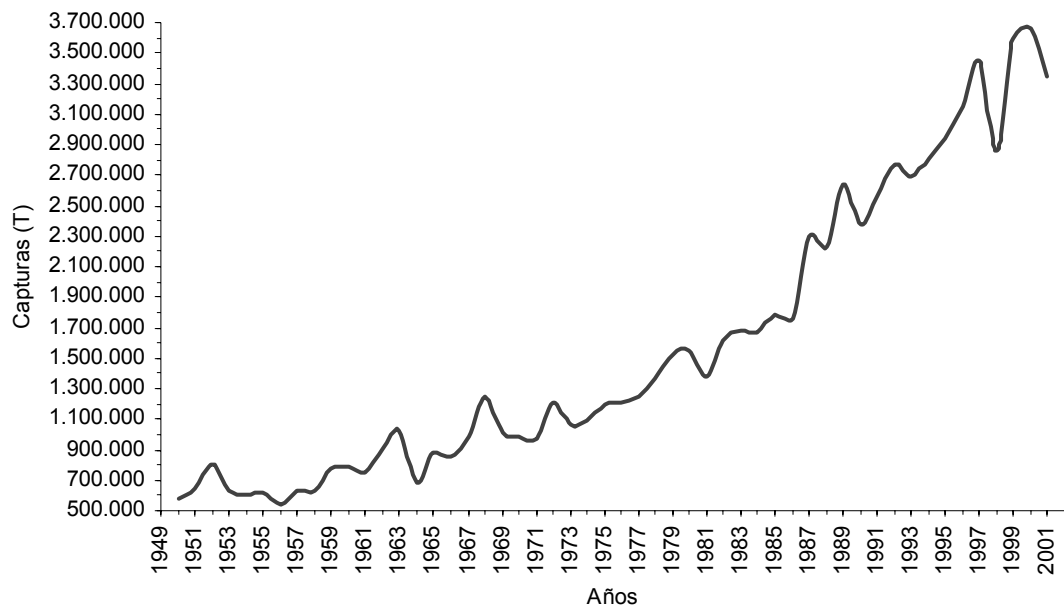


Figura 1.3. Capturas mundiales de cefalópodos entre 1950 y 2002 (FAO, 2004).

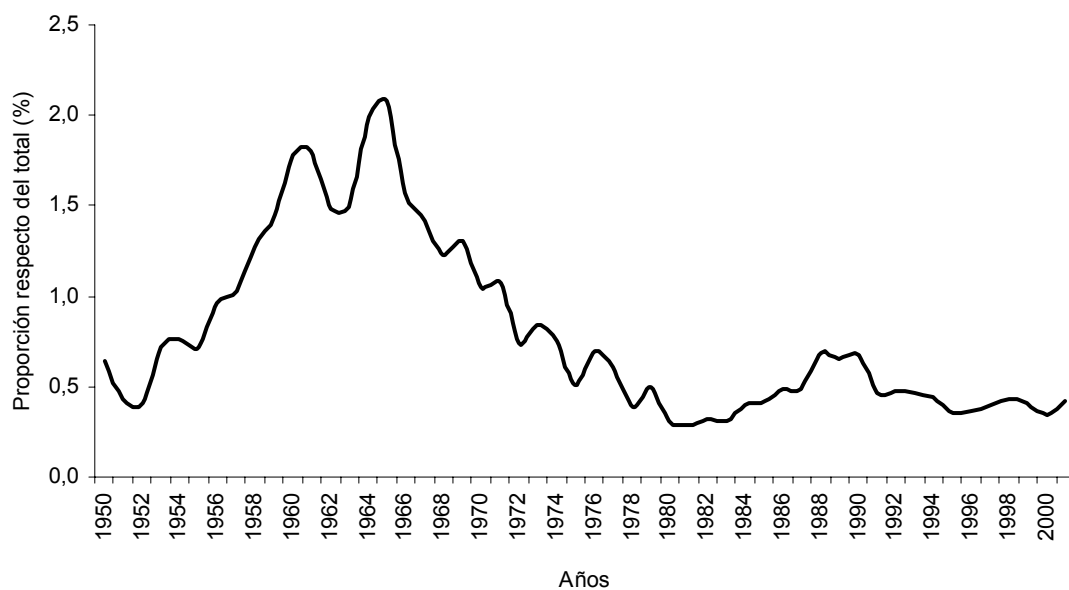


Figura 1.4. Proporción de capturas mundiales de *Sepia officinalis* respecto de las capturas totales de cefalópodos entre 1950 y 2001.

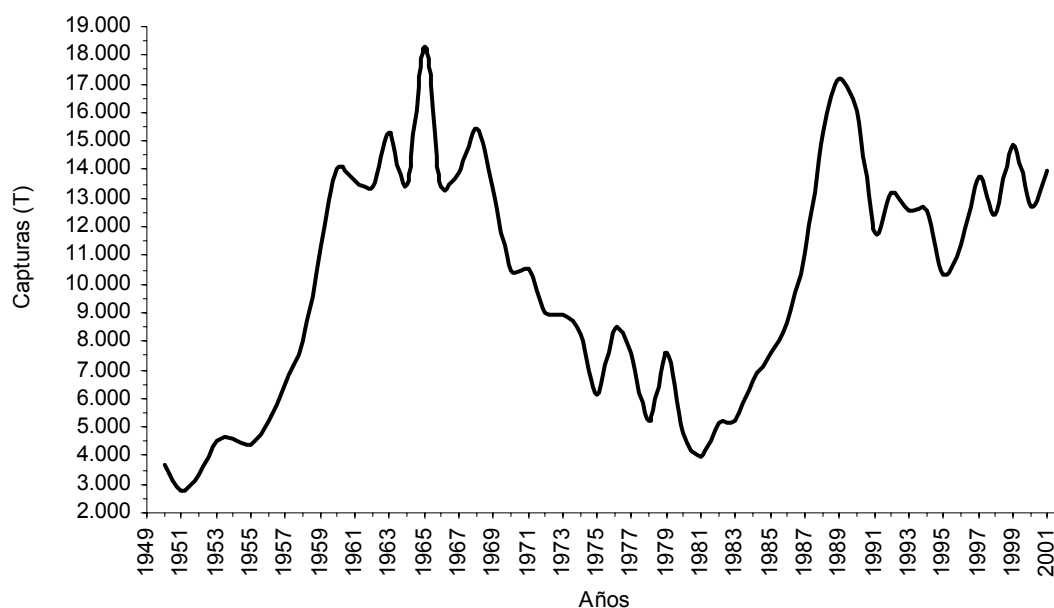


Figura 1.5. Capturas mundiales de *Sepia officinalis* entre 1950 y 2001.

Aunque el género *Sepia* configura una pesquería relativamente importante en aguas del continente africano (Hernández-García & Castro-Hernández, 1994), en Canarias posee escasa importancia, con poca representación en el volumen de capturas. Quizás por ello, su ciclo vital, ecología y comportamiento en aguas del Archipiélago es desconocido, existiendo pocos trabajos científicos que aborden estos aspectos, sólo algunos que tratan someramente aspectos pesqueros, pero siempre de forma marginal y en el conjunto de la pesquería artesanal multiespecífica y multiarte que se desarrolla en las Islas y que esta orientada principalmente a peces (Bas *et al.*, 1995).

1.3. Historia de la pesca de cefalópodos en Canarias.

Entre los aborígenes canarios la pesca representaba una dualidad y cumplía por un lado con un papel social, cuando la práctica de la misma se realizaba utilizando procedimientos que entrañaban riesgo y habilidad y, por tanto, un reconocimiento a su valor y destreza. Por otro lado, la pesca significaba un aporte alimenticio complementario a la dieta aborígen, basada

principalmente en cereales y otros vegetales. Los recursos marinos eran principalmente obtenidos a partir del marisqueo, y prueba de ello son las importantes acumulaciones de conchas de gasterópodos (principalmente lapas del género *Patella*) que se encuentran distribuidos por toda la geografía del Archipiélago. Sin embargo, los antiguos canarios utilizaban variadas técnicas orientadas a la captura de peces, tales como la construcción de muros de piedra para dejar atrapados a los peces (y probablemente cefalópodos) en charcos durante la bajamar; capturas de peces durante la noche usando mechones de teas encendidos y palos para aturdirlos; cañas de madera, sedales de palma y anzuelos de cuernos de carnero; redes de palma; y nasas de juncos marinos, así como el embarbascado con la sabia del cardón (*Euphorbia canariensis*) (Abreu-Galindo, 1977; Rodríguez-Santana, 1996). Para esto, no se utilizaban embarcaciones sino que las faenas eran hechas a nado o desde la costa. No obstante, aunque algunos cronistas mencionan el empleo de embarcaciones (Torriani, 1978), no se conoce ningún caso documentado en que se hayan utilizado para pescar (Rodríguez Santana, 1996).

En este contexto, *Sepia officinalis* constituía probablemente parte de la dieta de los primeros habitantes de la Isla y aún tal vez representaba, de alguna manera, una imagen de características significativas dentro del mundo aborígen canario. Desgraciadamente, el conocimiento acerca del uso que los primeros habitantes daban a esta especie, así como también el concepto que de ella poseían ha desaparecido. Junto con ello también se ha perdido para siempre un vasto bagaje de ideas y creencias acumuladas durante miles de años. Esto ocurre en momentos en que la sociedad actual está empezando a entender y apreciar el valor potencial que los conocimientos, innovaciones y prácticas tradicionales tienen para su propia supervivencia (Comisión Mundial del Medio Ambiente, 1987 en Glowka *et al.* 1996).

Pese a lo anterior, *Sepia officinalis* probablemente era capturada usando una de las técnicas anteriormente descritas, aunque lo más probable

es que fuera pescada mediante el uso de nasas, redes o empleando técnicas de apnea aprovechando las actividades de marisqueo realizadas esporádicamente (Abreu-Galindo, 1977). “*Quien se defiende bien en el mar podía conseguir centollos, pulpos, chocos, etc.*” (Batista Galván, 2001).

Hasta ahora, esta especie no se ha registrado entre los fósiles que configuran los múltiples asentamientos aborígenes del Archipiélago (Santana-Rubells, Museo Canario com. pers. 2006), tampoco en los cúmulos de conchas de moluscos marinos hallados en determinados puntos de la geografía insular (Rodríguez-Santana, 1996). Esto probablemente se deba a la endeble constitución de la concha, lo que puede haber llevado a su desaparición de los registros arqueológicos. Al respecto, se debe tener en cuenta que el comportamiento y los bajos niveles de abundancia relativa de esta especie podrían haber contribuido también a que en la actualidad no se hayan realizado hallazgos.

Más recientemente, la explotación marina de los territorios insulares se produjo de forma paralela al proceso de incorporación de las Islas al nuevo orden geopolítico impuesto desde el continente europeo. Estas tierras redescubiertas en los albores de la Edad Moderna poseían abundantes riquezas naturales, presentándose muchas de ellas por primera vez ante los ojos del conquistador. Los peces, mariscos y mamíferos marinos son los únicos mencionados en relación con la explotación marina (Rodríguez-Santana, 1996).

Desde estas primeras crónicas sobre el mundo aborigen a inicios del siglo XVI y hasta bien entrada la segunda mitad del siglo XX, no se dispone de información del papel de la pesca en el ámbito de la sociedad que se desarrolla en las Islas. La escasa documentación existente queda básicamente ceñida a la importancia creciente de esta actividad en aguas del continente africano próximo (Berbería), la cual estaba especialmente orientada

a la captura artesanal de espáridos y otras especies de interés económico (e. g. tazartes), pero no a los cefalópodos.

Posteriormente, a partir del año 1961 se inicia a gran escala la pesquería de cefalópodos en las aguas continentales próximas al Archipiélago, confiriendo importancia internacional a la zona pesquera Canario-Sahariana. Agotadas, al parecer, las reservas de espáridos, los barcos arrastreros que operaban en el área comprendida entre los 22° y 27° N comenzaron a obtener importantes capturas de cefalópodos. De entre las especies más importantes destacaron sobre todo, *Octopus vulgaris*, seguida a gran distancia por *Sepia officinalis* (Hernández-García & Castro, 1994; Bas *et al.*, 1995).

Sin embargo, en Canarias la pesca que se desarrolla corresponde a una pesquería artesanal multiespecífica, donde se emplean una gran cantidad de técnicas y artes de pesca por parte de una flota muy numerosa, relativamente antigua y polivalente, que opera con una marcada estacionalidad sobre un gran número de especies pelágico-oceánicas, pelágico-costeras y demersales (Aguilera-Klink *et al.*, 1994; Rico *et al.*, 2002) prestando poca atención a los cefalópodos, a pesar del gran valor económico y ecológico que poseen. Esta pesquería está condicionada por varios factores, entre los cuales destaca el ciclo de vida de cada especie, la adecuación de las estrategias desarrolladas para la captura en función de las abundancias relativas y la predisposición de consumo del mercado local (Hernández-García *et al.*, 1996; González-Pajuelo, 1997; Hernández-García *et al.*, 1998).

En resumen, existe muy poca información formal respecto de la biología, ecología y pesquería de cefalópodos, siendo en muchos casos anecdótica, con descripciones simples acerca del modo y los periodos de captura. Quizás, quienes poseen un mayor conocimiento empírico al respecto son los pescadores artesanales, aunque podemos destacar también algunos trabajos científicos realizados para aguas del Archipiélago por Hernández-

García *et al.*, (1997 y 1998); Castro-Hernández y Hernández-López, (1998), y Hernández-López (2000), donde se detallan algunos aspectos de la pesquería artesanal de *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis*.

Al centrar nuestro trabajo en la isla de Gran Canaria, la variedad de ambientes en algunos casos facilita y en otros dificulta, la propia actividad extractiva y el abrigo de las embarcaciones. Esto es más notable a lo largo del eje norte-sur de la Isla. Por una parte, el norte de Gran Canaria presenta una zona más expuesta y una plataforma submarina más abrupta y estrecha, así como escasos refugios naturales para el abrigo de embarcaciones (exceptuando la Bahía de las Canteras al noreste y, en determinados momentos, Sardina del norte y Agaete, al noroeste), en tanto que por el sur presenta mayor resguardo y una plataforma insular más extensa y aplacerada (Bas *et al.*, 1995). Esto ha condicionado que también la pesca artesanal denote características dispares, siendo más esporádica por el norte, sujeta a las oscilaciones climáticas, y más constante por el sur con un mayor número de embarcaciones (aproximadamente el 75% de la flota artesanal faena en aguas de la mitad sur de la Isla). Ambas zonas están sujetas a factores ligados a la estacionalidad anual de la abundancia de las especies explotadas, proporcionándole una connotación de pesquería multiespecífica que opera de acuerdo a los ritmos y niveles de disponibilidad de cada especie y de demanda de materia prima fresca del mercado local (Bas *et al.*, 1995).

La información de la que se dispone no permite explicar la evolución temporal de un determinado recurso en función de la actividad de la flota pesquera artesanal, así como también de cómo influyen algunas variables físicas en el esfuerzo aplicado. Simplemente, la acción de la flota pesquera estar condicionada exclusivamente por la abundancia relativa de los recursos y el esfuerzo esta orientado a aquellas especies con mayor atractivo económico (e. g. túnidos). Tampoco, existe información detallada y confiable respecto de los volúmenes de captura desembarcada, careciéndose de series

temporales aceptables que permitan observar las tendencias y el estado actual de los recursos explotados.

1.4. Objetivo.

Los cefalópodos bentónicos en Gran Canaria han tenido, en algunos casos, una importancia relativamente alta en las capturas obtenidas por la flota artesanal que faena en aguas neríticas de la Isla, llegando a representar entre el 10 y el 32% de los desembarques totales en los últimos 15 años (Hernández-López, 2000). Dentro de este grupo, las capturas de *Sepia officinalis* son bajas con respecto a las obtenidas de *Octopus vulgaris*. Sin embargo, y a pesar de su importancia ecológica y comercial, existe un escaso conocimiento acerca de los factores físicos y biológicos que influyen en esta actividad, ya que el útil de pesca empleado está dirigido principalmente a peces bento-demersales, donde los cefalópodos constituyen una captura de carácter secundario. Esto se aprecia, entre otras cosas, en que actualmente en Canarias no existen medidas de regulación respecto de los cefalópodos, pese a que existen algunos indicios de sobreexplotación de *Octopus vulgaris* (Hernández-García *et al.*, 1996; Hernández-López, 2000). Sin embargo, la información biológico-pesquera que se posee es bastante escasa.

El presente trabajo tuvo por finalidad describir los mecanismos a través de los cuales las fluctuaciones tanto de algunos factores ecológicos, así como físicos y humanos inciden en el reclutamiento, crecimiento, madurez sexual, distribución y abundancia de *Sepia officinalis*, todo ello a partir del análisis de las capturas provenientes de la flota pesquera artesanal con base en puertos ubicados al sur de Gran Canaria y que constituye uno de los puntos de importancia pesquera más relevantes del Archipiélago.

2. CARACTERÍSTICAS DE LA ZONA DE ESTUDIO.

2.1. *Área de estudio.*

La investigación presentada aquí abarca el área costera del sureste y suroeste de la Isla de Gran Canaria, una de las islas centrales del Archipiélago Canario (Fig. 2.1). Este archipiélago, situado en posición central de la región Macaronesia, queda encuadrado en la parte norte del Atlántico Centro-oriental (Área CECAF), caracterizándose por estar sometido a la acción de los vientos alisios (que soplan hacia el ecuador) y a la corriente marina que se desmiembra de la Corriente del Golfo y fluye hacia el sur (La Corriente de Canarias). Como se mostrará más adelante, las Islas poseen dos características específicas, las cuales son determinantes de las condiciones físicas, químicas y en último término bioecológicas; estas son: (1) su disposición transversal con respecto a la Corriente y a la costa de África y (2) su naturaleza volcánica.

Gran Canaria, como el resto de las Islas del Archipiélago, es una isla de naturaleza volcánica. La Isla, puede considerarse como un gran macizo volcánico parcialmente cónico y de gran altura (1.949 m), generando una orografía muy abrupta, en la que destacan numerosos barrancos que irradian desde el centro de la Isla. Lo anterior, entre otras cosas, da lugar a que su costa sea irregular, con pocos refugios naturales y playas que faciliten las tareas relacionadas con la explotación pesquera. La costa en general es escarpada, aunque más suave en las vertientes este y sur, siendo mucho más abrupta en el norte y oeste de la Isla. La costa occidental, en particular, presenta acantilados de altura elevada.

Por último, la plataforma insular, al igual que para el resto de las Islas del Archipiélago, es muy estrecha y abrupta, a excepción de la zona suroeste, donde ésta es un poco más extensa, presentando una pendiente más suave. Todo esto condiciona de manera muy férrea el tipo y la intensidad pesquera que se pueda desarrollar en las costas de la Isla. Ello, entre otros factores, explica que en el sur se desarrolle la pesquería artesanal más activa, teniendo la flota su base en los puertos pesqueros de Arguineguín y Mogán.

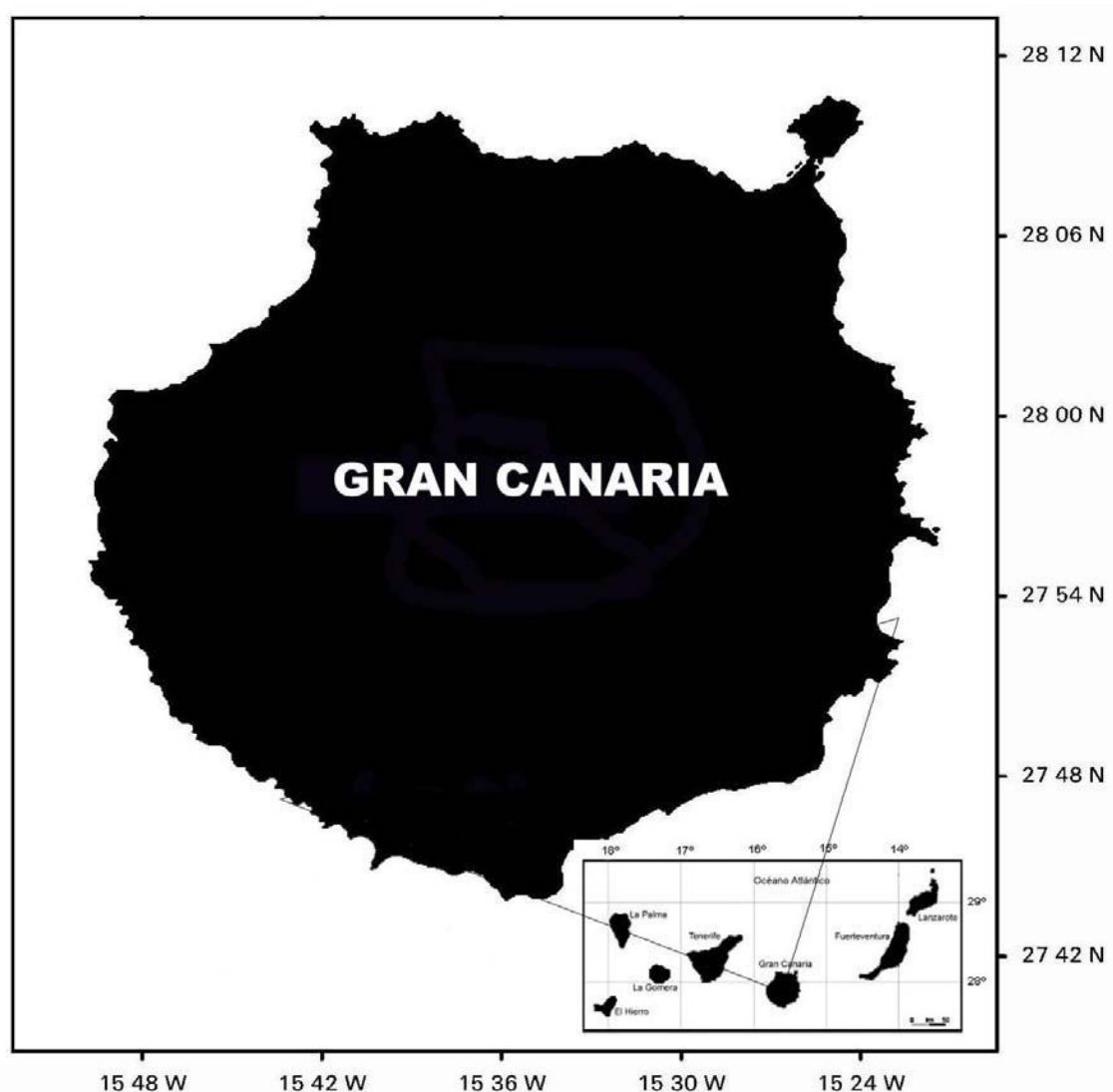


Figura 2.1. Localización geográfica de las Islas Canarias y ubicación de Gran Canaria dentro del Archipiélago.

2.2. *Características meteorológicas.*

La meteorología del entorno de las Islas Canarias viene determinada por la presencia del Anticiclón de las Azores y la Borrasca Sahariana (área de bajas presiones). La presencia de ambas turbulencias genera un flujo de aire con fuerza variable en dirección NE-SW (alisio), el cual a su vez en la zona tropical es forzado hacia el oeste (efecto de Coriolis). Una de las

consecuencias de este escenario es la existencia en su entorno inmediato de áreas marinas con una elevada productividad (Cabo Blanco). Lo mismo sucede en otras tres regiones del planeta, a saber: Namibia, Perú -norte de Chile y California.

El alisio, con una carga elevada de humedad, en su fluir hacia el sur, choca con las Islas, especialmente con aquellas de mayor altitud (Fig. 2.2). Lo anterior produce un acumulo de humedad en la vertiente norte de las mismas. Por el contrario, el sur de las estas recibe una radiación solar mucho más intensa durante todo el año al carecerse de masas de nubes relativamente estacionarias ("mar de nubes"). También debido a la altura de las Islas, se genera una zona de calma en la masa de agua situada al sur – suroeste de las mismas, al quedar resguardadas estas zonas del efecto del flujo de viento reinante en el conjunto del área. Además, debido a la mayor radiación solar, aquellas masas de agua que permanecen resguardadas por ese efecto de masa de la isla, experimentan un calentamiento con respecto a las masas de agua expuestas; esto es, las temperaturas del agua en dichas zonas de estela (sombra de la isla) son superiores a las que se registran en aguas al norte y este de cada isla.

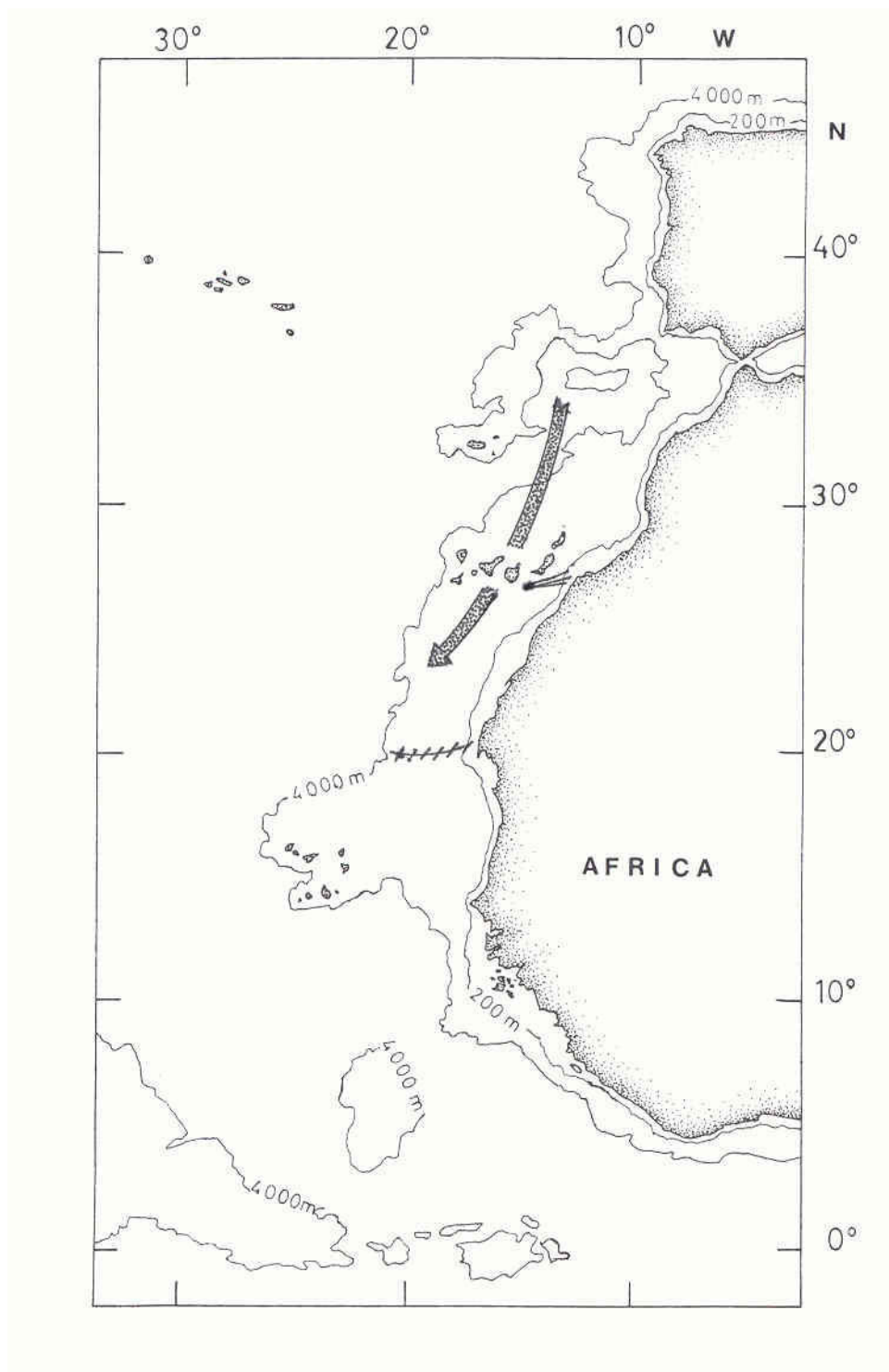


Figura 2.2. Dirección y sentido de los vientos alisios en Islas Canarias.

2.3. Características oceanográficas.

Las Islas Canarias, bajo consideraciones oceanográficas, se encuentran situadas en la zona norte del Área CECAF. En dicha zona, el

elemento dominante es el sistema de corrientes que constituyen la parte este del giro subtropical, constituido fundamentalmente por la Corriente de Canarias. Se caracteriza esta cuenca porque en ella se genera un sistema de corrientes superficiales, directamente relacionadas con el campo de vientos reinantes (que circulan en el mismo sentido que las agujas de un reloj). En esta parte oriental del giro oceánico subtropical, el agua fluye hacia el ecuador y lo hace a través de una sección de mayor dimensión si se compara con la sección situada en la zona occidental. Como resultado se obtiene una situación de equilibrio en el balance del giro, al ser la corriente más difusa y lenta que en la zona occidental (Pedlosky, 1987). Por otra parte, parece ser que es la variabilidad estacional del campo de vientos a nivel de cuenca lo que determina la variabilidad en la morfología de la fracción este del giro subtropical (Mittelstaedt, 1991).

La posterior combinación de las características del sistema de corrientes al nivel de cuenca (en particular las diferencias estacionales), con la variabilidad espacial y temporal de los campos de viento costero, la batimetría y la geomorfología, así como la presencia de las Islas y de la costa africana, determinan la existencia o no en cada momento de una serie de fenómenos al nivel de mesoescala que son de gran importancia bioecológica. Así, las Islas Canarias, contribuyen de modo especial en la oceanografía del área, al constituirse como un elemento distorsionador, aumentando la variabilidad de la misma, debido a su disposición perpendicular con respecto a la Corriente de Canarias como parte de la fracción del giro oceánico subtropical (Sangrá, 1995, Pelegrí *et al.*, 2005a). Lo anterior explica las diferencias en accesibilidad a distintas especies en función de la época del año (e. g. algunas especies de túnidos y determinadas especies de cefalópodos sólo en la época cálida).

La Corriente de Canarias al pasar entre las Islas incrementa su velocidad, con lo cual se generan dos giros, uno ciclónico y otro anticiclónico, uno a cada lado de la zona de sombra o estela de Gran Canaria (Aristegui *et*

al., 1989). Sus Consecuencias biológicas son importantes, por cuanto generan el ascenso y hundimiento de masas de agua.

Por otra parte, hasta zonas próximas a las Islas, especialmente las tres más orientales, se extiende la influencia de fenómenos originados por la Corriente de Canarias al pasar junto a la costa africana (e. g. filamentos de agua aflorada, remolinos desprendidos). Esto se debe en parte a que la velocidad de la Corriente es mayor en las proximidades del continente africano. Por el contrario, las Islas más occidentales están bañadas con anterioridad en el ciclo anual por aguas de temperaturas más elevadas.

2.4. Masas de agua.

A partir de la figura 2.3 se describen las características de las principales masas de agua al sur de los 29° N, donde se registran valores medios isohalinos más característicos de las principales masas de agua presentes en la zona (Pelegrí *et al.*, 2005a).

En la capa superficial, desde los 0 a los 700 m se encuentran las Aguas de Norte Atlántico Central (ANAC). Esta masa de agua está caracterizada por presentar isohalinas horizontales cercanas entre sí. Varios autores han discutido el origen subtropical o subsolar de esta masa de agua caracterizada por presentar salinidades superiores a 35,66 PSU (Harvey 1982, Pollard & Pu 1985, Pérez *et al.*, 2001). No obstante, es evidente el origen subtropical de la ANAC a profundidades inferiores a los 500 m, mientras que en el rango entre 500 y 750 m de profundidad (Fig. 2.4) tendrían un origen subpolar (Pelegrí *et al.*, 2005b).

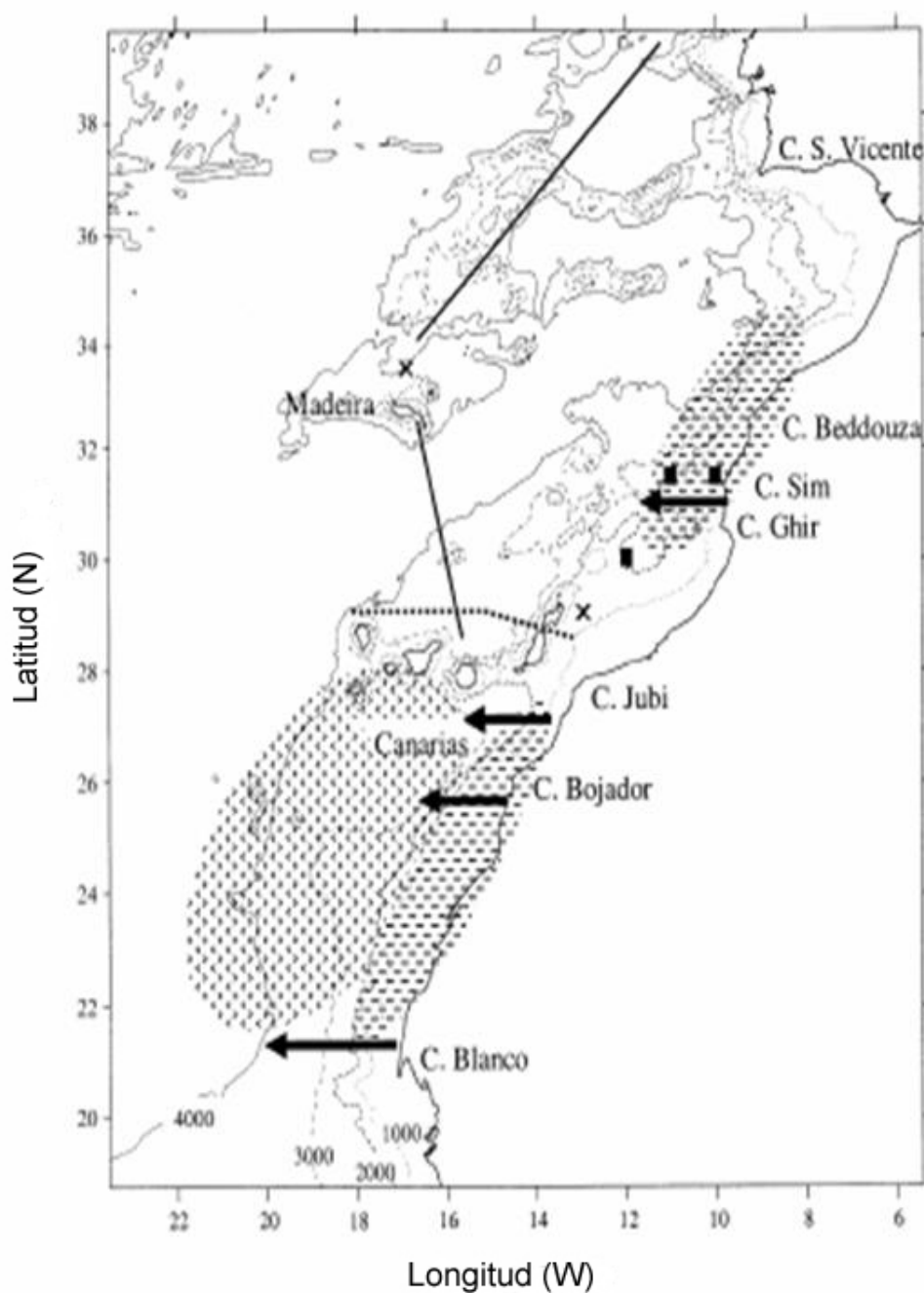


Figura 2.3. Cuenca Canaria. El área de líneas segmentadas horizontales corresponde a las zonas de florecimiento, en tanto que el área parcelada corresponde a la región donde los filamentos ciclónicos y anticiclónicos están presentes. Las flechas corresponden a la máxima magnitud que alcanzan los filamentos que emanan mar adentro desde la zona de florecimiento (Pelegri *et al.*, 2005a).

En las capas intermedias (desde aproximadamente los 600 a los 1.500 m de profundidad) se combinan dos masas de agua, las Aguas Antárticas Intermedias (AAI) caracterizadas por su baja salinidad (inferior a 35,5 PSU) y las Aguas Mediterráneas (AM) con salinidades más altas (sobre 35,5 PSU)

(Hernández-Guerra *et al.*, 2001). Las AAI son claramente observadas hacia el límite este, ampliamente distribuida a más de 600 m de la costa (Barton 1998, Pérez *et al.*, 2001). La existencia de valores mínimos de salinidad confirma que las AAI son un hecho permanente en este límite. Así también, varios parches de salinidad intermedia son presumiblemente originados de la mezcla de las AAI y AM. Bajo las AM (aproximadamente, 1.500 m de profundidad) se encuentran las Aguas Profundas del Atlántico Norte (APAN) que presentan salinidades decrecientes con la profundidad y una distribución casi horizontal (Fig. 2.4), (Pelegrí *et al.*, 2005a)

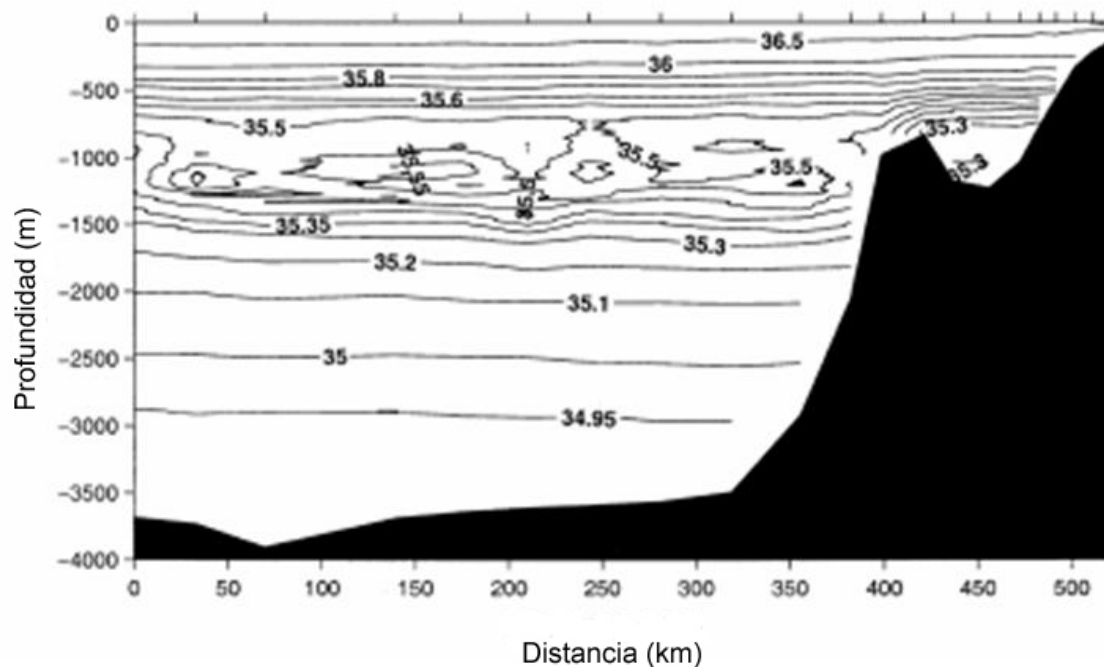


Figura 2.4. Distribución de salinidades en la zona 29° N (Pelegrí *et al.*, 2005a).

2.5. *Ciclo estacional de producción de plancton.*

En aguas canarias la producción anual de plancton está afectada por una termoclina estacional casi permanente. Esta característica restringe el flujo vertical de nutrientes inorgánicos desde las aguas superficiales hacia la zona eufótica limitando el crecimiento fitoplanctónico durante la mayor parte del año. Así, la termoclina estacional sólo desaparece durante el invierno

como resultado del enfriamiento y mezcla de las capas superficiales que alcanzan su máxima profundidad de penetración entre los 150 y 200 m (Pelegri *et al.*, 2005a). La termoclina estacional comienza a notarse en abril y mayo mostrando la situación más común de aporte de nutrientes en la superficie de la zona eufótica, sin embargo sólo durante un corto periodo de mezcla que sigue a un proceso de convección en profundidad es cuando el crecimiento es más rápido. En estas circunstancias, se produce un florecimiento de fitoplancton con la única condición que las tasas de crecimiento celular son más altas que las tasas de alimentación del zooplancton. La dinámica de este tardío florecimiento invernal es más similar al florecimiento de otoño que al de primavera (Pelegri *et al.*, 2005a).

Desde fines de primavera a comienzos de invierno, mucha clorofila es encontrada a una máxima profundidad dentro de la termoclina estacional y grandes células fitoplanctónicas están casi ausentes de las aguas superficiales. Así, el picofitoplacton (de tamaño inferior a 2 μm (característico de regiones oligotróficas) es el grupo autótrofo más abundante contribuyendo a la clorofila total y a la producción primaria en más del 75% en otoño y sobre el 50% en primavera (Montero 1993, Arístegui *et al.*, 2001). Estas células, junto con las bacterias heterótrofas y sus consumidores, los heterótrofos flagelados, son los principales componentes de la biomasa autótrofa y heterótrofa del fitoplancton y tramas alimentarias, respectivamente y son también responsables de la remineralización de la materia orgánica en la superficie del agua de mar (Arístegui & Montero 2005).

Arístegui *et al.* (2001), observaron un claro desacople entre la biomasa y la producción de autótrofos en aguas de Gran Canaria, así como también una relación inversa entre la biomasa de fitoplancton y de mesozooplanton durante las primeras etapas de florecimiento anual, lo que les permitió sugerir que la producción primaria podría depender de un recurso control (los nutrientes) mientras que la biomasa dependería de consumidores control (productores secundarios).

Los valores de biomasa de zooplancton son más bajos durante la mayor parte del ciclo anual, aunque esto depende de la proximidad a las costas africanas así como la exposición o protección del viento de cada Isla. Al norte de Tenerife, la biomasa promedio entre los 0 y 200 m de profundidad fue de 390 mg de peso seco por metro cuadrado (Braun, 1981) mientras que al sur de Gran Canaria el promedio para el ciclo anual fue de 1.370 mg de peso seco por metro cuadrado en el mismo estrato de profundidad (Hernández-León *et al.*, 1984). Estas profundas diferencias quizás se deban al efecto masa de isla sobre los valores de biomasa del plancton. El florecimiento mesozooplanctónico parece coincidir con las mezclas de capas de aguas superficiales durante el invierno (Hernández-León 1998; Hernández-León *et al.*, 1984, 1998, 2001), aunque un incremento de la biomasa puede ser observado entre julio y agosto coincidiendo con la máxima intensidad de los vientos alisios al sur de la plataforma insular de Gran Canaria (Hernández-León 1988).

2.6. Afloramiento costero.

El afloramiento de aguas subsuperficiales en las cercanías de la costa africana, también conocido como “upwelling”, se produce por el paralelismo existente entre la dirección del viento dominante y la orientación de la costa continental (Fig. 2.5). En tales circunstancias, la Teoría de Ekman (1905) indica que se produce un transporte de las aguas superficiales hacia mar adentro, las cuales son reemplazadas por aguas subsuperficiales. Estas aguas de origen subsuperficial reúnen condiciones físicas y químicas muy particulares caracterizadas por menores temperaturas, menores salinidades y mayores contenidos de nutrientes, denotando un marcado contraste entre aguas cercanas a la costa y aguas oceánicas.

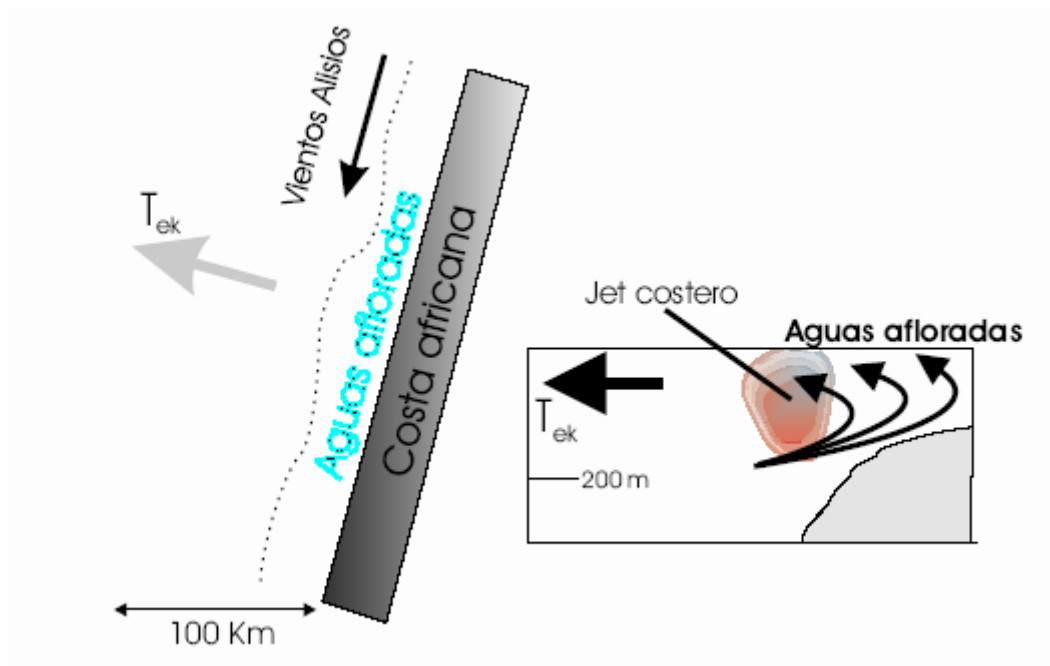


Figura 2.5. Procesos físicos en la región con afloramiento de aguas subsuperficiales en la latitud de Canarias. En el panel izquierdo se relaciona el viento con el transporte de Ekman (T_{ek}) que induce, así como con el afloramiento de aguas subsuperficiales. En el panel derecho se muestra un esquema de la circulación en las profundidades indicadas (Machín-Jiménez, 2003).

Los vientos alisios soplan hacia el suroeste, paralelos al continente africano. En la superficie y a lo largo de toda la costa sobre la que sopla el viento, se produce un transporte neto de Ekman (T_{ek}) hacia el océano. En tanto, que en la estructura vertical de las corrientes que se generan, se produce un fenómeno de advección de aguas subsuperficiales procedentes de profundidades de hasta 200 m, como efecto del desalojo de aguas superficiales de la superficie.

Sobre el frente generado entre aguas costeras y aguas oceánicas aparece el llamado jet costero, que es una corriente muy intensa dirigida hacia el ecuador. Los cabos de la costa africana (Ghir, Jubi, Bojador) rompen la continuidad de este jet, generando prolongaciones de agua aflorada hacia mar abierto, llamadas filamentos de afloramiento. Los filamentos frecuentemente alcanzan Fuerteventura y Lanzarote, pudiendo llegar incluso a Gran Canaria (Hernández-Guerra *et al.*, 1993; Davenport *et al.*, 1999).

En la región de Cabo Bojador (27° N) y Cabo Ghir (31° N) el afloramiento se produce fundamentalmente en los meses de verano, el resto del año desaparece o es muy poco intenso. Esta estacionalidad depende de los vientos alisios son más intensos en primavera a la altura de Canarias cuando el anticiclón de las Azores se coloca en su posición más meridional. El resto del año el afloramiento está presente en latitudes inferiores, desapareciendo casi por completo de la región, lo que se denomina relajación del afloramiento (Send *et al.*, 1987; Send, 1989).

La advección de aguas subsuperficiales desde el fondo rica en nutrientes hasta la zona fótica del océano hace que se potencie enormemente la producción primaria lo que explica el motivo por el cual las regiones de afloramiento poseen un gran potencial pesquero (Machín-Jiménez, 2003).

3. *MATERIALES Y MÉTODO: ASPECTOS GENERALES.*

3.1. Estrategia de pesca.

El trabajo realizado estuvo basado en muestras de *Sepia officinalis* procedentes de la pesquería comercial artesanal desarrollada en Gran Canaria. Las capturas fueron obtenidas siempre a través de nasas para peces, al ser este el método de pesca más utilizado por la flota de bajura (Bas *et al.*, 1995). Su estructura consiste en un armazón de tipo circular de aproximadamente 1,5 m de diámetro y 40 cm de alto formado por varillas longitudinales y circulares de hierro de aproximadamente 1 cm de grosor, y forrada con una malla metálica cuyo entramado oscila entre 27 y 60 mm de luz de malla (lo habitual es que fueran de 35 mm). Además, provistas de dos entradas en forma de embudo fabricadas con la misma malla y dispuestas lateralmente, una opuesta a la otra. El embudo de la entrada presentó la base mayor abierta hacia el exterior, a la altura del forro, mientras que la base menor (matadero) estuvo dirigido hacia el interior de la nasa con el extremo ligeramente inclinado hacia el fondo. La posición e inclinación del cono de la entrada fue la que dificultó la salida de los animales capturados (Fig. 3.1) (Bas *et al.*, 1995).

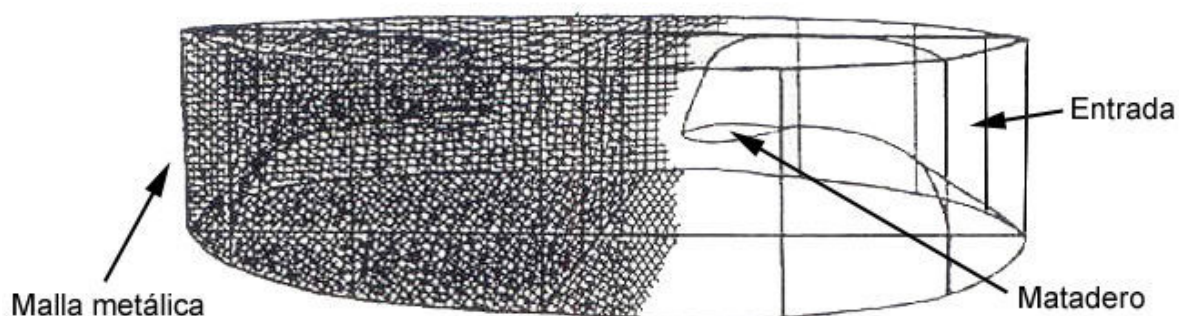


Figura 3.1. Nasa para peces utilizada en Gran Canaria.

En Gran Canaria este tipo de trampas se calan tradicionalmente en hileras de 5 ó 6 nasas, unidas entre sí por una línea madre. Cada nasa estuvo separada de la más próxima por una distancia que osciló entre 30 y 50 m. Generalmente se dispusieron en forma paralela a la costa, en la misma dirección de la corriente, dentro de un rango de profundidad entre 20 y 50 m.

Las embarcaciones de pesca que utilizaron la nasa de forma habitual fueron pequeñas (menos de 10 m de eslora), construidas de madera y equipadas de un motor intraborda de escasa potencia. Cada embarcación estaba tripulada por dos personas, aunque en ocasiones llegaron a ser 3 ó 4, y manejar alrededor de 50 nasas diarias. Sin embargo, el número total de nasas manejadas por embarcación fue de 200 a 300. El tiempo de reposo generalmente fue de 5 días, aunque a veces se prolongó hasta 15 dependiendo de las condiciones atmosféricas.

3.2. *Procedencia de las muestras.*

A pesar de que el presente trabajo estuvo orientado principalmente a mejorar el conocimiento biológico, ecológico y pesquero de *Sepia officinalis* en aguas de Gran Canaria, para entender de mejor manera el comportamiento de esta pesquería artesanal y su incidencia sobre los cefalópodos, se hizo necesario realizar un análisis previo considerando conjuntamente a *Octopus vulgaris*, especialmente en lo referido a las oscilaciones temporales de las capturas a lo largo de las últimas décadas.

En primer lugar, se analizaron 10.449 datos de captura y esfuerzo de *Sepia officinalis* y *Octopus vulgaris* registrados diariamente durante un periodo de 10 años, entre enero de 1989 y julio de 1998, para la flota pesquera con base en el puerto de Mogán, al suroeste de la Isla (Fig. 3.2). La información fue obtenida a partir de las transacciones realizadas por los pescadores de la zona. Estos datos fueron contrastados con medidas diarias de temperatura

superficial del agua del mar promediadas mensualmente en el área a partir de datos publicados en <http://iri.columbia.edu/> (2005).

Entre enero de 1998 y junio de 1999, y entre junio de 2002 y julio de 2003, se registró *in situ* un total de 2.731 datos de captura, de los cuales 1.780 correspondieron al primer periodo estudiado (1998-99) y 951 correspondieron al segundo (2002-03). Esta información fue obtenida a partir de pescas comerciales efectuadas en el puerto de Arguineguín, también ubicado al suroeste de Gran Canaria (Fig. 3.2). Además, durante las pescas se efectuaron registros de temperatura y salinidad hasta los 50 m de profundidad (con medidas cada de 5 m), el tipo de fondo, tiempo de reposo de la nasa, profundidad de calado, velocidad y dirección del viento (promediados a lo largo del intervalo de tiempo en que el la nasa permaneció instalada sobre el fondo marino), fauna acompañante, proporción de superficie de la nasa cubierta por algas y/o sedimento, e interferencia de agentes externos (en este caso, quelónidos o submarinistas).

Igualmente, entre noviembre de 2002 y noviembre de 2004 se analizaron un total 459 ejemplares provenientes de capturas artesanales de los puertos de Arguineguín, Arinaga y Castillo del Romeral, ubicados al sureste y suroeste de la Isla (Fig. 3.2) con los cuales se realizaron los estudios reproductivos, crecimiento y de estructuras duras.

Dado que las muestras provinieron de capturas artesanales cuyo rango de acción operó normalmente entre los 20 y 50 m de profundidad, y que el arte de pesca estaba principalmente diseñado para la captura de peces, *Sepia officinalis* mostró una baja representatividad respecto de las capturas totales. Por ello, y a pesar de adquirir toda la captura obtenida por determinadas embarcaciones de forma continuada, así como la comercializada por varios intermediarios del sector de venta en fresco, el número de ejemplares disponibles para los estudios biológicos realizados fue relativamente reducido. Por ello, el muestreo biológico no fue nunca dirigido hacia la obtención de un

rango de talla determinado, siendo el conjunto de la muestra analizada un fiel reflejo de la composición de tallas que mostraron las capturas comerciales.

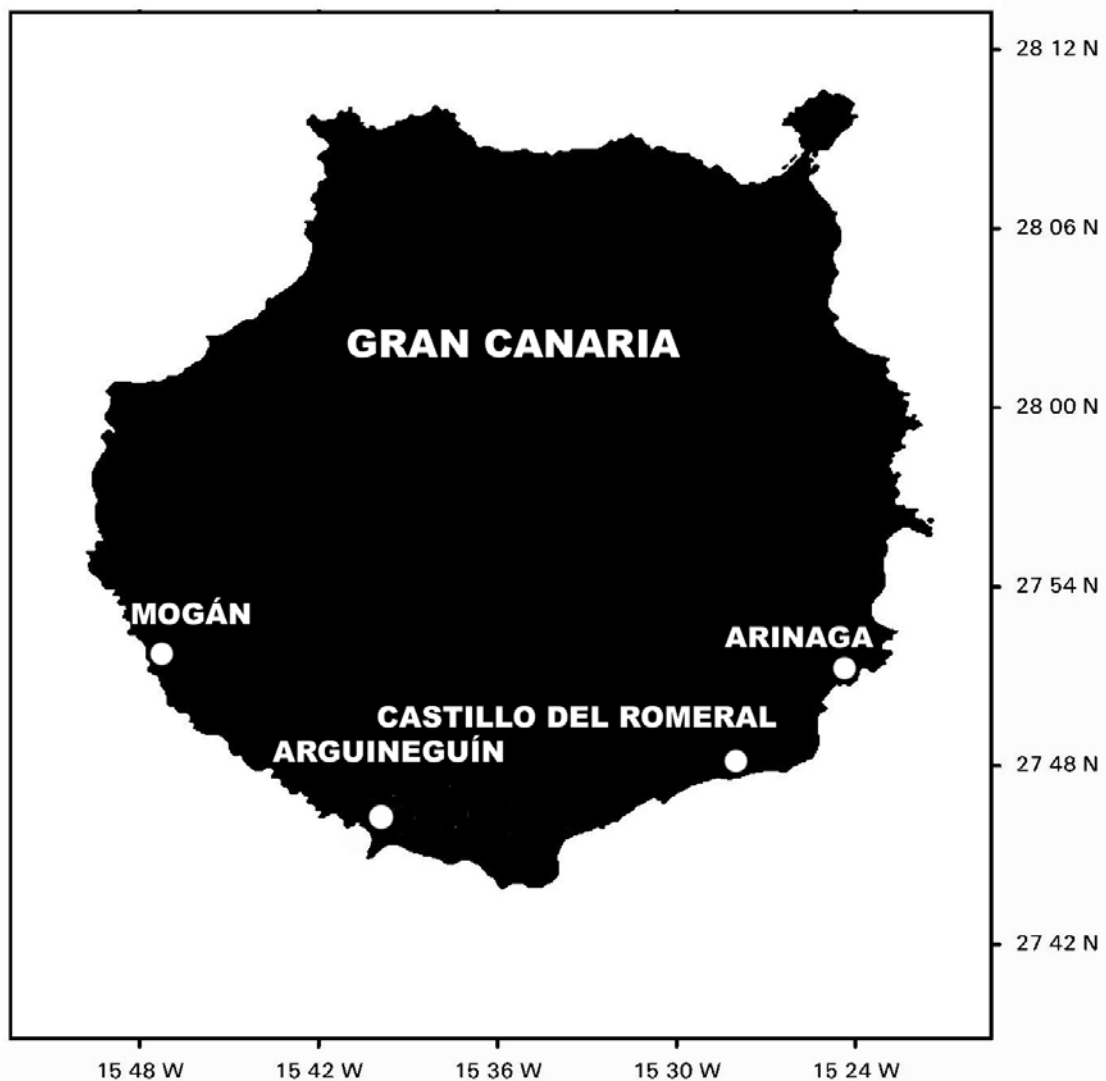


Figura 3.2. Localización de los puertos pesqueros de Gran Canaria donde se obtuvieron muestras de *Sepia officinalis*.

3.3. *Análisis de las muestras biológicas.*

Las muestras biológicas correspondientes al periodo 2002-2004 procedentes de capturas comerciales de los puertos de Arguineguín, Arinaga y Castillo del Romeral fueron conservadas a -20 °C y posteriormente analizadas para la obtención de diferentes parámetros de naturaleza biológica y ecológica. Cada ejemplar fue sexado, medida su longitud total (LT), longitud dorsal del manto (LDM), longitud ventral del manto (LVM) y ancho del manto

(AM), con una precisión de 0,05 cm. Además, se registró el peso total (PT) y eviscerado (PE), con una precisión de 0,01 g (Fig. 3.3).

A cada individuo se le extrajo el sistema digestivo, desde el esófago hasta el ano, incluyendo la glándula digestiva. Posteriormente se les extrajeron las gónadas, que fueron conservadas en formol al 2% neutralizado con agua de mar. Las gónadas fueron pesadas en fresco, diferenciando el pene y el saco de Needham en los machos. Igualmente, en las hembras se pesó el oviducto, el ovario, las glándulas nidamentarias y las glándulas accesorias. Se determinó, *a priori*, el estado de madurez en ambos sexos, según la escala visual propuesta en Tirado Narváez *et al.*, (2003). Seguidamente, se realizó un recuento de espermatozoides y de óvulos en machos y hembras respectivamente, con objeto de determinar el nivel de fecundidad y sus variaciones durante el periodo estudiado.

Por otra parte, el sepión de cada ejemplar fue pesado (PS), con una precisión de 0,01 g, y registrada su longitud (LS), altura (ALS) y anchura (AS), así como la longitud y anchura del fragmocono (LF y AF respectivamente), ancho del cono interno (ACI) y el ancho del cono externo (ACE), todo ello con una precisión de 0,05 cm, con el objeto de determinar diferencias morfológicas en ésta estructura entre sexos.

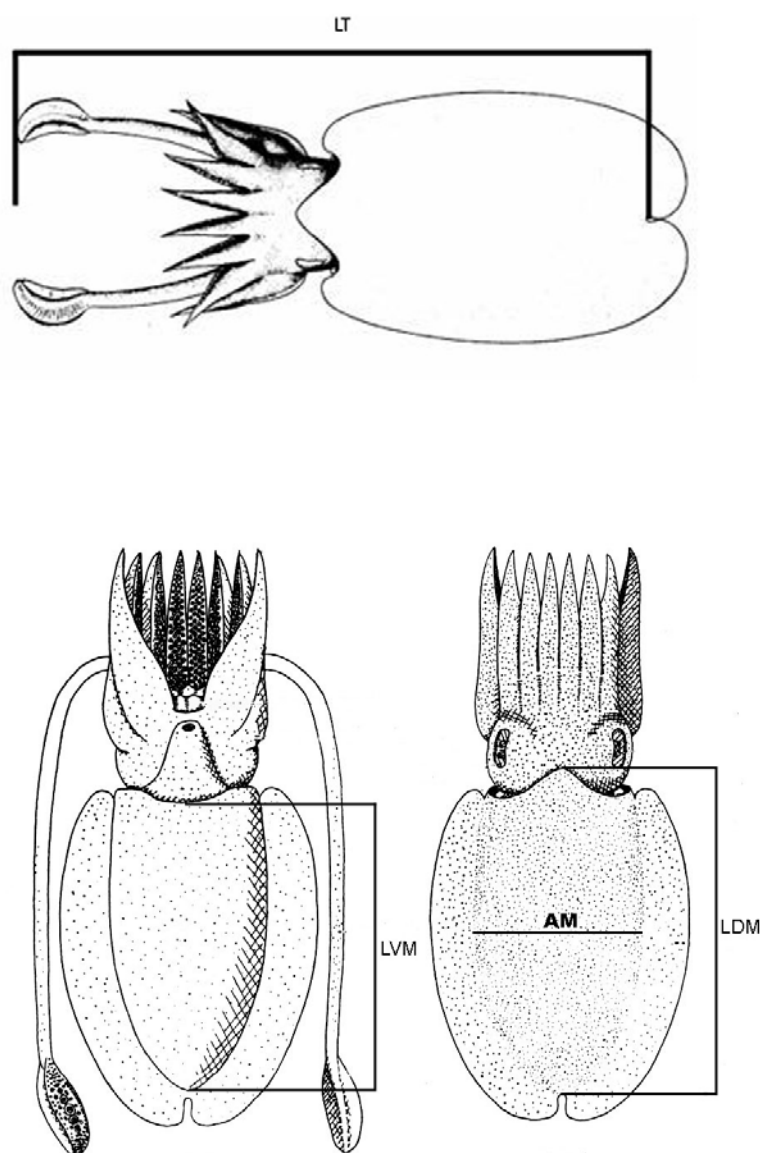


Figura 3.3. Medidas morfológicas tomadas en *Sepia officinalis* provenientes de la zona de estudio.

3.4. Soporte técnico estadístico.

La información obtenida a partir de los muestreos biológicos fue analizada mensual y estacionalmente, según las tendencias encontradas, usando los paquetes estadísticos MS Excel (versión 2000), Statistica (versión 6.0) y SPSS (versión 11.0).

4. *DINÁMICA TEMPORAL DE LAS CAPTURAS DE Sepia officinalis.*

4.1. **Introducción.**

Existen pocos estudios acerca de la ecología de los cefalópodos, a pesar de que poseen en la actualidad un papel clave en términos ecológicos y económicos para la población humana, además de la importancia que representan como fuente de alimento para ciertos niveles superiores de la cadena trófica marina, especialmente aves y mamíferos marinos, y su impacto como consumidores de peces e invertebrados (Clarke, 1996). El principal motivo estriba en que los cefalópodos son difíciles de capturar y generalmente constituyen pesca incidentales (by-catch) en pesquerías orientadas a otras especies, además poseen complicados ciclos de vida y presentan patrones de distribución escasamente conocidos para algunas especies (Piatkowski *et al.*, 2001).

Hasta ahora existe suficiente información que indica que determinados factores ambientales pudieran afectar la abundancia relativa de diversas especies, particularmente cefalópodos, en aguas del Archipiélago Canario, influyendo directamente en el reclutamiento y consecuentemente en la sostenibilidad de la pesquería (Boyle *et al.*, 1998; Hernández-López, 2001; Castro & Ramos, 2002; Wang *et al.*, 2003; Gancedo-López, 2005; Castro *et al.*, 2006). En este sentido, los cefalópodos, con ciclos vitales muy cortos (Mangold-Wirz, 1983; Guerra, 1979, 1982; Hernández-López *et al.*, 2001), trasladan de forma rápida estos efectos a cambios en sus estructuras poblacionales, condicionando así a la pesquería, tal y como parece indicar que sucede en los stocks de *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 en aguas del noroeste africano (Hatanaka, 1979b; Balguerías *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 2006).

Relacionar el efecto de factores ambientales sobre las poblaciones de cefalópodos intervenidas, especialmente *Sepia officinalis*, podría permitir cierta capacidad de predicción, teniendo en cuenta que la actividad pesquera artesanal se ve afectada por una serie de variables, entre las cuales la

temperatura superficial del agua de mar juega un rol fundamental (Bas, *et al.*, 1995).

Dado que son innumerables los factores que pudieran influir directa o indirectamente sobre la pesquería de cefalópodos en Canarias y, según las relaciones dadas, algunos permanecen subyacentes o son difíciles de medir, el objetivo de este capítulo fue describir algunos de los mecanismos que afectan a la pesquería de cefalópodos a una escala temporal de diez años.

4.2. *Materiales y método.*

Se analizó la serie temporal de capturas diarias de *Sepia officinalis* y *Octopus vulgaris*, así como de esfuerzo pesquero, disponible para el puerto de Mogán, entre enero 1989 y julio 1998 (10.449 datos). Esta serie de captura fue construida a partir de las transacciones comerciales (registradas en vales de compra o facturas) entre los pescadores y el único comerciante mayorista establecido en dicho puerto durante el periodo indicado. Diariamente se registró el volumen de capturas (en kg.) que cada pescador vendía al comerciante. Debido a que se trataba de registros mercantiles entre ambas parte, y en forma privada, consideramos que los registros de captura son totalmente fiables y exactos. Por otro lado, el puerto de Mogán puede ser considerado representativo de la actividad pesquera realizada en la Isla, ya que junto con el de Arguineguín constituyen más del 80% de los desembarques de la pesca artesanal en la Isla (Bas *et al.*, 1995).

Ante la imposibilidad de determinar el número exacto de nasas caladas por cada embarcación para obtener la correspondiente captura por unidad de esfuerzo, se utilizó la jornada de pesca como unidad de esfuerzo efectivo, asumiendo que el número de nasas caladas por cada pescador permaneció constante a lo largo del tiempo. Esto puede considerarse como aproximado a la realidad, ya que a lo largo del periodo considerado (1989-1998) no se introdujeron mejoras técnicas significativas que haya podido aumentar el

poder de pesca de las embarcaciones, o reducir el tiempo de manejo requerido por cada nasa. Según Hernández-García *et al.* (1998), el número medio de nasas levadas diariamente por cada embarcación rondaba las 50 unidades, valor que permanece actualmente (2006) en la misma magnitud.

La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) fue estimada de acuerdo a la siguiente función:

$$CPUE = \frac{\sum y_{ij}}{\sum f_{ij}},$$

donde, y_{ij} son las capturas (en kilogramos) y f_{ij} el esfuerzo expresado en jornadas de pesca realizadas por el conjunto de la flota dedicada a la pesca con nasas con base en el puerto de Mogán.

Por otro lado, se construyó una serie de datos de temperatura media superficial (115 datos) del agua del mar mensualmente a partir de datos publicados en: <http://iri.columbia.edu/> (2005), corregidos de acuerdo a Reynolds & Smith, (1994), para las aguas de Gran Canaria, en el cuadrante 28° 20' – 28° 40' N y 15° 40' – 15° 55' W.

Las series temporales fueron estandarizadas (datos a la misma escala con media igual a cero) y posteriormente suavizadas con un factor equivalente a una media móvil con ventana 5. Se usaron autocorrelaciones y correlaciones cruzadas (correlación de Pearson) para detectar persistencia o efecto de memoria en los datos (dependencia de un dato con valores anteriores) y para detectar el nivel de correspondencia al contrastar las series. Se calculó el exponente de Hurst, H (Hurst, 1951), como una medida cuantitativa de la tendencia: si los valores de H fueran iguales a 0,5, esto correspondería a un ruido gaussiano o blanco, denotando que las observaciones fueron independientes de los valores que la precedieron. En cambio, aquellos valores iguales o superiores a 0,75 indicarían persistencia o efecto de memoria

relacionada con un número de valores precedentes en la serie analizada. También se aplicó el método de Welch (Oppenheim & Schafer, 1975) para estimar la densidad espectral y la frecuencia y duración de las oscilaciones encontradas.

Se analizó además, la trayectoria en la representación gráfica de los datos de un periodo determinado, contrastando valores al tiempo N_t contra aquellos de un año más tarde (N_{t+1}), con la finalidad de detectar posibles patrones de las características dinámicas.

Finalmente, mediante el procedimiento de descomposición estacional se estimaron factores estacionales multiplicativos para las series temporales analizadas (rendimiento de *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis*, esfuerzo y temperatura superficial del agua de mar), calculando las medias móviles con una amplitud igual a la periodicidad. Lo anterior se realizó con la finalidad de visualizar las tendencias experimentadas por cada una de las variables a lo largo de la trayectoria temporal.

4.3. Resultados.

Las CPUEs de *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis* mostraron un ciclo estacional, aunque se observaron variaciones importantes en algunos años. Así, los valores extremos, máximos y mínimos, se alcanzaron coincidiendo con el periodo de máxima captura de túnidos (zafra), en los meses de verano y otoño: a un máximo de esfuerzo del arte de cebo vivo y caña para la captura de túnidos en verano-otoño correspondió un mínimo de captura de cefalópodos en dicho periodo, y viceversa. Ambas especies de cefalópodos mostraron una relación directa con el esfuerzo, aunque con un leve retardo en el caso de *O. vulgaris*. En la mayoría de los casos, los rendimientos de *O. vulgaris* fueron superiores a los de *S. officinalis*, sin embargo hay que tener en cuenta que la pesquería no está especialmente orientada a la captura de estas especies (Fig. 4.1).

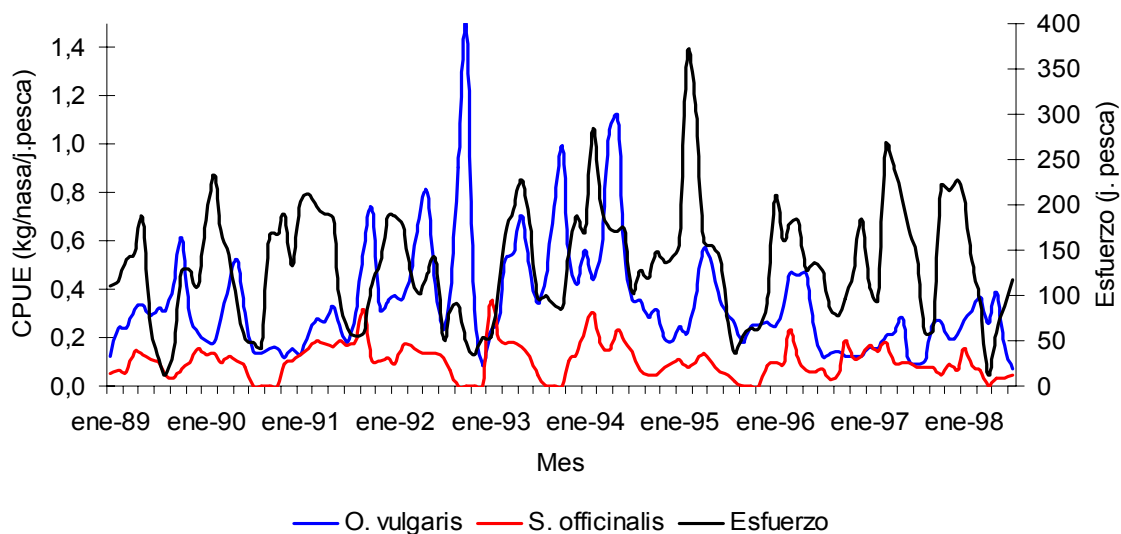


Figura 4.1. CPUE de *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis* relacionadas con el Esfuerzo mensual durante el periodo enero 1989 y julio 1998 en la zona pesquera de Mogán.

Ambas especies mostraron fuertes fluctuaciones durante el periodo estudiado, representando siempre más del 8% de la captura total obtenida en la pesquería con nasas (compuesta mayoritariamente por peces), aunque en algunos momentos (febrero de 1993) llegaron a significar más del 50% del total. Los periodos de mayor captura de cefalópodos tuvieron lugar en primavera y comienzos de otoño, marcando una tendencia creciente desde el año 1989 hasta el año 1992 y decreciente desde 1993 hasta 1998, con valores más altos en octubre de 1992 y mayo de 1994 (Fig. 4.2).

Durante el periodo de máximas capturas de peces y *Octopus vulgaris*, y máxima oscilación de las mismas (entre octubre y diciembre de 1992, y en octubre de 1993), las capturas de *Sepia officinalis* mostraron un patrón totalmente inverso, con valores mínimos (Fig. 4.2), lo que podría corresponder a variaciones en la influencia de factores tanto biológicos como físicos.

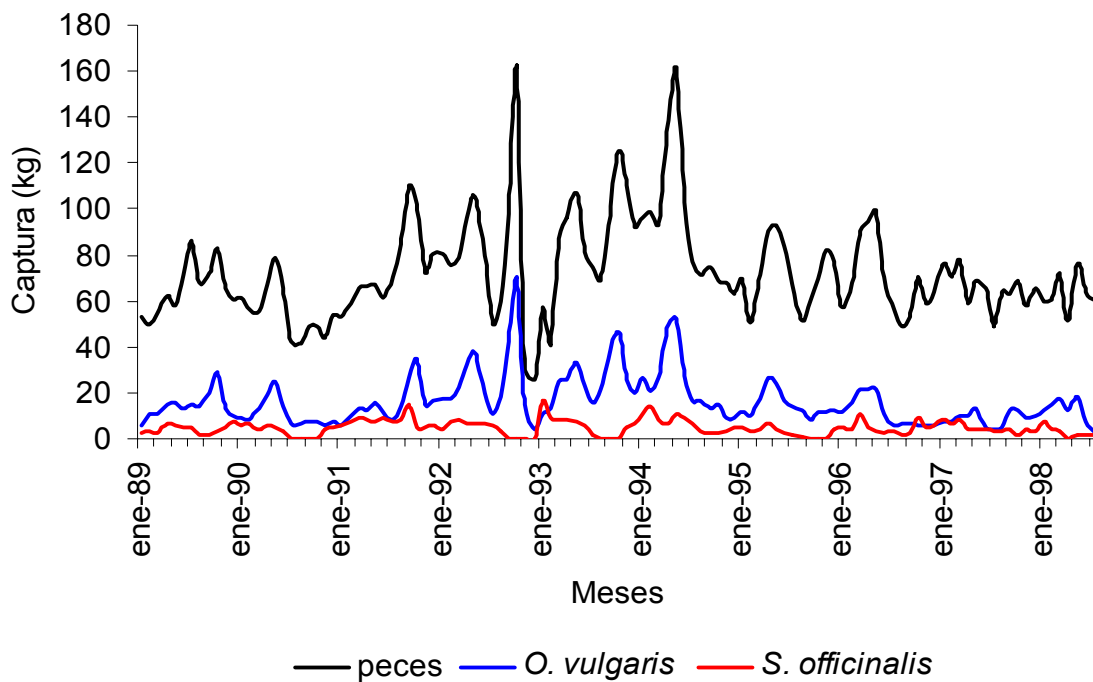


Figura 4.2. Evolución de las capturas de peces y cefalópodos obtenidas por la flota pesquera artesanal durante el periodo 1989 a 1998 en Mogán.

Octopus vulgaris presentó dos situaciones con una tendencia creciente, mostrando una periodicidad de aproximadamente 20 meses, durante los primeros 7 años, en series de tres picos consecutivos (Fig. 4.3). De estos, el pico más alto se registró en marzo de 1994, para luego experimentar una caída en los años siguientes (Fig. 4.3). A su vez, *Sepia officinalis* también presentó oscilaciones máximas de tres picos, aunque con una periodicidad de 30 meses, gradualmente ascendentes hasta llegar a una máxima amplitud también en marzo de 1994. Posteriormente, a partir de ese mes se repitió el mismo patrón que el observado en el pulpo (Fig. 4.4).

Octopus vulgaris presentó un patrón dinámico continuo de dos años con periodos de 6, 12 y 24 meses (Fig. 4.5). Por su parte, *Sepia officinalis* presentó una memoria dinámica de algo más de tres años y medio, con periodos de 6, 12 y 32 meses (Fig. 4.6). En ambos casos, estos pulsos pudieron estar relacionados con el comportamiento reproductivo de ambas especies y su patrón temporal de reclutamiento de dos cohortes al año (Hernández-López, 2000; véase capítulo de reproducción en el presente trabajo).

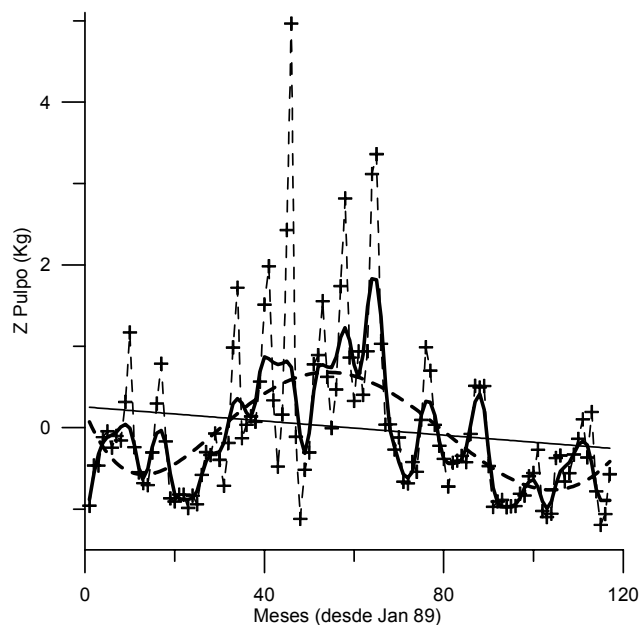


Figura 4.3. Tendencia en las capturas de *Octopus vulgaris* obtenidas entre el periodo 1989 y 1998 en el puerto de Mogán. La trayectoria dinámica se muestra con los datos en bruto (+) y la serie suavizada (en negritas). El efecto memoria es significativo (exponente de Hurst $> 0,75$). $Z = \text{CPUE}$.

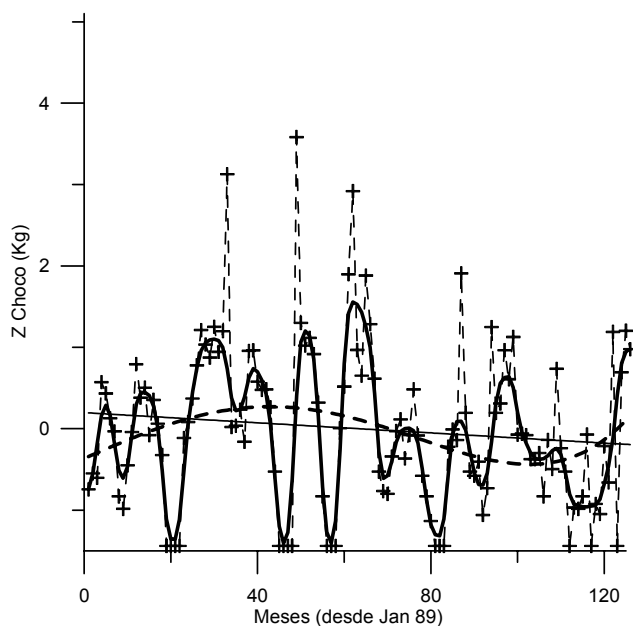


Figura 4.4. Tendencia en las capturas de *Sepia officinalis* obtenidas entre el periodo 1989 y 1998 en el puerto de Mogán. La trayectoria dinámica se muestra con los datos en bruto (+) y la serie suavizada (en negritas). El efecto memoria es significativo (exponente de Hurst $> 0,75$). $Z = \text{CPUE}$.

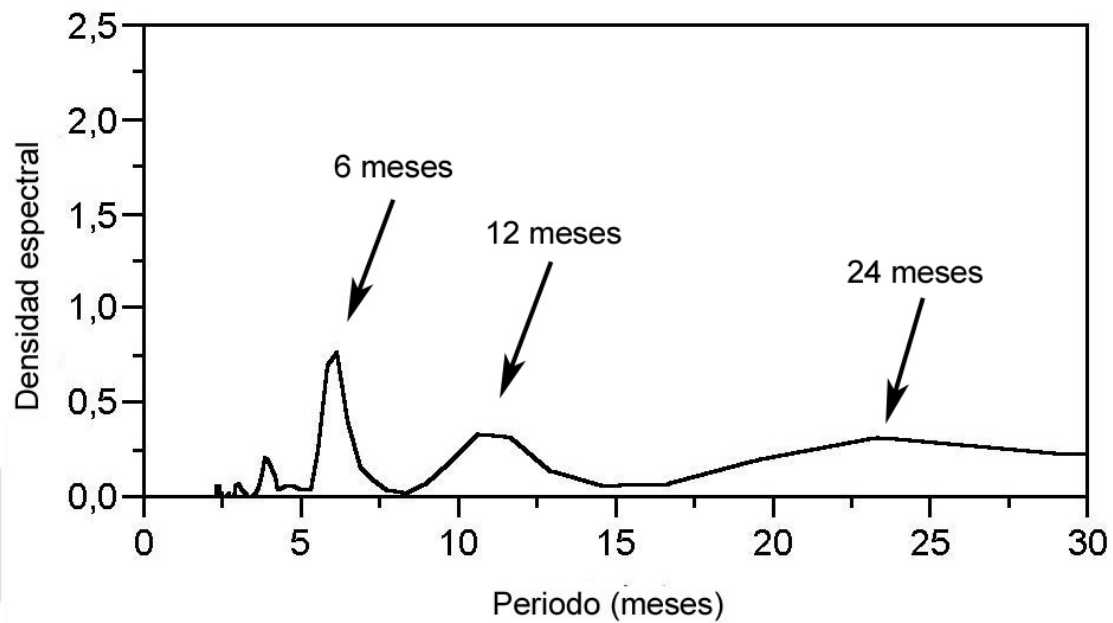


Figura 4.5. Valores de máxima densidad espectral encontrados para *Octopus vulgaris* durante el periodo estudiado.

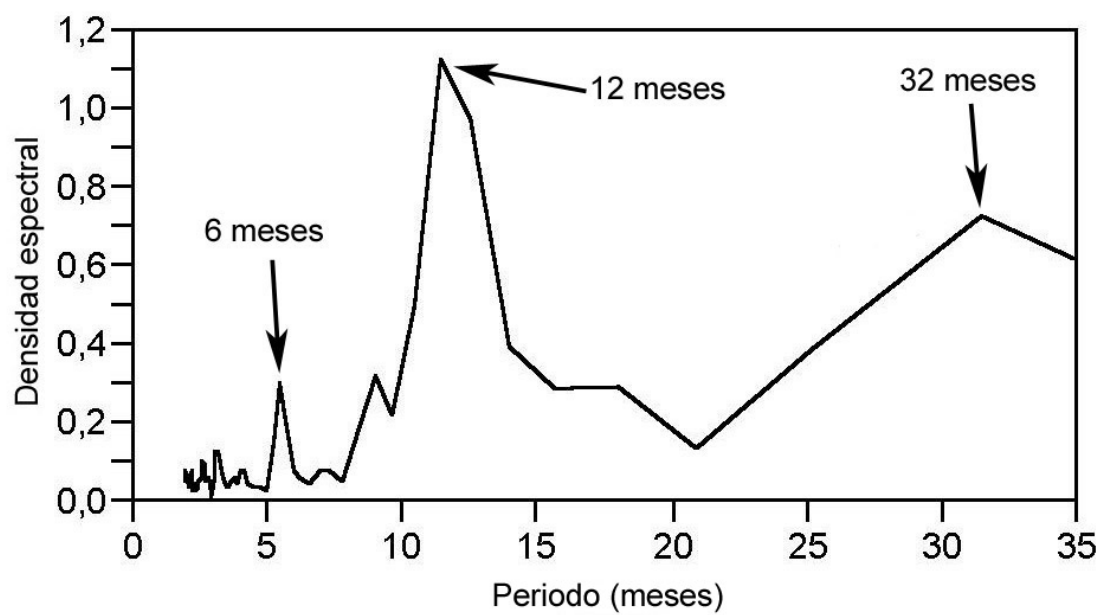


Figura 4.6. Valores de máxima densidad espectral encontrados para *Sepia officinalis* durante el periodo estudiado.

Al aumentar las capturas de peces también aumentaron las de *Octopus vulgaris* (Coef. Correl. Pearson = 0,64; $p < 0,05$), mostrando un cierto acople con la temperatura superficial del agua del mar (un pico en el periodo ascendente de la temperatura y otro secundario al inicio del periodo descendente de la misma) con un ligero desfase respecto del esfuerzo (Fig. 4.7).

Por otra parte, las capturas de *Sepia officinalis* mostraron correlación positiva con el esfuerzo (Coef. Correl. Pearson = 0,34; $p < 0,05$), de manera que, al igual que en *Octopus vulgaris*, se observó un ligero desfase entre ambas variables, con el esfuerzo algo retrasado en el tiempo. No obstante, dentro de un ciclo anual, las capturas de *S. officinalis* se mostraron en antifase con la temperatura del agua de mar, con máximos en los meses en que esta fue más baja, y mínimos en los periodos más cálidos (Coef. Correl. Pearson = -0,52; $p < 0,001$), (Fig. 4.8).

Entre el esfuerzo pesquero y la temperatura también se observó una relación de antifase (Coef. Correl. Pearson = -0,47; $p < 0,05$), es decir al aumentar la temperatura disminuyó el esfuerzo sobre especies de peces bento-demersales, debido a la reorientación hacia la captura de túnidos en el periodo estival, tal y como fue descrito por Bas *et al.*, (1995), Hernández-García *et al.*, (1996) y Hernández-García *et al.* (1998) en el mismo área.

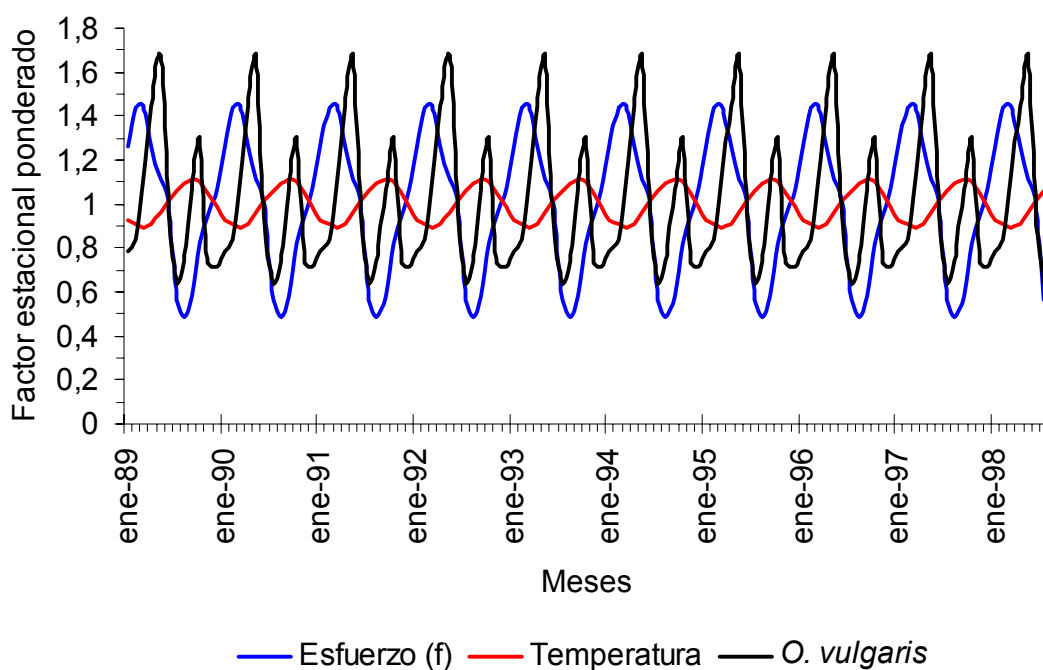


Figura 4.7. Puntuación ponderada de la media móvil para la CPUE de *Octopus vulgaris*, Esfuerzo (f) y temperatura superficial del agua de mar entre el periodo enero de 1989 y julio de 1998, mediante análisis de la descomposición estacional, asumiendo todos los puntos ponderados por igual.

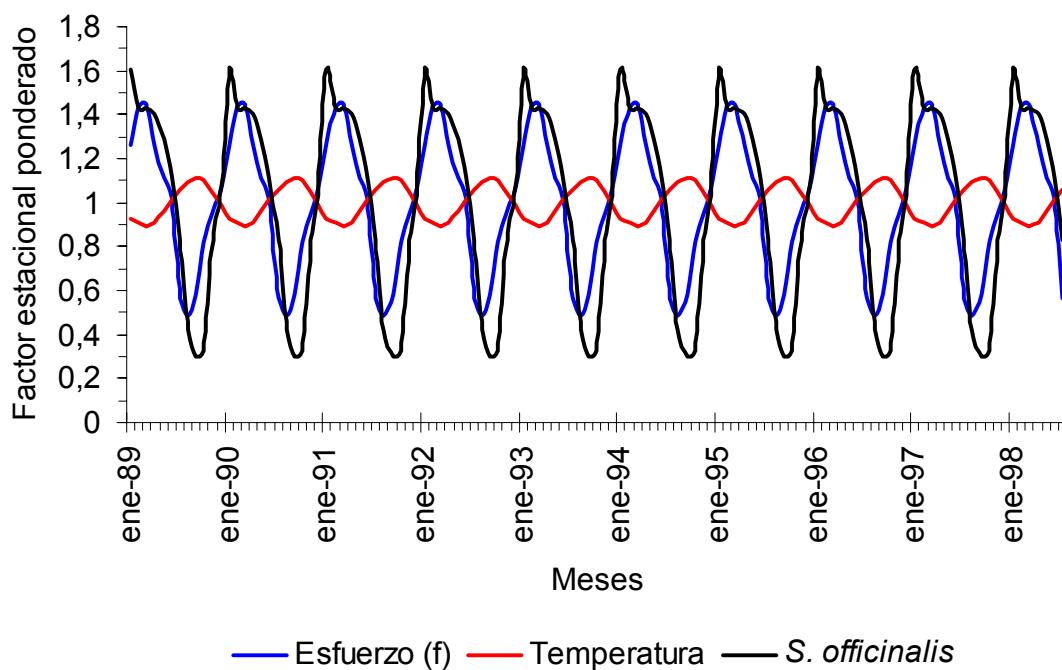


Figura 4.8. Puntuación ponderada de la media móvil para la CPUE de *Sepia officinalis*, Esfuerzo (f) y temperatura superficial del agua de mar entre el periodo enero de 1989 y julio de 1998, mediante análisis de la descomposición estacional, asumiendo todos los puntos ponderados por igual.

4.4. *Discusión.*

La pesquería a pequeña escala que incide sobre especies de cefalópodos bento-demersales (*Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis*) en aguas del caladero frecuentado por la flota artesanal con base en el puerto de Mogán (suroeste de Gran Canaria), se encuentra condicionada principalmente por la estacionalidad del esfuerzo desplegado por dicha flota. Éste muestra un comportamiento cíclico a lo largo del año, motivado principalmente por la presencia estacional de túnidos, lo que condiciona una reorientación temporal del esfuerzo. Durante este periodo denominado zafra (mayo-junio a septiembre-octubre), la flota artesanal abandona la pesca con nasas para peces y se dedica casi exclusivamente a la modalidad del cebo vivo, dirigida especialmente a la captura del bonito-listado (*Katsuwonus pelamis*) (González-Ramos, 1992; Bas *et al.*, 1995; Hernández-García *et al.*, 1996; González-Pajuelo, 1997, Melnychuk *et al.*, 2001). Sin embargo, en todo este proceso también intervienen diversos factores ambientales, entre los cuales destacan las oscilaciones estacionales de la temperatura superficial del agua de mar, con influencia directa en los ciclos biológicos y ecológicos propios de las diferentes especies que son objeto de la pesquería (Fry, 1971; Barkley *et al.*, 1978; Evans *et al.*, 1981; Chambers & Trippel, 1996; Hanlon & Messenger, 1996; Jobling, 1995).

Para *Octopus vulgaris*, los valores más altos de CPUE se dieron en los meses de mayo y octubre (Fig. 4.1), coincidiendo con los periodos de máxima actividad reproductiva de la especie (Hernández-López, 2000). Esto explica el desfase existente entre los máximo de captura y de esfuerzo desplegado, ya que este último se incrementó en los meses invernales y disminuyó en los estivales. Sin embargo, *Sepia officinalis*, aunque también presentó dos periodos de mayor actividad reproductiva (entre junio-agosto y entre septiembre-octubre, dependiendo de las fluctuaciones climáticas interanuales; (ver capítulo de reproducción), respondió de distinta manera a las fluctuaciones del esfuerzo, acoplándose de forma significativa.

Se debe tener en cuenta que las estrategias de comportamiento reproductivo de ambas especies son diferentes, y por tanto la incidencia de la actividad pesquera sobre las mismas puede ser un reflejo de esas diferencias. En este sentido, los valores de memoria dinámica de 6 y 12 meses observados en las series de capturas de las dos especies, muestran un patrón similar, probablemente relacionado con la temporalidad de sus ciclos vitales. De esta manera, *Octopus vulgaris* presenta una puesta monocíclica en un periodo muy puntual con relación a la vida del animal (Van Heukelem, 1983; Nesis, 1995), mientras que *Sepia officinalis* muestra también una puesta monocíclica, pero en forma intermitente durante un único periodo reproductivo que se prolonga por espacio de varios meses (Boletzky, 1987, 1988), lo que pudiera explicar los valores finales de memoria dinámica de 24 meses para *O. vulgaris* y 32 meses para *S. officinalis*.

El ambiente en que se desenvuelven los juveniles de *Sepia officinalis* a diferencia de *Octopus vulgaris*, probablemente le confirieron una menor vulnerabilidad en el reclutamiento frente a variaciones climáticas (no muy intensas en Canarias), y por tanto presentar oscilaciones temporales de sus ciclos vitales menos marcadas. Esto por cuanto en el momento de la eclosión los juveniles de *S. officinalis* presentan un grado de desarrollo considerable y hábitos bento-demersales, a diferencia de *O. vulgaris* que presenta paralarvas de hábitos pelágicos (Sweeney *et al.*, 1992). Pese a lo anterior, la estrategia reproductiva de ambas especies respondería en este caso a condiciones ambientales más o menos estables en zonas o periodos de alta productividad primaria asociada, en este caso, a la plataforma insular (Rocha *et al.*, 1999).

Aunque la temperatura no mostró cambios estadísticamente significativos entre años (Kruskal-Wallis ANOVA test, $H = 8,23$; $p > 0,05$) que pudiesen explicar las oscilaciones observadas en la CPUE de ambas especies, es posible que sean las ligeras variaciones interanuales observadas en los rangos (como ocurre con el mínimo de marzo de 1994 y con una clara

convergencia entre veranos e inviernos hacia finales del periodo estudiado), las que pudieran haber condicionado el volumen de stock disponible (Fig. 4.10). Los inviernos de 1996 a 1998 fueron más cálidos, mientras que los inviernos de 1989 y 1994 fueron más fríos durante este lapso (Fig. 4.11).

Hernández-López (2000) encontró una fuerte correlación directa entre las capturas por unidad de esfuerzo de pulpo obtenidas en Mogán y el índice NAO, llegando a explicar este último el 86% de la variabilidad obtenida entre 1991 y 1995. Resultados semejantes han sido observados para las capturas de pulpo registradas en todo el área 34 de FAO entre 1950 y 2003, y más particularmente con las obtenidas en aguas del Sahara Occidental, con un desfase de un año entre las capturas y la NAO invernal (A. Solari, ULPGC, comm. Pers.). No obstante, es esperable que la CPUE guarde una relación positiva con la NAO invernal, ya que esta última se correlacionó significativamente con las temperaturas mínimas (Coef. Correl. Pearson = - 0,60; $p < 0,01$). Al respecto, Forsythe (1998) señaló que fluctuaciones en la temperatura de sólo 1 °C pueden determinar importantes diferencias en las tasas de crecimiento en cefalópodos. Es decir, que las oscilaciones térmicas observadas pueden haber originado que tengan lugar fluctuaciones en el reclutamiento a lo largo de un periodo amplio dentro de una misma estación, dependiendo de las variaciones climatológicas interanuales.

Es posible que el simple hecho de que los juveniles de *Sepia officinalis* se desarrollen en aguas ligeramente más profundas que las superficiales donde se localizan las paralarvas de *Octopus vulgaris*, le otorguen una mayor continuidad en el reclutamiento, debido a la mayor estabilidad térmica de las aguas donde se encuentran.

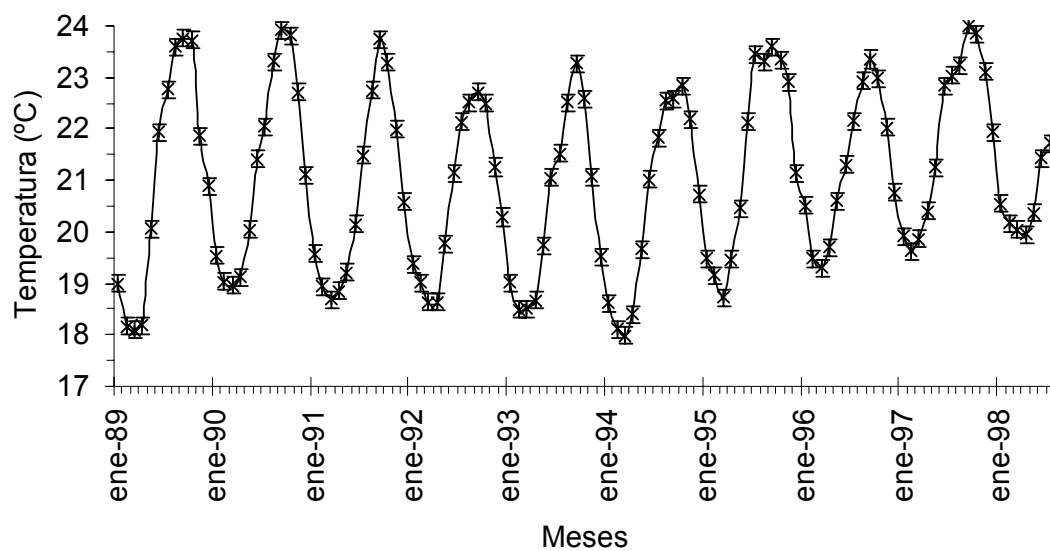


Figura 4.10. Temperatura media superficial del agua de mar registrada en la zona de estudio entre 1989 y 1998.

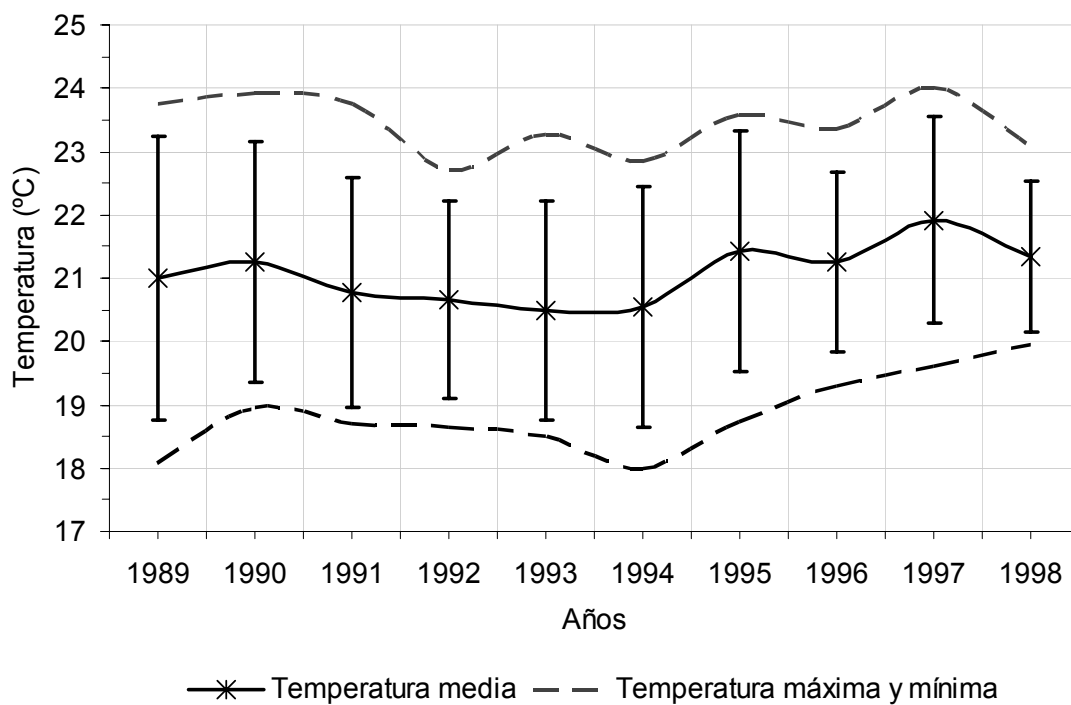


Figura 4.11. Variaciones anuales máximas y mínimas experimentadas por la temperatura superficial del agua de mar en la zona de estudio entre 1989 y 1998.

**5. INSIDENCIA DE FACTORES
FÍSICOS, ECOLÓGICOS Y
ANTRÓPICOS EN LAS CAPTURAS
DE Sepia officinalis.**

5.1. *Introducción.*

Se estima que la temperatura, la salinidad, el fotoperiodo, la profundidad y la disponibilidad de oxígeno, entre otros, son los principales factores físicos que condicionan las capturas de cefalópodos (Balguerías *et al.*, 2000; Kuoeta *et al.*, 2000; O' Dor and Hoar, 2000; Sakurai *et al.*, 2000; Soto, 2002). Aunque no sólo los factores físicos y biológicos deben considerarse como agentes determinantes de las capturas, sino también todos aquellos que guardan relación con la probabilidad de captura (capturabilidad) según el arte de pesca empleado.

Teniendo en cuenta que el material de pesca utilizado para este estudio (la nasa) es una herramienta pasiva de captura (Watson *et al.*, 2006a, Watson *et al.*, 2006b), se pueden incorporar además una serie de factores condicionantes como la turbidez del agua de mar, la presencia de potenciales presas y/o predadores en su interior (factor de atracción y/o saturación), el estado de madurez del animal y su estado de motivación para encontrar un soporte donde desovar o refugiarse, la naturaleza del sustrato sobre el que opera la nasa, la complejidad estructural del hábitat donde fue instalada y de la comunidad biológica sobre la que incide, los niveles de explotación aplicados (esfuerzo) e incluso las actividades antrópicas desarrolladas con otros fines (i.e. actividades acuáticas lúdicas) (Munro, 1974; Robichaud *et al.*, 2000).

En Canarias, la información disponible sobre los factores relacionados con el ambiente marino tampoco es muy extensa en el tiempo; aunque, en las últimas décadas se ha hecho un importante esfuerzo en la obtención y análisis de datos climáticos y oceanográficos (Mascareño, 1972; Molina y Laatzen, 1980, 1986; Pelegrí *et al.*, 2005b). No obstante, existen muy pocos antecedentes que relacionen estos mismos factores con la capturabilidad de las especies objetivo de la pesquería (Hernández-López, 2000; Castro & Ramos, 2003; Gancedo-López, 2005). Contar con información de éste tipo

permite un mejor entendimiento de las relaciones entre las especies objetivo y su entorno, permitiendo un horizonte más amplio de conocimientos a la hora de gestionar los recursos explotados.

En Canarias no hay gestión pesquera aplicada a los cefalópodos y existe un importante problema relacionado con la escasa información acerca del esfuerzo desplegado (Bas *et al.*, 1995). Aún, en algunos casos cuando se dispone de información referida a las capturas, ésta suele ser incompleta, poco fiable y anecdótica, careciendo de un registro permanente de los volúmenes desembarcados. Esta situación ha sido consecuencia de la elevada dispersión de los puntos de descarga en playas, pequeños refugios y puertos pesqueros, lo que no permite la aplicación de medidas de regulación efectivas (Hoffman & Powell, 1998).

El presente capítulo tuvo por finalidad establecer el grado de afinidad entre las diversas variables que condicionan localmente la pesca artesanal de *Sepia officinalis* al suroeste de Gran Canaria, teniendo como referente algunos factores como la salinidad y la temperatura del agua de mar, la intensidad del viento, así como el grado de obturación de la malla en la nasa, la riqueza de especies, la profundidad y el tipo de sustrato, y la acción de terceros. Se pretendió describir las relaciones existentes entre determinadas variables ambientales y las capturas en una zona sometida a una apreciable presión pesquera (González-Pajuelo, 1997; Hernández-García *et al.*, 1998). Para esto, se estudiaron los patrones de distribución y la abundancia relativa en dos periodos de pesca y se analizaron las posibles relaciones entre los factores antes mencionados y los niveles de abundancia de la especie.

5.2. *Materiales y método.*

Se analizaron 2.731 datos de capturas de *Sepia officinalis* obtenidos *in situ* durante dos temporadas de pesca (1.780 obtenidos desde el 9 de enero de 1998 al 25 de junio de 1999 y 951 obtenidos desde el 27 de junio de 2003 al 7 de julio de 2004), en la zona de influencia de la flota artesanal con base en el puerto de Arguineguín, al suroeste de la isla de Gran Canaria (Fig. 5.1).

El trabajo se basó en observaciones realizadas a bordo de una embarcación dedicada exclusivamente a la pesca artesanal con nasas (7 m de eslora, 2 m de manga y motor intraborda de 23 CV; Foto 5.1). Esta embarcación operaba con 250 nasas circulares de aproximadamente 1,5 m de diámetro y 40 cm de alto, con un entramado de malla de entre 27 y 35 mm, provistas de dos mataderos en sus laterales, uno opuesto a otro, de 10 a 30 cm de diámetro (Foto 5.2). Generalmente, estas nasas fueron cebadas con pan.

Las nasas fueron caladas habitualmente en tandas de seis unidades, separadas entre sí a una distancia aproximada de 50 m, y dispuestas en forma paralela a la costa en un rango de profundidad entre 20 y 50 m. El sector de pesca cubierto por esta embarcación abarcó un área aproximada de 50 km². No obstante, durante la primavera 1998-99 el área de pesca se extendió hasta los 70 km² aproximadamente (Fig. 5.2).

Diariamente, la jornada de pesca se prolongó por espacio de 5 a 6 horas, a partir de las 6:00 AM. Cada punto fue elegido por los pescadores considerando el éxito o fracaso en pescas anteriores. No se consideró el rendimiento de *Sepia officinalis* para tomar dicha decisión, ya que, por norma general, el choco no fue nunca objetivo principal de las capturas.

La ubicación de cada tanda de nasas fue georreferenciada con un GPS (Garmin 12 XL), además se registró la temperatura y la salinidad del agua de mar, en cada punto de pesca, en intervalos de 5 metros de profundidad, hasta los 50 m, así como la velocidad y la dirección del viento en la zona de pesca durante el intervalo en que estas permanecieron caladas. Igualmente, se registró el tiempo de reposo y el número de nasas viradas en cada jornada de pesca, así como también el número de ejemplares de *Sepia officinalis* capturados y las especies acompañantes.

Se tuvieron en cuenta las interferencias producidas por agentes externos, como la acción de tortugas y las malas condiciones climáticas en la pérdida de capturas, así como el porcentaje de descarte de otras especies.

Se definió como zona de influencia la extensión geográfica en la cual la acción de un grupo de personas, residentes de una localidad, se hace efectivo a través del desarrollo de diversas actividades relacionadas con su economía. En el caso particular de la flota con base en Arguineguín, y durante el periodo estudiado, las actividades de pesca con nasas fueron realizadas exclusivamente por 10 embarcaciones, de características técnicas similares, en el área comprendida frente a la costa de las localidades de Taurito, aguas al norte de Arguineguín, y Pasito Blanco, aguas al sur de dicho puerto (Fig. 5.2).

Dada la naturaleza de los datos y las exigencias matemáticas, la información fue tratada aplicando estadística no paramétrica en la mayoría de los casos.

5.2.1. Abundancia relativa y distribución.

Teniendo en cuenta que se trabajó con una fracción de la población de *Sepia officinalis*, que habita en la franja batimétrica comprendida entre la isóbatas de 20 y 50 m de profundidad, y que se encuentra preferentemente alrededor de los 100 m (Boletzky, 1983; Guerra & Castro, 1988), se definieron

las capturas en términos de abundancia relativa. Para esto, se realizó una interpolación que permitió reconocer la tendencia estacional de *Sepia officinalis* en forma visual. Con este método se pudo estimar niveles de abundancia a partir de valores medios según las tendencias encontradas. Para esto, se calculó el rendimiento medio de *S. officinalis* por cuadrantes de pesca de 0,1° x 0,1° de latitud-longitud, utilizando una carta náutica donde se representaron los valores superiores a cero. La información estacional fue comparada entre los periodos estudiados.

La abundancia relativa se determinó en relación con la captura, en número de ejemplares, por unidad de esfuerzo (CPUE) y su estimación se realizó conforme a la siguiente expresión:

$$CPUE = \frac{\sum y_{ij}}{\sum E_{ij}},$$

donde y_{ij} es las capturas en número de ejemplares y E_{ij} el esfuerzo expresado en número de nasas viradas por el tiempo real de pesca (medido en horas).

Para que la información obtenida en ambos periodos de pesca pudiera ser comparada, previamente se determinó si la frecuencia de calado de nasas por unidad de área fue similar. Para esto, primero se agruparon las capturas totales de *Sepia officinalis* y fauna acompañante por cuadrante geográfico y cuatrimestre (cada cuatrimestre se hizo corresponder con la primavera, verano, otoño e invierno) y, posteriormente, se contrastaron los datos en términos de frecuencia promedio.

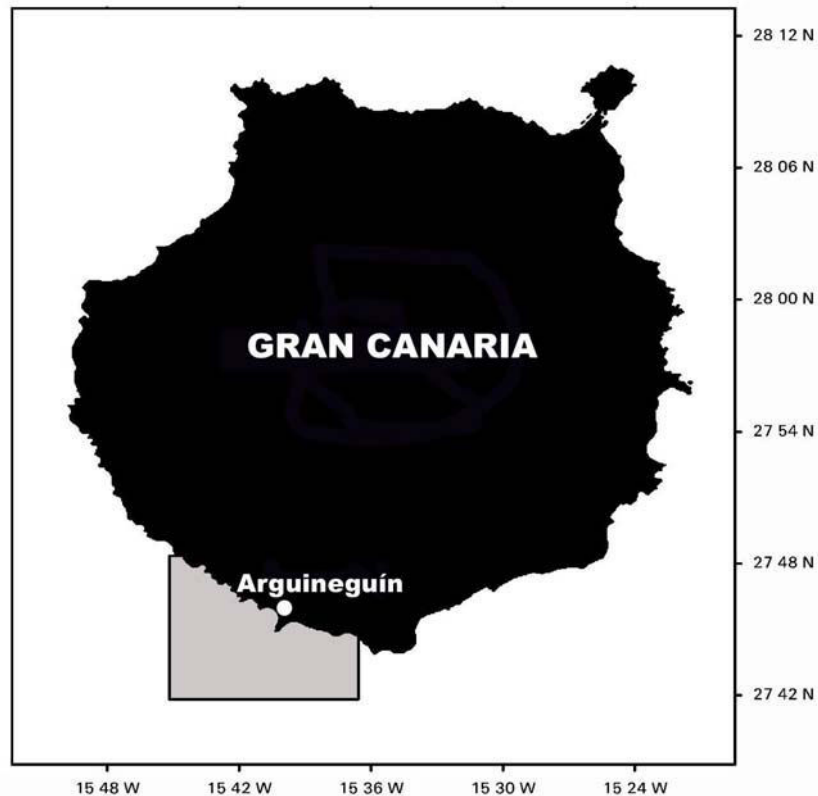


Figura 5.1. Localización geográfica del área de pesca.

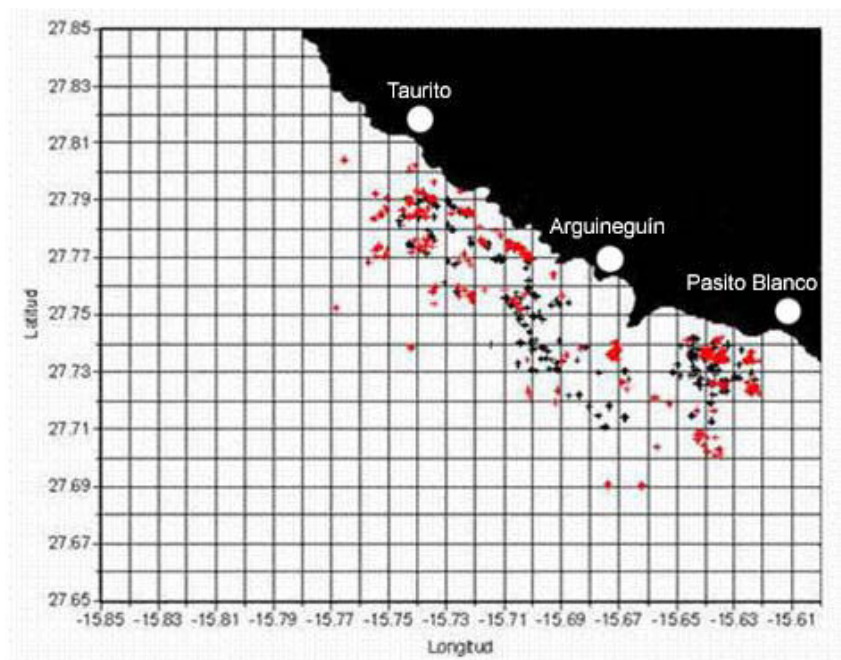


Figura 5.2. Área de estudio. Posiciones donde se calaron las nasas durante los períodos de pesca de 1998-99 (en rojo) y 2003-04 (en negro).



Fotografía 5.1. Primer plano. Embarcación dedicada a la pesca artesanal y con bases en el puerto de Arguineguín, en la que se hizo el seguimiento de las capturas *in situ*.



Fotografía 5.2. Nasas utilizadas para la pesca artesanal de especie bentodemersales en el momento de ser caladas.

5.2.2. Factores físicos y ecológicos condicionantes de las capturas.

Con la finalidad de determinar la importancia de algunos factores que pudieran condicionar las capturas de *Sepia officinalis*, se buscaron posibles correspondencias entre éstas y determinadas variables físico-químicas que fueron medidas durante la realización de las pescas, tales como el tipo de fondo (arenosos, de piedras o comunidades de algas y/o fanerógamas), el grado de cegamiento de la malla de las nasas por sedimentos-fangos y/o algas, la salinidad y temperatura del agua de mar en intervalos de 5 m hasta los 50 m de profundidad, así como la dirección y velocidad media del viento durante el período en que las nasas estuvieron caladas.

Por otro lado, se registró la riqueza de especies capturadas en cada nasa, así como la abundancia de cada una de ellas en términos de número de ejemplares capturados. Para simplificar el análisis, se trabajó con aquellas especies cuya abundancia relativa fue superior al 2% del total capturado a lo largo del año, siguiendo las recomendaciones de Clarke & Warwick (1994). Este criterio fue asumido con la finalidad de excluir especies de invertebrados no comerciales y especies de vertebrados que por el nivel de captura resultan raras o demasiado escasas, pese a tener un valor comercial apreciable.

Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS), a partir de una matriz de similitud, apoyado por un dendrograma, para determinar las relaciones subyacentes entre *Sepia officinalis* y las demás variables medidas (riqueza y abundancia de especies acompañantes, velocidad del viento, salinidad, temperatura del mar, profundidad de calado de la trampa y tiempo de pesca de la misma). Los niveles de correlación fueron determinados mediante el coeficiente de Spearman.

Con las variables tipo de fondo y grado de cegamiento de la malla de la nasa se realizó un análisis de correspondencia, a fin de visualizar, a partir de

una simple escala de abundancia, los niveles de asociación con *Sepia officinalis*.

Finalmente, se estimó el rendimiento de individuos capturados vivos y muertos observados en función de sus estructuras duras, que en este caso correspondieron a la concha (sepión) y la información fue comparada en función del tiempo de reposo.

5.3. Resultados.

No se detectaron diferencias significativas en la extensión de las áreas de pesca (caladeros) frecuentadas durante las campañas 1998-99 y 2003-04 (Wilcoxon matched pair test, $Z=-0,398$; $P=0,69$).

Se observaron interferencias en las pescas en un 5,5% de las nasas caladas en cada periodo, atribuidos presumiblemente a la acción de tortugas (*Caretta caretta*), especialmente durante los meses de verano. Por otro lado, los descartes globales se estimaron en un 15% del total de especies capturadas, debido principalmente a que los ejemplares capturados no alcanzaron las tallas mínimas establecidas, o porque no presentaron atractivo comercial en el mercado local (este último es el caso de la boga, *Boops boops*). *Sepia officinalis* representó entre el 3,8 y el 3,2% del total de capturas, en términos de número de ejemplares para las campañas 1998-99 y 2003-04, respectivamente.

Conjuntamente con *Sepia officinalis* se capturaron 26 especies de peces, una de crustáceo y otra de molusco (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Especies capturadas junto con *Sepia officinalis* en el caladero de pesca frecuentado por la flota artesanal con base en Arguineguín. (*) Abundancia inferior al 2% del total anual de ambos periodos.

Nombre vulgar	Orden	Familia	Nombre Científico
Peces			
Tapaculo	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus podas</i>
Pedregal*	Perciformes	Carangidae	<i>Seriola rivoliana</i>
Roncador	Perciformes	Haemulidae	<i>Pomadasys incisus</i>
Gallo, gallo verde	Tetraodontiformes	Monacanthidae	<i>Stephanolepis hispidus</i>
Salmonete, salmón	Perciformes	Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>
Morena papuda*	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax</i> sp.
Vieja	Perciformes	Scaridae	<i>Sparisoma cretense</i>
Rascancio, rascacio*	Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i> sp.
Cabrilla*	Perciformes	Serranidae	<i>Serranus atricauda</i>
Vaquita, vaca, cabrilla pintada*	Perciformes	Serranidae	<i>Serranus scriba</i>
Besugo	Perciformes	Sparidae	<i>Pagellus acarne</i>
Bosinegro, payete (juv.)*	Perciformes	Sparidae	<i>Pagrus pagrus</i>
Boga	Perciformes	Sparidae	<i>Boops boops</i>
Breca	Perciformes	Sparidae	<i>Pagellus erythrinus</i>
Sama roquera, catalineta*	Perciformes	Sparidae	<i>Pagrus auriga</i>
Chopa	Perciformes	Sparidae	<i>Spondyliosoma cantharus</i>
Herrera	Perciformes	Sparidae	<i>Lithognathus mormyrus</i>
Mugarra, mojarra *	Perciformes	Sparidae	<i>Diplodus annularis</i>
Salema, panchona-machete	Perciformes	Sparidae	<i>Sarpa salpa</i>
Dorada, sama zapata	Perciformes	Sparidae	<i>Sparus auratus</i>
Sargo, sargo blanco	Perciformes	Sparidae	<i>Diplodus sargus cadenati</i>
Seifia*	Perciformes	Sparidae	<i>Diplodus vulgaris</i>
Lagarto*	Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i>
Gallinita*	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Canthigaster capistratus</i>
Tamboril	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Sphoeroides marmoratus</i>
Crustáceos			
Cangrejo ermitaño*	Decapada	Diogenidae	<i>Dardanus callidus</i>
Moluscos			
Pulpo	Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>

5.3.1. Abundancia relativa y distribución.

Durante la campaña de pesca 1998-99, los valores de abundancia relativa (CPUE) de *Sepia officinalis* variaron desde 0,55 individuos/nasa/día, en verano, a 0,31 individuos/nasa/día, en otoño. Sin embargo, en el periodo 2003-04, el rendimiento máximo fue 0,40 individuos/nasa/día, en invierno, y el mínimo fue 0,13 individuos/nasa/día, en verano. No se observaron diferencias significativas entre los valores de CPUE globales estimados durante ambos periodos (Mann-Whitney test, $U = 836165,0$; $Z = -0,879$; $P = 0,38$).

Al comparar ambas campañas por estación y cuadrante geográfico, teniendo presente que ambas pudieran estar relacionadas, se observó que los rendimientos obtenidos durante el periodo 1998-99 fueron superiores a los registrados en el periodo 2003-04 (Wilcoxon matched pair test, $Z=2,101$; $P = 0,04$). Las diferencias estuvieron centradas en primavera y verano (Wilcoxon matched pair test, $Z=2,718$, $P = 0,007$), tanto en abundancia como en la distribución. No obstante, en otoño e invierno únicamente se observó variación en la distribución espacial de las capturas (Fig. 5.3).

En el periodo 2003-04 se observó un desplazamiento de los valores más altos de CPUE hacia zonas más alejadas de la costa y a mayor profundidad (Figs. 5.4 y 5.5).

5.3.2. Factores físicos y ecológicos condicionantes de las capturas.

Analizando todas las estaciones conjuntamente, sólo la profundidad de calado y el tiempo de reposo de las nasas mostraron correlación lineal con las capturas, a diferencia de la salinidad, temperatura e intensidad del viento (Análisis de regresión múltiple por pasos: $R^2 = 0,25$; $F = 4,82$; e.s. = 0,120; $p < 0,01$, para la profundidad, y $R^2 = 0,23$; $F = 42,43$; e.s. = 0,122; $p < 0,01$, para el tiempo de pesca). De esta manera, a mayor profundidad y tiempo de pesca, mayor abundancia de *Sepia officinalis* en las capturas.

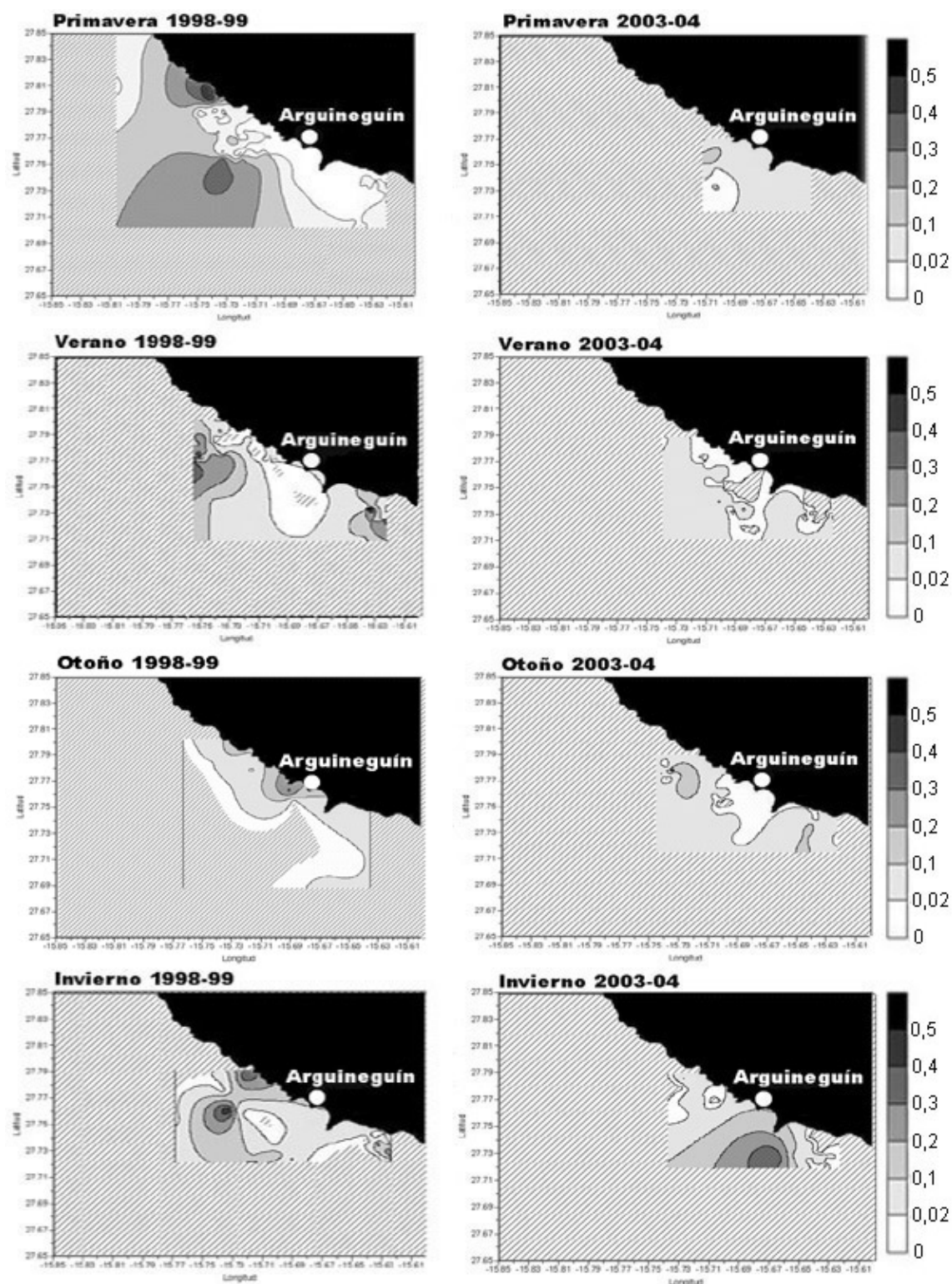


Figura 5.3. Distribución espacial de los valores de CPUE de *Sepia officinalis* obtenidos estacionalmente durante las campañas de pesca de 1998-99 y 2003-04 en el caladero adyacente al puerto de Arguineguín.

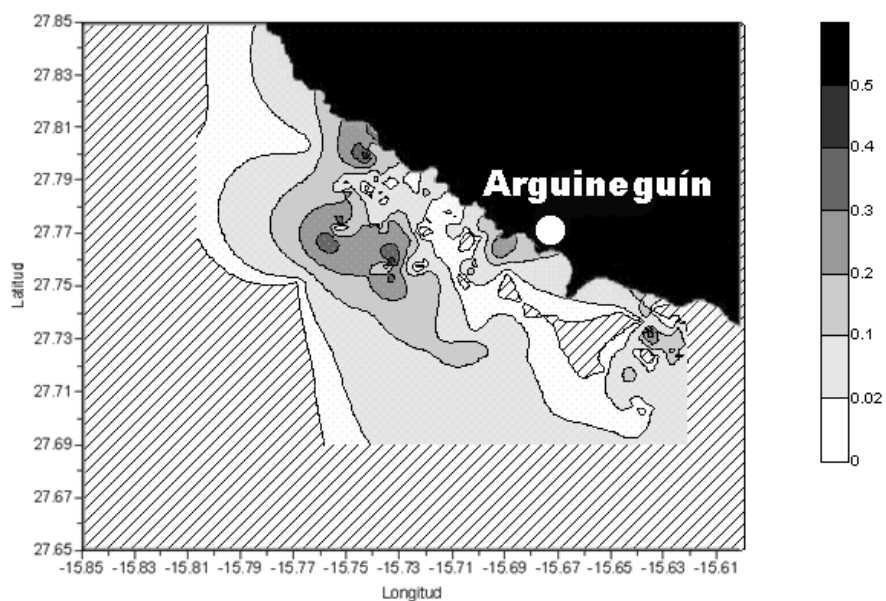


Figura 5.4. Distribución espacial de los valores medios de CPUE de *Sepia officinalis* obtenido durante el periodo 1998-99 en la zona de pesca adyacente al puerto de Arguineguín.

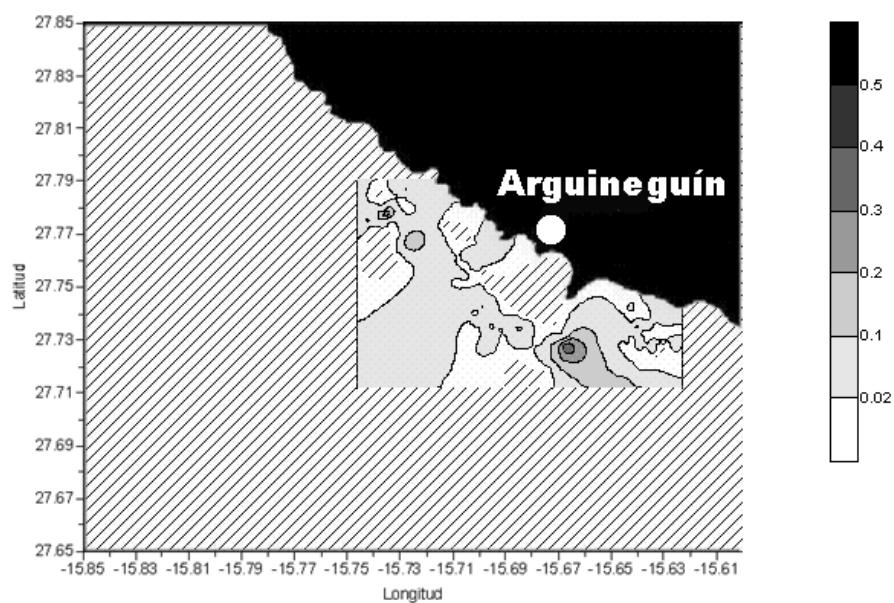


Figura 5.5. Distribución espacial de los valores medios de CPUE de *Sepia officinalis* obtenido durante el periodo 2003-04 en la zona de pesca adyacente al puerto de Arguineguín.

El tiempo de pesca estuvo condicionado, a su vez, por la velocidad media del viento, pues a mayor intensidad del viento se observó un mayor periodo de permanencia de las trampas en el agua (Coeficiente de correlación de Spearman = 0,244; $p < 0,01$).

La velocidad del viento también condicionó las variaciones en la temperatura del agua, observándose una disminución de la temperatura al aumentar la intensidad del mismo (Coeficiente de correlación de Spearman = -0,67; $p < 0,01$).

Las capturas de *Sepia officinalis* mostraron niveles significativos de correlación con la CPUE de las especies acompañantes (Coeficiente de correlación de Spearman = 0,231; $p < 0,05$), no así con la riqueza de especies (Coeficiente de correlación de Spearman = -0,053; $p > 0,05$), a pesar de su proximidad en el dendrograma y en el diagrama de distancias (Figs. 5.6 y 5.7). Además, *S. officinalis* estuvo preferentemente ligada a los fondos arenosos en distintos rangos de abundancia relativa, y fue particularmente más frecuente en las nasas parcialmente cegadas por algas y/o sedimentos (Fig. 5.8).

Entre las especies, que mostraron correlaciones significativas y positivas con *Sepia officinalis* destacaron *Sphoeroides marmoratus* (Coeficiente de correlación de Spearman = 0,11 para 1998-99 y 0,16 para 2002-03; $p < 0,01$) y *Mullus surmuletus* (Coeficiente de correlación de Spearman = 0,06 para 1998-99 y 0,11 para 2002-03; $p < 0,01$). Ambas especies estuvieron asociadas a fondos de lodo, arena y roca (Brito, 1991; Brito *et al.*, 2002) y pudieron constituir potenciales presas de *S. officinalis*. Otras especies de peces destacaron por presentar correlaciones significativamente negativas, *Sparisoma cretense* (Coeficiente de correlación de Spearman = -0,07 para 1998-99 y -0,06 para 2002-03; $p < 0,01$) *Stephanolepis hispidus* (Coeficiente de correlación de Spearman = -0,05 para 1998-99 y -0,12 para 2002-03; $p < 0,01$), así como los pomacentridos en conjunto - *Chromis limbata* y *Abudefduf luridus*

(Coeficiente de correlación de Spearman = -0,08 para 1998-99 y -0,06 para 2002-03; $p < 0,01$).

La presencia de sepiones y ejemplares muertos aumentó gradualmente con el paso del tiempo, alcanzando un máximo tras los primeros tres días de pesca de las nasas. En algunos casos, especialmente cuando las nasas permanecieron más de siete u ocho días, la proporción de individuos muertos superó en gran medida a la de los ejemplares vivos. (Fig. 5.9).

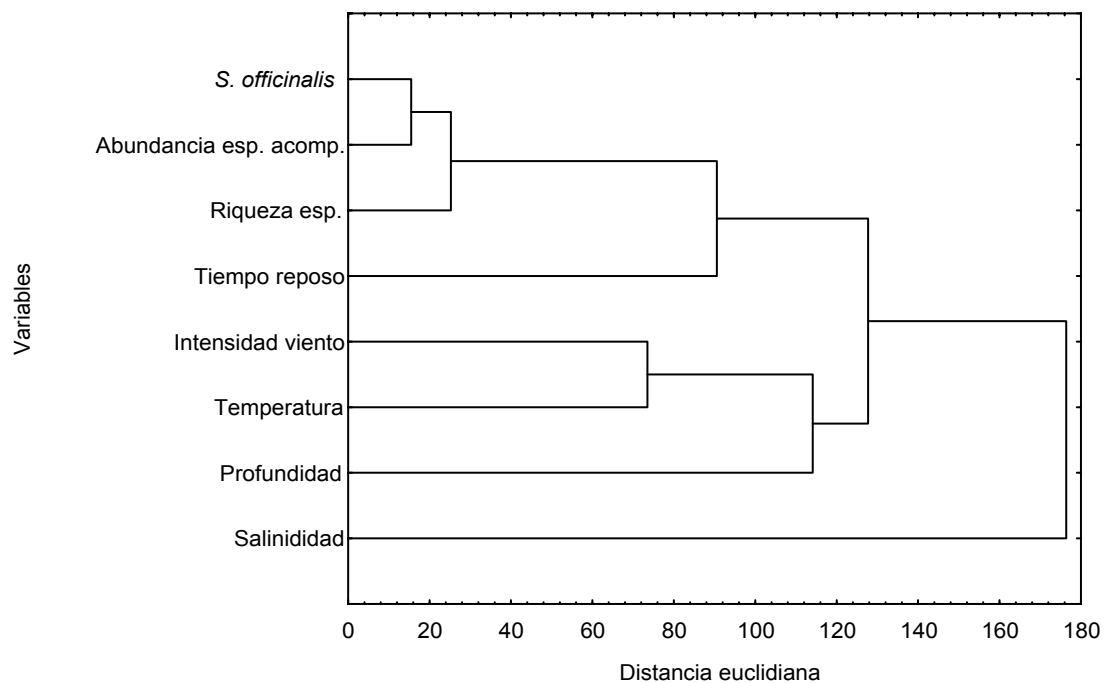


Figura 5.6. Dendrograma de similitud representando la distancia entre las diversas variables medidas y *Sepia officinalis*.

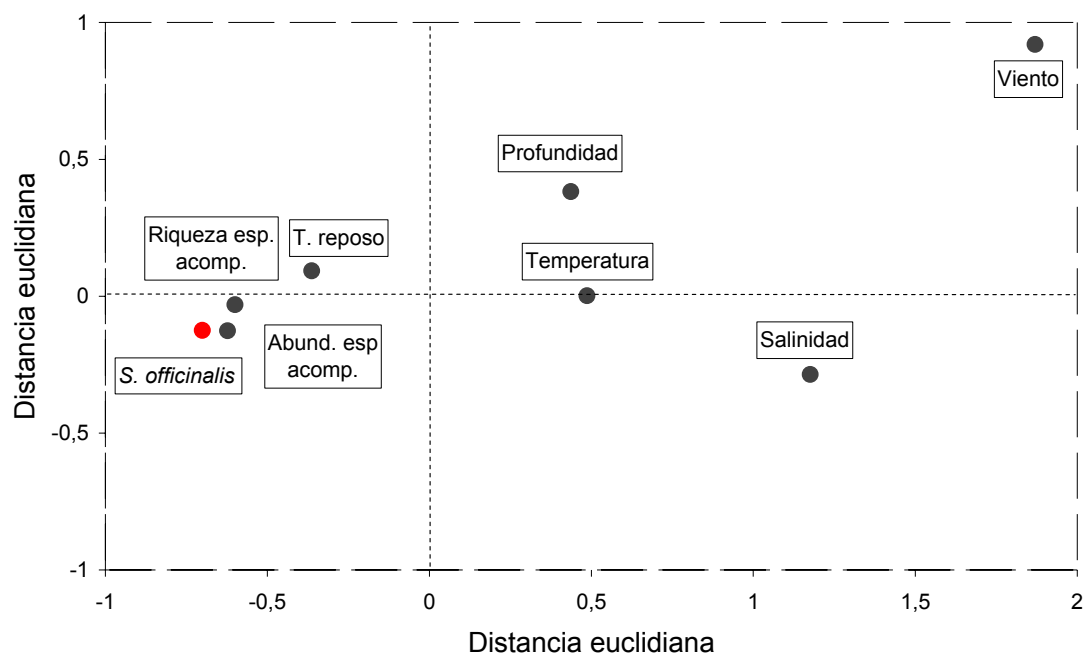


Figura 5.7. Distancia entre *Sepia officinalis* y variables físico-químicas, ecológicas y pesqueras a través de un análisis de escalamiento multidimensional (MDS). Stress: 0,02.

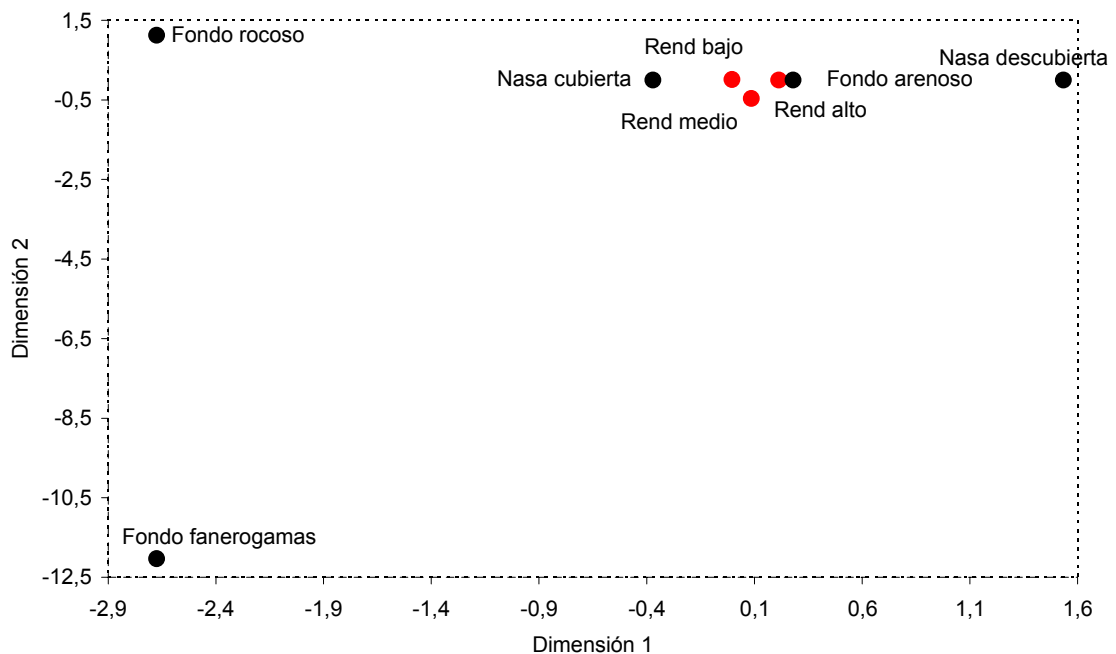


Figura 5.8. Análisis de correspondencia entre los distintos rendimientos (CPUE) obtenidos para *Sepia officinalis* en rojo y el tipo de fondo y grado de cegamiento por algas o sedimentos en las nasas en negro.

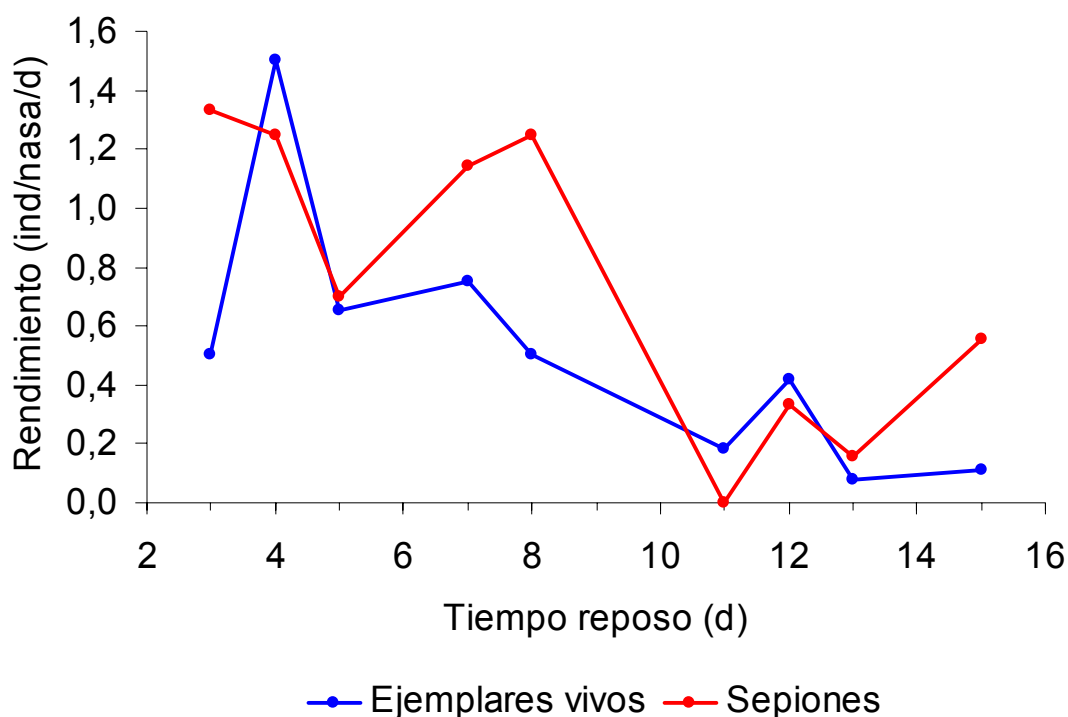


Figura 5.9. Rendimientos de *Sepia officinalis* obtenidos a partir de capturas artesanales mediante nasas en la zona pesquera de Arguineguín.

5.4. *Discusión.*

La pesquería artesanal con nasa que se desarrolla al sur y suroeste de Gran Canaria no está específicamente orientada a la captura de cefalópodos bento-demersales. Su representatividad en las capturas es baja, lo cual puede haber condicionado en cierta medida los resultados obtenidos. Sin embargo, esta carencia ha sido en parte compensada con la extensión temporal en la recolección de datos y por el hecho de que las pescas no estuvieron especialmente dirigidas hacia algún atributo particular de la especie en cuestión, minimizando el sesgo en el muestreo. Es decir, en este caso la información fue recopilada en forma aleatoria en el caladero de pesca más importante de la Isla (Bas *et al.*, 1995).

Se estimó que las 10 embarcaciones que faenaron en el lugar, durante el periodo que duró el estudio, calaron diariamente unas 2.750 nasas, lo que coincide con lo expuesto por Hernández-García *et al.* (1998). Es preciso

señalar, a este respecto que la Ley de Pesca de Canarias, vigente hasta la primera mitad de 2005, fijaba un umbral máximo 10 veces más bajo. La actual Ley (BOC nº 4 de 7 de enero de 2005) permite triplicar la capacidad de pesca de las embarcaciones dedicadas a la nasa (el número de nasas se incrementa de 25 a 75 por embarcación), aunque sigue estando lejos del esfuerzo real efectuado por la flota.

Las capturas en el área de pesca estuvieron principalmente condicionadas por las características del método utilizado. El poder de pesca presentó limitaciones relacionadas con la capacidad de alojamiento de nasas en las embarcaciones, impidiendo realizar actividades a mayores profundidades y más lejos de la costa. Además, según Castro *et al.* (2003), en Canarias, a profundidades superiores a los 200 m, en cada jornada de pesca se pierde el 10% de las nasas caladas. No obstante, se observó una estrategia de ahorro de combustible y tiempo, reflejado en las ganancias netas finales obtenidas por los pescadores. Por ello, y entre otros motivos, en el caladero sólo se realizaron actividades pesqueras comerciales a pequeña escala, principalmente de carácter familiar.

Durante gran parte del año, la pesca de *Sepia officinalis* con nasa parece estar condicionada por las características biológicas y ecológicas de la especie (Boal, 1996; Adamo & Hanlon, 1996). Además, su abundancia por unidad de superficie y su distribución espacial dependieron de la capacidad generadora de recursos del hábitat (Krebs & Davies, 1993) y, en éste caso, la nasa contribuyó artificialmente a la generación de tales recursos, y consecuentemente ha tenido una influencia sobre la abundancia relativa de la especie al actuar como elemento concentrador de ejemplares.

Los ejemplares capturados en las nasas pudieron verse atraídos hacia ella, bien porque funcionó como una instancia para acceder a potenciales presas, bien porque respondería a sus necesidades reproductoras (superficies apropiadas para desovar), teniendo en cuenta que el tipo de fondo donde se desarrolla la pesca es principalmente arenoso, o bien porque los machos las

reconocieran como lugares de encuentro para el apareo (ver capítulo de reproducción).

Las nasas en la homogeneidad estructural que presentan los arenales pudo actuar como un elemento atractor para todas las especies del entorno próximo, potenciando la concentración de individuos y favoreciendo la capturabilidad (Bohnsack, 1989; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998; Osenberg *et al.*, 2002). Al ser utilizado el mismo método de pesca en ambos periodos, los resultados obtenidos son indicativos de las variaciones poblacionales y de distribución geográfica experimentados por la especie.

Las abundancias obtenidas por cuadrante geográfico durante la campaña de pesca 2003-04 fueron inferiores a las de la campaña 1998-99, con un desplazamiento de los valores más altos hacia zonas más alejadas de la costa, concentrándose en profundidades entorno a los 50 m. Esto pudo ser consecuencia del impacto provocado por la sobrepesca en zonas más someras, aspecto no claramente definido con los datos obtenidos en este trabajo, pero apuntado en los estudios de otras especies en el mismo área (González-Pajuelo, 1997; Hernández-García *et al.*, 1998).

Resulta evidente el papel que jugaron los factores ambientales que condicionaron la actividad pesquera, especialmente aquéllos que ocasionaron una prolongación del tiempo de calado de las nasas (e. g. intensidad del viento), mostrando una lógica linealidad con respecto a las capturas, aunque con una tendencia descendente en los rendimientos, incluyendo los ejemplares vivos y muertos.

Igualmente, se observó una relación lineal positiva entre las capturas de *Sepia officinalis* y el rendimiento total con la profundidad. Hasta cierto punto es de esperar que, en una zona donde la presión pesquera sea constante, los valores de CPUE sean más altos hacia los límites de mayor profundidad del

caladero, donde el material de pesca presenta mayores dificultades en su manejo.

Bellido *et al.* (2001) demostraron que las poblaciones de cefalópodos capturados con trampas experimentaron variaciones geográficas estacionales en sus rangos de distribución, debido a factores ambientales tales como la temperatura superficial del agua de mar, presión atmosférica, flujo solar, dirección y velocidad del viento. Sin embargo, y a pesar del claro papel que jugaron los factores físicos en la capturabilidad y efectividad de las acciones de pesca, las capturas de *Sepia officinalis* parecieron estar principalmente condicionadas por la frecuencia de las especies acompañantes (Tabla 5.1), más que por la temperatura (dentro de los rangos observados) y el resto de las variables medidas (velocidad del viento y salinidad).

En relación con las especies acompañantes, existen antecedentes que indican la ocurrencia ocasional de cefalópodos en la dieta de algunas de ellas como es el caso de *Stephanolepis hispidus* (Mancera-Rodríguez, 2000), en tanto que otras han sido observadas en la dieta de *Sepia officinalis*, como es el caso de *Mullus surmuletus* (Castro-Hernández y Hernández-López, 2000), aunque es probable que *S. officinalis* tienda a generalizar más en la elección de sus presas con una relación más compleja en cuanto al número de especies se refiere.

En principio, los factores responsables del éxito en las capturas de *Sepia officinalis* están condicionados por la nasa como herramienta de pesca, dadas las interacciones que se producen dentro de ella, especialmente durante los primeros tres días de pesca, cuando los niveles de mortalidad fueron más altos. Al parecer, posteriormente, ocurre una renovación o una sucesión de ejemplares tanto de *S. officinalis* como de otras especies, que entran en la nasa reiterando este ciclo al séptimo y duodécimo día, pero cada vez con menor intensidad con rendimientos más altos al cuarto día de reposo,

destacando que el tiempo promedio aproximado que los pescadores calan el material es de cinco días.

Para *Sepia officinalis*, es probable que la nasa facilite la captura de potenciales presas o que una vez dentro, entren predadores de niveles tróficos iguales o superiores, estableciendo una nueva relación que dependerá del comportamiento y de las estrategias de alimentación de cada uno. Esto es importante, ya que alrededor del 50% del rendimiento promedio total estimado corresponde a ejemplares muertos, lo que indica que la abundancia de *S. officinalis* que pudiera registrarse en la zona estaría subestimada.

6. *CRECIMIENTO.*

6.1. *Introducción.*

Actualmente, se considera que la mayoría de los cefalópodos están entre los metazoos de crecimiento más rápido (Calow, 1987). Según Brett (1979), los factores bióticos que influyen en el crecimiento son la alimentación, la competencia, las interacciones sociales, el sexo y la edad. Así, como factores abióticos tales como la temperatura, la salinidad, el consumo de oxígeno y la luz entre otros, juegan un importante papel en la velocidad de crecimiento y las tallas finales (Zielinski *et al.*, 2001).

Needham (1964) definió el crecimiento de un organismo como el incremento de su tamaño, aunque su desarrollo es la suma del crecimiento y la diferenciación de sus estructuras. Según Brett (1979), como proceso cuantitativo, el crecimiento es fácil de medir a través del incremento en longitud, y/o en peso, en un intervalo de tiempo, aunque por otra parte representa una compleja trama a través de la cual se reflejan una serie de procesos y transformaciones relacionadas con el comportamiento y la fisiología de un organismo, cuyo alcance tienen relación con la alimentación, captura de presas, ingestión, digestión, absorción, asimilación, gasto metabólico y excreción.

En el ambiente marino, la mayoría de los estudios sobre el crecimiento están orientados a peces y moluscos bivalvos (Forsythe & Van Heukelem, 1987), aunque se han observado importantes similitudes entre éstos y los cefalópodos. No obstante, Packard (1972) señaló que también existen notables diferencias en las tasas de crecimiento y ciclos de vida, en el sentido de que mientras la mayoría de las especies de peces tienden a crecer lentamente y vivir relativamente mucho tiempo, los cefalópodos crecen muy rápidamente y tienen una longevidad menor (la mayoría de las especies contemporáneas viven entre 6 meses y 2 años).

Por otro lado, para alcanzar una explotación racional de un recurso vivo se hace esencial realizar estudios del crecimiento de dicho recurso, dado que sin estos no se podría comprender la dinámica poblacional de las especies explotadas y determinar así su tasa de renovación, mas aún cuando el crecimiento está controlado por cambios estacionales importantes (Moltschaniwskyj 2004). Estos estudios han tenido por objeto entender los mecanismos que dan lugar a las fluctuaciones de abundancia de los stocks explotados, así como evaluar la incidencia de estos factores sobre el reclutamiento (Challier *et al.*, 2005) y las potenciales capturas (Vecchione, *et al.*, 2001; Schnack, 2005).

En cefalópodos como *Sepia officinalis*, existe una constante producción y quiebre de la biomasa, con pequeños solapamientos generacionales, que dan como resultado nuevas cohortes dependientes del éxito relativo en el reclutamiento y periodo de post-fresa de la generación anterior, lo que afecta directamente a la biomasa disponible (Boyle & Boletzky, 1996). Estas poblaciones están sujetas a una alta variabilidad numérica debido a la influencia de factores ambientales y pueden presentar amplias e impredecibles fluctuaciones en su distribución y abundancia (Boyle, 2002).

Este capítulo tuvo por finalidad estudiar cómo el crecimiento de *Sepia officinalis* en aguas de Gran Canaria es influenciado por algunos factores abióticos, teniendo en cuenta que se trata de un área caracterizada por tener pequeñas oscilaciones térmicas, una plataforma insular estrecha y una compleja dinámica de factores ecológicos (Aristegui *et al.*, 1989). Así también, es probable que las relativamente pequeñas variaciones en temperatura del agua de mar jueguen un importante papel en el éxito del reclutamiento a la pesquería y en las tallas finales que presentan los ejemplares capturados en diferentes periodos.

6.2. Materiales y método.

Se analizaron 359 ejemplares de *Sepia officinalis* recolectados entre enero de 1998 y junio de 1999, así como 210 individuos recogidos entre junio de 2003 y julio de 2004, todos procedentes de capturas artesanales desembarcadas en el puerto de Arguineguín (suroeste de Gran Canaria).

Para este estudio, cada ejemplar fue diferenciado por sexo y fecha de captura, tomando en consideración la longitud dorsal del manto (LDM), la longitud ventral del manto (LVM), el ancho del manto (AM), el ancho de la cabeza (AC), y el peso total (PT); obteniendo estas medidas tal y como se describe en el apartado de *Materiales y método: aspectos generales* (Fig. 3.3).

6.2.1. Relación longitud-peso.

Por la variabilidad que representa el registro de la longitud total entre los cefalópodos, se tomó la LDM como la característica morfométrica que en estos animales resulta más fiable (Guerra y Rocha, 1994; Cortez *et al.*, 1999; Guerra *et al.*, 1999) para construir la estructura de tallas (Fig. 3.3). La LDM y PT se utilizaron para ajustar una función potencial mediante el método de los mínimos cuadrados de acuerdo a la siguiente expresión:

$$PT = \alpha \bullet LDM^{\beta}$$

donde, *PT* representó el peso total del ejemplar, en gramos, *LDM* fue la longitud dorsal del manto, en centímetros, mientras que α y β fueron los parámetros estimados de la relación entre ambas variables.

6.2.2. Morfometría.

Para corresponder entre sí las diferentes medidas corporales del animal se usó el modelo de Regresión de Huxley (Zar, 1968) que relaciona las magnitudes medidas a través de una ecuación potencia del tipo:

$$Y=aX^b$$

En este trabajo X fue siempre la LDM e Y correspondió a las medias corporales restantes. Por su parte a y b fueron los coeficientes de las relaciones entre X e Y . El valor de a permitió detectar cambios en la forma, no obstante que el verdadero valor estuvo representado por b , ya que mide la relación entre las variables a comparar. De esta manera, en función de los valores de b se describió la relación de alometría existente entre la talla y el peso. Así un valor de b menor que 1, indicó un aumento lento (alometría negativa, bradyauxesis o heterogonía), un valor de b igual a 1 reflejó crecimiento isométrico entre ambas variables (isogonía o isoauxesis); y un valor de b superior a 1 reflejó un aumento acelerado (alometría positiva, heterogonía o tachiauxesis), (Rodríguez-Roda y Andreu, 1973). Para determinar si los valores de b obtenidos fueron significativamente distintos de uno, se aplicó una prueba de *chi-cuadrado*. Para esto, el análisis de regresión fue aplicado de manera iterativa, cm a cm, con el objeto de identificar distintos periodos de crecimiento a lo largo de la vida de los animales con un p-valor inferior a 0,05.

6.2.3. Reclutamiento al arte de pesca.

Las tallas individuales medidas en los animales fueron agrupadas en intervalos de 1 cm de LDM y se calculó la frecuencia en porcentaje de individuos en cada intervalo para los dos periodos estudiados. Los histogramas de frecuencias de las series correspondientes a ambos periodos fueron comparados visualmente. Igualmente, los datos se agruparon mensualmente, lo que permitió obtener 18 intervalos o clases de tallas. La información también fue representada como histogramas de frecuencia relativa.

Se aplicó un análisis de progresión modal (APM) que infiere el crecimiento a partir de los cambios aparentes en las modas o medias en una serie temporal de frecuencias de tallas. Sin embargo, este análisis de las

distribuciones de tallas se limitó a los ejemplares capturados durante las observaciones *in situ* en ambos periodos, para evitar la pérdida de información por el descarte de ejemplares como consecuencia del proceso de comercialización, y particularmente a los meses que coinciden en ambas campañas (de junio de un año a julio del siguiente).

A través del FiSat II (Gayanilo *et al.*, 1994), se aplicaron dos métodos para descomponer las distribuciones de frecuencia de tallas: el método de Bhattacharya (1967) y el método de NORMSEP (Hasselbland, 1966; Abrahamson, 1971; Pauly and Caddy, 1985). En primer lugar, se separaron los componentes normales correspondientes a clases de frecuencias de tallas de distribución mensual. Para esto se aplicó el método de Bhattacharya (1967), que utilizó las diferencias de los logaritmos de 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 obtuvo 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. Tras la identificación visual de frecuencias pertenecientes a los distintos grupos, el método además identificó la talla media, el tamaño de la muestra, la desviación estándar en cada grupo y el índice de separación (IS). Como condición el IS debió presentar siempre un valor crítico superior a 2 para que la diferenciación entre grupos fuera significativa (Gayanilo *et al.*, 1994).

Posteriormente se utilizó el método NORMSEP (Hasselbland, 1966; Abrahamson, 1971; Pauly y Caddy, 1985) que aplicó el concepto de máxima probabilidad de separación de los componentes de frecuencias de tallas distribuidos normalmente y que sirvió para reajustar los cálculos obtenidos inicialmente mediante el método de Bhattacharya (1967). Para esto, el programa requirió datos de tallas agrupados en intervalos constantes de clases de tallas, a partir de los cuales se obtuvo la talla media reajustada, el tamaño de la muestra, la desviación estándar y el IS.

6.2.4. Variación temporal de la talla de madurez sexual (TMS).

El sexo y el estado de madurez de los individuos se determinaron mediante observación macroscópica de las gónadas. En la asignación del estado de madurez se aplicó la escala propuesta por Richard (1971). Esta información se utilizó para la determinación de la talla de madurez sexual (TMS) y la descripción de posibles variaciones en las capturas de ejemplares maduros e inmaduros en los dos periodos estudiados.

6.2.5. Efecto de la temperatura en el reclutamiento.

Con la finalidad de explicar las posibles variaciones temporales en la talla media de captura se realizó un análisis de correlación no paramétrico de Spearman, contrastando la LDM con la temperatura media del agua de mar registrada *in situ* entre los 0 y 50 m de profundidad en cada jornada de pesca en que los ejemplares fueron capturados. Para esto, las temperaturas medias fueron comparadas mensualmente entre ambos años de muestreo mediante la prueba de los signos (Sign test). Posteriormente, las tasas de crecimiento estimadas fueron contrastadas con la prueba de Friedman & Kendall ANOVA con el objeto de determinar variaciones significativas entre los años estudiados.

6.3. Resultados.

6.3.1. Relación longitud-peso.

Aunque en el periodo 1998-99 los datos abarcaron casi todo el rango de tallas (Fig. 6.1), a diferencia de lo observado durante el periodo 2003-04 cuando la distribución de tallas presentó una mayor concentración de los datos en torno a los 10 y 20 cm de LDM (Fig. 6.2), en ambos intervalos se observó un crecimiento alométrico positivo similar.

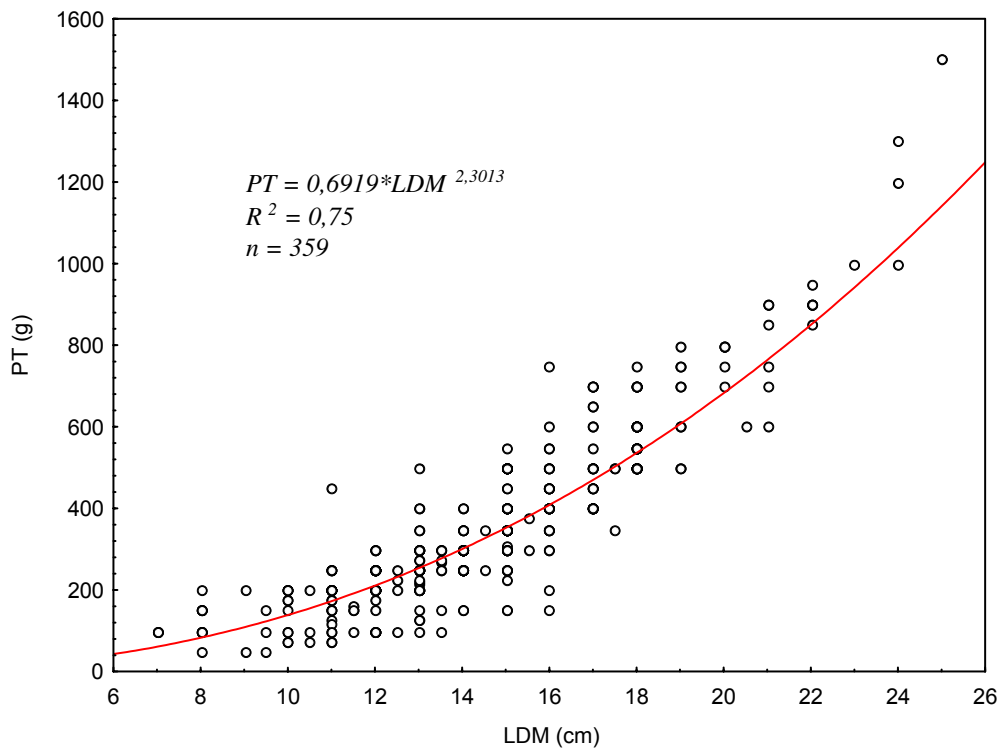


Figura 6.1. Relación longitud dorsal del manto (LDM) vs. peso total (PT) para ejemplares de *Sepia officinalis* capturados en Arguineguín durante el periodo 1998-99.

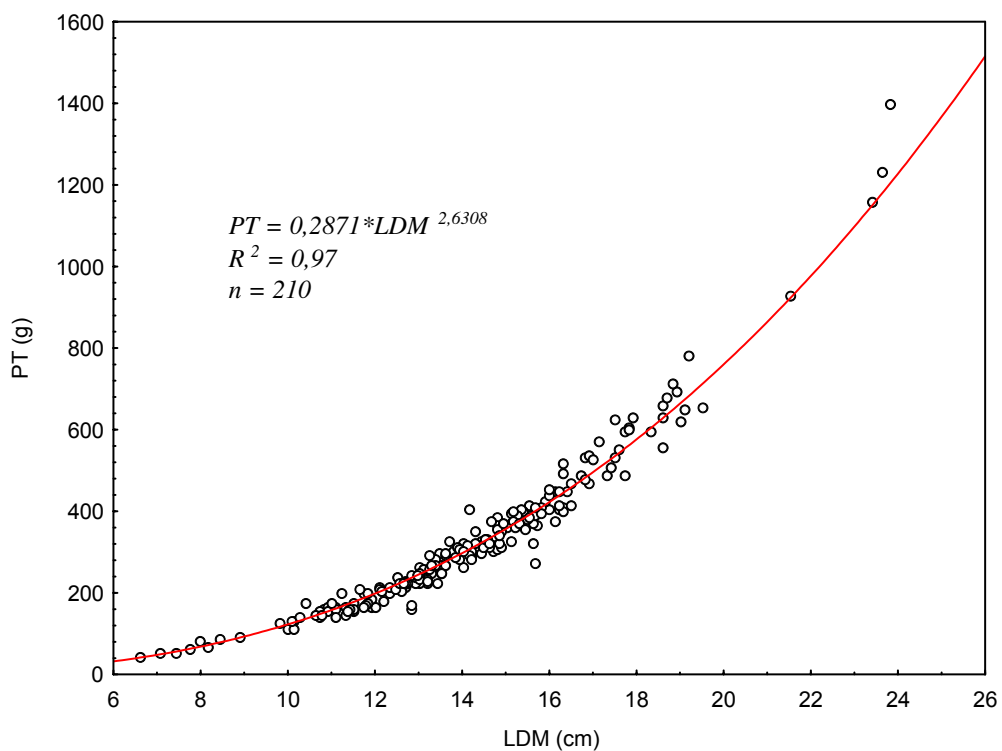


Figura 6.2. Relación longitud dorsal del manto (LDM) vs. peso total (PT) para ejemplares de *Sepia officinalis* capturados en Arguineguín durante el periodo 2003-04.

6.3.2. Morfometría.

Sepia officinalis presentó un tipo de crecimiento isométrico en los distintos lapsos estudiados. Al contrastar la LDM con la LVM ($X^2 = 5,24$; g.l. = 16; $p > 0,05$), AM ($X^2 = 10,09$; g.l. = 16; $p > 0,05$) y AC ($X^2 = 23,24$; g.l. = 16; $p > 0,05$), no se observaron tendencias importantes que sugieran un tipo de crecimiento distinto. No obstante, debe tenerse en cuenta que no pudieron ser estudiadas las mismas variables antes de que se produjera el reclutamiento al área de pesca.

6.3.3. Reclutamiento al arte de pesca.

Durante el periodo 1998-99 los valores de LDM oscilaron entre 7,0 y 25,0 cm, mientras que durante el periodo 2003-04 variaron entre 9,3 y 24,5 cm (Figs. 6.1 y 6.2). No se observaron diferencias significativas entre ambas campañas de pesca en relación con la frecuencia de tallas (Wilcoxon matched pair test, $Z = 0,926$; $p > 0,05$), aunque sí se observó una tendencia de aumento de la talla de los individuos a partir del inicio del segundo semestre del año.

Contrastando ambos periodos mediante un análisis no paramétrico de la covarianza (Young & Bowman, 1995), se determinó que las tendencias observadas fueron similares (test de igualdad de líneas; $h = 0,535$; $p < 0,286$). Sin embargo, la talla media de captura más pequeña se obtuvo en el mes de julio, durante la primera campaña (Fig. 6.3), y en agosto, durante la segunda (Fig. 6.4).

En ambas campañas de pesca se observaron dos cohortes anuales, cuyos valores medios, de un mes al siguiente, se ajustaron a una función potencial. Así, en la campaña de pesca 1998-99, la primera cohorte mensual se detectó en la pesquería a partir del mes de junio de 1998 y su seguimiento se pudo realizar hasta junio de 1999 ($R^2 = 0,83$), mientras que la segunda cohorte se observó algo retrasada en el tiempo, a partir julio de 1998, y se prolongó en la pesquería hasta junio de 1999 ($R^2 = 0,73$) (Fig. 6.5). En el periodo 2003-04, se observó un fenómeno similar, aunque en este caso ambas cohortes fueron detectadas a partir del mes de agosto de 2003. Una prolongó su presencia hasta mayo de 2004 ($R^2 = 0,39$), mientras que la segunda lo hizo hasta junio de 2004 ($R^2 = 0,95$) (Fig. 6.6).

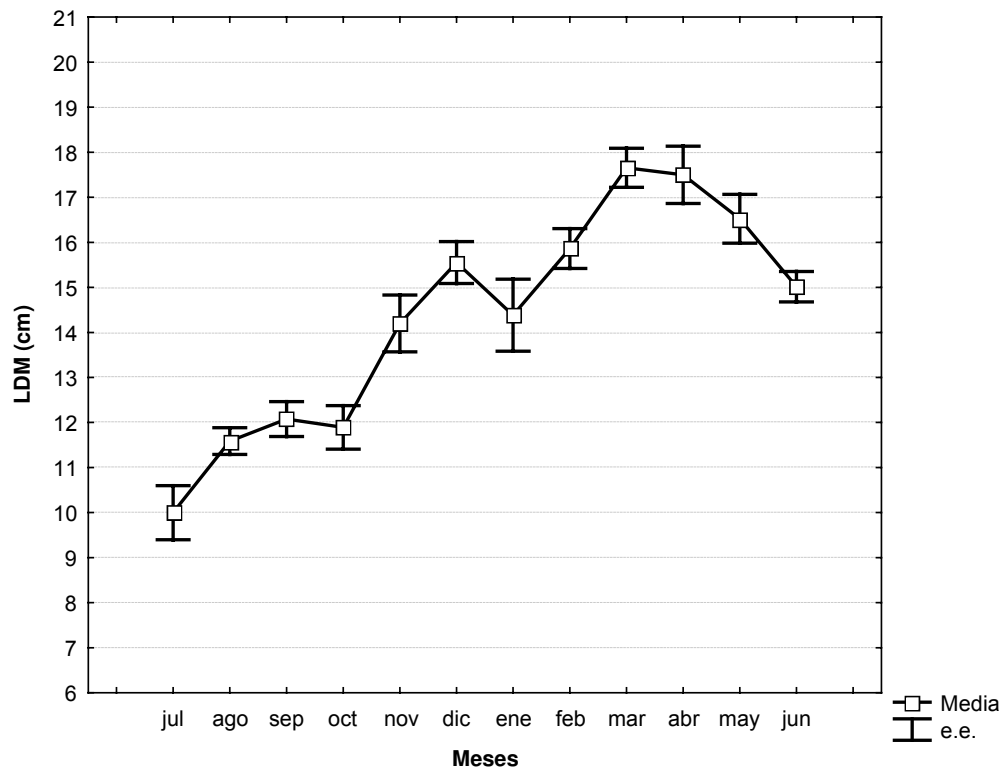


Figura 6.3. Tallas medias mensuales de ejemplares capturados en el periodo 1998-99 en la zona de Arguineguín.

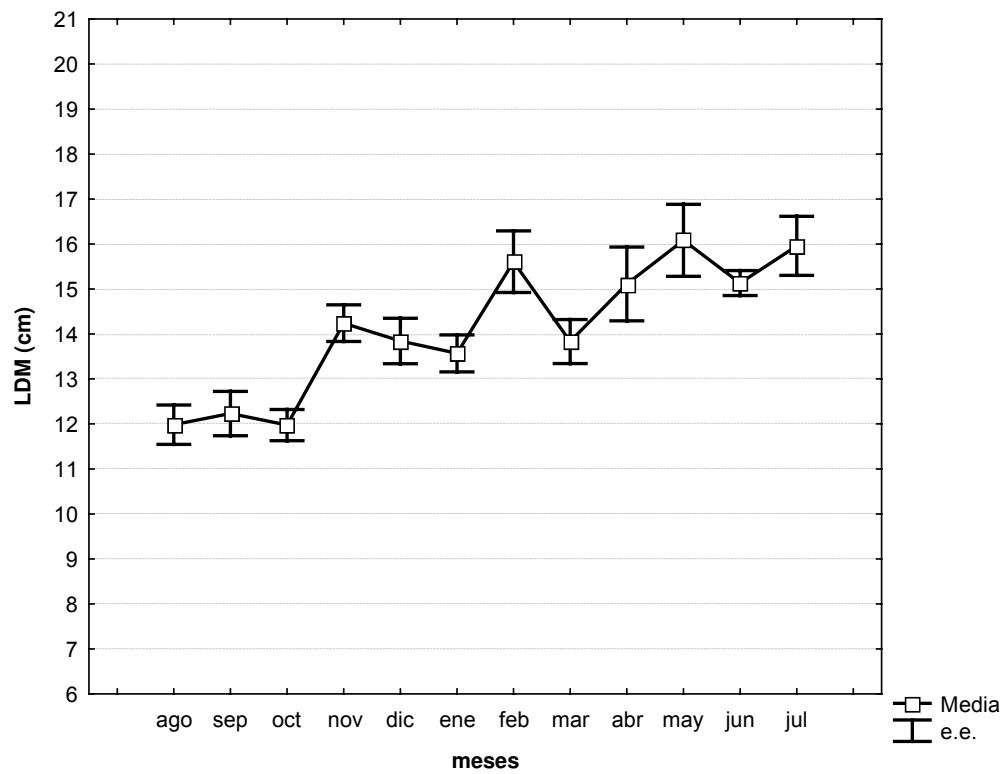


Figura 6.4. Tallas medias mensuales de ejemplares capturados en el periodo 2003-04 en la zona de Arguineguín.

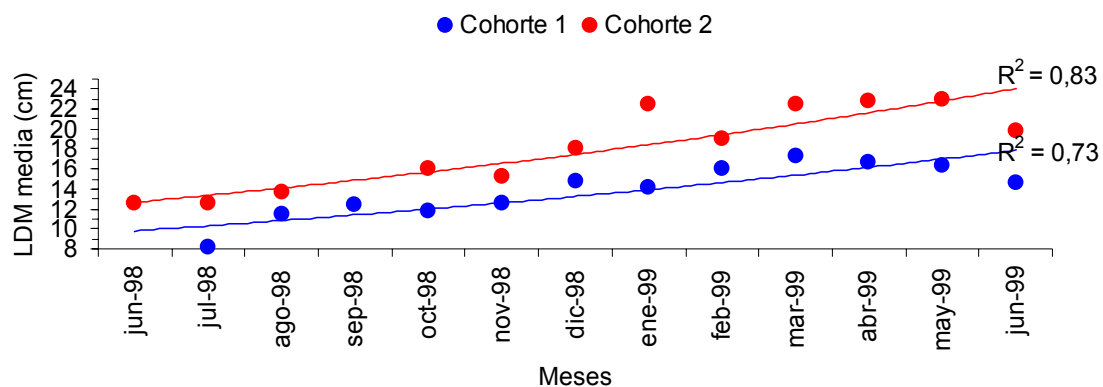


Figura 6.5. Progresión de los valores medios mensuales de las cohortes estimadas para el periodo 1998-99 en la zona de Arguineguín.

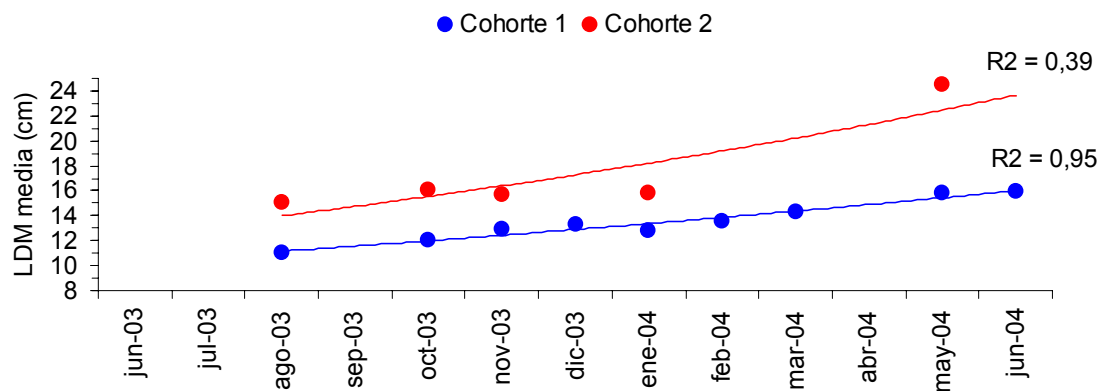


Figura 6.6. Progresión de los valores medios mensuales de las cohortes estimadas para el periodo 2003-04 en la zona de Arguineguín.

6.3.4. Variación temporal de la talla de madurez sexual (TMS).

La talla de madurez sexual para el periodo 1998-99 fue estimada en 14,3 cm de LDM para los machos y 14,5 cm de LDM para las hembras, en tanto que para el periodo 2003-04 fue de 14,6 cm de LDM para los machos y 14,4 cm de LDM para las hembras. A partir de esto se determinó que el 58 y el 62% de los ejemplares capturados respectivamente en ambos periodos tenían tallas inferiores a estos valores (Figs. 6.7 y 6.8).

Se observaron diferencias significativas en las curvas de crecimiento estimadas para los ejemplares capturados en los dos periodos (Friedman & Kendall ANOVA = 12,13; $p < 0,05$).

En el periodo 1998-99, la cohorte 1 alcanzó la TMS en el mes de agosto de 1998 y la cohorte 2 en el mes de febrero de 1999. Entre ambas cohortes se detectó una diferencia de seis meses, la primera en la estación de verano y la segunda en la estación de invierno (Fig. 6.5). Por otra parte, en el periodo 2003-04, la TMS se alcanzó a finales del mes de septiembre de 2003 para la cohorte 1 y en el mes de marzo de 2004 para la cohorte 2. El más bajo valor del coeficiente de correlación de la primera cohorte puede atribuirse a que los datos recabados en los meses de septiembre de 2003, marzo y abril de 2004 fueron insuficientes. Al igual que antes, ambas cohortes alcanzaron la TMS con un desfase de seis meses, la primera a finales de verano y la segunda en invierno (Fig. 6.6).

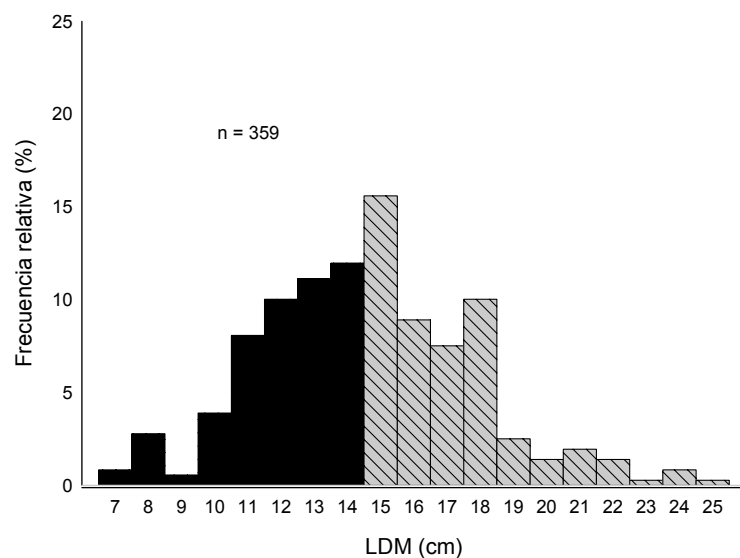


Figura 6.7. Distribución de frecuencia de tallas de *Sepia officinalis* durante el periodo 1998-99 en la zona de Arguineguín. Las barras negras indican la fracción de ejemplares de tallas inferiores a la TMS.

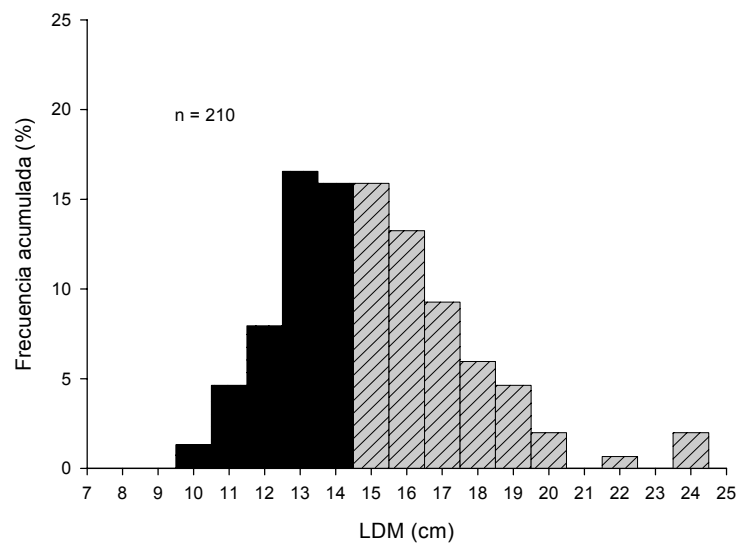


Figura 6.8. Distribución de frecuencia de tallas de *Sepia officinalis* durante el periodo 2003-04 en la zona de Arguineguín. Las barras negras indican la fracción de ejemplares de tallas inferiores a la TMS.

6.3.5. Efecto de la temperatura en el reclutamiento.

Al analizar los datos de temperaturas medias mensuales del agua de mar, se observaron diferencias significativas entre el primer y segundo periodo de estudio, siendo las de 1998-99 algo más bajas excepto en febrero y marzo (Sign test, $Z = 2,02$; $P = 0,043$) (Fig. 6.9).

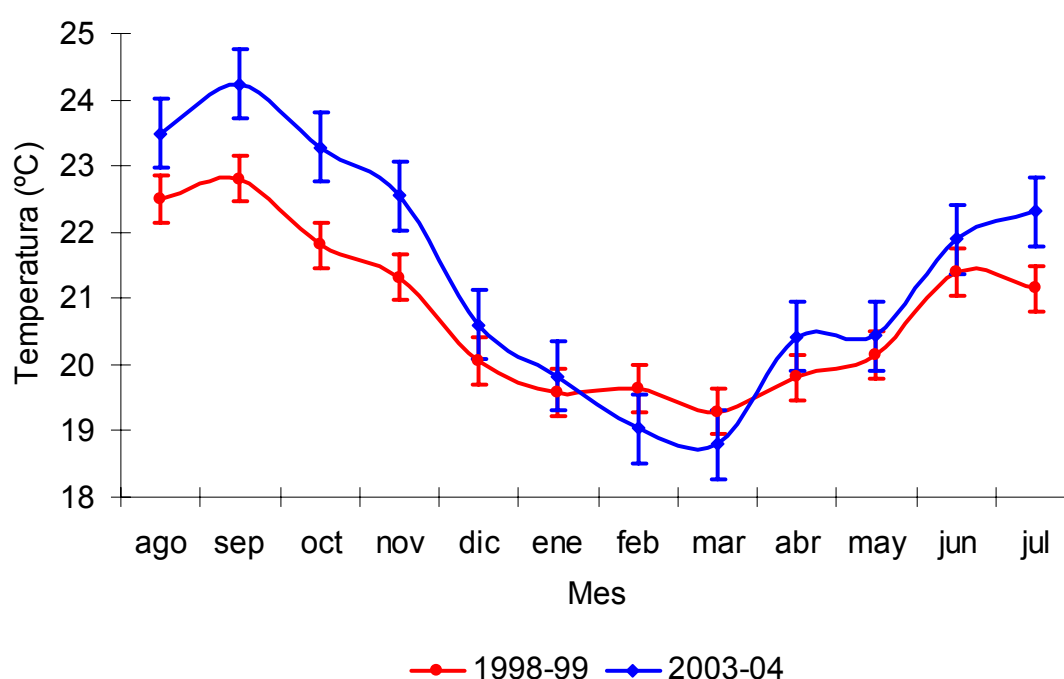


Figura 6.9. Temperatura media mensual del agua de mar tomada en el caladero de pesca durante el periodo de estudio.

Los ejemplares capturados durante la campaña de pesca 1998-99 fueron significativamente más grandes que los capturados durante 2003-04 (Mann–Whitney test, $U = 16371$; $Z = -2589$; $p < 0,05$), con tasas medias de crecimiento significativamente diferentes (Friedman & Kendall ANOVA = 36,00; $p < 0,05$). Además, las magnitudes de las tasas de crecimiento de los ejemplares capturados en el periodo 1998-99 fueron más bajas que en periodo 2003-04 (Fig. 6.10). Por otro lado, se observaron correlaciones significativas entre el tamaño de los ejemplares capturados y la temperatura promedio

mensual en ambos periodos (Coeficiente de correlación de Spearman = 0,475; $p < 0,05$, para 1998-99; Coeficiente de correlación de Spearman = 0,534; $p < 0,05$, para 2003-04).

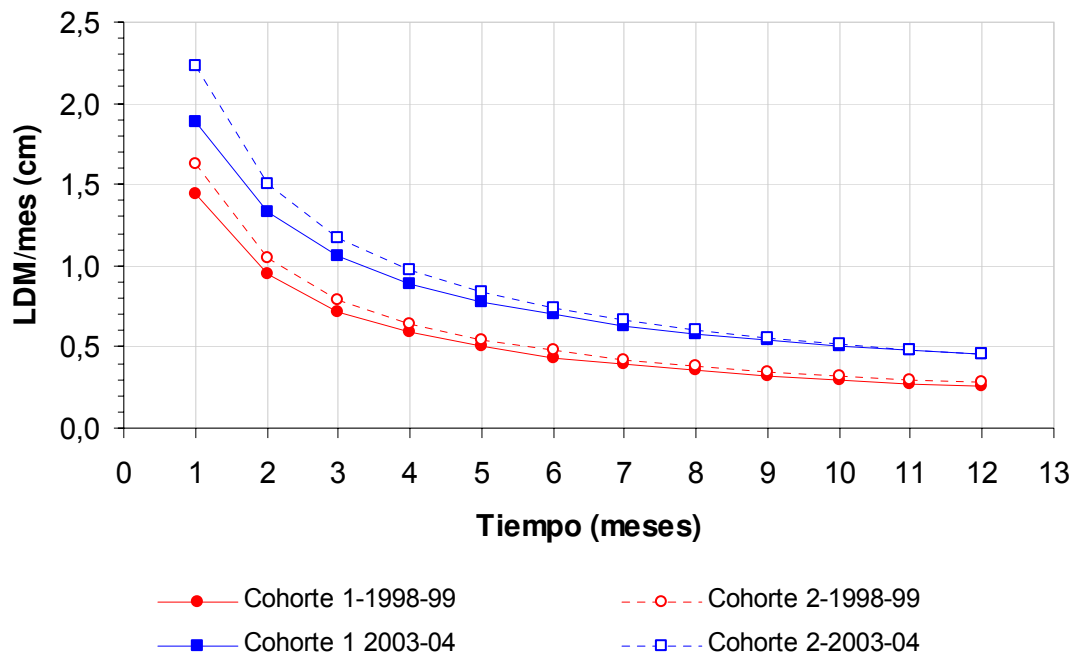


Figura 6.10. Tasas de crecimiento mensual estimadas para los ejemplares capturados en la zona de Arguineguín durante el estudio.

6.4. *Discusión.*

Los resultados obtenidos revelan que *Sepia officinalis* en Gran Canaria presentó un tipo de crecimiento isométrico, al menos en las variables morfológicas analizadas, respondiendo al tipo de desarrollo directo descrito para ésta especie (Boletzky, 1983), donde los juveniles recién eclosionados poseen características morfológicas similares a las de los adultos. Sin embargo, podrían presentarse diferencias en las proporciones del cuerpo entre ejemplares jóvenes y adultos relacionadas con la cabeza y los brazos debido a un crecimiento alométrico durante fases tempranas del desarrollo ontogénico (Domingues *et al.*, 2006). Además, es probable que existan leves diferencias entre machos y hembras (Boletzky, 1983) que no fueron detectadas con los

análisis morfométricos realizados en este apartado, pero que sí se aprecian en estructuras como el sepión (ver capítulo 8).

Las pequeñas variaciones interanuales detectadas en el coeficiente de la relación longitud-peso (β) probablemente respondan a las diferencias ambientales, principalmente la temperatura (Fig. 6.9), detectadas entre ambos periodos estudiados. Aunque, no se descarta la influencia de otros factores ambientales como el fotoperiodo, la presión del agua, la salinidad y sobre todo la calidad y cantidad de alimento disponible en el medio. Especialmente durante el segundo periodo, los valores parecen ajustarse a lo descrito por otros autores para el Atlántico y el Mediterráneo para esta misma especie (Richard, 1971; Pascual, 1978).

Los resultados obtenidos en el presente estudio son comparables a los de Challier *et al.*, (2002) en el sentido de que estos autores encontraron importantes diferencias en las tasas de crecimiento al comparar dos periodos de reclutamiento (2000 y 2002) en el Canal Inglés, sugiriendo diferentes periodos de postura de cohortes anteriores en una misma estación en respuesta a la heterogeneidad ambiental observada en un mismo sitio.

El desfase temporal, tanto en el reclutamiento al arte como en la talla de primera madurez sexual, observado entre ambas campañas pone en evidencia la alta sensibilidad de *Sepia officinalis* a las oscilaciones térmicas, incluso en rangos de alrededor de 1 °C. Esto concuerda con los estudios realizados por Pecl (2004) con otras especies de cefalópodos en aguas de Tasmania. Igualmente, Richard (1971) y Forsythe & Van Heukelem (1987) observaron que individuos de *S. officinalis* criados en cautividad a 25 °C presentaron una talla final inferior que los criados a temperaturas más bajas (15 °C). Esto podría explicar que las tallas máxima registradas durante el periodo 1998-99 fueran más altas, así como las tasas de crecimiento más bajas. Pese a que aquí se plantea que la temperatura es un factor determinante en el crecimiento de *S. officinalis*, algunos autores han demostrado variaciones relativamente

importantes en el crecimiento de esta especie sometida a temperaturas constantes (Richard 1969, Bettencourt 2000, Domingues *et al.*, 2001, 2002).

La asignación y definición de las clases modales anuales en cefalópodos ha sido siempre muy difícil (Boyle, 1983; Guerra & Castro, 1988). No obstante, en la zona de influencia de la flota pesquera de Arguineguín se observó un ciclo, más o menos anual, a partir de tallas superiores a 7,0 cm de LDM, con dos cohortes bien definidas a lo largo del año. Este patrón fue ligeramente dispar, en términos de reclutamiento al arte, así como en el momento de alcanzar la talla de madurez sexual por parte de cada cohorte identificada, con un desfase de alrededor de seis meses entre ambas. Las diferencias estuvieron probablemente marcadas por el efecto de algunos factores ambientales, entre los cuales, y tal como se apuntaba con anterioridad, la temperatura del agua de mar pudo haber tenido una influencia relevante sobre el tamaño de los individuos y las respectivas tasas de crecimiento de cada cohorte (Richard, 1971; Forsythe, 1993; O'Dor *et al.* 2002; Katara & Palialexis, 2003; Pierce & Boyle, 2003). Además, se constata que en Canarias los meses de junio, julio y agosto son decisivos en el ciclo vital de *Sepia officinalis*, con un claro relevo generacional en la población. Al respecto, analizando una serie temporal entre noviembre de 2002 y noviembre de 2004, se observó que la talla media capturada, en general, presentan un ciclo más o menos anual a contar de los meses de agosto-octubre, cuando ocurre el reclutamiento al arte, hasta junio-julio del siguiente año, lo que confirmaría esta hipótesis (Fig. 6.11).

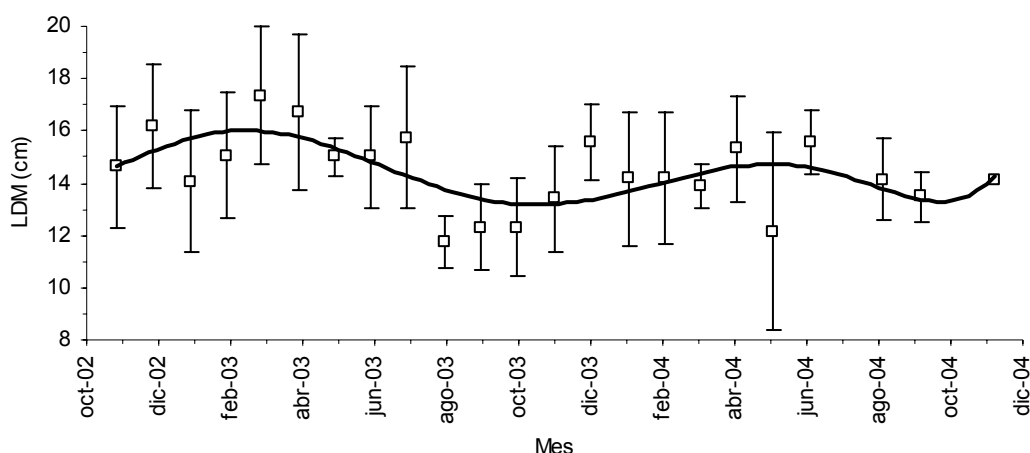


Figura 6.11. Progresión de las tallas (LDM) desde noviembre de 2002 hasta noviembre de 2004 registradas al sur de Gran Canaria a partir de capturas artesanales ($n = 449$). La línea continua negra es un ajuste polinomial de sexto grado que representa la tendencia de los tamaños a través del tiempo.

La talla de primera madurez sexual fue de 14,3 cm para los machos y 14,5 cm para las hembras en el periodo 1998-99. Es decir, que durante este primer periodo, algo más frío, los machos maduraron a tallas inferiores que las hembras, aunque esta diferencia no fue significativa (Wilcoxon matched pair test; $Z = 0,166$; $p > 0,05$). Mangold-Wirz (1963), Boletzky (1983) y Guerra & Castro (1988) también lo observaron en términos de que las hembras maduran después que los machos. Sin embargo, y en contra de lo esperado, en el periodo 2003-04 los machos maduraron a los 14,6 cm y las hembras lo hicieron a los 14,4 cm con valores de crecimiento significativamente diferentes (Wilcoxon matched pair test; $Z = 0,731$; $p < 0,05$), lo que indicaría que probablemente pudiera haber una adaptación estratégica de la especie respondiendo a ciertos estímulos externos, tales como un incremento en la temperatura media, o pueda ser consecuencia de una estructura alterada en la proporción de sexos de la población por efecto de fenómeno de sobrepesca demográfica (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998) con mayor incidencia sobre un determinado sexo, u otros factores no determinados. No obstante, es necesario disponer de más información para confirmar estos planteamientos.

Las tallas de madurez sexual para ambos sexos fueron notoriamente mayores que las observadas en otras zonas geográficas relativamente próximas, como el noroeste peninsular ibérico, donde los machos maduraron a los 6,0 cm de longitud del manto y las hembras a 8,0 cm (Guerra & Castro, 1988). En el suroeste de Gran Canaria, la madurez se alcanzó en promedio a los 14,4 y 14,5 cm de LDM, en ambos periodos. Sin descartar el posible efecto distorsionador del modo de pesca empleado en Gran Canaria, es probable que estas diferencias hayan estado muy relacionadas con factores ambientales. La hipótesis se refuerza aún mas al tener en consideración los datos de Tirado-Narváez *et al.*, (2003) para las costas andaluzas (España). Estos autores encontraron tallas de primera madurez muy cercanas a las proporcionadas en este estudio (13,0 cm para los machos y de 14,0 cm para las hembras), lo cual apuntaría hacia la idea de la influencia de factores geográficos y latitudinales sobre el desarrollo de estos cefalópodos, al tiempo que permitiría confirmar la condición de especie euriterma para *Sepia officinalis*, con una amplia gama de adaptaciones propias a cada uno de los ambientes en que se encuentra (Guerra & Castro, 1988).

Es probable que la temperatura haya afectado a la fisiología de *Sepia officinalis* de forma significativa, de manera que su nivel de actividad metabólica se pudo incrementar cuando esta aumentó (Schmidt-Nielsen, 1990). El efecto de la temperatura se apreció en el tamaño final que alcanzaron los individuos, de tal manera que los animales criados en rangos más fríos mostraron tallas finales mayores, tal y como apuntan Forsythe, (1993), O'Dor *et al.* (2002), Katara & Palialexis (2003), y Pierce & Boyle (2003). Sin embargo, es necesario disponer de series cronológicas de capturas más extensas para confirmar esta relación y observar posibles variaciones en el estado de la población de la especie relacionados con el crecimiento y la madurez sexual. La sobrepesca puede provocar una respuesta de adaptación de la población a alcanzar estados de madurez a menores tallas y mayores tasas de crecimiento, conocido como sobrepesca genética (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). No obstante, la información obtenida fue insuficiente para probar ésta hipótesis.

Por otro lado, entre los factores que afectaron al crecimiento de *Sepia officinalis* en condiciones naturales debiera considerarse además, la profundidad a la cual los individuos se desplazaron a lo largo de su vida, el fotoperiodo, la concentración de oxígeno y minerales disueltos en el agua de mar (Fry, 1971), la disponibilidad de alimento en función de los ciclos de abundancia de sus presas, y el nivel de intervención al que se encuentra sometida la especie, no sólo mediante la acción directa de la pesca, sino también por todas aquellas actividades que guardan relación con la manipulación y modificación de su hábitat.

7. REPRODUCCIÓN.

7.1. Introducción.

El comportamiento reproductivo de *Sepia officinalis* es bien conocido y ha sido ampliamente descrito por Richard (1978), Boletzky (1975; 1981; 1983) Boyle (1983), Guerra & Castro (1988) y Halon *et al.* (1999), entre otros. Consta de un elaborado cortejo donde predominan los cambios de color, especialmente en los machos que presentan un patrón acebrado (Hanlon & Messenger, 1996).

La duración del periodo embrionario varía en función de la temperatura, oscilando entre 40 y 45 días a 20 °C y entre 80 a 90 días a 15 °C. Sin embargo, y a diferencia de otras especies de cefalópodos, del huevo sale un pequeño ejemplar idéntico a la forma adulta (no posee fase de paralarva), cuya longitud dorsal del manto fluctúa entre 6 y 9 mm, dependiendo de la talla del huevo (Richard, 1978).

Según Roper *et al.* (1984), la reproducción de *Sepia officinalis* está asociada a desplazamientos y migraciones verticales. En el oeste del mar Mediterráneo, a comienzos de la primavera, los individuos más grandes abandonan las zonas profundas para migrar hacia aguas someras. Generalmente, las hembras lo hacen antes que los machos con una diferencia de tiempo de alrededor de una semana. Este grupo es seguido en forma sucesiva por individuos de menor talla durante el verano. La puesta ocurre en aguas poco profundas a lo largo de todo el año, con picos entre los meses de abril y julio en aguas donde las temperaturas varían entre 13 y 15 °C. Este mismo proceso se lleva a cabo entre los meses de enero y abril en las costas del Banco Sahariano (Roper & Sweeney, 1981; Hernández-García & Castro, 1994).

Aunque el estudio de los aspectos reproductivos y más concretamente la determinación del sexo, la talla de madurez sexual, fecundidad, la época de desove y magnitud del periodo de reproducción, constituyen una base sólida e

indispensable para estudiar el crecimiento y realizar una adecuada gestión pesquera (Hernández López, 2000), en Canarias el ciclo reproductivo de *Sepia officinalis* es poco conocido y está pobremente documentado. Por ello, se considera de gran interés estudiar la biología reproductiva de esta especie con objeto de que dicha información pueda servir como base para posteriores estudios y/o para la gestión del recurso.

7.2. Materiales y método.

Se analizaron 357 individuos provenientes de capturas artesanales de la zona de pesca de Arguineguín. Previamente, al iniciar el análisis del sistema reproductor, los ejemplares fueron cuidadosamente lavados para eliminar en lo posible rastros de tinta y arena. Antes de la disección se registró el peso total, y posteriormente el peso eviscerado, con una precisión de 0,01 g, y la longitud dorsal del manto (LDM) con una precisión de 0,05 cm.

7.2.1. Identificación del sexo.

La identificación del sexo se realizó mediante la observación del IV brazo izquierdo, el cual en los machos está hectocotilizado y es destinado a funciones de apareo, ya que permite el traspaso de los espermátóforos hasta la cavidad bucal de la hembra (Guerra & Castro, 1988). Esta particularidad esta ausente en las hembras.

7.2.2. Asignación del grado de madurez sexual.

Las gónadas fueron fijadas en formol al 2% neutralizado con agua de mar. En los machos se registró el peso del pene y del testículo, así como en las hembras el peso del ovario, las glándulas nidamentarias y accesorias, y el oviducto. En los machos además se observó la posible existencia de espermátóforos en el hectocótilo, mientras que en las hembras la presencia de espermangias en el receptáculo seminal. Posteriormente, se asignó un valor

de madurez sexual según la escala propuesta por Tirado Narváez *et al.*, (2003) para la determinación del estado de madurez sexual a partir de una observación microscópica y macroscópica de las gónadas (Tablas 7.1 y 7.2). Según la escala macroscópica, se escogió un individuo en cada estado de madurez para su posterior comparación con el valor obtenido en la escala microscópica.

Tabla 7.1. Características de cada uno de los estados descritos para machos de *Sepia officinalis*, de acuerdo con las escalas macroscópicas y microscópica, siguiendo los criterios de Tirado Narváez *et al.* (2003).

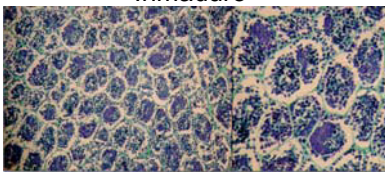
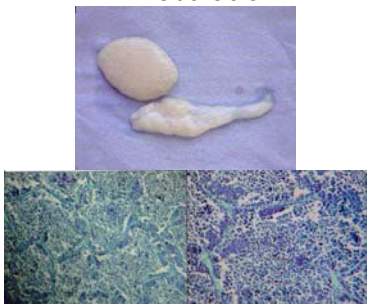
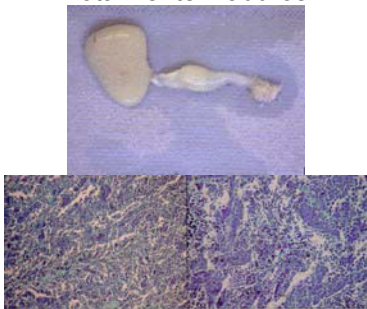
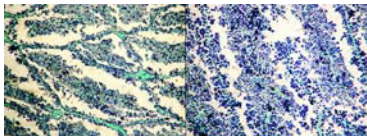
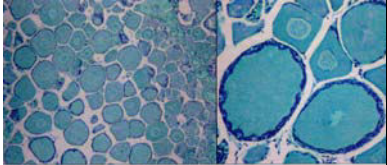
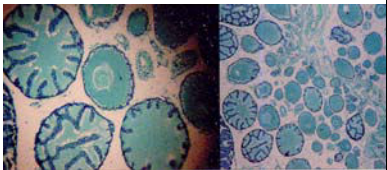
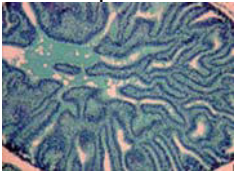
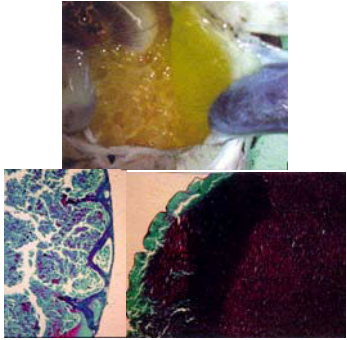
Machos	Escala macroscópica	Escala microscópica
Estado I: Inmaduro 	- El testículo es pequeño. - El órgano espermatofórico está formado. - El hectocotilo está pobremente desarrollado.	- Gran número de espermatogonias congregadas en las paredes de los túbulos seminíferos. - Pocos espermatoцитos en el centro de los túbulos.
Estado II: En maduración 	- El testículo ha aumentado de tamaño considerablemente. - La bolsa de Needham a menudo contiene espermatoforos, la mayoría de ellos pobremente desarrollados. - El hectocotilo está casi completamente formado. - Se identifican las distintas partes del complejo espermatofórico. - Hay algunos espermatoforos en la bolsa de Needham.	- Hay espermatogonias. - Hay más espermatoцитos en el centro de los túbulos que en estado I. - Se observan algunas espermátidas tempranas y posiblemente algunos espermatozoides que reducen la luz de los túbulos.
Estado III: Totalmente maduros 	- La bolsa de Needham está completamente llena de espermatoforos fuertemente empaquetados. - En los espermatoforos se distingue un filamento espiral, un cuerpo cementante y una masa de esperma. - Se distinguen las distintas partes del complejo espermatofórico. - Hay algunos espermatoforos en la bolsa de Needham.	- Hay grandes túbulos seminíferos con todos los tipos celulares presentes, lleno de espermátidas hacia el centro y con espermatozoides en abundancia.
Estado IV Puesta 	- Más del 70% de los espermatoforos que se encuentran en la bolsa de Needham están degenerando y aparecen como una masa blanca. - Se identifican las distintas partes del complejo espermatofórico.	- Hay menos espermatozoides que en el estado III. - Se observan espacios vacíos en el lumen de los túbulos, aunque todavía hay espermatogonias y espermatoцитos.

Tabla 7.2. Características de cada uno de los estados descritos para hembras de *Sepia officinalis*, de acuerdo con las escalas macroscópicas y microscópicas, siguiendo los criterios de Tirado Narváez *et al.* (2003).

Hembras	Escala macroscópica	Escala microscópica
Estado I: Inmaduras 	- El ovario es muy pequeño y no se observan ovocitos transparentes. - Las glándulas nidamentarias son delgadas y transparentes.	- Los ovocitos en crecimiento están total o parcialmente rodeados por una capa de células foliculares escamosas.
Estado II: En maduración 	- El ovario es granular con ovocitos pequeños y otros blanquecinos de tamaño mediano, muy pocos muestran reticulación. - Las glándulas nidamentarias se han engrosado, cambiando de transparentes a translúcidas. - El color de las glándulas accesorias varía de blanco cremoso a beige.	- Los ovocitos están rodeados por una capa de células foliculares que han pasado a ser columnares. - Algunas células foliculares proliferan y desarrollan crestas que se introducen en el citoplasma de los ovocitos en crecimiento. - En algunos ovocitos, las células foliculares forman un sincitio.
Estado III: Prepuesta 	- El ovario presenta ovocitos pequeños, de mediano tamaño y óvulos grandes, redondos, reticulados de color amarillento. - Las glándulas nidamentarias son blancas. - El color de las glándulas accesorias varía de amarillo a naranja.	- El epitelio folicular comienza a invadir los ovocitos, siendo el resultado la formación de un sincitio. - Las prolongaciones de este sincitio participan de forma activa en la vitelogénesis y en la formación del corion. - El vitelo elaborado empuja al sincitio folicular hacia la periferia del ovocito.
Estado IV: Puesta 	- Es posible encontrar en el ovario óvulos pequeños, medianos, óvulos redondos reticulados de color amarillento y óvulos grandes lisos y transparentes. - El oviducto proximal está lleno de ovocitos maduros. - Se produce un desplazamiento de los ovocitos maduros del ovario a los oviductos proximal y distal. - Las glándulas nidamentarias se han engrosado y son de color blanco. - Las glándulas accesorias son de color rojo o coral.	- Se produce la degeneración del sincitio folicular. - Los óvulos maduros ya están listos para la ovulación.

7.2.3. Estado de madurez sexual.

Se realizó un seguimiento del estado de madurez sexual de los individuos a través del tiempo. Para establecer el periodo/s de puesta y los mayores valores de madurez a lo largo del año, se determinaron los siguientes parámetros considerando cada sexo por separado:

MACHOS:

$$\text{Coeficiente de madurez: } CM = \frac{(PTE + PCE)}{PE} * 100$$

$$\text{Índice gonadosomático: } IGS = \frac{PTE}{PE} * 100$$

$$\text{Índice del complejo espermatofórico: } ICE = \frac{PCE}{PE} * 100 .$$

PTE representó el peso del testículo, *PCE* el peso del complejo espermatofórico y *PE* el peso eviscerado (todo ello en gramos).

HEMBRAS:

$$\text{Coeficiente de madurez: } CM = \frac{(POG + PO)}{PE} * 100 .$$

$$\text{Índice gonadosomático: } IGS = \frac{PO}{PE} * 100 .$$

POG representó el peso del oviducto más la glándula, *PO* el peso del ovario y *PE* el peso eviscerado (también todos en gramos).

Además, con la finalidad de establecer el estado de condición (en peso) de los ejemplares de ambos sexos, en un periodo de tiempo prolongado respecto de su madurez, se calculó el índice de condición según la ecuación siguiente:

$$IK = \frac{PE}{PTe} * 100$$

donde *PE* representó el peso eviscerado del ejemplar y *PTe* el peso eviscerado teórico estimado a partir de la relación de longitud-peso eviscerado.

7.2.4. Talla de madurez sexual.

La talla de madurez sexual fue estimada como la proporción acumulada de individuos maduros de cada sexo, en intervalos de tallas de 1 cm de LDM. Se consideraron hembras y machos maduros a aquellos ejemplares que estuvieron en estado III y IV de la escala de madurez sexual propuesta por Tirado Narváez *et al.* (2003). Con éstos datos se construyeron las curvas de madurez, tanto para machos como para hembras tal y como se describe en Guerra-Sierra y Sánchez-Lisazo (1998), fijándose la talla de madurez sexual como aquella en la cual el 50% de los individuos presentaban actividad gonadal.

7.2.5. Fecundidad.

El potencial de fecundidad (*PF*) se determinó para ambos sexos como el número de espermatoforos y ovocitos por gramo de peso corporal de machos y hembras, respectivamente.

7.3. Resultados.

7.3.1. Grado de madurez sexual.

En la mayoría de los casos, los machos se encontraban sexualmente maduros (estados III y IV), excepto durante los meses de mayo y junio de 2004 en los que el 50 y 10% respectivamente, se encontraban inmaduros (estado II) (Fig. 7.1).

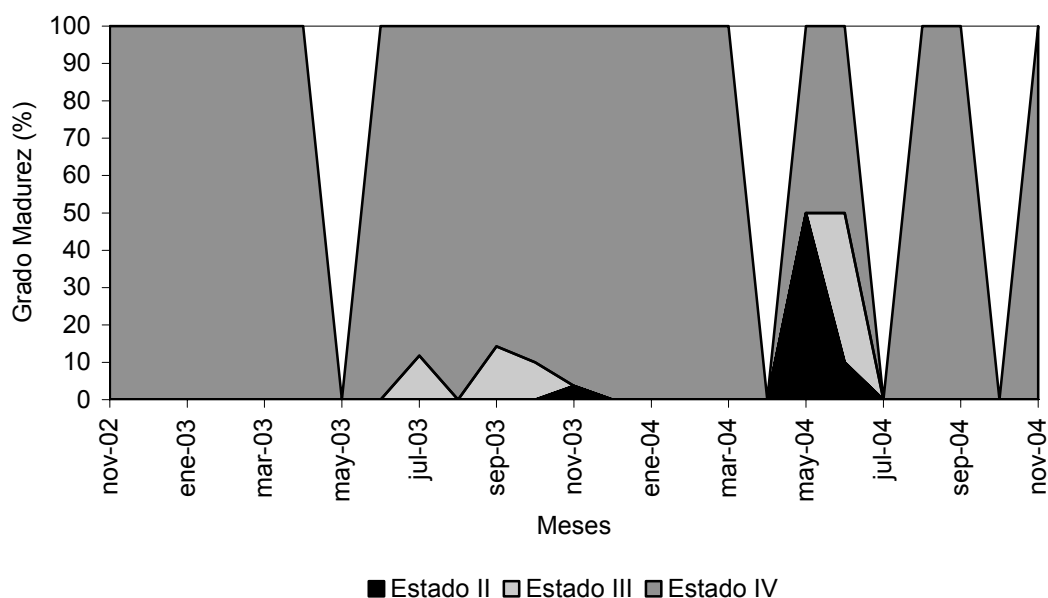


Figura 7.1. Estado de desarrollo gonadal en machos de *Sepia officinalis* a lo largo del periodo estudiado.

Las hembras presentaron un patrón de madurez temporal similar al descrito para los machos, con individuos maduros en la mayoría de los casos (estados III y IV). No obstante, la frecuencia de ejemplares inmaduros (estado II) fue superior en agosto de 2003 y mayo de 2004 (Fig. 7.2). Por otro lado, no se detectaron ejemplares en estado I durante todo el periodo de estudio.

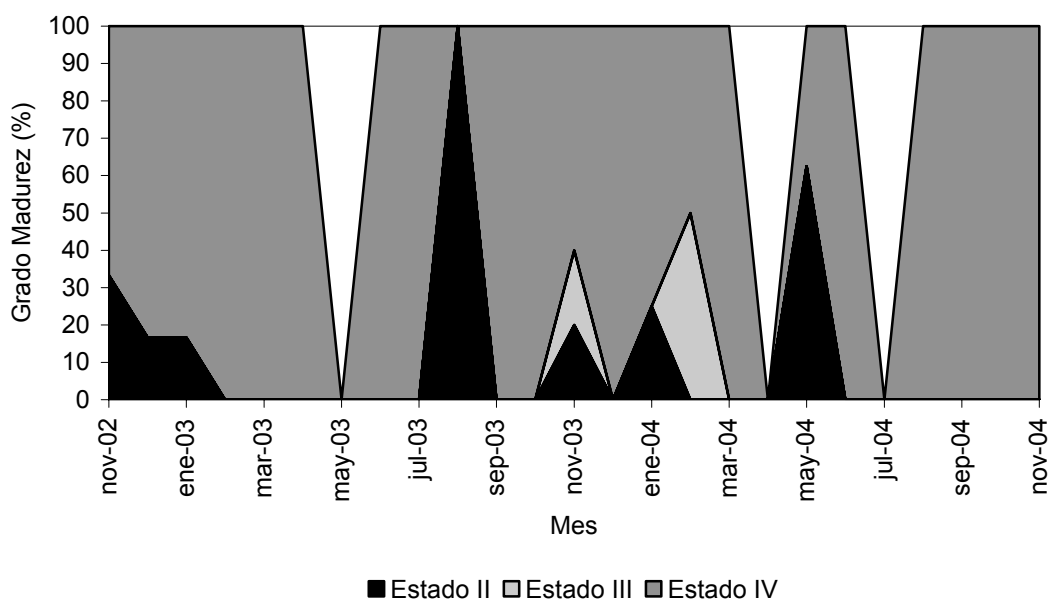


Figura 7.2. Estado de desarrollo gonadal en hembras de *Sepia officinalis* a lo largo del periodo estudiado.

7.3.2. Proporción de sexos.

Del total de ejemplares capturados, se identificaron 273 machos y 86 hembras, lo que representó el 76 y 24%, respectivamente. La proporción de sexos fue significativamente diferente a la 1:1 esperada, con un claro predominio de los machos en ambos años (test Chi-cuadrado = 804,73; g.l. = 20; $p < 0,05$), excepto en los meses de febrero y junio de 2003, y noviembre de 2004 en que estuvo muy próxima a la igualdad (Tabla 7.3). La proporción de sexos llegó a alcanzar valores de hasta 8:1 durante los meses de febrero y marzo de 2004.

Tabla 7.3. Proporción por sexos en la zona pesquera de Arguineguín desde noviembre de 2002 a noviembre de 2004. (*) indica que no se obtuvo información.

Meses	Machos:Hembras
Noviembre-2002	6:1
Diciembre-2002	3:1
Enero-2003	4:1
Febrero-2003	1:1
Marzo-2003	7:1
Abril-2003	6:1
Mayo-2003	*
Junio-2003	1:1
Julio-2003	4:1
Agosto-2003	3:1
Septiembre-2003	4:1
Octubre-2003	7:1
Noviembre-2003	7:1
Diciembre-2003	5:1
Enero-2004	3:1
Febrero-2004	8:1
Marzo-2004	8:1
Abril-2004	*
Mayo-2004	2:1
Junio-2004	3:1
Julio-2004	*
Agosto-2004	5:1
Septiembre-2004	5:1
Octubre-2004	*
Noviembre-2004	1:1

Los valores de madurez sexual comenzaron a incrementarse a partir del mes de noviembre en ambos periodos (2002-03 y 2003-04) hasta octubre del siguiente periodo. Sin embargo, se observaron diferencias en las proporciones de sexos si se comparan los mismos meses de un año a otro, tanto en el caso de los machos (test Chi-cuadrado = 66,19; g.l. = 7; $p < 0,05$), como de las hembras (test Chi-cuadrado = 102,08; g.l. = 8; $p < 0,05$). Por otro lado, se observó una importante correlación temporal entre las capturas de machos y hembras con los periodos de máxima actividad reproductiva (Spearman Coef. $\text{correl} = 0,62$; $p < 0,05$), (Fig. 7.3).

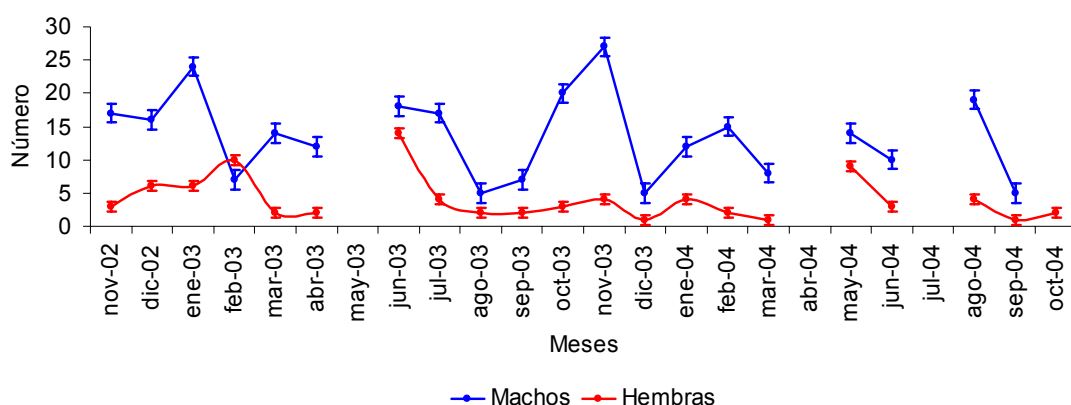


Figura 7.3. Capturas de machos y hembras desde noviembre de 2002 a octubre de 2004 en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

7.3.3. Estado de madurez sexual.

En los machos, todos los índices relacionados con la reproducción mostraron los valores más bajos en noviembre de cada año, en tanto que los valores más altos fueron hallados en agosto (excepto el *IGS* que fue máximo en septiembre de 2004). Las hembras por su parte no mostraron una tendencia clara, probablemente como consecuencia de que la información fue insuficiente (Figs. 7.4.1 y 7.4.2).

Durante el ciclo anual de *Sepia officinalis* existen picos de menor importancia, como ocurre en los meses de diciembre y abril. Tal vez, la existencia de dos o más cohortes anuales podrían explicar las tendencias

observadas en los índices de madurez, teniendo en cuenta que los ejemplares fueron capturados entre los 20 y 50 m de profundidad, siempre con un grado de madurez avanzado.

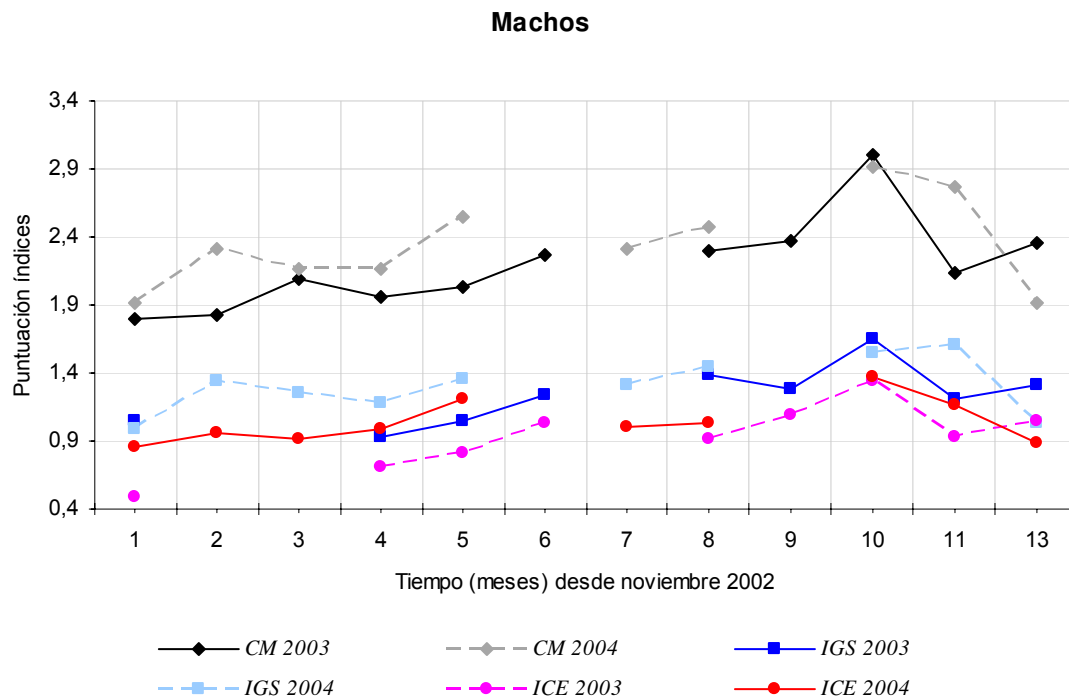


Figura 7.4.1. Tendencias anuales observadas en los valores de CM, IGS e ICE de *Sepia officinalis* para machos en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

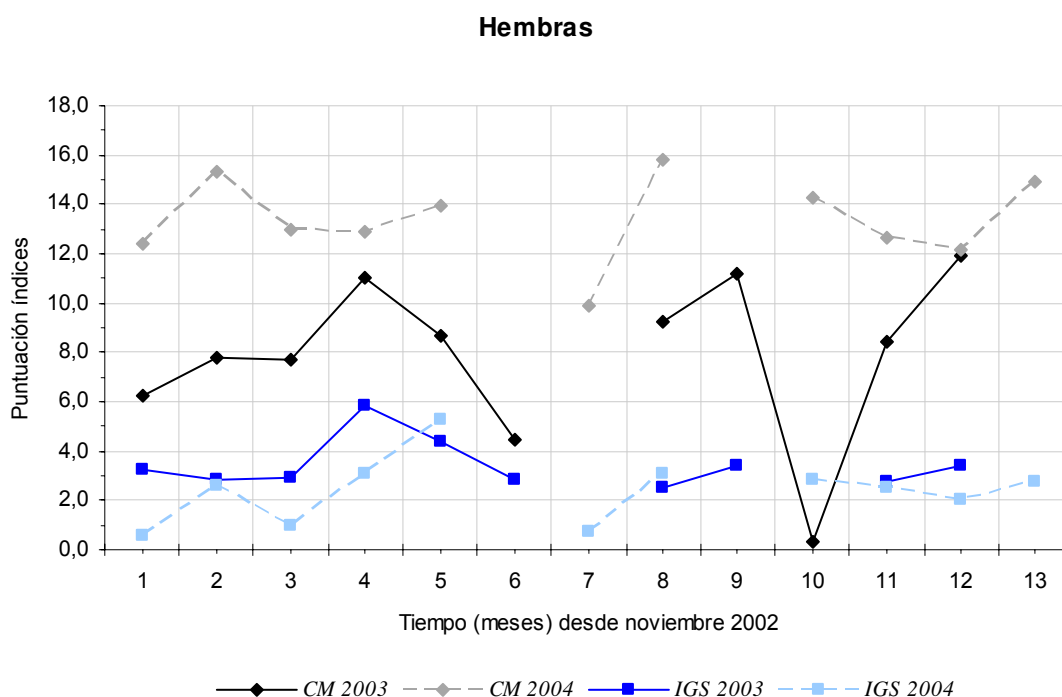


Figura 7.4.2. Tendencias anuales observadas en los valores de *CM* e *IGS* de *Sepia officinalis* para hembras en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

MACHOS

En los machos se observaron dos tendencias anuales en el valor de *CM*, una a partir de noviembre de 2002 y hasta agosto de 2003, y otra entre septiembre de 2003 y octubre del mismo año, probablemente respondiendo a la presencia de una segunda cohorte anual. También, se observó un patrón similar entre noviembre de 2003 y junio de 2004 (Fig. 7.5).

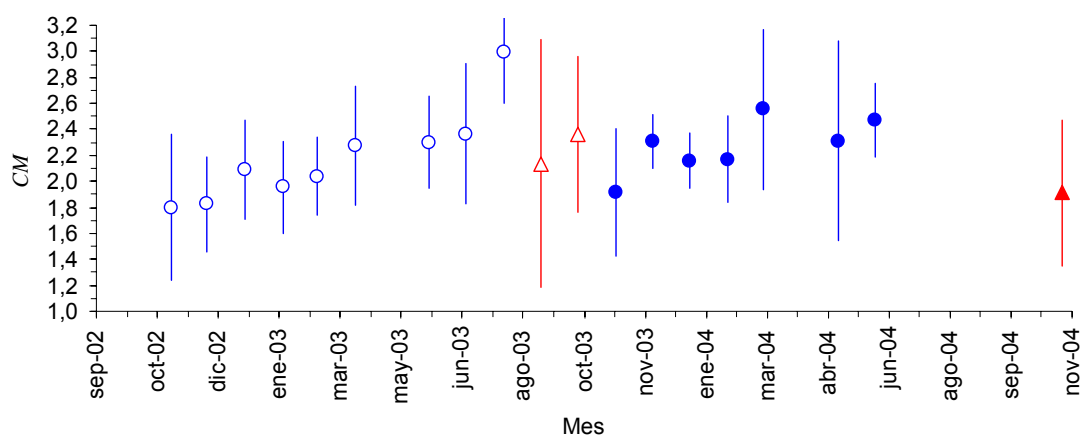


Figura 7.5. Tendencia anual del *CM* observado para machos de *Sepia officinalis* en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

Los valores del *IGS* mostraron un aumento progresivo a partir de enero de 2003 hasta agosto del mismo año, y otra tendencia entre septiembre y octubre de 2003. Posteriormente, entre noviembre de 2003 y septiembre de 2004 se observó un patrón similar al anterior (Fig. 7.6).

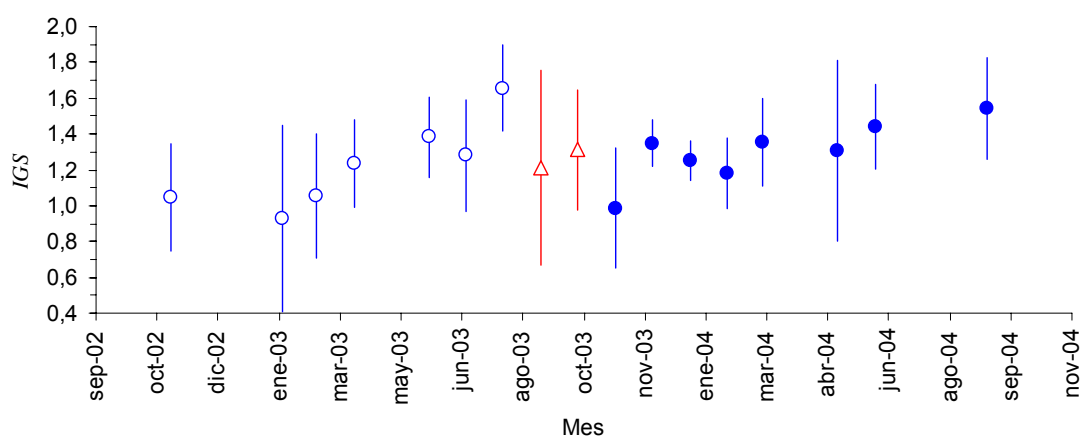


Figura 7.6. Evolución anual del *IGS* observado para machos de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

Al igual que lo descrito para el *CM* e *IGS*, el *ICE* presentó también una tendencia anual creciente entre noviembre de 2002 y agosto de 2003, así como entre septiembre-noviembre de 2003 y agosto de 2004 (la tendencia entre septiembre y noviembre de 2003 no queda bien definida) (Fig. 7.7).

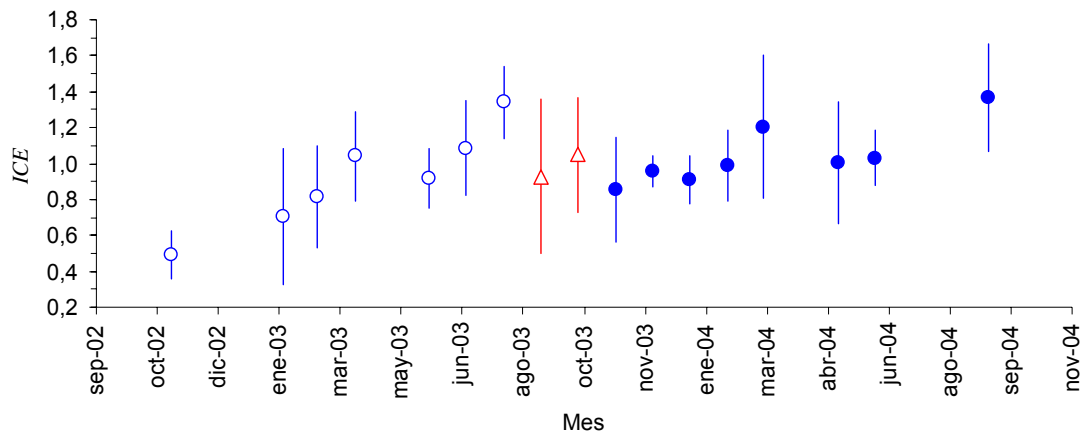


Figura 7.7. Tendencia anual del *ICE* observado para *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

Un análisis de la covarianza permitió determinar que entre noviembre de 2002 a agosto de 2003 y entre noviembre de 2003 a agosto de 2004 existió una tendencia lineal en todos los índices y coeficientes de madurez estimados (Tabla 7.4).

Tabla 7.4. Coeficientes de las funciones lineales estimadas para los índices de madurez (*CM*), gonadosomático (*IGS*) y del complejo espermatofoórico (*ICE*) en machos de *Sepia officinalis*, durante los dos periodos estudiados (11/2002-8/2003 y 11/2003-8/2004) (p-valor < 0,01).

<i>CM</i>	Estimación	Error estándar	t valor
Intercepto	1,724	0,072	24,044
Mes	0,081	0,013	6,467
<i>IGS</i>			
Intercepto	0,931	0,090	10,339
Mes	0,050	0,012	3,990
<i>ICE</i>			
Intercepto	0,926	0,023	39,681
Mes	0,009	0,003	3,042

Así mismo, a partir de noviembre y hasta agosto se observó que el *IK* mostró una tendencia decreciente en los dos años estudiados (Fig. 7.8).

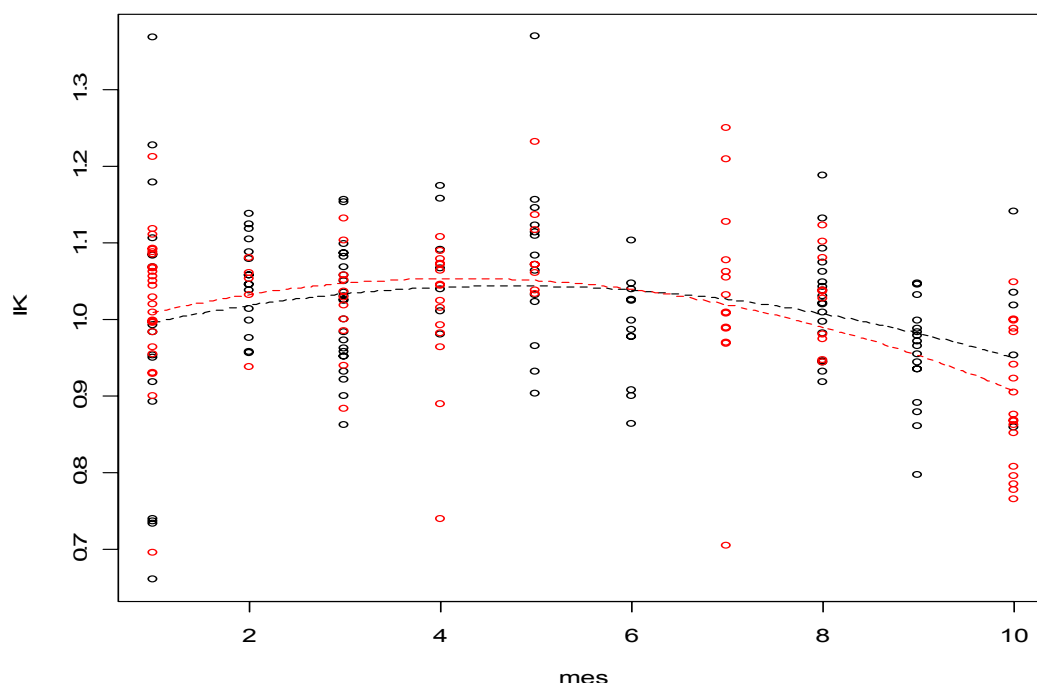


Figura 7.8. Tendencia anual de *IK* observada para machos de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguenguín. En negro se representa el periodo noviembre de 2002 a agosto de 2003 y en rojo el periodo de noviembre de 2003 a agosto de 2004.

HEMBRAS

En las hembras no se observó una tendencia anual en el *CM*. No obstante, destacaron los valores máximos registrados en febrero de 2003 y marzo de 2004 (fines de invierno y comienzos de primavera), así como en julio de 2003, junio de 2004 (periodo estival) y en octubre de 2003 (periodo otoñal), (Fig. 7.9). Por otro lado, se observó un valor máximo de *IGS* en febrero de 2003 y marzo de 2004, durante el periodo invernal, coincidiendo con lo observado en el mismo intervalo para el *CM* (Fig. 7.10). Por otro lado, el *IK*, a diferencia de lo observado en los machos, no mostró una tendencia estacional o anual decreciente a lo largo del periodo estudiado (Fig. 7.11).

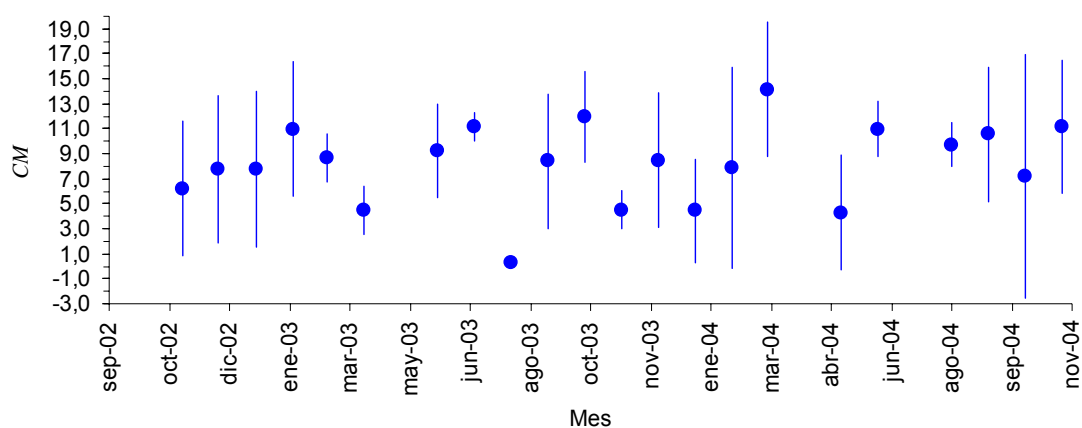


Figura 7.9. Tendencia del *CM* observado para hembras de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

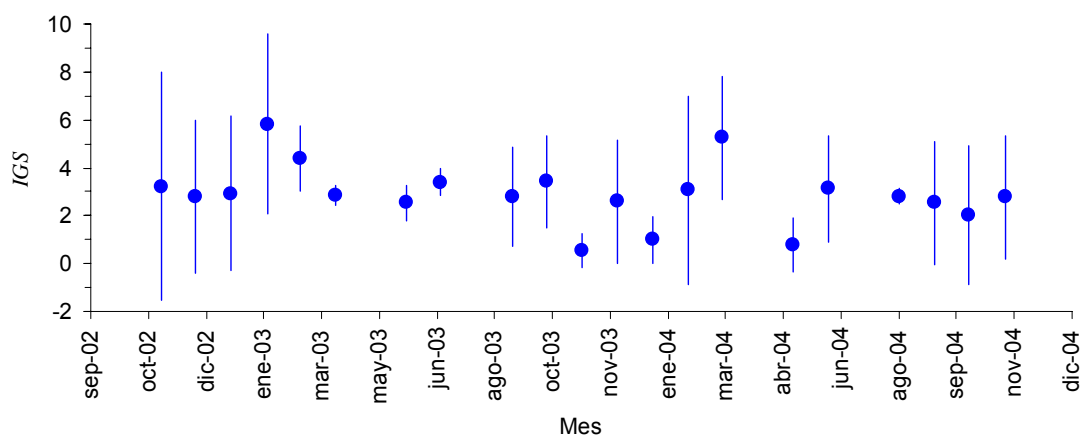


Figura 7.10. Tendencia del *IGS* observado para hembras de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

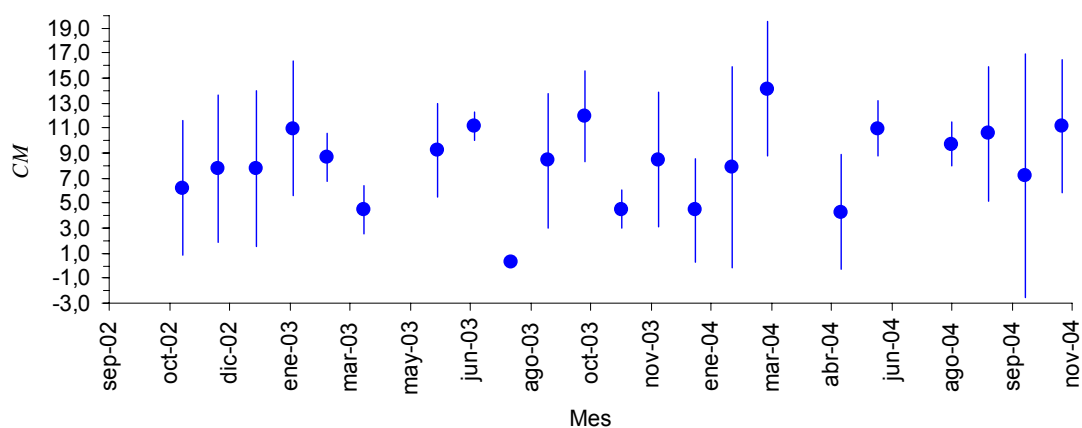


Figura 7.11. Tendencia del *IK* observada para hembras de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

7.3.4. Talla de madurez sexual.

La talla de madurez sexual fue de 14,8 cm en los machos, siendo maduros el 40,8% del total muestreados (Fig. 7.12), mientras que en las hembras dicha talla fue estimada en 14,0 cm, siendo maduras el 47,0% del total de hembras analizadas a lo largo del periodo de estudio (Fig. 7.13). Aunque las frecuencias de capturas por intervalo de talla fueron similares (Wilcoxon matched pair test; $Z = 0,109$; $p > 0,05$), el grado de madurez por intervalo de talla fue diferente para ambos sexos (Wilcoxon matched pair test; $Z = 3,724$; $p < 0,05$).

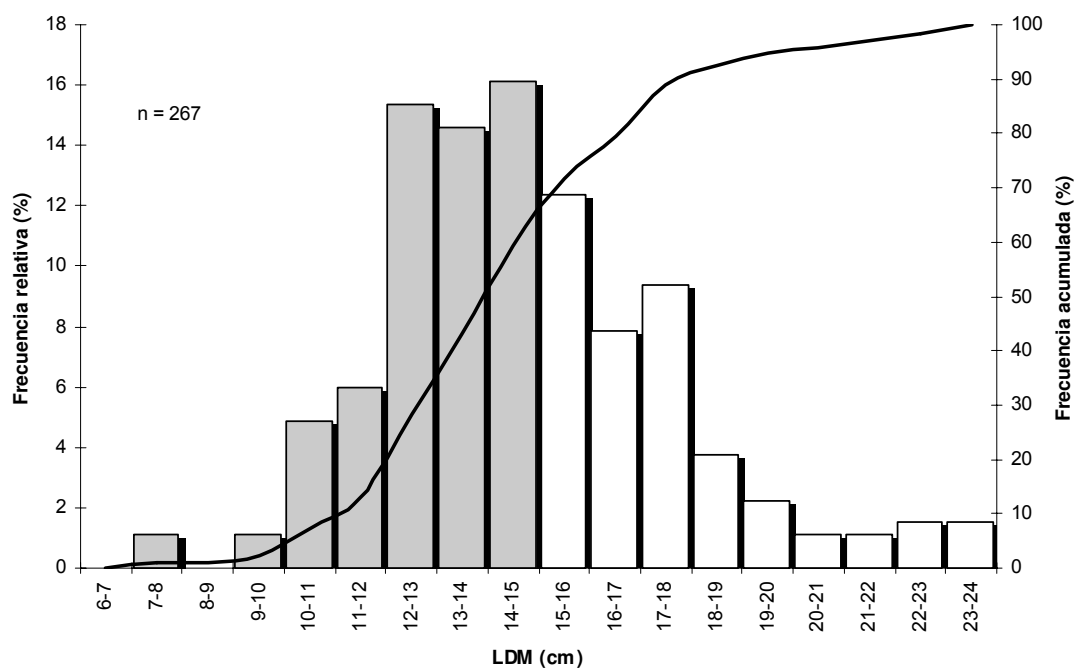


Figura 7.12. Distribución de frecuencias de tallas y curva de madurez sexual en machos de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín. Las barras grises representan la proporción de ejemplares con longitud inferior a la talla de madurez sexual.

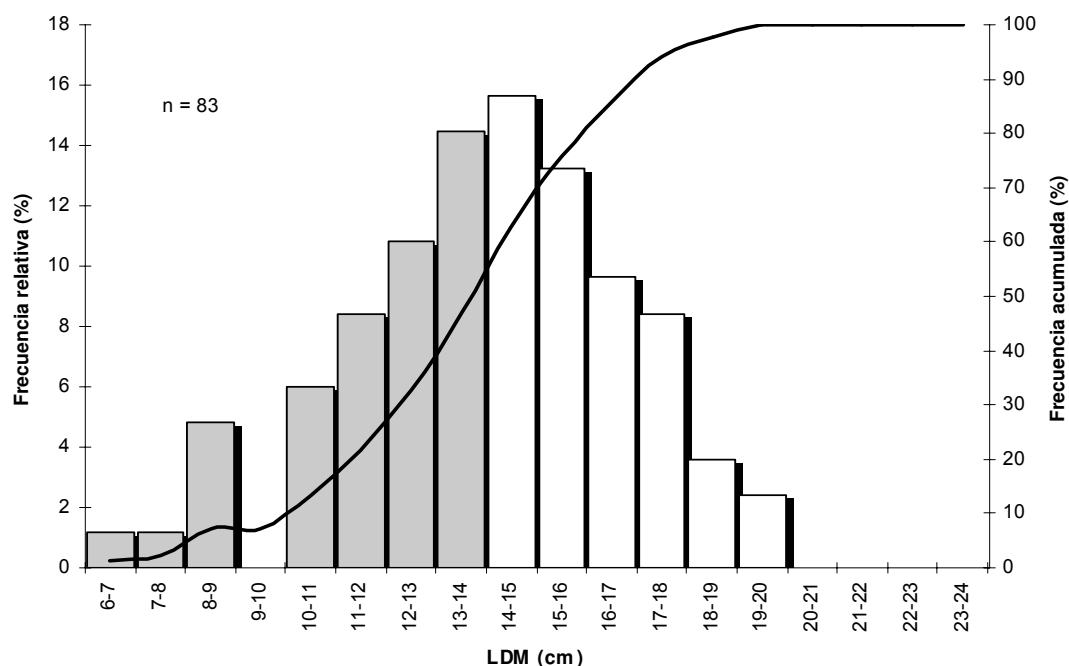


Figura 7.13. Distribución de frecuencias de tallas y curva de madurez sexual en hembras de *Sepia officinalis* durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín. Las barras grises representan la proporción de ejemplares de longitud inferior a la talla de madurez sexual.

7.3.5. Fecundidad.

En machos, el potencial de fecundidad (PF) aumentó progresivamente desde noviembre de 2002 a enero de 2003, para posteriormente disminuir desde febrero a junio de 2003. A partir del mes de julio de 2003 el potencial de fecundidad se estabiliza, para aumentar progresivamente a partir de diciembre de 2003 y para decrecer nuevamente desde enero a junio de 2004. En julio del mismo año experimenta una tendencia creciente (Fig. 7.14).

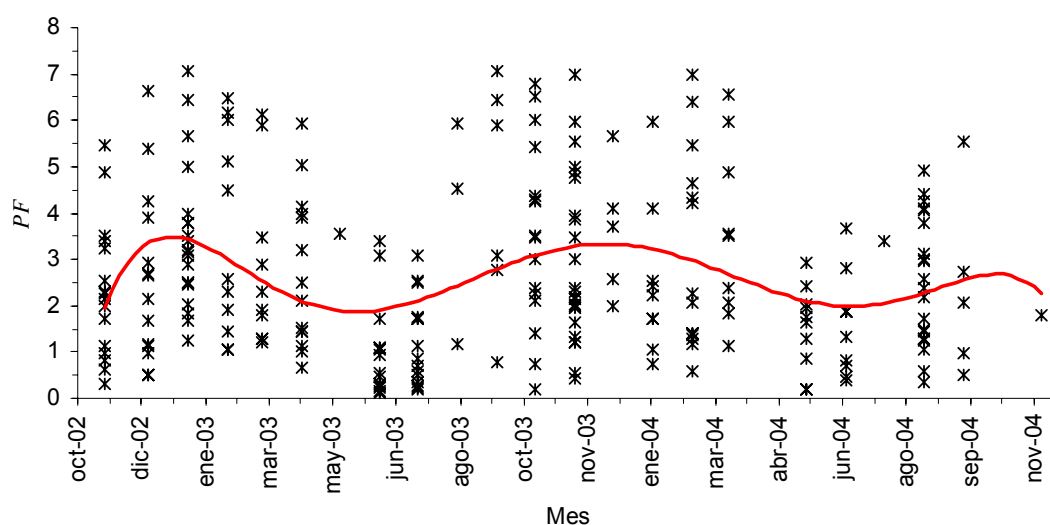


Figura 7.14. Tendencia (línea roja continua) del potencial de fecundidad (PF) en machos de *Sepia officinalis* en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

Por otro lado, las hembras no presentaron un patrón claro del PF con respecto a las tallas, probablemente como consecuencia de que las muestras fueron insuficientes (Fig. 7.15) o bien por la combinación de más de una cohorte solapada a lo largo del año. Sin embargo, a grandes rasgos muestra un patrón temporal muy similar al descrito para los machos.

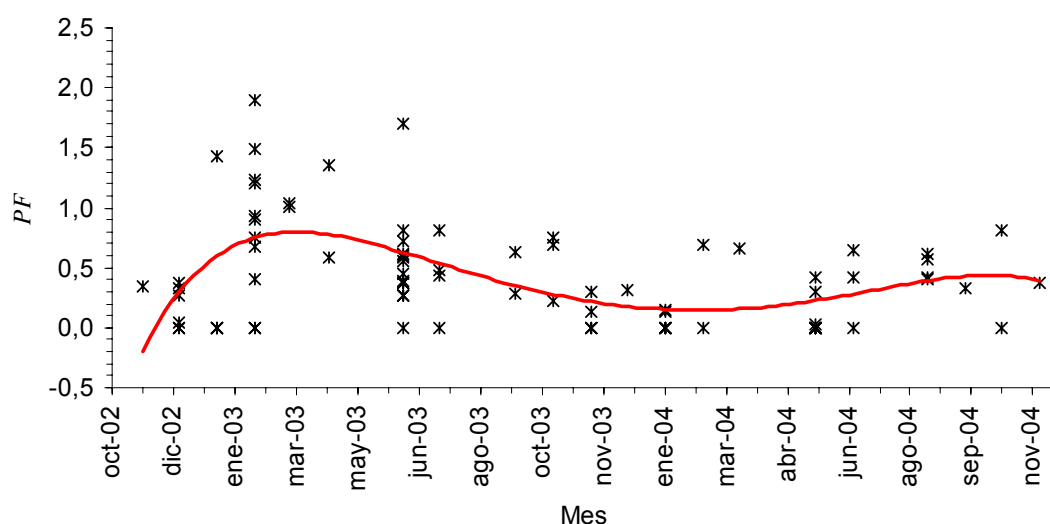


Figura 7.15. Tendencia (línea roja continua) del potencial de fecundidad (PF) en hembras de *Sepia officinalis* en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

No se observó tendencia al aumento de espermatóforos con el incremento en la LDM en los machos (Fig. 7.16), aunque las hembras si presentaron una relación exponencial entre el número de óvulos maduros y la talla (Fig. 7.17).

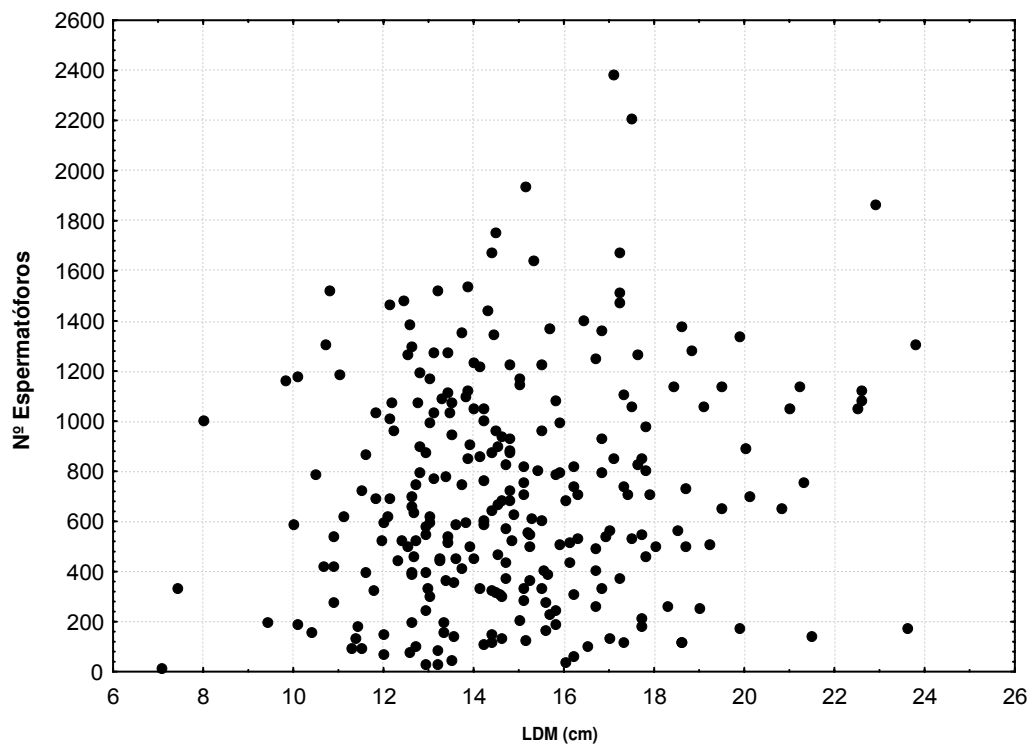


Figura 7.16. Relación número de espermatóforos respecto de la LDM en machos durante el periodo de estudio en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín.

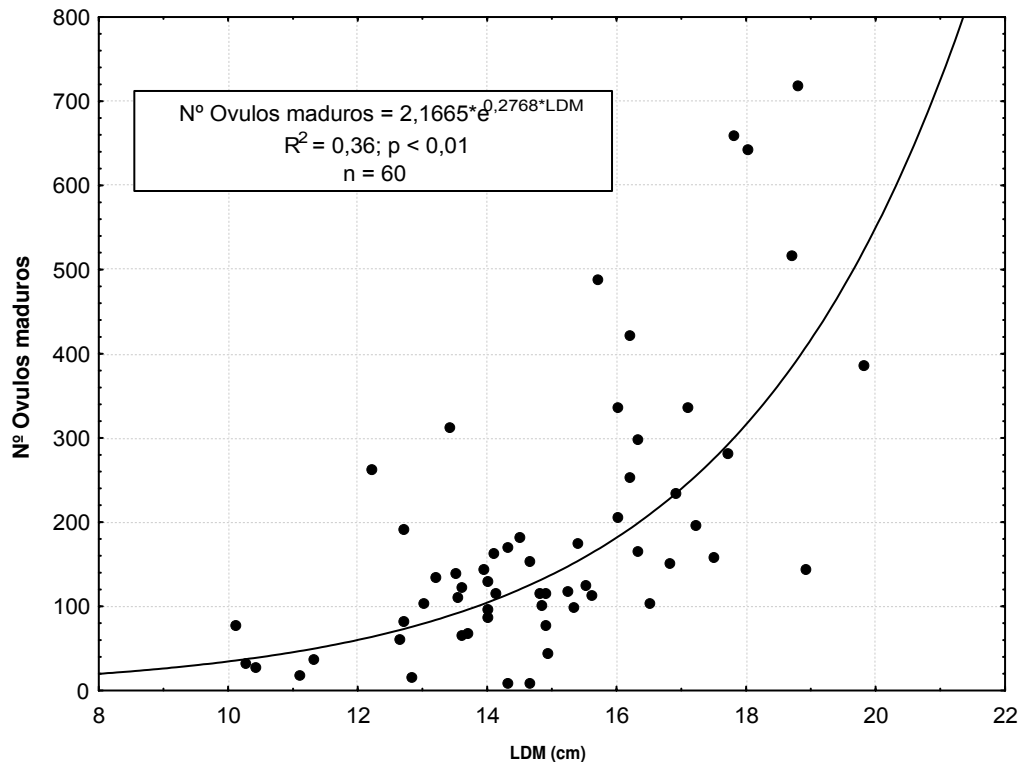


Figura 7.17. Relación número de óvulos maduros respecto de la LDM en hembras en el caladero frecuentado por la flota pesquera con base en Arguineguín, durante el periodo de estudio.

7.4. Discusión.

En el área de estudio *Sepia officinalis* presentó un avanzado estado de madurez sexual a lo largo de todo el periodo analizado, siendo frecuente la presencia de individuos en estado III y IV. Además, no se observó ningún ejemplar inmaduro (estado I) y sólo unas pocas hembras en estado II en los meses de enero, mayo y agosto, y machos en mayo. Esto puede deberse a que las capturas se realizaron entre los 20 y 50 m de profundidad, en tanto que el rango de distribución de la especie puede alcanzar hasta los 200 m (Boletzky, 1983; Roper *et al.*, 1984).

No obstante, las aguas someras con temperaturas más altas y con una mayor riqueza en recursos tróficos, especialmente pequeños peces y crustáceos que constituyen la principal fuente de alimentación de la especie en estado juvenil (Boletzky, 1983; Fuentes e Iglesias, 2001; Domínguez *et al.*,

2004), puede resultar un importante atractivo para que una fracción indeterminada de hembras maduras se concentren en las aguas poco profundas (inferiores a los 20 m) para verificar la freza, dependiendo de la existencia de superficies apropiadas para desovar.

La estrategia reproductiva de *Sepia officinalis* corresponde a una puesta terminal intermitente (Rocha *et al.*, 2001), que se produce en gónadas con ovulación intermitente sincrónica. Durante la única puesta, las masas de huevos son depositadas intermitentemente o en lotes, no habiendo crecimiento somático y en un periodo prolongado que no representa, en ningún caso, un intervalo de tiempo significativo en la vida del animal (Boletzky, 1987, 1988; Sauer & Lipinski, 1990; Hung Baeg *et al.*, 1993; Rocha & Guerra, 1996; Collins *et al.*, 1995; González & Guerra, 1996; Rasero *et al.*, 1995; Rasero, 1996; O'Dor & Dawe, 1998; Maxwell, 1998).

Por otro lado, parece haber una segregación espacial entre machos y hembras, que sólo se rompe durante la etapa reproductiva. No obstante, al haber una dinámica constante de apareo existe cierto grado de solapamiento. En este sentido, es probable que la proporción de sexos observada en las capturas este siendo desviada como consecuencia de una presión selectiva del útil de pesca hacia los machos, probablemente tras una migración reproductora que les hace más accesibles. Posiblemente, las hembras en el periodo de puesta no entrarían a la nasa para desovar, sino que pondrían sus huevos fuera de ella, en caso de que esta represente una superficie apta para esta labor y considerando que las nasas fueron caladas principalmente cerca o sobre fondos arenosos, donde es más común la presencia de esta especie. Esto es respaldado por la observación *in situ* de puestas en la parte superior de las nasas, lo que también corrobora el trabajo de Watanuki *et al.* (2000) sobre el proceso de captura de *Sepia esculenta*, con un comportamiento similar. De esta manera, las escasas hembras capturadas pudieron actuar como atractoras para una mayor cantidad de machos, que entrarían a la nasa motivados por su presencia dentro de las mismas (Tabla 7.3 y Fig. 7.3), aunque no se descarta la posibilidad de que el ingreso a la nasa sea por factores tróficos (ver capítulo 5).

El estado de madurez de las hembras refleja que son capturadas en algún momento del ciclo donde el animal ya experimentó algún desgaste de huevos, dado que no se observaron espermatangias en la membrana bucal ni en el receptáculo seminal de las mismas, o bien que una fracción muy importante de las espermatangias fueron reabsorbidas, tal y como apuntan Laptikhovsky, *et al.*, (2003).

El hecho de que los machos de *Sepia officinalis* en aguas de Gran Canaria no presenten una tendencia al aumento de espermatóforos con el incremento en la LDM (Fig. 7.16), puede estar motivado en su comportamiento reproductivo poliándrico (una hembra se aparea con varios machos) o de poliginandria (los machos y hembras realizan cópulas con varios individuos diferentes), tal y como apunta Hanlon *et al.* (1999). Los machos estaría en continua competencia por fecundar a las hembras disponibles, con lo que su potencial reproductor estaría cambiando con cierta frecuencia, dificultando por tanto el encontrar una relación entre número de espermatóforos y la talla, a no ser que esto pueda ser evaluado en condiciones controladas.

Además, se observó cierta segregación sexual por estrato de profundidad y la incorporación de ejemplares al área de pesca, posiblemente por motivos reproductivos, de forma similar a lo descrito por Roper & Sweeney (1981) para aguas del Mediterráneo y costa Noroeste de África. El ciclo reproductivo es prolongado, con individuos maduros sexualmente a lo largo de todo el año (lo que explicaría la alta dispersión de los datos) y con un evento de puesta masiva entre junio y agosto. Además, se observó otro periodo reproductivo, de menor intensidad, entre septiembre y octubre. Ambos sexos mostraron un patrón de madurez similar, con una tendencia decreciente principalmente entre marzo y agosto (Fig. 7.8), aunque en las hembras no es tan definido como en los machos, posiblemente debido a falta de ejemplares y la capacidad de estas para acumular las unidades reproductivas transferidas por los machos.

8. MORFOMETRÍA DEL SEPIÓN.

8.1. Introducción.

En cefalópodos pocas son las estructuras duras con importancia taxonómica, lo cual no ha sido obstáculo para desarrollar un método de clasificación específico para este grupo de especies (Clarke, 1962, 1986). Particularmente, los sépidos se caracterizan por poseer una concha interna (el sepión), a modo de esqueleto, constituida por una matriz porosa de carbonato de calcio y que juega un papel importante en el control de la flotabilidad del animal (Richard, 1972). Boletzky (1974, 1983) sugiere que el sepión de *Sepia officinalis*, en condiciones naturales, presenta una diferenciación entre ambos sexos, siendo más ancho en las hembras que en los machos, y que esta diferencia se acentúa en animales escasamente alimentados.

El sepión esta compuesto de una cubierta dorsal y un fragmocono ventral (Fig. 8.1). La cubierta dorsal esta compuesta de tres láminas duras y delgadas de carbonato de calcio (Naef 1923; Guerra 2006b) y, al igual que en el resto de moluscos con concha, estas se denominan periostracum (capa externa), ostracum (capa intermedia) e hypostracum (capa interna). El fragmocono está compuesto de sucesivas lamelas calcáreas depositadas unas sobre otras durante el crecimiento. La cara ventral del fragmocono presenta una superficie lisa y una estriada o región siphuncular, la cual esta compuesta de una superficie externa donde se aprecian todas las lamelas. Dos lamelas consecutivas componen una cámara. La última se ubica en la parte posterior del sepión y corresponde a la más vieja. En la parte media, las lamelas están totalmente llenas de gas, principalmente nitrógeno (Denton & Taylor, 1964) y entre estas y las demás, existen cámaras intermedias con gas y líquido en contacto con el epitelio siphuncular. Es en ésta área se intercambia líquido entre el epitelio siphuncular y las cámaras, permitiendo al animal controlar su flotabilidad (Denton & Gilpin-Brown, 1961).

En términos pesqueros, la importancia del sepión está relacionada con la presencia de estas estructuras como un componente habitual de las capturas, formando parte del descarte. En Arguineguín (Gran Canaria), la mortalidad estimada a partir de una estrategia pesquera que incluye como herramienta de captura a la nasa para peces y tiempos de pesca que varían entre los 3 y 15 días, representa aproximadamente el 50% (ver capítulo 5) que eventualmente no se incluirían en los registros desembarcados. En este sentido, la biomasa y algunas características biométricas pueden ser estimadas de acuerdo a las relaciones obtenidas entre la medida del sepión (o algunas de sus partes) y la talla del animal. De esta manera, se pueden obtener ecuaciones específicas para un área de estudio determinada, lo cual reviste gran importancia para especies con alta variabilidad geográfica como *Sepia officinalis*.

Los resultados emanados del presente trabajo tienen una aplicación práctica inmediata y son de máximo interés al poder ser implementados para una gestión pesquera correcta o próxima a la realidad. Por este motivo, su finalidad fue determinar las relaciones morfométricas del sepión en función de la LDM y el peso de los ejemplares, diferenciando entre machos y hembras en los casos que corresponda, ya que se ha observado una alta proporción de estas estructuras duras, especialmente cuando el tiempo de pesca de las nasas supera los cuatro días.

8.2. Materiales y método.

Se analizaron 426 ejemplares (320 machos y 106 hembras) provenientes de capturas artesanales desembarcadas en los puertos pesqueros de Arguineguín y Arinaga (suroeste y sureste de Gran Canaria, respectivamente), entre noviembre de 2002 y noviembre de 2004.

A cada ejemplar se le registró la longitud dorsal del manto (LDM), el peso total (PT) y el sexo. Posteriormente, una vez eviscerado, se registró la longitud (LS), altura (ALS) y anchura del sepión (AS), longitud y anchura del

fragmacono (LF y AF respectivamente), ancho del cono interno (ACI) y el ancho del cono externo (ACE), todo ello con una precisión de 0,05 mm (Fig. 8.2). Además, se registró el peso del sepión (PT) con una precisión de 0,01 g.

Con la finalidad de pronosticar el sexo a partir de las medidas del sepión, se aplicó un análisis discriminante usando el método de inclusión por pasos (Pérez-López, 2001). Este procedimiento generó una función basada en combinaciones lineales de las variables de predicción que proporcionaron la mejor discriminación posible entre los dos grupos (machos y hembras). La función se generó sólo a partir de los 426 casos para los que se conocía con seguridad el sexo del animal. Este análisis permitió posteriormente asignar el sexo a todos aquellos sepiones de los que se carecía dicha información.

Se realizó un análisis de regresión lineal para cada una de las variables independientes, considerando los dos sexos, con la finalidad de estimar los coeficientes de las ecuaciones potenciales que relacionan las medidas del sepión con la talla (LDM) y el peso del animal (Pérez-López, 2001).

Los datos fueron linealizados y analizados mediante una regresión múltiple, considerando el sexo y su contribución en cada muestra según la variable independiente que corresponda. A partir de este método, fue posible estimar una ecuación para el conjunto de la muestra (sin distinción de sexos), o bien una para cada sexo, según las diferencias observadas. Todas las estimaciones se realizaron mediante la aplicación de paquete estadístico SPSS© (versión 11.0.1). Para cada regresión el valor α fijado fue inferior a 0,05.

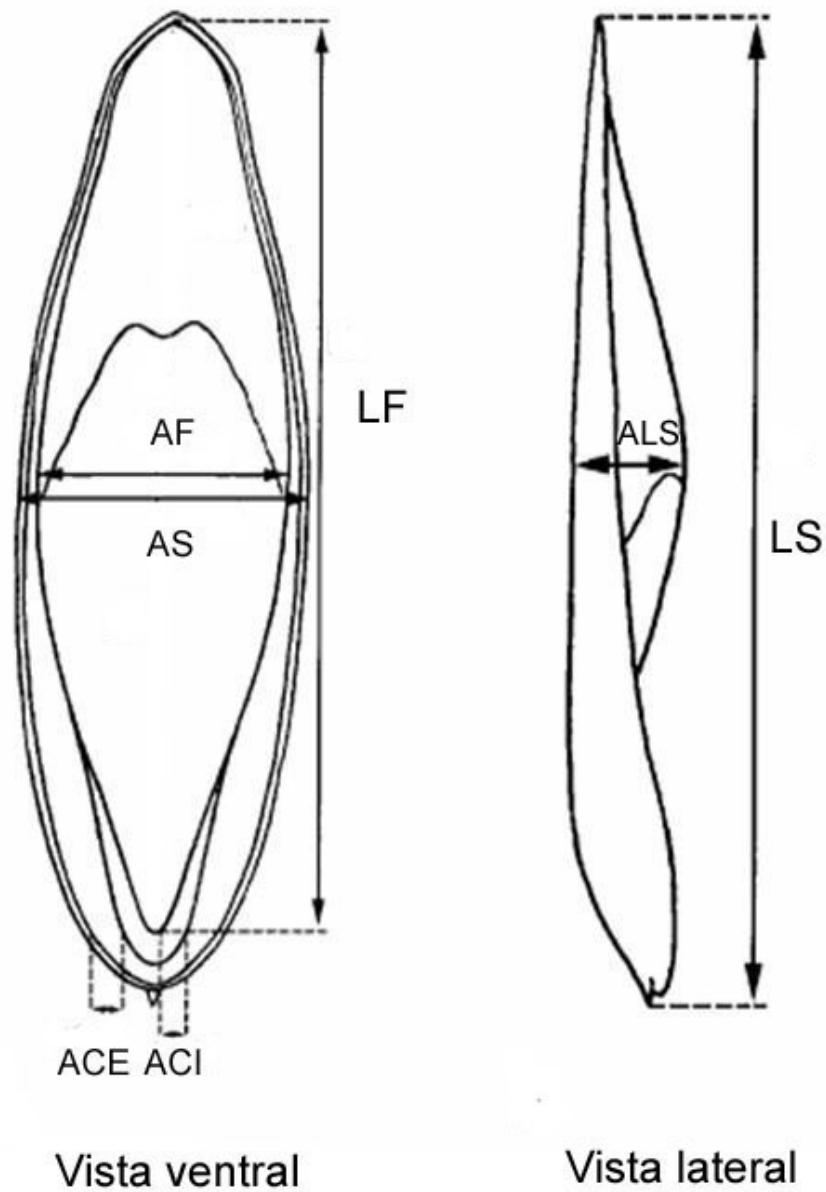


Figura 8.2. Medidas morfométricas efectuadas en el sepión de *Sepia officinalis* a partir de ejemplares capturados al sur de Gran Canaria. En la vista ventral se midió el largo del fragmocono (LF), ancho del fragmocono (AF), ancho del sepión (AS), ancho del cono externo (ACE) y ancho del cono interno (ACI). En la vista lateral se observa el largo del sepión (LS) y el ancho del sepión (ALS).

8.3. Resultados.

8.3.1. Distinción de sexos.

Con las variables utilizadas fue posible diferenciar los sepiónes pertenecientes a los machos de los de las hembras con una precisión del 91,8%, a partir de la siguiente expresión:

$$f(x) = 0,481(AS)+0,215(ACE)+0,181(AF)-0,189(ALS)-0,108(LS)-0,089(LF)-1,552;$$

Distancia media entre centroides (C): 0,66

Cuando el valor de la ecuación fue menor que C , entonces el sepión correspondió a un individuo macho. Por otro lado, cuando el valor de la ecuación fue mayor que C entonces el sepión correspondió a una hembra.

8.3.2. Relaciones morfométricas del sepión en función de la longitud del manto y el peso.

Los estimadores del peso para las ecuaciones de regresión de ambos sexos en función de las distintas medidas del sepión se presentan en las tablas 8.1 y 8.2. Los valores de las pendientes en todos los casos indicaron un tipo de crecimiento alométrico positivo.

Así también, los estimadores de la longitud dorsal del manto (LDM) para las ecuaciones de regresión de ambos sexos en función de las distintas medidas del sepión se presentan en las tablas 8.3 y 8.4.

Tabla 8.1. Estimadores de las ecuaciones potenciales de los caracteres morfométricos del sepión de machos de *Sepia officinalis* capturados al sur de Gran Canaria relacionados con el peso total (PT). LF = Largo del fragmocono, AF = Ancho del fragmocono, AS = Ancho del sepión, ACI = Ancho del cono interno, ACE = Ancho del cono externo, ALS = Alto del sepión, LS = Largo del sepión y PT = Peso del sepión.

Variable	Constante	Error estándar de la constante	Coefficiente	Error estándar del coeficiente	R ²	F
LF	0,00035	0,000047	2,80741	0,026945	0,972	10855,62
AF	0,00819	0,032898	2,87240	0,032899	0,960	7623,46
AS	0,00480	0,000500	2,90745	0,027179	0,973	11443,12
ACI	38,34090	2,964006	1,47041	0,051857	0,717	804,02
ACE	2,59413	0,374779	2,02464	0,060159	0,781	1132,66
ALS	0,71499	0,066302	2,15316	0,032468	0,933	4397,95
LS	0,00046	0,000055	2,71421	0,024371	0,975	12403,19
PT	35,61019	0,909484	0,914120	0,010244	0,962	7963,39

Tabla 8.2. Estimadores de las ecuaciones potenciales de los caracteres morfométricos del sepión de hembras de *Sepia officinalis* capturadas al sur de Gran Canaria relacionados con el peso total (PT). LF = Largo del fragmocono, AF = Ancho del fragmocono, AS = Ancho del sepión, ACI = Ancho del cono interno, ACE = Ancho del cono externo, ALS = Alto del sepión, LS = Largo del sepión y PT = Peso del sepión.

Variable	Constante	Error estándar de la constante	Coefficiente	Error estándar del coeficiente	R ²	F
LF	0,00047	0,000101	2,76306	0,043975	0,974	3947,82
AF	0,00988	0,002043	2,78049	0,055300	0,961	2528,07
AS	0,00607	0,001256	2,80792	0,053350	0,964	2770,13
ACI	37,35144	5,574359	1,42580	0,096756	0,676	217,15
ACE	2,85225	0,588479	1,91533	0,083204	0,836	529,90
ALS	0,40331	0,062298	2,37633	0,054788	0,948	1881,26
LS	0,00042	0,000087	2,74512	0,042118	0,976	4248,11
PT	33,61044	9,340987	24,39305	0,595513	0,942	1677,84

Tabla 8.3. Estimadores de las ecuaciones lineares de los diferentes caracteres morfométricos del sepión de machos de *Sepia officinalis*, capturados al sur de Gran Canaria, y la longitud dorsal del manto (LDM). LF = Largo del fragmacono, AF = Ancho del fragmacono, AS = Ancho del sepión, ACI = Ancho del cono interno, ACE = Ancho del cono externo, ALS = Alto del sepión y LS = Largo del sepión.

Variable	Constante	Error estándar de la constante	B	Error estándar de B	R ²	F
LF	-4,06323	1,138003	1,12516	0,008245	0,983	18623,91
AF	-5,71385	2,112157	3,79799	0,051150	0,945	5513,35
AS	-6,44261	1,782187	3,31817	0,037526	0,961	7818,82
ACI	71,75959	2,830870	17,07454	0,600046	0,727	809,71
ACE	38,71609	3,243158	9,81739	0,282245	0,791	1209,87
ALS	29,71174	1,997432	6,72680	0,110112	0,921	3732,08
LS	0,89446	0,917221	1,00936	0,006154	0,988	26902,05

Tabla 8.4. Estimadores de las ecuaciones lineares de los diferentes caracteres morfométricos del sepión de hembras de *Sepia officinalis*, capturadas al sur de Gran Canaria, y la longitud dorsal del manto (LDM). LF = Largo del fragmacono, AF = Ancho del fragmacono, AS = Ancho del sepión, ACI = Ancho del cono interno, ACE = Ancho del cono externo, ALS = Alto del sepión y LS = Largo del sepión.

Variable	Constante	Error estándar de la constante	B	Error estándar de B	R ²	F
LF	-1,41050	1,938926	1,09493	0,014464	0,982	5730,26
AF	-1,49650	3,340358	3,37942	0,076911	0,949	1930,67
AS	-1,88594	3,072040	2,95567	0,061694	0,957	2295,19
ACI	73,03583	5,256282	14,68655	1,054441	0,651	194,00
ACE	44,69199	4,533597	8,05845	0,360817	0,828	498,80
ALS	21,49021	3,645234	7,12184	0,209115	0,918	1159,88
LS	0,08324	1,688288	1,00573	0,011685	0,986	7408,59

Mediante un análisis de la varianza (ANOVA) se determinó que las variables que permitieron diferenciar entre ambos sexos fueron AS ($F = 5,219$; $p < 0,05$), AF ($F = 5,946$ $p < 0,05$) y ACE ($F = 10,123$; $p < 0,05$). Los resultados indicaron que estas variables son proporcionalmente mayores en las hembras que en los machos, acentuándose especialmente a tallas mayores (Figs. 8.3 y 8.4). Las demás variables presentaron patrones de crecimiento muy similares entre ambos sexos. Estas variables guardaron una característica distintivamente diferente asociada al sexo del animal.

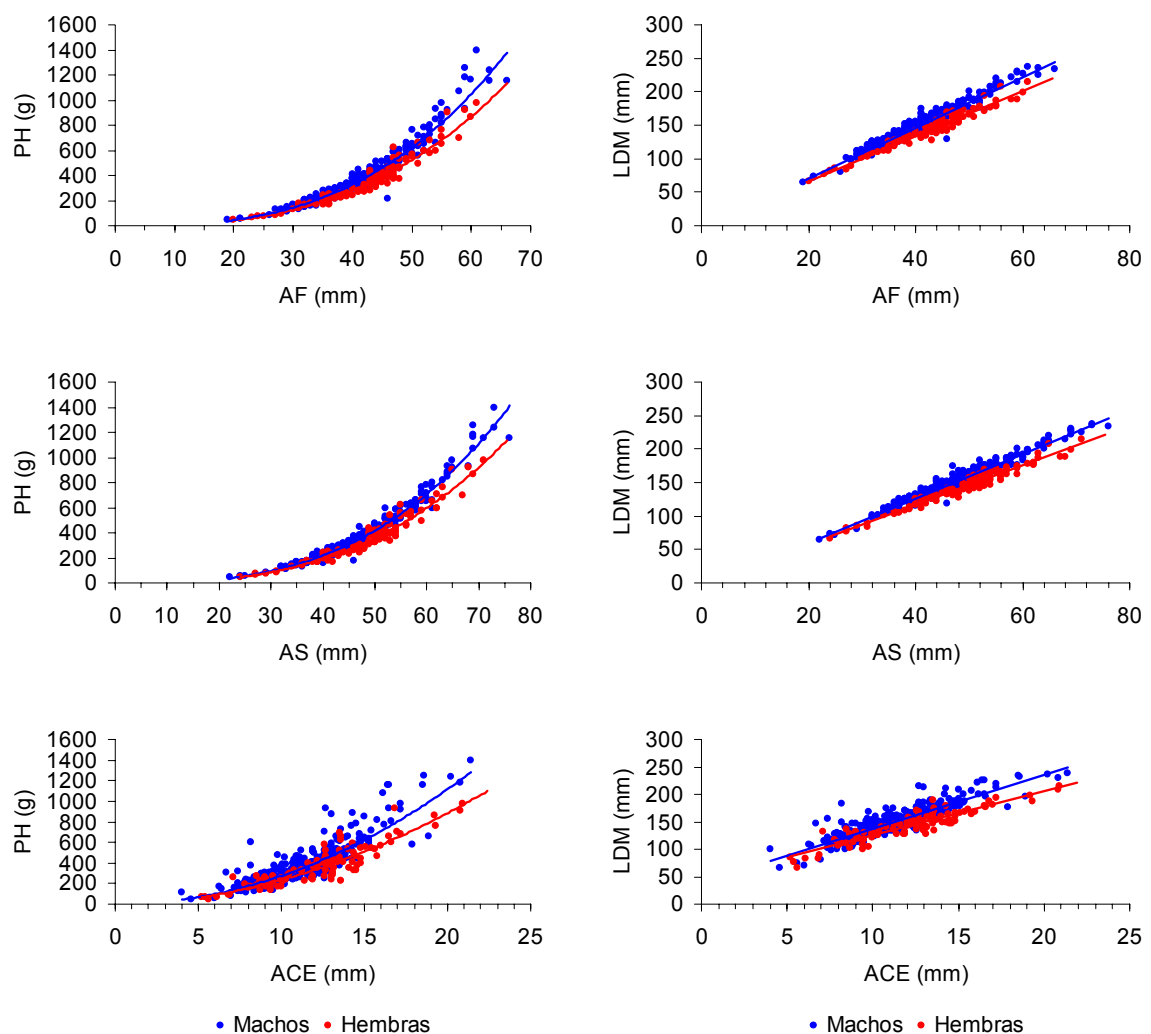


Figura 8.3. Relaciones de peso (PT) y longitud (LDM) respecto de las variables AF (ancho del fragmocono), AS (ancho del sepión) y ACE (ancho del cono externo) a partir de machos y hembras capturados al sur de Gran Canaria.

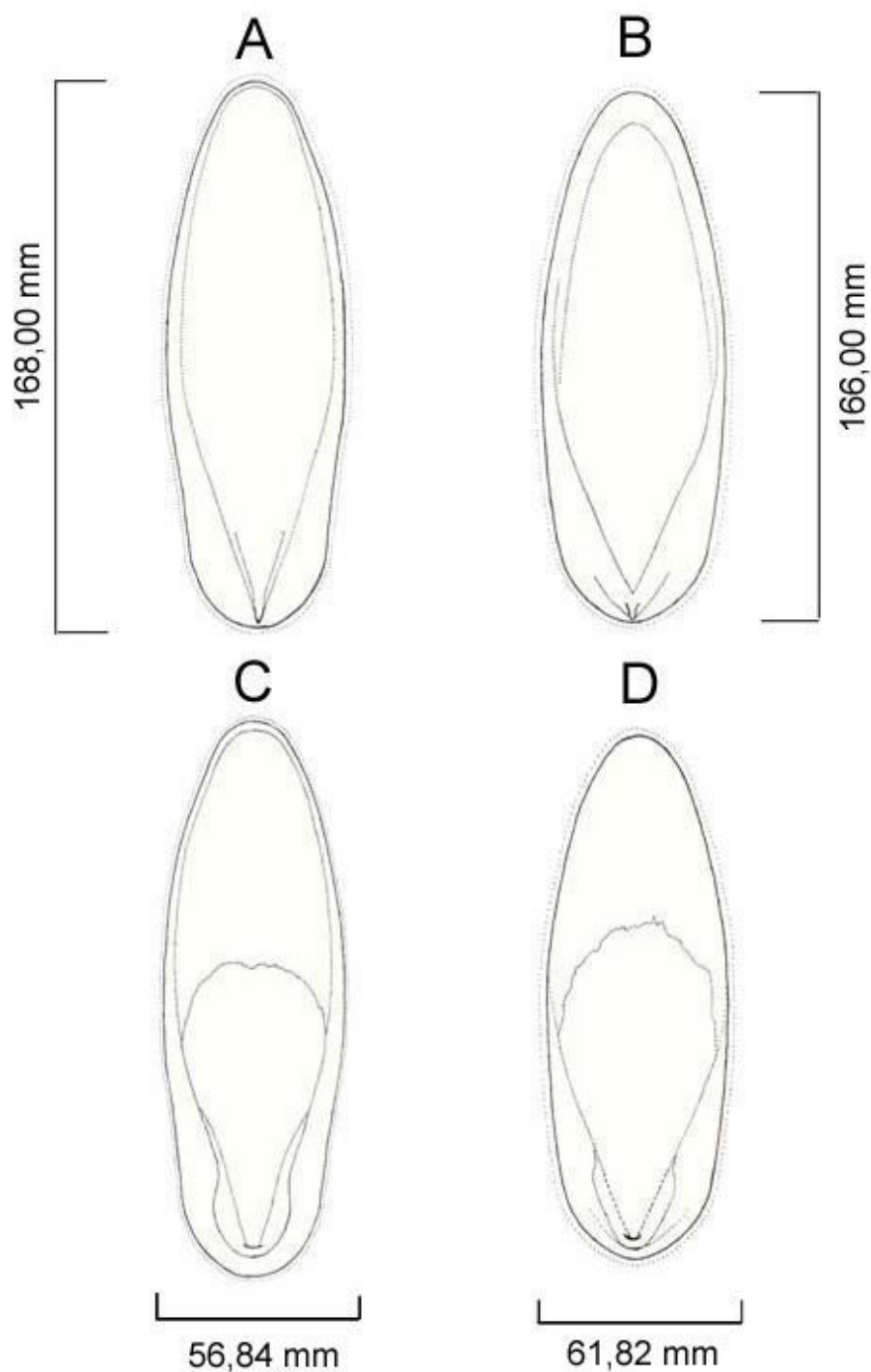


Figura 8.4. Sepiones de dos ejemplares de *Sepia officinalis* adultos capturados en la zona de estudio. En este ejemplo (A) corresponde a la vista dorsal de un macho. (B) corresponde a la vista dorsal de una hembra. (C) corresponde a la vista ventral del macho y (D) corresponde a la vista ventral de la hembra. El sepión de la hembra, aún siendo de un largo levemente inferior, presenta un ancho superior al del macho.

8.4. Discusión.

Se ha observado en la zona de pesca frecuentada por la flota artesanal dedicada a la nasa y con base en Arguineguín, que gran parte de la captura obtenida para *Sepia officinalis* está compuesta por estructuras duras (sepiones) de ejemplares muertos, presuntamente devorados por otros organismos. Por ello la gran relevancia de tomar en consideración estos sepiones y poder traducir su presencia en las capturas a mortalidad por pesca. Es probable que estos sepiones pertenecieran a individuos capturados durante los primeros tres días después de la instalación de la nasa sobre el fondo marino (ver capítulo 5).

Las medidas morfométricas del sepión fueron estudiadas tomando en cuenta las posibles diferencias entre ambos sexos y considerando el rango de profundidad en que fueron capturados los ejemplares. En este sentido, Bandel & Boletzky (1979) y Gower & Vincent (1996) sugieren que la forma y el nivel de compactación del sepión dependen de la profundidad en que viven los animales, ya que una mayor presión hídrica afectaría directamente a la forma y al espacio interlamelar en el fragmocono.

Varios autores (Choe, 1963; Richard, 1969, 1972; Boletzky, 1974; Natsukari *et al.*, 1991; Ward, 1991; Ré & Narciso, 1994; Le Goff *et al.*, 1998; Bettencourt & Guerra, 2001) han utilizado esta estructura para la realización de estudios a fin de determinar en que medida el crecimiento del sepión depende de factores como la temperatura, la salinidad, concentración de oxígeno, la profundidad o la nutrición, concluyendo que depende fuertemente de las oscilaciones en la temperatura, la disponibilidad de nutrientes necesarios para su crecimiento y la profundidad a la cual haya vivido el animal. No obstante, hasta ahora no existen pruebas de que estos factores alteren las características distintivas del sepión según el sexo. Esta estructura hasta ahora ha sido usada tradicionalmente para la identificación de especies teniendo en

cuenta las variaciones morfológicas propias y el dimorfismo sexual presente en cada una (Lu 1998, Neige 2006).

Los resultados obtenidos permiten desarrollar una herramienta válida para la reconstrucción de la biomasa capturada de *Sepia officinalis*, además de estimar la mortalidad por pesca generada a partir de la talla de los sepiones encontrados en las nasas. Esto es posible por la relación biométrica directa que mantienen estas estructuras calcáreas con la longitud del manto y el peso del animal.

Además, la presencia de esta estructura permite determinar el impacto producido por algunos depredadores en la población de sepia, como es el caso de las tortugas marinas, comunes en aguas de Gran Canaria, ya que a partir de porciones o fragmentos del sepión se puede hacer una identificación del tamaño y/o sexo de las presas obtenidas en estudios de alimentación de sus predadores.

Las diferencias encontradas entre machos y hembras respecto de las variables AF, AS y ACE, se explican desde la óptica del desarrollo filogénico de la especie (Hewitt & Stait, 1988; Sainz, 1990), ya que las hembras han adquirido adaptaciones que les permiten una mayor superficie para albergar huevos. Las hembras, han adaptado su anatomía por medio de una estructura proporcionalmente más ancha, con relación a la longitud de la misma y con el cono externo del sepión.

9. DISCUSIÓN GENERAL.

En términos generales, el trabajo de campo presentó varias dificultades que impidieron obtener un conocimiento más detallado de la especie en cuestión, especialmente a la hora de determinar algunos aspectos ecológicos en la zona de distribución de mayor profundidad y en algunos sectores donde la información es escasa, especialmente al norte de la Isla. Entre las dificultades más importantes destacan:

- La limitación del área de pesca a aguas entre los 20 y 50 m de profundidad, exclusivamente por motivos de maniobrabilidad de la herramienta de pesca utilizada y de rendimientos pesqueros, dificulta el realizar estudio de distribución y de abundancia relativa de la especie a mayores profundidades, así como en la determinación de parámetros reproductivos, especialmente en las hembras.
- Dadas las características del entramado que recubre las nasas, el material de pesca sólo pudo capturar individuos de tallas superiores a los 7 cm de LDM.
- Baja representatividad en las capturas totales, debido a que el arte de pesca estaba principalmente orientado a la obtención de peces.
- La estacionalidad de la actividad, condicionada por la orientación del esfuerzo hacia otras pesquerías (e. g. *Katsuwonus pelamis*).
- El creciente nivel de intervención antrópica, tanto desde el punto de vista pesquero, como recreativo.
- La dificultad logística y económica de contar con una mayor cobertura y acceso a los puntos de desembarque de la Isla, dadas las características de la costa insular.

Pese a lo anterior, la información presentada en este trabajo constituye un avance importante en el conocimiento de la pesquería artesanal de *Sepia officinalis* y un aporte tanto al conocimiento derivado del uso de la trampa como material de pesca, así como de otros factores físicos y ecológicos que inciden en las capturas. Así mismo, también fue posible obtener algunos resultados importantes respecto a aspectos reproductivos y de crecimiento, aunque tal vez en este sentido sea necesario un estudio más detallado que abarque una mayor cobertura geográfica y de profundidades. Aún así, los resultados obtenidos podrán servir como un primer referente para investigaciones futuras.

Otro aspecto importante, guarda relación con la gestión pesquera a la que eventualmente pudiera estar sometida *Sepia officinalis*. Es necesario obtener más información proveniente de otros puntos de desembarque de la Isla, de manera de contrastar la información generada en los sectores estudiados. Es importante destacar el alto nivel de mortalidad experimentado por *S. officinalis* en el área, especialmente durante los primeros tres días de pesca de las nasas. En muchos casos los niveles de mortalidad generada (en número de sepiones presentes en las capturas) son más altos que los niveles de pesca de ejemplares vivos, reflejando el efecto perturbador producido por el material de pesca.

Es evidente el nivel de intensa explotación al que esta siendo sometida *Sepia officinalis*, ya que alrededor del 60% de la captura correspondió a ejemplares inmaduros (ver capítulo 8). Como medida de conservación, quizás sea necesario favorecer la freza y proporcionar superficies apropiadas para la eclosión de los huevos. Según lo descrito por Gouyen & O'Brien (2001) para el sur de Bretaña (Francia), en un experimento realizado por pescadores artesanales en el que se utilizaron las propias nasas como superficies aptas para el desove de *S. officinalis* en periodos de veda, se logró un 95% de éxito en la supervivencia de juveniles. Así mismo, otro experimento en que se utilizaron estructuras con tramas metálicas provistas de trozos de cuerdas flotantes mostró resultados igualmente exitosos (Blanc & Daguzan, 1998), lo

cual pudiera ser perfectamente factible de aplicar en aguas de Gran Canaria entre julio y septiembre (ver capítulo de reproducción). No obstante, su viabilidad dependerá en primer lugar del conocimiento que se tenga de la biología y del comportamiento reproductivo de la especie, del nivel de conciencia en torno a la conservación de los recursos marinos entre los pescadores, nivel de organización, disposición y madurez de las organizaciones de pescadores artesanales. En segundo lugar, de la disponibilidad de recursos económicos y la voluntad política de quienes regulan la actividad y, en último lugar, del interés que pudieran demostrar las entidades de investigación para asesorar a las organizaciones de pescadores. Así también, debieran implementarse medidas administrativas relacionadas con periodos de veda y la prohibición de captura de ejemplares inmaduros (ver capítulo 5).

Entre los factores que incidieron en las capturas y condicionaron el crecimiento de *Sepia officinalis* en Gran Canaria, no sólo fueron importantes aquellos tratados en este trabajo, como la temperatura, la salinidad, la intensidad del viento, la profundidad, sino además otros que no fueron considerados en éste estudio y que pueden estar jugando un papel decisivo, como por ejemplo la luz y el fotoperiodo con influencia directa en la distribución, comportamiento y madurez sexual de los cefalópodos. La intensidad de la luz, su longitud de onda y su duración son variables importantes que determinan la madurez sexual y desove, ya que se ha demostrado que un aumento en la intensidad lumínica acelera este último (Pascual, 1978; Cohelo, 1984; Clarke & Pascoe, 1998; Villanueva, 1995; Villanueva *et al.*, 1995). Esto puede guardar una relación directa con las variaciones temporales experimentadas en las cohortes observadas durante los periodos 1998-99 y 2003-04.

Otro factor importante y no considerado en éste trabajo es la calidad del agua que pudo afectar a las tasas de alimentación y crecimiento de *Sepia officinalis*, ya que por lo general los cefalópodos viven en aguas donde la concentración de oxígeno está a niveles de saturación. También la

concentración de calcio es fundamental para la formación de estructuras como el sepión (O'Dor & Wells, 1987). No obstante, no cabe duda que la temperatura jugó un papel importante que no sólo afectó a la distribución de *Sepia officinalis* en la zona de estudio, sino también a su fisiología, de manera que las tasas metabólicas de los animales se incrementaron en los periodos en los que la temperatura aumentó (desde fines de primavera hasta comienzo de otoño).

Por otra parte, el efecto de la temperatura se apreció también en el tamaño final que alcanzaron los individuos. De tal manera que las cohortes pertenecientes a un periodo anual más frío (1998-99) alcanzaron tamaños mayores que aquellas pertenecientes a un periodo más cálido (2003-04). Asimismo, los animales que nacieron en el periodo más frío mostraron tasas de crecimiento inferiores a los que nacieron en el periodo más cálido. Esto coincide fielmente con lo demostrado por otros autores en estudios similares (Richard, 1971; Pascual, 1978; Forsythe & Van Heukelem, 1987; O'Dor *et al.*, 2002; Katara & Palialexis, 2003; Pierce & Boyle, 2003; Pelc, 2004). Además, según Forsythe (1993) esta variabilidad en las tasas de crecimiento ha de ser evidente con al menos un grado de diferencia en la temperatura del agua de mar, lo que debiera otorgar cierta capacidad de predicción tanto en precisar el periodo de freza en un ciclo anual específico, así como también el periodo de reclutamiento al arte de pesca.

En este sentido, Castro-Hernández y Hernández-López (2000) señalaron que cuando la temperatura superficial del agua de mar está entre los 20 y 22 °C se produce un aumento de la CPUE, que se observa en los meses previos al verano y cuando desciende después de haber alcanzado el máximo térmico del año (octubre). Al alcanzarse los 20-22 °C a finales de invierno y comienzos de 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 en el primer periodo (invierno-primavera) no se superan estos rangos térmicos, el pico de captura otoñal sería más intenso que el estival. No obstante, también es probable que los niveles de abundancia se mantengan variables en cierta

medida por el éxito en el reclutamiento de individuos provenientes desde zonas más profundas al área de pesca, dado que *Sepia officinalis* se distribuye preferentemente hasta los 100 m y que la pesquería está operando en un rango batimétrico mas limitado (entre los 20 y 50 m). Este fenómeno estaría regulado por un aumento de la temperatura y el fotoperiodo induciendo la maduración sexual (Mangold & Boletzky, 1987).

Por otra parte, resulta importante el análisis realizado con el sepión, ya que es útil en estudios de ecología trófica de algunos peces, reptiles, aves y mamíferos marinos. Se ha demostrado que el género *Sepia* constituye un elemento de relativa importancia en la dieta de estos grupos (Blaber & Wassenberg, 1989; Lipinski & David, 1990; Gales, *et al.*, 1993; Amir *et al.*, 2005). También, es importante su aplicación en estudios de pesquería, ya que permitiría un ajuste más realista de la mortalidad por pesca.

Recientemente, Guerra (2006a) ha realizado una revisión de la ecología de *Sepia officinalis*, y tras el análisis de varios aspectos relacionados con los factores que regulan la abundancia, el crecimiento, los periodos de apareo y desove de la especie, este autor llega a resultados similares a los presentados en este trabajo. No obstante, las variaciones dependerán de las condiciones locales predominantes en los lugares donde han sido realizados los estudios. En este sentido, se han descrito ciclos de vida bianuales en el Canal de La Mancha, Península Ibérica y Mar Mediterráneo (Boletzky, 1983; Challier, *et al.*, 2005), con patrones de reclutamiento estacional y tasas de crecimiento que varían significativamente entre las cohortes, similar a lo observado en aguas de Gran Canaria.

No queda clara, la tendencia de las capturas en las series estudiadas pese a que en los últimos años, por lo que resulta imposible determinar cuáles son los factores que explican las fuertes fluctuaciones observadas en la abundancia de los cefalópodos bento-demersales. Las características biológicas y ecológicas de este grupo y la propia estrategia pesquera

desarrollada en Canarias muestran una intrincada interdependencia que hace imposible aislar una cosa de la otra (Hernández-López, 2000), aunque el aumento estacional de la capturabilidad tiene como consecuencia un incremento significativo en la mortalidad por pesca (Pereiro, 1982). Sin embargo, a pesar de que la actividad pesquera es un factor distorcionador de la dinámica poblacional de cualquier especie, no siempre es el motivo exclusivo de dichas fluctuaciones (Cushing, 1980; Pitcher & Hart, 1982).

10.CONCLUSIONES.

- *Sepia officinalis* presenta una baja representatividad en las capturas procedentes de la pesquería artesanal con nasa en aguas de Gran Canaria.
- A diferencia de lo observado en *Octopus vulgaris*, la pesquería de *Sepia officinalis* muestra valores máximos de captura ligeramente posteriores a los periodos de máxima actividad reproductiva.
- Las capturas de *Sepia officinalis*, y por tanto la mortalidad por pesca generada, están siendo subestimadas, ya que alrededor del 50% de los ejemplares pescados se muestran como sepiones en el interior de las nasas, no siendo registradas como biomasa extraída.
- Las variaciones detectadas en el crecimiento responden a diferencias ambientales, principalmente en la temperatura, aunque, no se descarta la influencia de otros factores.
- El desfase temporal, tanto en el reclutamiento al arte, como en la talla de madurez sexual observada entre las campañas 1998-99 y 2002-03, puso en evidencia la alta sensibilidad de *Sepia officinalis* a las oscilaciones térmicas, incluso en rangos de alrededor de 1 °C. Esto concuerda con los estudios realizados por otros investigadores.
- Se constató que los meses de junio, julio y agosto son decisivos en el ciclo vital de la especie, con un claro relevo generacional en la población.
- Las tallas de madurez sexual para machos y hembras fueron 14,8 y 14,0 cm respectivamente, notoriamente mayores que las observadas en otras zonas geográficas relativamente próximas.
- La pesquería de *Sepia officinalis* en aguas de Gran Canaria muestra algunos síntomas de sobreexplotación, tales como una reducción en la talla media de captura entre 1998 y 2004, aumento significativo de los rendimientos hacia los límites más profundos de la zona de pesca

tradicional y una alta proporción de ejemplares juveniles en las capturas (alrededor del 60%).

- La pesquería se basa fundamentalmente en la captura de machos, lo cual indica que existe una segregación espacial entre machos y hembras que sólo se rompe durante la etapa reproductiva.
- El estado de madurez sexual observado en las hembras refleja que son capturadas cuando ya han verificado parte de la puesta, o bien cuando una fracción muy importante de las espermatangias fueron reabsorbidas.
- El ciclo reproductivo de *Sepia officinalis* en aguas de Gran Canaria es prolongado, con individuos maduros sexualmente a lo largo de todo el año y con un evento de apareo y puesta masiva entre junio y agosto, y otro de menor intensidad entre septiembre y octubre, dependiendo de las oscilaciones ambientales.
- Existen diferencias en la morfometría del sepión de ambos sexos relacionadas con el ancho del fragmocono y concha, además de la longitud del cono externo, lo que permite desarrollar una herramienta válida para la reconstrucción de la biomasa capturada de *Sepia officinalis*, además de estimar la mortalidad por pesca efectuada sobre cada sexo.

11.BIBLIOGRAFÍA.

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

Abreu-Galindo, Fr. J. 1977 (1602). Historia de la conquista de las siete Islas de Canarias. Goya Ediciones. Sta. Cruz de Tenerife, 367pp.

Adamo, S. A. & R. T. Hanlon. 1996. Do cuttlefish (cephalopoda) signal their intentions to conspecifics during agonistic encounters? *Animal Behaviour*. 52: 73-81.

Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla, A. Díaz-Hernández, J.M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez-Rguez, F. Sabaté y J. Sánchez-García. 1994. Canarias economía, ecología y medio ambiente. Fco. Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.

Arístegui, J., S. Hernández-León, M. Gómez, L. Medina, A. Ojeda & S. Torres. 1989. Influence of the north trade winds on the biomasa and production of the neritic plankton in Gran Canaria. In: Topics in Marine Biology (J. D. Ros, ed.). *Scientia Marina*. 53(2-3): 223-229.

Arístegui, J., S. Hernández-León, M. F. Montero & M. Gómez. 2001. The seasonal planktonic cycle in coastal waters of the Canary Islands. *Sci. Mar*. 65(S1): 51-58.

Arístegui, J. & M. F. Montero. 2005. Temporal and spatial changes in microplankton respiration and biomasa in the Canary Islands: the effect of neritic plankton in Gran Canaria. *Sci Mar. Syst*. 53: 65-82

Balguerías, E., M. E. Quintero & C. L. Hernández-González. 2000. The origin of the Saharan Bank cephalopod fishery. *ICES J. Mar. Sci*. 57: 15-23.

Balguerías, E., C. Hernández-González & C. Perales-Raya. 2002. On the identity of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 stocks in the Saharan Bank

(Northwest Africa) and their spatio-temporal variations in abundance in relation to some environmental factors. *Bull. Mar. Sci.* 71(1): 147-163.

Bandel, K. & S.v. Boletzky. 1979. A comparative study of chambered cephalopod shells. *Veliger*. 21(3): 313-354.

Barkley, R. A., W. H. Neill & R. M. Gooding. 1978. Skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, habitat based on temperature and oxygen requirement. *Fish. Bull., U. S.* 76: 653-662.

Barton, E. D. 1998. Eastern boundary of the North Atlantic: Northwest Africa and Iberia. Coastal segment (18,E). In: Robinson, A. R. & Brink, K. H. (Eds.). *The Sea*. 11. John Wiley and sons, New York. pp 633-657.

Bas, C., J. J. Castro, V. Hernández-García, J. M. Lorenzo, T. Moreno, J. González Pajuelo y A. González-Ramos. 1995. *La pesca en Canarias y áreas de influencia*. Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria. 331 pp.

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

Batista Galván, C. 2001. El marisqueo en la prehistoria de Gran Canaria. *Vector Plus misceláneo científico-cultural*. 18: 67-76.

Bellido, J. M., G. Pierce & J. Wang. 2001. Modeling intra-annual variation in abundance of squid *Loligo forbesi* in Scottish waters using generalised additive models. *Fisheries Research*. 52. 23-39.

Bert, P. 1867. Mémoire sur la physiologie de la Seiche (*Sepia officinalis* L.) *Mém. Soc. Sci. Phys. nat. Bordeaux*. 5: 114-138.

Bettencourt, V. 2000. Idade e crescimento do choco, *Sepia officinalis* L. Ph D Thesis, Univ. Algarve, Portugal. 196 pp.

Bettencourt, V. & A. Guerra. 2001. Age studies based on daily growth increments in statoliths and growth lamellae in cuttlebone of cultured *Sepia officinalis*. *Marine Biology*. 139: 327-334.

Blanc, A. & J. Daguzan. 1998. Artificial surfaces for cuttlefish eggs (*Sepia officinalis* L.) in Morbihan Bay, France. *Fisheries Research*. 38: 225-231.

Boal, J. G. 1996. Absence of social recognition in laboratory-reared cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*. 52: 529-537.

Boal, J. G., R. A. Hylton, S. A. González & R. T. Hanlon. 1999. Effects of crowding on the social behaviour of cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Contemp. Top. Lab. Anim.* 38 (1): 49-55.

Bohnsack, J.A. 1989. Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habit limitation or behavioral preference? *Bull. Mar. Sci.* 44:631-645.

Boletzky, S.v. 1974. Effects de la Sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bull. Soc. Zool. France*. 99 (1): 667-673.

Boletzky, S.v. 1975. The reproductive cycle of Sepiolidae (Mollusca, Cephalopoda). *Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*. 39 (Suppl.): 84-95.

Boletzky, S.v. 1981. Réflexions sur les stratégies de reproduction chez les Céphalopodes. *Bulletin Societe Zoologique du France*. 106: 293-304.

Boletzky, S.v. 1983. *Sepia officinalis*. In: *Cephalopod Life Cycles*. P. R. Boyle (ed.) Academic Press (London) Ltd. Vol I: 31-53.

Boletzky, S.v. 1987. Fecundity variation in relation to intermittent or chronic spawning in the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bull. mar. Sci.* 40: 382-387.

Boletzky, S.v. 1988. A new record of long-continued spawning in *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *Rapports de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*,. 31 (2): 257.

Boucaud-Camou, E. & J. Boismery. 1991. The migrations of cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) in the English Channel. In: Boucaud-Camou E. (ed.). The cuttlefish Actes 1^{er} Symposium intern sur la Seiche, Centre Publ. Univ. Caen. 179-189.

Bouchaud, O. & J. Daguzan. 1990. Étude expérimentale de l' influence de la température sur le déroulement embryonnaire de la Seiche *Sepia officinalis* L. (Céphalopode, Sepiidae). *Cah. Biol. Mar.* 31: 131-145.

Boyle, P. R. 2002. Cephalopod biomass and production: An introduction to the Sympisium. *Bulletin of Marine Science*. 71(1): 13-16.

Boyle, P. R. 1983. *Cephalopods life cycles*. Vol. I. Species account. *Academic Press*, London. 475 pp.

Boyle, P. R. & S. v. Boletzky. 1996. Cephalopod populations: definitions and dynamics. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 351: 985–1002.

Boyle, P. R., N. Bailey, T. Fergus Cross, T. F. Cross, E. Boucaud-Camou, H. Troadec, J. Le Bihan, E. Balguerías, M. Morais da Cunha & A. Eleftheriou. 1998. Cephalopod resources dynamics: patterns in environmental and genetic variation. 3 European Marine Science and Technology Conference, Lisbon

(Portugal), 23-27 May 1998. K. G. Barthel, H. Barth, M. Bohle-Carbonell, C. Fragakis, E. Lipiatou, P. Martin, G. Ollier & M. Weydert (ed). 6: 148-151.

Braun, J. G. 1981. Estudios de Producción en aguas de las Islas Canarias: II. Producción de Zooplancton. Bol. Inst. Esp. Oceanog. T6. 89-96.

Brito, A. 1991. *Catálogo de los peces de las Islas Canarias*. Francisco Lemus, Editor S. L. Tenerife. 230 pp.

Brito, A., P. Pascual, J. Falcón, A. Sancho y G. González. 2002. *Peces de las Islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado*. Francisco Lemus, Editor S. L. Tenerife. 419 pp.

Caddy, J. F. 1991. Daily rings on squid statoliths: an opportunity to test standard population models?. In: Jereb, P., S. Ragonese y S.v. Boletzky (Eds.), *Squid age determination using statoliths*. NTR-ITPP Special publication, 1: 53-66.

Castro, J. J. & A. G. Ramos. 2002. The occurrence of *Ranzania laevis* off the Island of Gran Canaria, the Canary Islands, related to sea warming. *Journal of Fish Biology*. 60: 271–273.

Castro, J. J., V. Hernández-García, J.L. Hernández-López, C. Caballero, A. Santana-Ortega, A. Malheiro, R. Cuscó, C. Cuyás, E. Almonacid, Y. Pérez-González, A.G. Ramos, J. Coca, C. Corcoles y U. Ganzedo. 2003. Prospección experimental de los recursos pesqueros profundos en aguas del Archipiélago Canario. Informe Técnico. Viceconsejería de Pesca, Gobierno de Canarias (mimeo).

Castro, J. J., Y. Pérez-González, J. L. Hernández-López, P. De Roeck, E. Almonacid, D. Castro, A. Betancor y M. A. Hernández. 2005. Seguimiento científico del sistema de arrecifes artificiales ubicados en la Bahía de Santa

Águeda (Arguineguín, Gran Canaria)- IV. Informe Técnico. Gobierno de Canarias (mimeo).

Castro, J. J., E. Balguerías, C. Bas y A. P. Solari. 2006. *Sobre la dinámica del pulpo común, Octopus vulgaris* Cuvier, 1797: *hacia un nuevo marco teórico*. Consejería de Educación Cultura y Deportes del Gobierno de Canarias, Las Palmas de Gran Canaria. 65 pp.

Castro Hernández, J. J. y J. L. Hernández López. 1998. *Bioecología y pesca del pulpo (Octopus vulgaris) y del choco (Sepia officinalis) en aguas de Gran Canaria (1ª parte)*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 57 pp.

Cephbase 2005. Spacial Data* on Cephalopods. From Homepage www.Cephbase.utmb.edu Ultima visita: 23 de agosto 2005.

Challier, L. 2005. Variabilité de la croissance des Céphalopodes juvéniles (*Sepia officinalis*, *Loligo forbesi*) et relation avec les fluctuations du recrutement, en Manche. *Thèse Doct. Univ. Caen*. 181 pp.

Challier, L. J. Royer & J. P. Robin. 2002. Variability in age-at-recruitment and early growth in English Channel *Sepia officinalis* described with statolith analysis. *Aquat. Living Resour.* 15: 303-311.

Challier, L., M. R. Dunn & J. P. Robin. 2005. Trends in age-at-recruitment and juvenile growth of cuttlefish, *Sepia officinalis*, from the English Channel. *Journal of Marine Science*. 62. 1671-1682.

Chambers, R.C. & E.A. Trippel. 1996. *Early life history and recruitment in fish populations*. Fish and Fisheries Series, 21. Chapman & Hall, xxxii+596 pp.

Choe, S. 1963. Daily age Marking on the shell of cuttlefishes. *Nature*. 197: 306-307.

Clarke, M. R. 1962. Significance of cephalopods beaks. *Nature*. 193: 560-561.

Clarke, M. R. 1986. *A handbook for the identification of cephalopod beaks*.
Clarke M. R. (ed.). Clarendon Press, Oxford, U. K. 273 pp.

Clarke M. R. 1996. The role of cephalopods in the world's oceans. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 1053-1065.

Clarke, M. R. & E. R. Trueman. 1988. *Paleontology and Neontology of Cephalopoda*, En: Wilbur, K.M. (Ed.). *The Mollusca*. Academic Press Inc. San Diego, California. 12. 355 pp.

Clarke K. R. & R. Warwick. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, U. K. 144 pp.

Clarke, M. R. & P. L. Pascoe. 1998. The influence of an electric light on the capture of oceanic cephalopods by a midwater trawl. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 78: 561-575.

Coelho, M. L. 1984. Review of the influence of oceanographic factors on cephalopod distribution and life cycles. *NAFO Scientific Council Studies*. 9: 47-57.

Collins, M. A., G. M. Burnell & P. G. Rodhouse. 1995. Age and growth of the squid *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 75: 605-620.

Cortez, T., B. Castro & A. Guerra. 1998. Drilling behaviour of *Octopus mimus* Gould. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 193– 203.

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

Davenport, R., S. Neuer, A. Hernández-Guerra, M. Rueda, O. Llinás, G. Fischer y G. Wefer. 1999. Seasonal and interannual pigment concentration in the Canary Islands region from CZCS data and comparison with observations from ESTOC. *Int. J. Rem. Sens.* 20(7): 1419-1433.

Dawe, E. G., E. B. Colbourne & K. F. Drinkwater. 2000. Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *ICES J. Mar. Sci.* 57. 1002-1013.

Denis V., J. Lejeune & J. P. Robin. 2002. Spatio-temporal analysis of commercial trawler data using general additive models: patterns of loliginid squid abundance in the north-east Atlantic. *Journal of Marine Science*, 59: 633–648.

Denton, E. J. & D. W. Taylor. 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 44. 203-207.

Denton, E. J. & J. B. Gilpin-Brown. 1961. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. *Journal of the Marine Biological association of the U. K.* 41: 352-363.

Domingues, P. M., A. Sylkes & J. Andrade. 2001. The use of *Artemia* sp. Or mysids as food source for hatchling of the cuttlefish (*Sepia officinalis* L.), effects on growth and survival throughout of life cycle. *Aquac Intern.* 9: 319-331.

Domingues, P., A. Sykes & J. P. Andrade. 2002. The effects of temperature in the life cycle of two consecutive generations of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), cultured in the Algarve (South Portugal). *Aquac Intern.* 11: 225-242.

Domingues, P. M., V. Bettencourt & A. Guerra. 2006. Growth of *Sepia officinalis* in captivity and in nature. *Vie et Milieu. Life & Environmental*. 56(2): 109-120.

Domínguez, P., G. Gaxiola Cortés y C. Rosas Vázquez. 2004. Alimentación y Nutrición de Moluscos Cefalópodos: Avances Recientes y Perspectivas Futuras. En: *Avances en Nutrición Acuícola VII. Memorias del VII Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. 16-19 Noviembre, 2004. Cruz Suárez, L. E., Ricque Marie, D., Nieto López, M. G., Villarreal, D., Scholz, U. y González, M. 2004. (ed.). Hermosillo, Sonora, México: 575-616.

Ekman, V. 1905. On the influence of the earth's rotation on ocean currents. *Arch. Math. Astron. Phys.* 2(11).

Evans, R. H., D. R. McLain & R. A. Bauer. 1981. Atlantic Skipjack Tuna: Influences of Mean Environmental Conditions on their Vulnerability to Surface Fishing Gear. *Mar. Fish. Rev.* 43 (6): 1-11.

FAO. 2004. Total production 1970-2002. FAO Homepage (former FAO Yearbook of fisheries statistic. "Catches and landings"). www.FAO.org. Última visita: 30 de diciembre de 2004.

Forsythe, J. W. 1993. A working hypothesis of how seasonal temperature change may impact the field growth of young cephalopods. In: *Recent advances in fisheries biology*. Okutani, T., O'Dor, R. K. y Kubodera, T. (eds.). Tokai University Press, Tokyo. pp. 133-143.

Forsythe, J. W. & W. F. Van Heukelem. 1987. Growth. In P. R. Boyle (ed). *Cephalopods life cycles*. Vol. I. Species account. Academic Press, London: 135-156.

Fuentes, L. y J. Iglesias. 2001. Influencia del tipo de presa viva en las primeras fases del cultivo de sepia *Sepia officinalis* L., 1758. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 17 (3 y 4): 327-331.

Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.). *Fish Physiology*. Vol. 6. Academic Press. New York. 1 - 98.

Gancedo-López, U. 2005. *Efecto de las variaciones climáticas en la distribución espacio-temporal de Thunnus thynnus thynnus* (Linnaeus 1758) y *Thunnus alalunga* (Bonnaterre 1788) en el Océano Atlántico. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, España.

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

Glowka, L., F. Burhelne-Guilmin, H. Synge y J. MacNeely. 1996. *Guía del Convenio Sobre la diversidad Biológica*. Programa de Biodiversidad de la UICN Centro de Derecho Ambiental. 179 pp.

Gobierno de Canarias. 2003. *Ley 17/2003, de 10 de abril, de Pesca de Canarias*. Consejería de Agricultura y Pesca. Gobierno de Canarias. 34 pp.

González, A. F. & A. Guerra. 1996. Reproductive biology of the short-finned squid *Illex coindetti* (Cephalopoda: Ommastrephidae) of the northeastern Atlantic. *Sarsia*. 81: 107-118.

González Ramos, A. J. 1992. Bioecología del listado (*Katsuwonus pelamis* Linnaeus, 1758) en el área de Canarias: modelo de gestión y explotación mediante el uso de la teledetección. Memoria Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 196 pp.

González Pajuelo, J. M. 1997. *La pesquería artesanal canaria de especies demersales: análisis y ensayo de dos modelos de evaluación*. Memoria tesis doctoral, Universidad de las Palmas de Gran Canaria. 347 pp.

Gouver, D. & F. V. Vincent. 1996. The mechanical design of the cuttlebone and its bathymetric implications. *Biomimetics*. 4(1): 37-57.

Gouyen, J. & B. O' Riordan. 2001. Economic ecology: An experiment with cuttlefish in South Brittany shows that it is possible to harmonize economy and ecology. *Samudra*. April 2001: 37-39.

Guerra, A. 1979. Distribución y abundancia de *Octopus vulgaris* en el Atlántico centro-oriental (26° 10' N – 23° 30' N). Pages 83-97. In: FAO Report of the *ad doc* Working Group on the assessment of cephalopod stock. CECAF/ECAF Series 78/11.

Guerra, A. 1982. Reflexiones sobre la distribución geográfica de *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). Actas del IV Congreso Nacional de Malacología. Gijón, 11 a 13 de septiembre de 1982. 18 pp.

Guerra, A. 1992. Mollusca, cephalopoda. En: *Fauna Ibérica*. Vol. 1. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. pp 327, 12 h lám.

Guerra, A. 2006a. Ecology of *Sepia officinalis*. *Vie et Milieu. Life & Environment*. 56(2): 97-107.

Guerra, A. 2006b. Estrategias evolutivas de los cefalópodos asociadas. *Investigación y Ciencia*. 355: 50-59.

Guerra Sierra A. y J. L. Sanchez Lizaso. 1998. *Fundamentos de Explotación de Recursos Vivos Marinos*. Ed. Acribia. Zaragoza. 249 pp.

Guerra, A. & B. Castro. 1988. On the life cycle of *Sepia officinalis* (Cephalopoda, Sepioidea) in the ria de Vigo (NW Spain). *Cah. Biol. Mar.*, 29: 395-405.

Guerra, A., M. Pérez-Losada, F. Rocha & A. Sanjuán. 2001. Species differentiation of *Sepia officinalis* and *Sepia hierredda* (Cephalopoda: Sepiidae) based on morphological and allozyme analyses. *Mar. Biol. Ass.* 81: 271-281.

Hanlon, R. T. & J. B. Messenger. 1996. *Cephalopod behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts. 232 pp.

.Hanlon, R. T., S. A. Ament & H. Gabr. 1999. Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda). *Marine Biology*. 134: 719-728.

Hanlon, R. T., M. J. Naud, P. W. Shaw & N. J. Navenhand. 2005. Behavioural ecology: Transient sexual mimicry leads to fertilization. *Nature*. 433 (7023):212.

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

Harvey, J. 1982. θ -S relationships and water masses in the eastern North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 29. 1021-1033.

Hatanaka. H. 1979a. Geographical distributions of two species of *Sepia officinalis* Linneoff the northwest Coast of Africa. *FAO, CECAF-ECAF Series*, 78/II: 55-62.

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

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 Sahara Bank. ICES C.M. 1994/K:29. Mimeo.

Hernández García, V., J. J. Castro, A. Santana y E. Blanco. 1996. On the cephalops fishery off the southwest of Gran Canaria (Canary Islands, Spain). *International Council for Exploration of the Sea*. 8 pp.

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

Hernández-Guerra, A., J. Arístegui, M. Cantón & L. Nykjaer. 1993. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using CZCS data. *Int. J. Rem. Sens.* 14(7): 1431-1437.

Hernández-Guerra, A., F. López-Laatzén, F. Machín, D. de Armas & J. L. Pelegrí. 2001. Water masses, circulation and transport in the eastern boundary current of the North Atlantic subtropical gyre. *Sci. Mar.* 65(S1): 177-186.

Hernández-León, S. 1988. Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind-shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J. Plankton Res.* 10: 1141-1154.

Hernández-León, 1998. Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.* 7: 252-257.

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

Hernández-León, S., J. Arístegui, M. Gómez, S. Torres, C. Almeida, M. F. Montero & A. Ojeda. 1998. Mesozooplankton metabolism and its effects on chlorophyll and primary production in slope waters of the Canary Islands. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*. 74: 57-68.

Hernández-León, S., M. Gómez, M. Pagazaurtundua, A. Portillo-Hahnefeld, I. Montero & C. Almeida. 2001. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res.* 48: 1071-1092.

Hernández López, J. L. 2000. *Biología, ecología y pesca del pulpo común ("Octopus vulgaris", Cuvier 1797) en aguas de Gran Canaria*. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria, España. 210 pp.

Hewitt, R. A. & B. Stait. 1988. Seasonal variation in septal spacing of *Sepia officinalis* and some Ordovician actinocerid nautiloids. *Lethaia*. 11: 383-394.

Hofmann, E. E., & T. M. Powell. 1998. Environmental variability effects on marine fisheries four case histories. *Ecol. Applic.*, 8(1 Supp): 23–32.

Hun Baeg, G., Y. Sakurai & K. Shimazaki. 1993. Maturation Processes in female *Loligo bleekeri* Keferstein (Mollusca: Cephalopoda). *Veliger*. 36: 228-235.

Hurst, H. 1951. Long-Term Storage Capacity of Reservoirs. *Transactions of the American Society of Civil Engineering*. 116: 770-799.

Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. Chapman and Hall. Fish and Fisheries Series 16. Cornwall, xiii+455 pp.

Katara, I. & A. Palialexis. 2003. Relations among fisheries and environmental data in Greek seas using remote sensing and GIS. 7th. Abstracts Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries, Chersonissos, Greece, 6-9 May. Perilipseis. p. 193.

Khromov, D. N. 1998. Distribution patterns of Sepiidae. In: Voss N. A., Vecchione M., Toll R. B. & Sweeney M. J. Systematics and Biogeography of Cephalopods. *Smith Cont. Zool.* 586: 191-206.

Koueta, N., B. G. Castro & E. Boucaud-Camou. 2000. Biochemical indices for instantaneous growth estimates in young cephalopod *Sepia officinalis* L. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 1-7.

Koueta, N. & E. Boucaud-Camou 2003. Combined effects of photoperiod and feeding frequency on survival and growth of juvenile cuttlefish *Sepia officinalis* L. In experimental rearing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296: 215-226.

Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, (Ed.), Oxford. 420 pp.

Le Goff, R., E. Gauvrit, G. Pinzon du Sel & J. Daguzan. 1998. Age group determination by analysis of the cuttlebone of cuttlefish *Sepia officinalis* L. in reproduction in the bay of Biscay. *J. Moll. Stud.* 64 : 183-193.

Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.

Lu, C. C. 1998. Use of sepiion in the taxonomy of Sepiidae (Cephalopoda: Sepioidea) with an emphasis on the Australian fauna. In: Voss N. A. Vecchione M., Toll R. B., Sweeney M. J. (Eds.). Systematic and Biogeography of Cephalopods. *Smithsonian Contr. Zool.* 586: 207-214.

Machín-Jiménez, F. J. 2003. Variabilidad espacio temporal de la Corriente de Canarias, del afloramiento costero al noroeste de África y de los intercambios atmósfera-océano de calor y agua dulce. PhD. Thesis Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 130 pp.

Mancera-Rodríguez, N. 2000. Estudio de la biología, ecología y pesquería de "*Stephanolepis hispidus*" (Linnaeus, 1766) (Pisces: Monacanthidae) en aguas de Canarias. Tesis Doctoral Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 302 pp.

Mangold, K. 1966. *Sepia officinalis* de la Mer Catalane. *Vie Milleu A.* 17: 961-1012.

Mangold, K. & S. v. Boletzky. 1987. Cephalopodes. In: Fischer W., Schneider, M. And Bauchot M. L. (eds.). Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. FAO, Rome. Pp 633-714.

Mangold-Wirz, K. 1963. Biologic des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13: 1-285.

Mascareño, D. 1972. Algunas consideraciones oceanográficas en aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, (No. 158), 1(2) :1-79.

Maxwell, M. R. 1998. Evidence for multiple spawning by squids (*Loligo pealei*) in captivity. *Biological Bulletin*. 195: 225-226.

Melnychuk, M., S. Guenette, P. Martín-Sosa & E. Balguerías. 2001. *Fisheries in the Canary Islands, Spain*. Zeller, D. (ed.). Vancouver, BC, Canada. 221-224.

Mittelstaedt, E. 1991. The ocean boundary along the northwest African coast: circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Progress in Oceanography*, 26: 307-355.

Molina, R. y F. L. Laatzén. 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. Laatzén. 1989. Hidrografía de la Región Canaria. Campaña « Canarias I ». *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5(2) :71-86.

Moltschaniwskyj, N. A. 2004. Understanding the process of growth in cephalopods. *Mar. Fresh. Res.* 55 : 379-386.

Moltschaniwskyj, N. A. & P. Martínez. 1998. Effect of temperature and food levels on the growth and condition of juvenile *Sepia elliptica* (Hoyle, 1885): an experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 229: 289–302.

Montero, M. F. 1993. Respiración y actividad ETS en micrplancton marino. Variabilidad del ETS en aguas de Canarias. PhD thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Spain. 194 pp.

Munro, J. L. 1974. The mode of operation of Antillean fish traps and the relationships between ingress, escapement, catch and soak. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 35(3): 337-350.

Naef, A. 1923. Die Cephalopoden. *Fauna and Flora des Golfes von Neapel*. 35A: 149-863.

Natsukari, Y., S. Hirata & M. Washizaki. 1991. Growth and seasonal changes of cuttlebone characters of *Sepia esculenta*. In: Boucaud-Camou E. (ed.). Actes

du premier symposium international sur la seiche. Université de Caen. pp. 49-67.

Naud, M., R. T. Hanlon, K. C. Hall, P. W. Shaw & J. N. Havenhand. 2004. Behavioural and genetic assessment of reproductive success in a spawning aggregation of the Australian giant cuttlefish, *Sepia apama*. *Anim. Behav.* 67(6):1043-1050.

Naud, M. J., P. W. Shaw, R. Hanlon & J. N. Havenhand. 2005. Evidence for biased use of sperm sources in wild female giant cuttlefish (*Sepia apama*). *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.* 272 (1567):1047-1051.

Neige, P. 2003. Spacial pattern of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World. *J. Biogeogr.* 30: 1125-1137.

Neige, P. 2006. Morphometrics of hard structures in cuttlefish. *Vie et Milieu. Life & Environment.* 56(2): 121-127.

Nesis, K. N. 1995. Mating, spawning, and death in oceanic cephalopods: a review. *Ruthenica.* 6 (1): 23-64.

Nesis, K. N. 2003. Distribution of recent cephalopoda and implications for plio-pleistocene events. In: *Coleoid cephalopods through time*. Warnke K., Keupp H., Boletzky S. v., eds. Berlín. 199-224.

Nixon, M. & K. Mangold. 1998. The early life of *Sepia officinalis*, and the contrast with that of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda). *J. Zool. Lond.* 245: 407-421.

O'Dor, R. K. & M. J. Wells. 1987. Energy and nutrient flow in cephalopods. In: Boyle, P.R. (Ed.), *Cephalopods Life Cycles*. Vol II. Comparative reviews. Academic Press, London. 109-133.

O'Dor, R. K. & E. G. Dawe. 1998. *Illex illecebrosus*. In: Rodhouse P. G., E. G. Dawe, & R. K. O'Dor, (eds.), Squid Recruitment Dynamics. *FAO Fisheries Technical Paper*. 376: 77-104.

O'Dor, R. K., S. Adamo, J. P. Aitken, Y. Andrade, J. Finn, R. T. Hanlon & G. D. Jackson. 2002. Currents as environmental constraints on the behavior, energetics and distribution of squid and cuttlefish. *Bulletin of Marine Science* 71(2): 601-617.

Oppenheim, A. V. & R. W. Schaffer. 1975. *Digital Signal Processing Prentice-Hall*. 556 pp.

Osenberg, C.W., C.M. St. Mary, J.A. Wilson & W.J. Lindberg. 2002. A quantitative framework to evaluate the attraction- production controversy. *ICES J. Mar. Sci.* 59: S214-S221.

Pascual, E. 1978. Crecimiento y alimentación de tres generaciones de *Sepia officinalis* en cultivo. *Inv. Pesq.* 42: 421-442.

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

Pedlosky, J. 1987. *Geophysical Fluid Dynamics*. Springer-Verlag. New York, 705 pp.

Pelc, G. T. 2004. The in situ relationships between season of hatching, growth and condition in the southern calamary, *Sepioteuthis australis*. *Marine and freshwater research*. 55 (4). 429-438.

Pelegrí, J. L., J. Arístegui, L. Cana, M. González-Dávila, A. Hernández-Guerra, S. Hernández-León, A. Marrero-Díaz, M. F. Montero, P. Sangrá & M. Santana-

Casiano. 2005a. Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off northwest Africa: water recirculation and offshore pumping of organic matter. *Journal of Marine Systems*. 54(2005):3-37.

Pelegrí, J. L., A. Marrero-Días, A. W. Ratsimandresy, A. Antoranz, J. Cisneros-Aguirre, C. Gordo, D. Crisolía, A. Hernández-Guerra, I. Láiz, A. Martínez, G. Parrilla, P. Pérez-Rodríguez, A. Rodríguez-Santana & P. Sangrà. 2005b. Hydrographic cruises off northwest Africa: the Canary Current and the Cape Ghir filament. *J. Mar. Syst.* 54: 39-63.

Pereiro, J. A. 1982. Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanog.* 1.

Pérez, F. F., L. Mintrop, O. Llinás, M. González-Dávila, C. G. Castro, M. Alvarez, A. Körtzinger, M. Santana-Casiano, M. J. Rueda & A. F. Ríos. 2001. Mixing análisis of nutrients, oxygen and inorganic carbon in the Canary Islands region. *J. Mar. Syst.* 28: 183-201.

Pérez-López, C. 2001. *Técnicas Estadísticas con SPSS®*. Prentice Hall (ed.). Madrid, España. 571 pp.

Piatkowski, U., G. J. Pierce & M. Morais da Cunha. 2001. Impact of cephalops in the food chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. *Fisheries Research*. 52: 5-10.

Pierce, G. J. & P. R. Boyle. 2003. Empirical modelling of interannual trends in abundance of squid (*Loligo forbesi*) in Scottish waters. *Fisheries Research*. 59(3). 305-326.

Pitcher, T. J. & P. J. B. Hart. 1982. *Fisheries Ecology*. Chapman and Hall (Ed.) London. 414 pp.

Pollard, R. T. & S. Pu. 1995. Structure and circulation of the upper Atlantic Ocean northeast of the Azores. *Prog. Oceanogr.* 14 : 443-462.

Rasero, M., 1996. Biología y Ecología de *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda, Ommastrephidae) en el mar de Galicia. PhD. Thesis, Universidad de Santiago de Compostela, España.

Rasero, M., A. F. González & A. Guerra. 1995. Spawning pattern and fecundity of the ommastrephid squid *Todaropsis eblanae* in northeastern Atlantic waters. *ICES C.M.1995/K: 9*. 18 pp.

Ré, P. & L. Narciso. 1994. Growth and cuttlebone microstructure of juvenile cuttlefish, *Sepia officinalis* L., under controlled conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177: 73-78.

Reynolds, R. W. & T. M. Smith. 1994. "Improved global sea surface temperature analyses". *J. Climate*. 7: 929—948. In: <http://iri.columbia.edu/>. 2005. Última visita: noviembre 2005.

Richard, A. 1969. The part played by temperature in the rhythm of formation of markings on the shell of cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) (Cephalopoda, Mollusca). *Experientia*. 25: 1051-1052.

Richard, A. 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). Thèse N° 243. Université Lille. France.

Richard, A. 1972. La coquille de *Sepia officinalis*: Series et interstries, leurs variations en rapport avec l'écologie de l'animal. *Haliotis*. 2 (2): 195-202.

Rico, V., J. I. Santana y J. A. González. 2002. *Técnicas de pesca artesanal en la isla de Gran Canaria*. Monografías del Instituto Canario de Ciencias Marinas.

Instituto Canario de Ciencias Marinas, Dirección General de Universidades e Investigación, Consejería de Educación, Cultura y Deportes (Gobierno de Canarias). 3. 296 pp + anexos.

Robichaud, D., W. Hunte, & M. R. Chapman. 2000. Factors affecting the catchability of reef fishes in Antillean fish traps. *Bull. Mar. Sci.* 67(2): 831-844.

Rocha, F. & A. Guerra. 1996. Signs of an extended and intermittent terminal spawning in the squid *Loligo vulgaris* Lamarck and *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 207: 177-189.

Rocha, F., A. Guerra, R. Prego & U. Piatkowski. 1999. Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician waters (NW Spain). *Journal of Plankton Research*. 21(1): 21-33.

Rocha, F., A. Guerra & A. F. González. 2001. A review of the reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.* 76: 291-304.

Rodríguez-Roda, J. y B. Andreu. 1973. Contribución al estudio de la biometría de la albacora, *Thunnus alalunga* (Bonnaterre), del Atlántico noroeste y sus zonas de pesca. *Inv. Pesq.* 37(3): 641-664

Roper, C. F. E., M. Sweeney & C. Nauen. 1984. *Cephalops of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Species of Interest to Fisheries*. FAO Species Catalogue 3 (125). pp 47-49.

Roper, C.F.E. & M.J. Sweeney. 1981. *Cephalopods*. In: FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern 1981 central Atlantic, fishing areas 34,47 (in part); Fischer, G. Bianchi & W.B. Scott (ed.), W. Canada Funds-in-Trust. Ottawa, Dept. Fisheries and Oceans Canada, by arrangement with FAO of the United Nations. Vol.6. pág.var.

Sainz, J. 1990. Cuttlebone development in *Sepia officinalis*. 1990. *Pacific Science*. Abstract of papers. 44: 194-195.

Sakurai, Y., H. Kiyofuji, S. Saitoh, T. Goto & Y. Hiyama. 2000. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 24-30.

Sangrà, P. 1995. *Perturbación de un flujo geofísico por un obstáculo: aplicación a la Isla de Gran Canaria*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. 201 pp.

Sauer, W. H. & M. R. Lipinski. 1990. Histological validation of morphological stages of sexual maturity in Chokker Squid *Loligo vulgaris reynaudii* D 'Orb (Cephalopoda: Loliginidae). *South African Journal of Marine Science*. 9: 189-200.

Schmidt-Nielsen, K. 1990. *Animal physiology. Adaptation and environment*. 4th. Edition. Cambridge University Press. Cambridge. 602 pp.

Schnack, D. 2005. *New Approach to the Dynamics of Fish and Squid Population*. In: IFM-GEOMAR Report. Andreas Villwock (ed.). Leibniz Institute of Marine Sciences, Kiel, Germany. 47-50.

Send, U., R. Beardsley & C. Winant. 1987. Relaxation from upwelling in the Coastal Ocean Dynamics Experiment. *J. Geophys. Res.* 92(C2): 1683-1698.

Send, U. 1989. Vorticity and instability during flow reversals on the continental shelf. *J. Phys. Oceanogr.* 19(12): 1620-1633.

Soto, C. G. 2002. The potential impacts of global climate change on marine protected areas. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 11: 181-195.

Sweeney, M. J., C. F. E. Roper, K. M. Mangold, M. R. Clark, & S. v. Boletzky. 1992. "Larval" and juvenile cephalopoda: a manual for their identification. *Smithsonian Contributions to Zoology* 513. 282 pp.

Tirado Narváez, C., A. Rodríguez de la Rúa Franch, Ma. A. Bruzón Gallego, J. L. López Linares, C. Salas Casanova e I. Márquez Pascual. 2003. *La reproducción del pulpo (Octopus vulgaris) y el choco (Sepia officinalis) en la costa andaluza*. Junta de Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca. Sevilla. 159 pp.

Torriani, L. 1978 (1592). Descripción de las Islas Canarias. Goya Ediciones. Sta. Cruz de Tenerife, 298 pp

Van Heukelem, W. F. 1983. *Octopus cyanea*. En: Boyle, P.R. (Ed.), Cephalopods Life Cycles. Vol I. Species Accounts. Academic Press, London. pp. 267-276.

Villanueva, R., 1995, Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 52: 2639-2650.

Villanueva, R., C. Nozais & S.v. Boletzky. 1995. Planktonic life of the octopuses. *Nature*. 377(6545): 107.

Vecchione, M., C. F. Roper, M. J. Sweeney & C. C. Lu. 2001. Distribution, Relative Abundance and Developmental Morphology of Paralarval Cephalopods in the Western North Atlantic Ocean. *NOAA Technical Report NMFS* 152. 1-54

Wang, J., G. J. Pierce, P. R. Boyle, V. Denis, J. P. Robin & J. M. Bellido. 2003. Spatial and temporal patterns of cuttlefish (*Sepia officinalis*) abundance and

environmental influences – a case study using trawl fishery data in French Atlantic coastal, English Channel, and adjacent waters. *ICES Journal of Marine Science*. 60: 1149–1158.

Watanuki, N., T. Iwashita & G. Kawamura. 2000. Cuttlefish spawning and visually mediated entry into basket traps. *Fisheries Science*. 66: 185-189.

Watson, R., C. Revenga & Y. Kura. 2006a. Fishing gear associated with global marine catches I. Database development. *Fisheries Research*. 79: 97–102.

Watson, R., C. Revenga & Y. Kura. 2006b. Fishing gear associated with global marine catches I. Database development. *Fisheries Research*. 79: 103–111.

Young, S. G. & A. W. Bowman. 1995. Nonparametric analysis of covariance. *Biometrics*. 51. 920–931.

Zar, J. H. 1968. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *Bioscience*. 18(12). 1118-1120.

Zielinski, S., F. J. Sartoris, & H. O. Pörtner. 2001. Temperature Effects on Hemocyanin Oxygen Binding in an Antarctic Cephalopod. *Biol. Bull.* 200: 67–76.