

## EFFECTOS DO CLIMA SOBRE O POLBO COMÚN

J. Otero, A. F. González, A. Guerra e X. A. Álvarez-Salgado

CSIC Instituto de Investigacións Mariñas  
Eduardo Cabello 6, 36208 Vigo.  
Correo\_e: jotero@iim.csic.es

### RESUMO

O polbo común, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, é unha especie amplamente explotada e con importancia socioeconómica dentro das pesqueiras artesanais do litoral galego. O seu ciclo reprodutivo está adaptado ao patrón de ventos do sistema de afloramento galego. As femias poñen maioritariamente os ovos na primavera, e durante o final do verán e principios do outono ten lugar o máximo de eclosión. Esta estratexia evita os meses de afloramento máis intensos e asegura a presenza de acabados de nacer cando o sistema aínda é produtivo. A abundancia de larvas incrementábase co descenso episódico das concentracións de nitrato, amonio e clorofila. Estas condicións danse durante a relaxación dos eventos de afloramento, cando os sales nutrientes se utilizan para producir materia orgánica que se transfere na cadea trófica. O recrutamento acontece ao principio do verán e o groso da biomasa explotable está dispoñible o ano seguinte. Usando a serie temporal máis longa dispoñible de capturas artesanais de polbo en Galicia, de 1994 a 2007, observouse que o patrón, tanto estacional como episódico, do vento que sopra na costa é quen de explicar un 82% das flutuacións interanuais nas capturas. Polo tanto, o ciclo biolóxico do polbo común nas costas galegas está axustado ás condicións meteorolóxicas e oceanográficas imperantes nesta área, as cales inflúen decisivamente sobre a súa fase larvaria, dando lugar a variacións nas capturas.

### SUMMARY

The common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier 1797, is an important species and has great social and economic impact in the small-scale fishery context of Galicia (NW Spain). The reproductive life cycle of *O. vulgaris* is coupled to the coastal wind-driven upwelling, in such a way that females spawn prior to spring months, before the upwelling season, and hatching takes place from late summer to early autumn. This life strategy avoids the periods of most intense upwelling, and ensures that the early hatched larvae are present in the water column when the ecosystem is still productive. Larvae abundance increases while nitrate, ammonium and chlorophyll decrease. These conditions occur at the relaxation phase of upwelling events when nutrient salts are consumed to produce biogenic matter which is transferred through the food web. Recruitment occurs at the beginning of summer and the bulk of the exploitable biomass would be available the following year. Using the longest time-series available for the traditional catch of octopus in Galicia, from 1994 to 2007, we observed that the seasonal as well as episodic coastal wind patterns would explain up to 82% of the interannual variations in the fishery. We conclude that the common octopus life cycle in Galician waters depends on the local meteorology and oceanography that affects the planktonic stage leading to catch variations.

### INTRODUCCIÓN

Os cambios nas condicións climáticas teñen influencia sobre unha grande variedade de procesos ecolóxicos, tanto en ecosistemas terrestres como mariños. Estes efectos operan a través da

alteración de variables meteorolóxicas locais como a temperatura, o vento ou as correntes, e influirán sobre as pautas de reprodución, recrutamento, crecemento e migración das especies (Stenseth e cols., 2004). Á variación natural do clima temos que lle engadir o cambio climático antropoxénico, do cal existen xa evidencias en todo tipo de ambientes, incluíndo o medio mariño (Harley e cols. 2006). A variabilidade nas poboacións de organismos mariños, así como as actividades pesqueiras, están intimamente ligadas á dinámica do clima, que, de forma xeral, afectará directa, indirectamente ou de xeito integrado ás distintas especies e comunidades (Stenseth e cols., 2004). Os efectos da variación climática e a sobrepesca son patentes e poden xerar alteracións de baixa frecuencia nas poboacións (Lotze e cols., 2006); por outra parte, as variacións anuais, é dicir, as oscilacións de alta frecuencia, son principalmente inducidas por cambios rexionais no ambiente e factores bióticos como a competencia ou o canibalismo (Hjermann e cols., 2007). Os efectos atmosféricos son particularmente evidentes en sistemas de afloramento costeiro e sobre pequenos peláxicos, aínda que tamén son constatables en todo tipo de especies e comunidades (véxase a revisión Lehodey e cols., 2006). En calquera caso, a magnitude relativa destes efectos é controvertida (véxase a revisión de Frank e cols., 2007).

## *Cefalópodos e factores ambientais*

Ao mesmo tempo que moitas poboacións de peixes se reducen como consecuencia da sobreexplotación, hai evidencias que suxiren que as poboacións de cefalópodos (principalmente de luras e potas) se incrementan debido a que se reduce a presión depredadora e a competencia polo alimento (Boyle e Rodhouse, 2005). A maioría dos cefalópodos, todos os que se explotan industrialmente, son animais de vida breve, con crecemento rápido, semélparos, ecoloxicamente oportunistas e que presumiblemente responden con rapidez aos cambios nas condicións ambientais. As súas poboacións son máis lábiles que as de especies de peixes de vida longa debido á ausencia de varias clases anuais vivindo de forma contemporánea. Estas características, ademais de posuíren, na maior parte das especies, unha fase larvaria peláxica –o termo apropiado e paralarva (Young e Harman, 1988), aínda que utilizaremos larva por simplicidade– e seren moi susceptibles aos cambios na temperatura (por exemplo, no crecemento; Forsythe, 2004), fan destes organismos un bo modelo para entender o impacto dos cambios climáticos sobre procesos fisiolóxicos, interaccións, recrutamento, abundancia, etc.

En terminoloxía pesqueira, recrutamento significa o número de individuos que alcanza un estado específico do seu ciclo vital, facéndose entón vulnerables a unha determinada arte de pesca. Na práctica, trátase dunha medida relativa do éxito da reprodución e a súa contribución á continuidade da poboación. Este proceso presenta unha gran variabilidade e, ademais de depender do estado de condición dos proxenitores que determina a súa fecundidade, está supeditado á supervivencia das larvas, que na maioría dos organismos mariños habitan no plancto durante un período variable. A supervivencia larvaria está condicionada por factores bióticos, tales como depredadores, parásitos, fontes primarias de alimentación; e abióticos, como temperatura, salinidade, correntes, interaccións océano-atmósfera, particulares do medio en que habitan. Se as condicións que se dan no ambiente e a forma en que son gobernadas son adecuadas, a supervivencia será elevada, pero no momento en que son anómalas respecto de anos anteriores ou alteradas debido a cambios de calquera natureza no sistema, as poboacións poden ver minguado o seu número de compoñentes, e mesmo chegar a sufrir colapsos e variacións a escala global. Os cefalópodos non son alleos a esta pauta xeral. Iso débese fundamentalmente a que as poboacións explotadas de cefalópodos adoitan estar compostas por enteiro de animais recentemente recrutados de idade similar, sendo infrecuente o solapamento de clases anuais, aínda que poidan existir pequenas cohortes ou microcohortes, sobre todo se o período de freza é longo e a posta non é totalmente sincrónica. É dicir, que a biomasa



total de fracción explotada de poboación de cefalópodos se renova na práctica anualmente. Esta simplicidade demográfica faínos máis susceptibles ás variacións climáticas, co que, presumiblemente, o uso de variables ambientais debe constituír unha ferramenta útil para predicir o recrutamento, coa súa consecuenta abundancia poboacional, e xestionar as pesqueiras destas especies (Agnew e cols., 2002).

Descríbóronse numerosas relacións entre factores físicos e recrutamento ou índices de abundancia en poboacións de cefalópodos ao longo do planeta (Boyle e Rodhouse, 2005; táboa 1). Non obstante, os mecanismos directos causantes das flutuacións nos *stocks* apenas se coñecen. Ademais, a maioría dos estudos realizados centráronse en grandes poboacións de luras e potas ligados a vastos sistemas de correntes e utilizando variables ambientais doadamente accesibles, como a temperatura superficial do mar. Así, describiuse que o recrutamento da lura da Patagonia (*Loligo gahi*) nun ano determinado depende da temperatura superficial do mar no mes de outubro do ano anterior (Agnew e cols., 2002); e, na Canle da Mancha as capturas estacionais de lolixínidos están relacionadas coa temperatura superficial anual media (Robin e Denis, 1999). De xeito similar, en augas de Xapón, as flutuacións nas capturas da pota rombo (*Thysanoteuthis rhombus*) están intimamente relacionadas coa temperatura, a salinidade e o nivel do mar (Miyahara e cols., 2005). Por outra parte, Dawe e cols. (2007) tamén documentaron respostas opostas ás variacións oceanográficas de dúas especies simpátricas, a lura de Boston (*Loligo pealeii*) e a pota do norte (*Illex illecebrosus*), en augas do noroeste Atlántico. Así mesmo, tamén se describiron relacións entre a variabilidade dunha poboación determinada de cefalópodos e patróns de variabilidade climática de longa escala. De particular interese son a oscilación do atlántico norte (NAO, nas súas siglas en inglés) e a oscilación do sur-El Niño (ENSO, nas súas siglas en inglés). Estes patróns recollen as grandes variacións climáticas ao longo do planeta, e os seus efectos sobre ecosistemas mariños son ben coñecidos (Stenseth e cols., 2004). No referente aos cefalópodos, Dawe e cols. (2000) identificaron unha relación entre a abundancia de *Illex illecebrosus* e a NAO. Así mesmo, Sims e cols. (2001) relacionaron os cambios migratorios de *Loligo forbesi* coas diferentes fases da NAO; e Waluda e cols. (1999) conclúen que as variacións en *Illex argentinus* teñen que ver, probablemente, coa ENSO.

A pesar das múltiples relacións atopadas, desentrañar os mecanismos físicos que regulan directamente a puxanza da clase anual en poboacións de cefalópodos está nos seus primeiros pasos. Bakun e Csirke (1998) propuxeron un conxunto de hipóteses acerca de como a variabilidade nos ecosistemas mariños podería causar oscilacións interanuais en *stocks* de omastrefidos nos que o recrutamento dependería dun ou máis factores como vento, transporte de Ekman, abundancia de presas e encaixe-desencaixe, depredación, enfermidades, etc. Desta forma, a maioría dos estudos hipotetizan e propoñen efectos directos e indirectos sobre as áreas de reprodución e as primeiras fases de desenvolvemento que serán determinantes para o recrutamento e, posteriormente, para a biomasa pescable (Sakurai e cols., 2000). Así, o efecto das correntes afectaría ao desenvolvemento embrionario, á dispersión e ao crecemento das primeiras fases ontoxénicas (por exemplo, Dawe e cols., 2007); os cambios na temperatura superficial do mar favorecerían hábitats axeitados para a eclosión (por exemplo, Waluda e Rodhouse, 2006), e a presenza de presas óptimas sería determinante para incrementar a supervivencia larvaria (por exemplo, Kang e cols., 2002).

Os sistemas de afloramento costeiro, situados na marxe oriental dos océanos, son áreas moi produtivas onde se concentran as maiores pesqueiras mundiais (Pauly e Christensen, 1995). Estes sistemas sofren perturbacións ambientais de curto termo que lle afectan á toda a cadea trófica en función da inxección inicial de augas subsuperficiais ricas en sales nutrientes. Bakun (1996) agrupou en tres clases principais aqueles procesos que se deben combinar para favorecer hábitats reprodutivos axeitados: enriquecemento, concentración e retención. En sistemas de afloramento costeiro, que por definición son áreas dispersivas, tense que chegar a un balance óptimo para facer que os sales nutrientes estean dispoñibles para aumentar a produtividade biolóxica, que a estabilidade da columna

de auga favoreza a concentración de partículas e que as larvas non sexan transportadas fóra das zonas adecuadas para completar o seu ciclo de vida. Nestes sistemas habitan grandes poboacións de cefalópodos que se ven influídas pola variabilidade destes procesos. Por exemplo, na corrente de Perú a abundancia do potón do Pacífico (*Dosidicus gigas*) está relacionada coas oscilacións do afloramento ligado á ENSO, que goberna os ciclos de produción primaria e secundaria, o transporte larvario, a dispoñibilidade de presas e o sostemento de hábitats axeitados para os adultos (Waluda e Rodhouse, 2006). Na corrente de California, as oscilacións da lura opalina (*Loligo opalescens*) están relacionadas coa temperatura, que establece as variacións anuais na poboación como resultado dunha combinación de dispoñibilidade de presas e taxas metabólicas (Zeidberg e cols., 2006). Na zona de afloramento sudafricana, Roberts (2005) propuxo que as variacións nas capturas da lura do Cabo (*Loligo vulgaris reynaudii*) dependen do transporte larvario a zonas con abundancia de presas –copépodos–, o cal aumentaría a supervivencia larvaria. E na área de afloramento nor-teafricana, o recrutamento do polbo común (*Octopus vulgaris*) depende, maiormente, de procesos de retención cando as larvas están presentes no plancto (Faure e cols., 2000).

## O polbo común

O polbo común, *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797), é unha especie amplamente explotada con grande importancia socioeconómica dentro das pesqueiras artesanais do litoral galego que ao longo dos últimos anos veu experimentado flutuacións interanuais considerables e que ata a data non fora estudada en relación co hábitat oceanográfico que ocupa. O ciclo reprodutor desta especie está marcado pola maduración estacional das femias a un tamaño maior que o dos machos, que, pola contra, se poden atopar maduros durante todo o ano. É unha especie semélpara, con ovulación sincrónica e posta simultánea terminal que pode acontecer durante todo o ano ou nun ou dous picos estacionais. Estas características son típicas dun oportunista ecolóxico (Rocha e cols., 2001). Se a elas se lles engade o feito de ter un crecemento rápido, obtense un ciclo de vida curto de non máis de dous anos e variable dependendo da área de estudo. Estas variacións acontecen debido ás particularidades oceanográficas de cada rexión, ou incluso debido a que o polbo podería responder de xeito diferente a un mesmo fenómeno en distintas zonas dentro do seu amplo rango xeográfico de distribución.

A costa noroeste da península Ibérica constitúe o límite setentrional do sistema de afloramento do noroeste de África, asociado ao sistema de correntes de Canarias e Portugal (capítulo 13). A meteoroloxía nesta rexión está condicionada pola evolución estacional do anticiclón dos Azores. De forma xeral, na primavera-verán o anticiclón dos Azores está ben establecido sobre o centro do Atlántico norte, facendo que os ventos predominantes sexan do norte. Pola contra, durante o resto do ano o anticiclón dos Azores desprázase á súa posición máis ao sur e os ventos do sur fanse dominantes. Deste xeito, pódese dicir que esta área sofre afloramento desde marzo-abril a setembro-outubro e afundimento o resto do ano (figura 1). Os ciclos de ventos persistentes nesta rexión gobernan o intercambio de materiais entre a costa e o océano, a circulación residual das rías e a evolución temporal das propiedades termohalinas (capítulo 14). O ciclo de vento tamén determina a evolución estacional dos sales nutrientes e o ciclo estacional de concentración de clorofila (capítulo 15) que, polo tanto, lle afectará a todos os compoñentes da cadea trófica.

Os obxectivos deste traballo son: i) describir a influencia do ambiente mariño de Galicia sobre o ciclo de vida do polbo común; ii) modelar o efecto dese ambiente mariño sobre as capturas desta especie procedentes da pesqueira artesanal de Galicia; e iii) discutir os resultados obtidos no contexto da alteración, pasada e futura, da oceanografía das costas galegas no contexto do cambio climático.



Táboa 1. Relacións entre a variabilidade climática e algunhas poboacións de cefalópodos. Tamén se indican, segundo a nosa interpretación, os posibles mecanismos que afectarían ás fases temperás de desenvolvemento e, polo tanto, ao parámetro poboacional estudado (véxanse conceptos en Durant e cols., 2007). As variables climáticas adoitan entrar retardadas nos modelos, aínda que por simplicidade non se indica o desfase nin a temporalidade dos parámetros poboacionais, nin tampouco as unidades de medida.

Especie	Parámetro poboacional	Variable(s) climática(s)	Efecto(s) observado(s)	Hipóteses	Referencia
<i>Loligo gahi</i>	Recrutamento	SST, tamaño stock	-/-	Supervivencia larvaria ligada á produtividade e alto crecemento.	Agnew e cols. (2002)
<i>Ommastrephes bartramii</i>	CPUE	SST	-	Efectos sobre as áreas de posta e alimentación. Triángulo migratorio.	Chen e cols. (2007)
<i>Illex illecebrosus</i>	Capturas	BW, NAO, AR(1)	+/-/-	Dispersión e depredación limitadas. Membro/vagabundo.	Dawe e cols. (2007)
<i>Loligo pealeii</i>	Capturas	Ano, NAO, AR(1)	-/+/-	Risco depredador reducido e altas taxas de crecemento larvario. Membro/vagabundo.	Dawe e cols. (2007)
<i>Octopus vulgaris</i>	Recrutamento	Afloramento, retención, turbulencia	+ / + / no	Tríade oceánica.	Faure e cols. (2000)
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	CPUE	T, S, SLD	+ / - / +	Contención hidrográfica (triángulo migratorio/encontro-desencontro).	Miyahara e cols. (2005)
<i>Loligo vulgaris reynaudii</i>	Biomasa	SST	-	Encontro-desencontro	Roberts (2005)
<i>Loligo forbesi</i>	Capturas	SST	+	Supervivencia larvaria ligada ao alto crecemento.	Robin e Denis (1999)
<i>Todarodes pacificus</i>	CPUE	PDI*	+	Supervivencia larvaria. Contención hidrográfica.	Sakurai (2000)
<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	Capturas	T, S	+ / +	Éxito reprodutivo, óptimo crecemento e alto metabolismo. Océano estable.	Ueta e cols. (1999)
<i>Illex argentinus</i>	CPUE	SST (% hábitat favorable)	+	Dispersión limitada, océano estable.	Waluda e cols. (2001)
<i>Dosidicus gigas</i>	CPUE	SST (% hábitat favorable)	+	Dispersión limitada, océano estable.	Waluda e Rodhouse (2006)
<i>Loligo opalescens</i>	CPUE	SST	-	Supervivencia larvaria ligada á produtividade e alto crecemento.	Zeidberg e cols. (2006)

SST: temperatura superficial do mar. NAO: Oscilación do Atlántico Norte. BW: peso do corpo. AR(1): termo autoregresivo de orde 1. CPUE: capturas por unidade de esforzo. T: temperatura da columna de auga. S: salinidade. SLD: nivel do mar entre dúas localidades. PDI: índice de densidade de paralarvas.

\* Malia que o PDI non é unha variable climática, hipotetízase que pode variar en función dos cambios nas áreas de posta inducidos polas variacións ambientais.

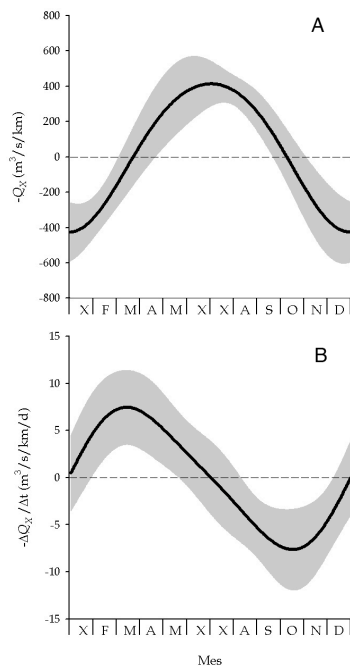


Figura 1. Ciclos estacionais de afloramento costeiro ( $-Q_x$ ) (A) e a súa derivada temporal (B). Valores medios  $\pm$  desviación estándar tomados diariamente durante os últimos 40 anos no punto 43° N e 11° O (Lavín e cols., 1991).

## MÉTODOS

Para o estudo do ciclo reprodutivo utilizáronse un total de 1.418 exemplares de *Octopus vulgaris* (754 femias e 664 machos) seleccionados aleatoriamente de entre os procedentes da pesqueira artesanal con nasa en augas galegas e recollidos de forma intermitente entre maio de 2000 e decembro de 2005. Os detalles pódense consultar en Otero e cols. (2007).

A distribución e efectos físicos sobre a fase larvaria do polbo común estudáronse realizando un total de 47 mostraxes biolóxicas e hidrográficas a bordo do B/O *Mytilus* entre 2003 e 2005 en torno ás illas Cíes (ría de Vigo), que variaron en canto á súa frecuencia pero non en metodoloxía nos distintos anos. As taxas de cambio na abundancia media entre mostraxes relacionáronse coas taxas de cambio entre mostraxes de variables químicas. Os detalles pódense consultar en Otero e cols. (en revisión).

Utilizando a serie temporal de capturas por unidade de esforzo de polbo común de orixe artesanal desde 1994 a 2007, nun grupo de 27 portos con datos rexistrados ininterrompidamente durante todo o período de estudo, analizáronse os efectos do afloramento (factor abiótico) e densodependentes (factor biótico) sobre as variacións interanuais desta especie. Os detalles pódense consultar en Otero e cols. (2008).



## RESULTADOS E DISCUSIÓN

Para entender as drásticas variacións interanuais que se producen nas poboacións de cefalópodos, é imprescindible coñecer os seus ciclos de vida e a súa interacción coa oceanografía rexional, así como determinar as escalas temporais e espaciais ás cales estes procesos teñen lugar. Os ciclos vitais de moitos cefalópodos –especialmente aqueles que forman grandes poboacións explotadas– evolucionaron dentro do contexto de réximes oceanográficos nos que acontecen e é de esperar que estas poboacións estean adaptadas ás características particulares deses réximes (Rodhouse 2001).

### *Posta e eclosión*

Nas augas de Galicia o ciclo reprodutor desta especie está fortemente adaptado ao patrón de ventos que gobernan o ciclo estacional de afloramento costeiro. De maneira que, maioritariamente, as femias depositan os ovos no fondo durante os meses da primavera (figura 2A), isto é, cando ten lugar o comezo do período de afloramento, a época máis activa (figura 1A e B). Durante un período de, ata aproximadamente, catro meses dependendo da temperatura do fondo, as femias coidan os ovos mentres ten lugar o desenvolvemento embrionario. Finalmente, o groso dos ovos eclosiona durante o final do verán e principios do outono (figura 2B) cando se dá o paso do período de afloramento ao de afundimento (figura 1A e B). Esta estratexia evita os meses de afloramento ou afundimento máis intensos e asegura que as larvas acabadas de nacer habiten no plancto cando o sistema aínda é produtivo. Esta estratexia vital é común a outras especies que habitan sistemas de afloramento costeiro, tanto doutros invertebrados con fases larvárias planctónicas (por exemplo, crustáceos ou equinodermos) como de peixes (Shanks e Eckert, 2005).

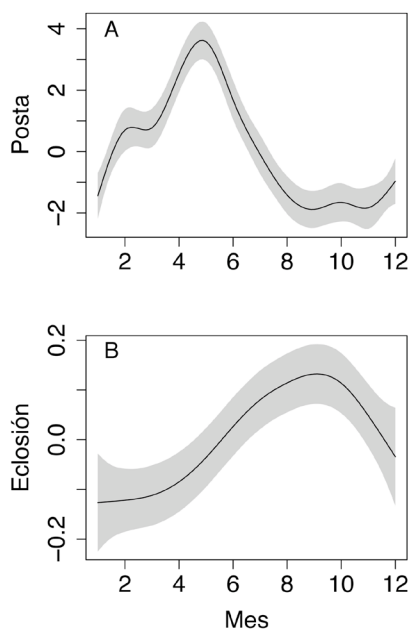


Figura 2. Ciclos anuais medios ( $\pm$  intervalo de confianza) da posta (A) e eclosión (B) do polbo común nas augas de Galicia. Datos de Otero e cols. (2007), e González e cols. (2005) e Otero e cols. (en revisión), respectivamente.

Á luz dos estudos publicados, existen diferenzas no ciclo reprodutivo desta especie en augas de Galicia con respecto a outras zonas nas que habita (táboa 2). Esa variabilidade non é tan evidente en parámetros como a fecundidade ou o tamaño de primeira madurez, ou as relacións talle-peso (non mostrado), como nos períodos de posta e eclosión que definirán o ciclo de vida do animal. Por exemplo, a diferenza máis patente é a presenza de dous picos de posta. En moitas áreas describiuse un período de posta principal na primavera e outro período secundario nos meses do outono que nas augas galegas non se viu. Esta diferenza é patente tanto no Atlántico (por exemplo Os Azores, Canarias e o golfo de Cádiz; Gonçalves, 1993; Hernández-García e cols., 2002; Silva e cols., 2002) como respecto do mar Mediterráneo (Sánchez e Obartí, 1993; Katsanevakis e Verriopoulos, 2006a). Estas diferenzas poderían ser explicadas debido á presenza do afloramento estacional nas augas de Galicia comparado con outras áreas atlánticas nas que o afloramento é case permanente ao longo do ano (Aristegui e cols., 2006). Por outra parte, que a temperatura da auga sexa máis cálida en latitudes máis baixas do Atlántico e en todo o Mediterráneo podería representar un papel importante favorecendo ciclos de vida máis curtos e a aparición de distintas cohortes anuais, o cal implicaría varios períodos de posta (Hatanaka, 1979). Isto acontecería dado que a taxa de crecemento é tanto maior canto máis alta é a temperatura (Forsythe, 2004). A temperatura tamén determina a duración do desenvolvemento embrionario, de maneira que este se acurta cando a temperatura se incrementa (Caverivière e cols., 1999). Nas augas galegas, cun período de posta maioritario na primavera, o desenvolvemento embrionario do polbo tería lugar dentro dos meses en que a intensidade media do afloramento é maior, isto é, cando a temperatura do fondo é máis baixa. Cunha temperatura media en torno ás illas Cíes durante estes meses de  $12,9 \pm 0,7$  °C e utilizando un modelo de graos-días [ $D = 532,2 (T - 8,76)$  onde  $D$  son días e  $T$  °C] proposto por Katsanevakis e Verriopoulos (2006b), obteríamos un desenvolvemento embrionario de 130 días de duración. Este resultado confirmaría que a eclosión ten lugar ao final dos meses de afloramento medio máis intenso.

Táboa 2. Diferenzas no ciclo de vida do polbo común en función da área xeográfica.

Área xeográfica	Época de posta	Fecundidade	Madureza (femias)	Lonxevidade	Referencia
Galicia	primavera	12.861-634.445	1.788 g	~2 anos	Otero e cols. (2007)
Os Azores	maio, setembro		1.380 g	~15 meses	Gonçalves (1993)
Golfo de Cádiz	abril-maio, agosto	70.060-605.438	2.023 g		Silva e cols. (2002)
Canarias	xaneiro-xullo, outubro-novembro	108-465 oocitos/g femia	1.200-1.300 g	~1 ano	Hernández-García e cols. (2002)
NO África	abril-xuño, setembro-outubro			~1 ano	Hatanaka (1979)
SE Sudáfrica	verán	42.000-790.000	1.600 g	~1 ano	Oosthuizen e Smale (2003)
Mediterráneo oeste (Grecia)	final do inverno-primavera, final do verán-principio do outono			~12-15 meses	Katsanevakis e Verriopoulos (2006a)
Mediterráneo leste (Cataluña)	xaneiro-xullo febreiro-outubro	100.000-500.000	1000-1500	<2 anos 12-24 meses	Sánchez e Obartí (1993)



A variación da temperatura podería ser, polo tanto, un factor con potenciais efectos sobre a posta, desenvolvemento e eclosión. Describiuse que as femias migran cara á costa antes da reprodución, presumiblemente en busca de substratos rochosos favorables á presenza de covas e buratos que faciliten a protección dos ovos. Non obstante, non se coñece se este comportamento podería estar relacionado con outros factores como a temperatura (por exemplo, describiuse que cambios no ambiente afectan ás zonas favorables para a posta: Sakurai e cols., 2000; Waluda e cols., 2001). Se a temperatura é máis cálida, podería ocorrer que a duración do desenvolvemento embrionario variase moito, facendo que os ovos eclosionasen antes enfrontándose a condicións oceanográficas medias máis dispersivas e/ou desaxustarse con outros elementos do zooplacto dos que se alimentan. Por outra parte, a fonte de enerxía para a reprodución (i.e. exóxena vs. endóxena) no polbo parece ser de orixe exóxena (Otero e cols., 2007). Se se producen alteracións na produtividade do medio, isto podería afectar á inversión reprodutiva que favorece, nesta especie, que o tamaño dos ovos sexa maior (Otero e cols., 2007), factor este que podería incrementar a supervivencia das larvas como xa se observou noutras especies (Steer e cols., 2003).

### Fase larvaria

A maior parte dos ovos depositados en fendas rochosas no fondo eclosionan ao final do verán ou principios do outono, sendo nos meses de setembro e outubro cando a presenza de larvas acabadas de nacer é maior (figura 2B). Cando as larvas de polbo están presentes no plancto, a súa abundancia –representada como a taxa de cambio entre dúas mostraxes separadas non máis de 20 días– incrementase en reposta ao descenso episódico da concentración de nitrato, amonio e clorofila, á súa vez tamén representados como taxas de cambio entre dúas mostraxes (táboa 3). Estas condicións danse cando se produciu a sucesión dun pulso de afloramento e a súa posterior relaxación, cando os sales nutrientes se utilizan para producir materia orgánica que se transfire na cadea trófica (Otero e cols., en revisión). Así mesmo, as larvas de polbo mostran capacidade de migración vertical, estando presentes no fondo durante o día e ascendendo á superficie durante a noite (Otero, 2006). Estas dúas observacións, incremento da abundancia larvaria durante períodos calmos e capacidade migratoria, suxiren que as larvas de polbo poderían ser retidas preto da costa seguindo os patróns de circulación residual da auga nas diferentes condicións físicas (Souto e cols., 2003). Nas augas próximas de Portugal, sometidas ao mesmo réxime de afloramento, modelos numéricos 3D mostraron que a retención costeira de larvas de *Carcinus maenas* aumenta cando se dan migracións verticais sincronizadas co ciclo do día (Marta-Almeida e cols., 2006).

Táboa 3. Parámetros estimados para un modelo axustado con mínimos cadrados xeralizados (GLS) onde a variable resposta é a taxa de cambio na abundancia de larvas (en  $10^3 \text{ m}^{-3}$ ) entre dúas mostraxes separadas ata un máximo de 20 días. As variables independentes son: a concentración de nitrato ( $\text{NO}_{3i}$  en  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ), amonio ( $\text{NH}_{4i}$  en  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) e clorofila ( $\text{Chl}_i$  en  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) integrados na columna de auga. Por outra banda, os datos agrupáronse en tres niveis segundo a diferenza de días entre mostraxes: grupo 1, mostraxes separadas por non máis de 7 días; grupo 2, mostraxes separadas entre 7 e 14 días; e grupo 3, mostraxes separadas por máis de 14 días. O modelo incorpora diferentes varianzas entre grupos, sendo o grupo 1 o máis variable.

Parámetros	Estimacións	E.S.	P-valor	95% I.C.
Intercepto	-0,00181	0,00178	3,131e-01	-0,00175, 0,00537
$\text{NO}_{3i}$	-0,0797	0,0134	1,759e-07	-0,10670, -0,05280
$\text{NH}_{4i}$	-0,0655	0,0138	1,380e-05	-0,09320, -0,03790
$\text{Chl}_i$	-0,0817	0,0135	1,063e-07	-0,10880, -0,05470

Función para a varianza (diferente desv. std. por grupo): 1 (2); 0,7615 (3); 2,1154 (1)

N = 63; Erro estándar residual = 0,0109

A maioría dos organismos mariños bentónicos son sésiles ou sedentarios, con pouca capacidade de movementos como adultos. É durante a fase de larva planctónica, que a maioría destes organismos tamén posúen, cando a dispersión é patente. Ese transporte será esencial á hora de modular a dinámica das poboacións, a súa estrutura xenética ou a súa bioxeografía (Cowen e cols., 2007). Estes organismos, denominados meroplantónicos, presentan ciclos de vida complexos (*sensu* Roughgarden e cols., 1988), cunha mortalidade xeralmente moi elevada durante a fase larvaria. Esta mortalidade é debida, fundamentalmente, ao tipo de ovo, a estaren sometidas a unha alta presión depredadora, ás correntes imperantes na zona, á dispoñibilidade e cantidade do alimento ou á habilidade para se moveren activamente no medio peláxico. Finalmente, deberán asentarse nun hábitat "axeitado". Así, as fluctuacións que acontecen no recrutamento a curto prazo relacionáronse tradicionalmente coas variacións na abundancia e abastecemento larvario ás poboacións provocadas por cambios nos procesos físicos. Investigacións realizadas nas áreas de afloramento concluíron que as fases planctónicas son transportadas cara ao océano aberto na capa de Ekman durante os períodos de afloramento, mingando o asentamento ou recrutamento (por exemplo, Conolly e cols., 2001). Por outra banda, cando se dan as condicións contrarias, as larvas son transportadas cara á costa, favorecendo o recrutamento (por exemplo, Farrell e cols., 1991). Estes traballos asumen que as larvas se comportan como partículas pasivas a mercé das correntes debido a que teñen polo xeral unha capacidade natatoria inferior á velocidade horizontal da capa de Ekman. Non obstante, estudos recentes suxiren que o comportamento das larvas, como é a súa capacidade de migración vertical, representará un papel importante no transporte. Así, os sistemas de afloramento serán non tanto zonas de dispersión como de retención para determinadas especies, como *Carcinus maenas* no sistema de afloramento Ibérico (Marta-Almeida e cols., 2006) ou *Concholepas concholepas* no afloramento de Chile (Poulin e cols., 2002).

Os estudos enfocados ás larvas de cefalópodos e a súa resposta a variacións ambientais son escasos en comparación cos doutras larvas de invertebrados ou peixes, e unha das razóns é que a captura de larvas de cefalópodos é, polo xeral, baixa e moi dispersa. Non obstante, realizáronse esforzos por estudar esta fase no medio natural, para, na maioría dos casos, inferir áreas de posta e eclosión. De xeito máis exhaustivo, estudáronse as fases temperás de especies peláxicas ligadas a grandes sistemas de correntes. Os estudos máis completos das primeiras fases de cefalópodos proveñen de augas xaponesas, sobre todo de especies de potas peláxicas como *Todarodes pacificus*, ligada á corrente de Kuroshio (Bower e cols., 1999), sobre a que os cambios ambientais inducen variacións relacionadas coas áreas de posta, dando lugar a fluctuacións nas capturas (Sakurai e cols., 2000). Estes estudos, que se remontan á década de 1950, mostran a posibilidade de xestionar o recurso, podéndose predicir as capturas dun ano cos datos de abundancia de larvas do ano anterior. Noutras áreas, como o Atlántico noroeste, fíxose fincapé no estudo de larvas asociadas á corrente do Golfo (Vecchione e cols., 2001). No Atlántico sueste os estudos concéntranse na plataforma patagónica e no océano adxacente, sobre todo arredor das illas Malvinas (Hatfield e Rodhouse, 1994). No Pacífico oriental as larvas doutros cefalópodos peláxicos como *Loligo opalescens* están moi ligadas ao sistema de correntes de California e á evolución de episodios de El Niño (Zeidberg e Hamner, 2002). Noutras áreas, como o Mar de Arabia, a estrutura vertical da columna de auga, especialmente o desenvolvemento da picnoclina e a variabilidade na profundidade da capa de mestura, ten un impacto importante nos patróns de distribución de larvas de cefalópodos (Röpke e cols., 1993). No Mar dos Sargazos, a maior abundancia e diversidade de larvas dáse ao norte da fronte subtropical (Diekmann e Piatkowski, 2002). Finalmente, no arquipélago de Hawai as larvas están ligadas ao sistema de circulación desas augas (Bower, 1996). No concernente á costa oeste da península Ibérica, só houbo dous estudos. Estes traballos suxiren que a abundancia e distribución de larvas están relacionadas co afloramento costeiro (Rocha e cols., 1999), e que, seguindo o patrón de circulación residual da auga aflorada, as larvas poderían quedar retidas na área (González e cols., 2005). A captura de primeiras fases de cefalópodos é, como se xa se comentou, baixa e



dispersa. Neste sentido, as larvas do polbo común non escapan ao dito patrón xeral e os estudos son tamén moi escasos. Rees e Lumby (1954) describiron a súa abundancia na Canle da Mancha, e Takeda (1990) e Sakaguchi e cols. (1999) estudaron a súa distribución en augas de Xapón.

### *Variabilidade das capturas*

Anteriormente indicouse que a maior parte das larvas do polbo común nas augas de Galicia eclosionan a finais do verán/principios do outono (figura 2), e estimouse que os que acababan de eclosionar pasarían varios meses na columna de auga –dependendo da súa temperatura (Katsanevakis e Verriopoulos, 2006b)– antes de asentarse no fondo. Posteriormente, o recrutamento (i.e. xuvenís de ~300 g de peso total) considérase que acontece ao principio do seguinte verán (Arnáiz, 2006), e que o groso da biomasa estará dispoñible para a pesqueira ao ano seguinte. Á súa vez, xa se comentou que o momento da posta e a eclosión están relacionados coa estacionalidade do afloramento costeiro. Seguindo este escenario e usando a serie temporal máis longa dispoñible de capturas de polbo por unidade de esforzo (anos 1994 a 2007) de orixe artesanal (i.e. uso da nasa como arte), desenvolveuse un modelo hipotetizando que os efectos do afloramento costeiro sobre o estado larvario desta especie determinan o recrutamento e, polo tanto, as capturas. Desta forma, observouse que a combinación da estrutura do vento durante a época de afloramento (i.e. durante os meses de abril a setembro previos ao pico de eclosión), e no momento en que a maioría das larvas están presentes na columna de auga (i.e. durante os meses de outubro a marzo), é capaz de explicar ata un 82% da variabilidade anual das capturas. A sucesión de períodos de estrés ( $-Qx > 500$ ) e relaxación ( $-Qx < 500$ ) permitirán un balance óptimo entre a chegada de nutrientes para o fitoplancto, o crecemento do plancto en xeral e a retención costeira da produción primaria. Así, segundo a nosa hipótese, as condicións dominantes de afloramento entre abril e setembro afectarán ás larvas de forma indirecta a través do patrón de alimentación (i.e. influencia do afloramento na produtividade planctónica) (figura 3B e C). Así mesmo, a relaxación e condicións de moderado afundimento de outubro a marzo afectarán ás larvas de forma directa a través da modificación do escenario físico ao cal se enfrontan durante a súa vida na columna de auga (figura 3A). Por outra banda, detectouse unha interacción entre cohortes, o cal suxire unha densodependencia negativa a altos niveis de adultos (figura 3D). Isto é, os adultos dunha cohorte interaccionan cos recrutas da seguinte cohorte cos que comparten hábitat. Unha vez asentados, os polbos non se moven a longas distancias, e a dispoñibilidade de buratos é un factor limitante na súa distribución (Katsanevakis e Verriopoulos, 2004). Así, é posible unha competencia polo hábitat entre adultos e exemplares novos dando lugar a un incremento da mortalidade por estaren máis expostos aos predadores. Por outra parte, exemplares adultos de polbo pódense alimentar de individuos da súa mesma especie (Smith, 2003). Este canibalismo dos adultos dunha cohorte sobre os recrutas da seguinte cohorte podería contribuír a incrementar a mortalidade. Finalmente, nos portos ó sur do cabo Fisterra (*área<sub>2</sub>*) son de esperar maiores capturas en comparación coa área norte, dado que a CPUE media no sur é un 15,7% maior. As relacións atopadas son capaces de reproducir os patróns de variación de capturas de polbo na costa galega, tanto na costa sur como na norte (figura 4).

A maioría dos estudos publicados sobre a pesqueira de *O. vulgaris* refírense á análise de series temporais de capturas mensuais (Quetglas e cols., 1998) ou a tendencias en desembarcos e esforzos durante un longo período de tempo (Sánchez e Obarti, 1993; Hernández-García e cols., 1998). Non obstante, son escasos os estudos que tratan de entender as variacións anuais que experimenta esta especie. Por exemplo, observouse que as variacións interanuais se relacionan con procesos de retención costeira (Faure e cols., 2000), coa temperatura da auga (Balguerías e cols., 2002), ou mesmo coa chuvia (Sobrinho e cols., 2002). No entanto, aínda que os mecanismos subxacentes non están del todo claros, si parece que os principais efectos teñen que acontecer durante a fase larvaria desta especie, que, como nos peixes, determinará o éxito e a forza da clase anual.

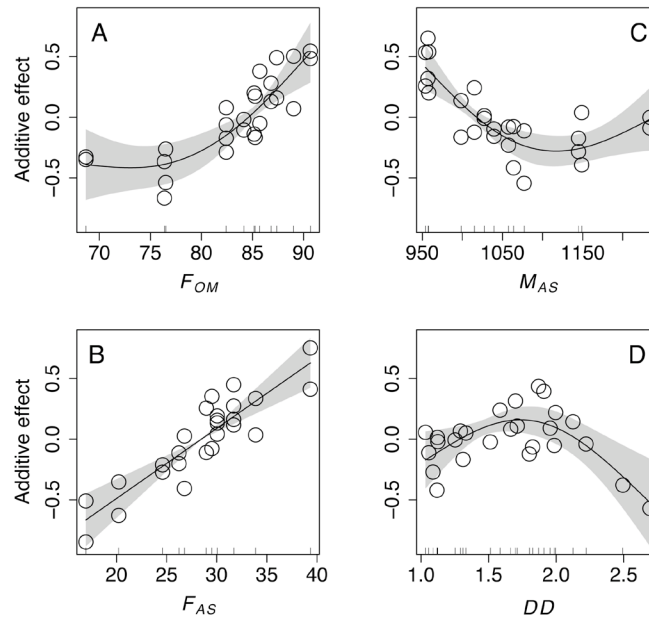


Figura 3. Efecto dos diferentes índices de afloramento sobre as capturas por unidade de esforzo de polbo común en Galicia (1994-2007). Resultados obtidos empregando un modelo xeral aditivo (GAM) da forma:  $CPUE_t = 1,913 + 0,3(\text{área}_2) + f_1(F_{OM,t-1}) + f_2(F_{AS,t+2}) + f_3(M_{AS,t}) + f_4(DD_{t-1}) + \varepsilon_t$ ; onde  $\text{área}$  é unha variable categórica (1 e 2) que distingue entre as rexións ao norte e sur de Fisterra;  $F_{OM}$  é a frecuencia de días con  $-Q_x < 500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$  desde outubro a marzo;  $F_{AS}$  é a frecuencia de días con  $-Q_x > 500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$  desde abril a setembro;  $M_{AS}$  é o valor medio nos días con  $-Q_x > 500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$  desde abril a setembro;  $DD$  é a densodependencia (i.e. capturas do ano previo);  $f_i$  son funcións non paramétricas de suavizado especificando os distintos efectos sobre as CPUE de polbo; e  $\varepsilon$  é o erro distribuído de maneira normal. (A) Efecto de  $F_{OM}$ . (B) Efecto de  $F_{AS}$ . (C) Efecto de  $M_{AS}$ . (D) Efecto densodependente ( $DD$ ), i.e. efecto de  $CPUE_{t-1}$  sobre  $CPUE_t$ . Modificado de Otero e cols. (2008).

A nivel de xestión, ata a data, hai unha absoluta carencia de plans de explotación específicos, ou estratexias de coexistión en Galicia para esta especie, debido á complexidade das pesqueiras nestas augas pola incidencia de numerosos factores humanos e outros compoñentes implicados na actividade pesqueira (véxase Freire e García-Allut, 2000). Isto preséntase como un factor imprescindible, xa que os modelos de xestión dos cefalópodos que se utilizaron, e se utilizan, en xeral, non deron o resultado apetecido ou esperado. Así, por exemplo, no caso da pesqueira de pota arxentina (*Illex argentinus*) nas Malvinas, malia estar moi vixiada por ter información en tempo real de capturas e esforzos das frotas, e xestionada baseándose nun modelo de esgotamento, concedendo licenzas de pesca e cortando totalmente o esforzo cando o descenso das CPUE indica que non é posible manter un limiar de escape do 40% da biomasa do stock pescable, non se puido evitar o seu colapso. Isto débese, en boa medida, a que a relación entre a biomasa estimada do stock de reprodutores e o subseguinte recrutamento non é consistente. E iso ocorre, fundamentalmente, dado que o recrutamento é moi variable e, en certo xeito, pouco dependente do tamaño do stock frezante, intervindo na puxanza do recrutamento anual factores ambientais que non foron considerados na xestión (véxase Agnew e cols., 2005). Este exemplo resalta que cómpre estudar e introducir parámetros climáticos en modelos de xestión (Keyl e Wolf, 2008) que, por outra banda, deberán beneficiarse da necesidade de desenvolver enfoques pluridisciplinares para progresar no coñecemento da ecoloxía e as pesqueiras das especies explotadas. Obviamente, isto non poderá facerse se non se conta con longas e precisas series de datos de capturas e esforzos que permitan obter unha visión precisa



das variacións anuais de biomasa, para modelar e xestionar a explotación a niveis de rendemento sustentable e poder anticipar e adaptarse os efectos do cambio climático que darán lugar, probablemente, a variacións biolóxicas, fisiolóxicas e relacionadas co comportamento que terán efectos sobre as poboacións, pesqueiras, cadeas tróficas e ecosistemas en xeral (véxase a revisión de Pecl e Jackson, 2008).

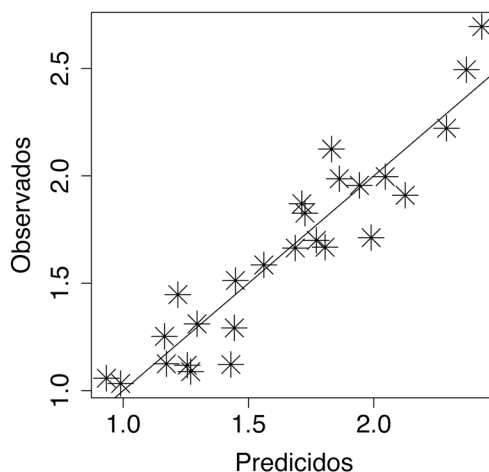


Figura 4. Valores observados das CPUE de polbo fronte aos valores obtidos co modelo GAM descrito na figura 3 para as augas de Galicia. Superposta vese a liña 1:1.

## CONCLUSIÓN

Como acontece noutros cefalópodos, sobre todo en luras costeiras, o polbo común (*Octopus vulgaris*) mostra unha grande plasticidade no seu ciclo vital, o que lle dá unha grande capacidade de adaptación ás condicións ambientais reinantes no ecosistema onde mora. O ciclo reprodutor desta especie en augas de Galicia está adaptado ao patrón de ventos que gobernan o ciclo estacional de afloramento costeiro: as femias frezan maioritariamente durante os meses de primavera e o groso dos ovos eclosiona durante o final do verán e principios do outono, cando se dá o paso do período de afloramento ao de afundimento. Esta estratexia evita os meses de afloramento ou afundimento máis intensos, asegurando que as larvas que acaban de nacer habiten no plancto cando o sistema aínda é produtivo. As larvas de polbo teñen capacidade migratoria vertical e a súa abundancia aumenta cando se dá a relaxación dun evento de afloramento. Estes dous procesos, xunto coa circulación residual da auga, poderían permitir o mantemento das larvas preto da costa.

Por outra parte, observouse que a combinación da estrutura do vento durante a época de afloramento e no momento en que as larvas están presentes na columna de auga determinan a variabilidade nas capturas de polbo, o que suxire que os efectos do afloramento costeiro sobre o estado larvario desta especie determinan o recrutamento e, polo tanto, as capturas.

Esta é a primeira vez en que se poñen de manifesto a influencia de factores climáticos na dinámica de poboacións de *O. vulgaris*, que ao longo dos últimos anos vén experimentando fluctuacións interanuais de biomasa considerables. Ademais de definirse algunhas das características máis importantes da ventá ecolóxica que ocupa esta especie no ecosistema das augas de Galicia, estes

estudios abren unha porta á incorporación de factores climáticos nos modelos de xestión do polbo común, o que terá utilidade a curto termo dada a elevada importancia social e comercial desta especie en Galicia, principalmente para o sector implicado na pesqueira artesanal. Á parte da posibilidade de incorporar factores climáticos nos modelos de xestión, o coñecemento por adiantado destas variables abre a posibilidade de predicir os efectos do cambio climático sobre o ciclo de vida do organismo e a tendencia das capturas en horizontes temporais máis amplos.

## AGRADECEMENTOS

Este estudo foi financiado parcialmente pola Consellería de Medio Ambiente e Desenvolvemento Sostible da Xunta de Galicia (Programa CLIGAL).

## BIBLIOGRAFÍA

- Agnew D. J., Beddington J. R. and Hill S. L. (2002). The potential use of environmental information to manage squid stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**(7), 1851-1857.
- Agnew D. J., Hill S. L., Beddington J. R., Purchase L. V. and Wakeford R. C. (2005). Sustainability and management of Southwest Atlantic squid fisheries. *Bulletin of Marine Science* **76**(2), 579-593.
- Aristegui J., Álvarez-Salgado X. A., Barton E. D., Figueiras F. G., Hernández-León S., Roy C. and Santos A. M. P. (2006). Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian region of the eastern North Atlantic. In: *The Sea, vol. 14b. The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses*, A. R. Robinson and K. H. Brink (eds.), Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 877-931.
- Arnáiz R. (coord.) (2006). *Los recursos marinos de Galicia. La pesca del pulpo común con nasas en la costa gallega (1999-2004)*. Xunta de Galicia, Consellería de Pesca e Asuntos Marítimos, Santiago.
- Bakun A. (1996). *Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.
- Bakun A. and Csirke J. (1998). Environmental processes and recruitment variability. In: *Squid recruitment dynamics*, P. G. Rodhouse E. G. Dawe and R. K. O'Dor (eds.), FAO Fisheries Technical Paper 376, pp. 105-124.
- Balguerías E., Hernández-Gozález C. and Perales-Raya C. (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. *Bulletin of Marine Science* **71**(1), 147-163.
- Bower J. R. (1996). Estimated paralarval drift and inferred hatching sites for *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) near the Hawaiian Archipelago. *Fishery Bulletin* **94**(3), 398-411.
- Bower J. R., Nakamura Y., Mori K., Yamamoto J., Isoda Y. and Sakurai Y. (1999). Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. *Marine Biology* **135**(1), 99-106.



- Boyle P. R. and Rodhouse P. G. (2005). *Cephalopods. Ecology and Fisheries*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Caverivière A., Domain F. and Diallo A. (1999). Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). *Aquatic Living Resources* **12**(2), 151-154.
- Chen X. J., Zhao X. H. and Chen Y. (2007). Influence of El Niño/La Niña on the western winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwestern Pacific Ocean. *ICES Journal of Marine Science* **64**(6), 1152-1160.
- Connolly S. R., Menge B. A. and Roughgarden J. (2001). A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* **82**(7), 1799-1813.
- Cowen R. K., Gawarkiewicz G., Pineda J., Thorrold S. R. and Werner F. E. (2007). Population connectivity in marine systems: An overview. *Oceanography* **20**(3), 14-21.
- Dawe E. G., Colbourne E. B. and Drinkwater K. F. (2000). Environmental effects on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *ICES Journal of Marine Science* **57**(4), 1002-1013.
- Dawe E. G., Hendrickson L. C., Colbourne E. B., Drinkwater K. F. and Showell M. A. (2007). Ocean climate effects on the relative abundance of short-finned squid (*Illex illecebrosus*) and long-finned (*Loligo pealeii*) squid in the northwest Atlantic Ocean. *Fisheries Oceanography* **16**(4), 303-316.
- Diekmann R. and Piatkowski U. (2002). Early life stages of cephalopods in the Sargasso Sea: distribution and diversity relative to hydrographic conditions. *Marine Biology* **141**(1), 123-130.
- Durant J. M., Hjermand D. Ø., Ottersen G. and Stenseth N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* **33**(3), 271-283.
- Farrell T. M., Bracher D. and Roughgarden J. (1991). Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnology and Oceanography* **36**(2), 279-288.
- Faure V., Inejih C. A., Demarq H. and Cury P. (2000). The importance of retention processes in upwelling areas for recruitment of *Octopus vulgaris*: the example of the Arguin Bank (Mauritania). *Fisheries Oceanography* **9**(4), 343-355.
- Forsythe J. W. (2004). Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Marine and Freshwater Research* **55**(4), 331-339.
- Frank K. T., Petrie B. and Shackell N. L. (2007). The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **22**(5), 236-242.
- Freire J. and García-Allut A. (2000). Socioeconomic and biological causes of management failures in European artisanal fisheries: the case of Galicia (NW Spain). *Marine Policy* **24**(5), 375-384.
- Gonçalves J. M. A. (1993). *Octopus vulgaris Cuvier, 1797 (polvo-comum): Sinopse da biologia e exploração*. PhD thesis, University of Açores, Portugal.
- González A. F., Otero J., Guerra A., Prego R., Rocha F. and Dale A. (2005). Distribution of common octopus and common squid paralarvae in a wind-driven upwelling area (Ria of Vigo, northwestern Spain). *Journal of Plankton Research* **27**(3), 271-277.

- Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J. B., Thornber C. S., Rogríguez L. F., Tomanek L. and Williams S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* **9**(2), 228-241.
- Hatanaka H. (1979). Studies on the fisheries biology of common octopus off the northwest coast of Africa. *Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory* **17**, 13-124.
- Hatfield E. M. C. and Rodhouse P. G. (1994). Distribution and abundance of juvenile *Loligo gahi* in Falkland Island waters. *Marine Biology* **121**(2), 267-272.
- Hernández-García V., Hernández-López J. L. and Castro-Hernández J. J. (1998). The octopus (*Octopus vulgaris*) in the small-scale trap fishery off the Canary Islands (Central-East Atlantic). *Fisheries Research* **35**(3), 183-189.
- Hernández-García V., Hernández-López J. L. and Castro-Hernández J. J. (2002). On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. *Fisheries Research* **57**(2), 197-203.
- Hjermann D. Ø., Bogstad B., Eikeset A. M., Ottersen G., Gjørseter H. and Stenseth N. C. (2007). Food web dynamics affect Northeast Arctic cod recruitment. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274**(1610), 661-669.
- Kang Y. S., Kim J. Y., Kim H. G. and Park J. H. (2002). Long-term changes in zooplankton and its relationship with squid, *Todarodes pacificus*, catch in Japan/East Sea. *Fisheries Oceanography* **11**(6) 337-346.
- Katsanevakis S. and Verriopoulos G. (2004). Den ecology of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, on soft sediment: availability and types of shelter. *Scientia Marina* **68**(1), 147-157.
- Katsanevakis S. and Verriopoulos G. (2006a). Seasonal population dynamics of *Octopus vulgaris* in the eastern Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science* **63**(1), 151-160.
- Katsanevakis S. and Verriopoulos G. (2006b). Modelling the effect of temperature on hatching and settlement patterns of meroplanktonic organisms: the case of the octopus. *Scientia Marina* **70**(4), 699-708.
- Keyl F. and Wolff M. (2008). Environmental variability and fisheries: what can models do? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**(3), 273-299.
- Lavín A., Díaz del Río G., Cabanas J. M., Casas G. (1991) Afloramiento en el noroeste de la península Ibérica. Índices de afloramiento para el punto 43° N, 11° W período 1966-1989. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía* **91**, 1-40.
- Lehodey P., Alheit J., Barange M., Baumgartner T., Beaugrand G., Drinkwater K., Fromentin J.-M., Hare S. R., Ottersen G., Perry R. I., Roy C., Van der Lingen C. D. and Werner F. (2006). Climate variability, fish and fisheries. *Journal of Climate* **19**(20), 5009-5030.
- Lotze H. K., Lenihan H. S., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R. G., Kay M. C., Kidwell S. M., Kirby M. X., Peterson C. H. and Jackson J. B. C. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* **312**(5781), 1806-1809.
- Marta-Almeida M., Dubert J., Peliz A. and Queiroga H. (2006). Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* **307**, 1-19.





- Miyahara K., Ota T., Kohno N., Ueta Y. and Bower J. R. (2005). Catch fluctuations of the diamond squid *Thysanoteuthis rhombus* in the Sea of Japan and models to forecast CPUE based on analysis of environmental factors. *Fisheries Research* **72**(1), 71-79.
- Oosthuizen A. and Smale M. J. (2003). Population biology of *Octopus vulgaris* on the temperate south-eastern coast of South Africa. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**(3), 535-541.
- Otero J. (2006). Ecología del pulpo común (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) en un área de afloramiento costero (Galicia, NE Atlántico). Tesis doctoral, Universidad de Vigo, Vigo, España.
- Otero J., González A. F., Sieiro M. P. and Guerra A. (2007). Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries Research* **85**(1/2), 122-129.
- Otero J., Álvarez-Salgado X. A., González A. F., Miranda A., Groom S. B., Cabanas J. M., Casas G., Wheatley B. and Guerra A. (2008). Bottom-up control of common octopus (*Octopus vulgaris*) in the Galician upwelling system (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series* **362**, 181-192.
- Otero J., Álvarez-Salgado X. A., González A. F., Gilcoto M. and Guerra A. (en revisión). Influence of high-frequency coastal upwelling events on *Octopus vulgaris* larval dynamics in the NW Iberian shelf. *Marine Ecology Progress Series*.
- Pauly D. and Christensen V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* **374**(6519), 255-257.
- Pecl G. T. and Jackson G. D. (2008). The potential impacts of climate change on inshore squid: biology, ecology and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**(4), 373-385.
- Poulin E., Palma A. T., Leiva G., Narváez D., Pacheco R., Navarrete S. A. and Castilla J. C. (2002). Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. *Limnology and Oceanography* **47**(4), 1248-1255.
- Quetglas A., Alemany F., Carbonell A., Merella P. and Sánchez P. (1998). Biology and fishery of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, caught by trawlers in Mallorca (Balearic Sea, Western Mediterranean). *Fisheries Research* **36**(2/3), 237-249.
- Rees W. J. and Lumby J. R. (1954). The abundance of *Octopus* in the English Channel. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **33**(2), 515-536.
- Roberts M. J. (2005). Chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii*) abundance linked to changes in South Africa's Agulhas Bank ecosystem during spawning and the early life cycle. *ICES Journal of Marine Science* **62**(1), 33-55.
- Robin J. P. and Denis V. (1999). Squid stock fluctuations and water temperature: temporal analysis of English Channel Loliginidae. *Journal of Applied Ecology* **36**(1), 101-110.
- Rocha F., Guerra A., Prego R. and Piatkowski U. (1999). Cephalopod paralarvae and upwelling conditions off Galician waters (NW Spain). *Journal of Plankton Research* **21**(1), 21-33.
- Rocha F., Guerra A. and González A. F. (2001). A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews* **76**(3), 291-304.
- Rodhouse P. G. (2001). Managing and forecasting squid fisheries in variable environments. *Fisheries Research* **54**(1), 3-8.

- Röpke A., Nellen W. and Piatkowski U. (1993). A comparative study on the influence of the pycnocline on the vertical distribution of fish larvae and cephalopod paralarvae in three ecologically different areas of the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II* **40**(3), 801-819.
- Roughgarden J., Gaines S. and Possingham H. (1988). Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* **241**(4872), 1460-1466.
- Sakaguchi H., Hamano T. and Nakazono A. (1999). Occurrence of planktonic juveniles of *Octopus vulgaris* in eastern Iyo-Nada of the Seto Inland sea, Japan. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* **63**(4), 181-187.
- Sakurai Y., Kiyofuji H., Saitoh S., Goto T. and Hiyama Y. (2000). Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* **57**(1), 24-30.
- Sánchez P. and Obarti R. (1993). The biology and fishery of *Octopus vulgaris* caught with clay pots on the Spanish Mediterranean coast. In: *Recent Advances in Fisheries Biology*, T. Okutani R. K. O'Dor and T. Kubodera (eds.), Tokai University Press, Tokyo, pp. 477-487.
- Shanks A. L. and Eckert G. L. (2005). Population persistence of California current fishes and benthic crustaceans: a marine drift paradox. *Ecological Monographs* **75**(4), 505-524.
- Silva L., Sobrino I. and Ramos F. (2002). Reproductive biology of the common octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Bulletin of Marine Science* **71**(2), 837-850.
- Sims D. W., Genner M. J., Southward A. J. and Hawkins S. J. (2001). Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**(1485), 2607-2611.
- Smith C. D. (2003). Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *Marine Biology* **143**(6), 1127-1133.
- Sobrino I., Silva L., Bellido J. M. and Ramos F. (2002). Rainfall, river discharges and sea temperatures as factors affecting abundance of two coastal benthic cephalopod species in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Bulletin of Marine Science* **71**(2), 851-865.
- Souto C., Gilcoto M., Fariña-Busto L. and Pérez F. F. (2003). Modeling the residual circulation of a coastal embayment affected by wind-driven upwelling: Circulation of the Ría de Vigo (NW Spain). *Journal of Geophysical Research* **118**, 3340, doi:10.1029/2002JC001512.
- Steer M. A., Pecl G. T. and Moltschanivskyj N. A. (2003). Are bigger calamary *Sepioteuthis australis* hatchlings more likely to survive? A study based on statoliths dimensions. *Marine Ecology Progress Series* **261**, 175-182.
- Stenseth N. C., Ottersen G., Hurrell J. W. and Belgrano A. (eds.) (2004). *Marine ecosystems and climate variation*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Takeda R. (1990). The distribution of planktonic juveniles of *Octopus vulgaris* Cuvier in Harima Nada. *Suisanzoshoku* **38**(2), 183-190.
- Ueta Y., Tokai T. and Segawa S. (1999). Relationship between year-class abundance of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana* and environmental factors off Tokushima prefecture, Japan. *Fisheries Science* **65**(3), 424-431.



- Vecchione M., Roper C. F. E., Sweeney M. J. and Lu C. C. (2001). Distribution, relative abundance and developmental morphology of paralarval cephalopods in the Western North Atlantic Ocean. *NOAA Technical Reports. NMFS* **152**, 1-54.
- Waluda C. M., Trathan P. N. and Rodhouse P. G. (1999). Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* **183**, 159-167.
- Waluda C. M., Rodhouse P. G., Podestá G. P., Trathan P. N. and Pierce G. J. (2001). Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability. *Marine Biology* **139**(4), 671-679.
- Waluda C. M. and Rodhouse P. G. (2006). Remotely sensed mesoscale oceanography of the Central Eastern Pacific and recruitment variability in *Dosidicus gigas*. *Marine Ecology Progress Series* **310**, 25-32.
- Young R. E. and Harman R. F. (1988). "Larva", "paralarva" and "subadult" in cephalopod terminology. *Malacologia* **29**(1), 201-207.
- Zeidberg L. D. and Hamner W. M. (2002). Distribution of squid paralarvae, *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida), in the Southern California Bight in the three years following the 1997-1998 El Niño. *Marine Biology* **141**(1), 111-122.
- Zeidberg L. D., Hamner W. M., Nezlin N. P. and Henry A. (2006). The fishery for California market squid (*Loligo opalescens*) (Cephalopoda: Myopsida), from 1981 through 2003. *Fishery Bulletin* **104**(1), 46-59.

