

UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE BIOLOXÍA ANIMAL,  
BIOLOXÍA VEXETAL E ECOLOXÍA

MEGAFUNA DE LA PLATAFORMA  
CONTINENTAL Y TALUD SUPERIOR  
DE GALICIA.

BIOLOXÍA DE LA CIGALA *Nephrops norvegicus*

Tesis Doctoral

ANTONIO CELSO FARIÑA PÉREZ

1996

**UNIVERSIDADE DA CORUÑA**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOXÍA ANIMAL,  
BIOLOXÍA VEXETAL E ECOLOXÍA**

**MEGAFUNA DE LA PLATAFORMA  
CONTINENTAL Y TALUD SUPERIOR  
DE GALICIA.  
BIOLOGÍA DE LA CIGALA *Nephrops norvegicus***

**Tesis Doctoral**

**ANTONIO CELSO FARIÑA PÉREZ  
OCTUBRE, 1996**

**UNIVERSIDADE DA CORUÑA**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOXÍA ANIMAL,  
BIOLOXÍA VEXETAL E ECOLOXÍA**

**MEGAFUNA DE LA PLATAFORMA  
CONTINENTAL Y TALUD SUPERIOR  
DE GALICIA.  
BIOLOGÍA DE LA CIGALA *Nephrops norvegicus***

Memoria presentada para aspirar al  
Grado de Doctor en Biología

**ANTONIO CELSO FARIÑA PÉREZ  
OCTUBRE, 1996**



## UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE  
BIOLOXÍA ANIMAL,  
BIOLOXÍA VEXETAL  
E ECOLOXÍA

Campus da Zapateira, s/n  
15071 A Coruña  
España - Spain  
Teléfono ++34 - (9) 81 - 28 07 88  
Fax ++34 - (9) 81 - 13 56 41

EDUARDO GONZÁLEZ GURRIARÁN, CATEDRÁTICO DE BIOLOXÍA  
ANIMAL DA UNIVERSIDADE DA CORUÑA

### CERTIFICA:

Que a presente memoria, titulada "**Megafauna de la plataforma continental y talud superior de Galicia. Biología de la cigala *Nephrops norvegicus***", presentada por Antonio Celso Fariña Pérez, foi realizada baixo a miña dirección no Departamento de Biología Animal, B. Vexetal e Ecoloxía da Universidade da Coruña, e no Centro Oceanográfico de A Coruña do Instituto Español de Oceanografía, e reúne as condicións para aspirar ao grado de Doutor en Biología.

E para que conste, asino a presente certificación en A Coruña,  
a 16 de Setembro de 1996.

Asdo.: Eduardo González Gurriarán

*A mis padres*

## AGRADECIMIENTOS

Desde que comencé mi dedicación al estudio de las pesquerías hasta la actualidad han sido muchas las personas que han colaborado en los trabajos biológico pesqueros o me han facilitado determinados datos, que de alguna manera se relacionan con los diversos aspectos abarcados en el presente estudio y, aunque sea de forma general y anónima, quiero agradecer a todas ellas su contribución.

Al director de esta Memoria, Eduardo González-Gurriarán, le agradezco el haber sido quien primero me animó a emprender este trabajo, y el gran interés que ha mostrado durante su realización. Sus orientaciones y experiencia en el campo de los Crustáceos me abrieron nuevas vías de trabajo, y su extraordinaria visión de conjunto del tema abordado me facilitó enormemente su planteamiento.

Quiero especialmente mostrar mi agradecimiento a Juan Freire, por las muchas horas de trabajo que me ha dedicado y por su ayuda incondicional en la organización de diversos capítulos y el esclarecimiento de numerosas dudas. Sus ánimos y profundos conocimientos de análisis de datos me han motivado y servido como guía de aprendizaje de métodos de trabajo completamente nuevos para mí.

No puedo olvidar a Xosé Cruces y a mis primeros jefes de equipo Álvaro Fernández y Alberto González-Garcés por introducirme en el mundo de la biología de especies pesqueras.

También quiero hacer extensivo mi agradecimiento al Instituto Español de Oceanografía y a todos los compañeros que han participado en las campañas de prospección pesquera en la mar gallega que se citan en esta Memoria, como reconocimiento de los buenos y malos momentos vividos en los buques "Cornide de Saavedra" y "Francisco de Paula Navarro". Aunque por citar a los más asiduos, nombre a Javier Pereiro, Ignacio Olaso, Nélida Pérez, Francisco Sánchez, Carmen Piñeiro, Pablo Abaunza, Manuel Quintáns, Baltasar Patiño, no me olvido de todos los demás y en especial aquellos que bajo mi dirección participaron en la campaña "Demersales NW87" y en la segunda parte de la "Carioca 89".

A Roberto Morlán le agradezco la colaboración a lo largo de todos estos años, en la recogida y procesamiento de datos e información, tanto en campañas, como en el laboratorio y en los muestreos en puerto, y al patrón de pesca Francisco Amado las verdaderas lecciones pesqueras, fuente de numerosa información, que me ha proporcionado con sus conversaciones.

Por último, estoy en deuda con M<sup>a</sup> Pura, Celso Daniel y Juan David, que me han soportado durante mucho tiempo, ensimismado entre peces y cigalas.

---

|   |    |
|---|----|
| 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS   |    |
| 2. AREA DE ESTUDIO  |    |
| 2.1. Características geomorfológicas .....  | 7  |
| 2.2. Características hidrográficas .....  | 9  |
| 2.3. Características sedimentarias .....  | 14 |
| 2.4. Características biológicas y pesqueras .....   | 16 |
| 3. MATERIAL Y MÉTODOS: CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE<br>LOS MUESTREOS EN LAS CAMPAÑAS DE PROSPECCIÓN PESQUERA |    |
| 3.1. Series de campañas, buque y arte de pesca .....  | 23 |
| 3.2. Diseño del muestreo .....  | 26 |
| 3.3. Procesado de las muestras .....  | 28 |
| 4. ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES DE PECES Y CRUSTÁCEOS<br>DECÁPODOS  |    |
| 4.1. Introducción .....   | 33 |
| 4.2. Material y métodos. Análisis de datos .....  | 35 |
| 4.2.1. Técnicas de análisis multivariante .....   | 36 |
| 4.3. Resultados .....   | 39 |
| 4.3.1. Comunidades de peces .....   | 39 |
| 4.3.1.1. Composición faunística .....   | 39 |
| 4.3.1.2. Abundancia y biomasa .....   | 39 |
| 4.3.1.3. Riqueza específica y diversidad .....  | 48 |
| 4.3.1.4. Cambios espaciales y temporales de las especies<br>dominantes de peces .....                           | 49 |
| 4.3.1.5. Análisis multivariante. Estructura espacial y temporal .....   | 51 |
| 4.3.2. Comunidades de crustáceos decápodos .....  | 67 |
| 4.3.2.1. Composición faunística .....   | 67 |
| 4.3.2.2. Abundancia y biomasa .....   | 67 |
| 4.3.2.3. Riqueza específica y diversidad .....  | 74 |
| 4.3.2.4. Cambios espaciales y temporales de las especies<br>dominantes de crustáceos decápodos .....            | 75 |
| 4.3.2.5. Análisis multivariante. Estructura espacial y temporal .....   | 81 |
| 4.4. Discusión .....  | 88 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>5. ESTUDIO BIOLÓGICO DE LA CIGALA <i>Nephrops norvegicus</i></b>                                |     |
| <b>5.1. Abundancia y distribución</b>  | 103 |
| 5.1.1. Introducción  | 103 |
| 5.1.2. Material y métodos  | 105 |
| 5.1.2.1. Análisis de datos. Análisis de la estructura espacial: variogramas                        | 105 |
| 5.1.2.2. Cartografiado, validación cruzada de muestras y estimación de la abundancia               | 107 |
| 5.1.2.3. Muestreos, análisis granulométrico y cartografiado de sedimentos                          | 109 |
| 5.1.3. Resultados  | 110 |
| 5.1.3.1. Abundancia de cigala  | 110 |
| 5.1.3.2. Distribución espacial de cigala   | 112 |
| 5.1.3.3. Relación de la abundancia de cigala con el sedimento                                      | 122 |
| <b>5.2. Reproducción</b>   | 127 |
| 5.2.1. Introducción  | 127 |
| 5.2.2. Material y métodos  | 130 |
| 5.2.2.1. Muestreos biológicos. Análisis de las muestras en laboratorio                             | 130 |
| 5.2.2.2. Serie temporal de muestreos de capturas comerciales                                       | 136 |
| 5.2.2.3. Análisis de datos   | 138 |
| 5.2.3. Resultados  | 140 |
| 5.2.3.1. Talla de madurez sexual   | 140 |
| 5.2.3.2. Ciclo de maduración gonadal y evolución temporal del estado de los receptáculos seminales | 141 |
| 5.2.3.3. Ciclo de cría   | 145 |
| 5.2.3.4. Fecundidad y pérdida de huevos durante la incubación                                      | 151 |
| <b>5.3. Morfometría y crecimiento relativo</b>   | 155 |
| 5.3.1. Introducción  | 155 |
| 5.3.2. Material y métodos  | 156 |
| 5.3.3. Resultados  | 157 |
| 5.3.3.1. Análisis de componentes principales   | 157 |
| 5.3.3.2. Heteroquelia  | 159 |
| 5.3.3.3. Crecimiento relativo: Relaciones alométricas entre  |     |



---

|  |            |
|--|------------|
| diferentes variables y la longitud del caparazón .....   | 161        |
| 5.3.3.4. Relación entre peso húmedo y longitud de caparazón ...  | 165        |
| <b>5.4. Crecimiento y ciclo de muda .....</b>  | <b>167</b> |
| 5.4.1. Introducción .....  | 167        |
| 5.4.2. Material y métodos .....  | 169        |
| 5.4.2.1. Crecimiento en condiciones experimentales .....   | 169        |
| 5.4.2.1.1. Ejemplares y condiciones experimentales .....   | 169        |
| 5.4.2.1.2. Análisis de datos .....   | 171        |
| 5.4.2.2. Ciclo de muda en medio natural .....  | 172        |
| 5.4.3. Resultados .....  | 173        |
| 5.4.3.1. Crecimiento en condiciones experimentales .....   | 173        |
| 5.4.3.1.1. Observaciones generales: distribución de<br>frecuencias de tallas, número de mudas en el<br>laboratorio y supervivencia .....             | 173        |
| 5.4.3.1.2. Crecimiento en la muda .....  | 175        |
| 5.4.3.1.3. Efecto de las condiciones experimentales<br>(tiempo de permanencia en laboratorio y tipo<br>de tanque) en el crecimiento en la muda ..... | 179        |
| 5.4.3.1.4. Duración del período de intermuda .....   | 182        |
| 5.4.3.1.5. Estacionalidad de la muda .....   | 183        |
| 5.4.3.2. Ciclo de muda en medio natural .....  | 183        |
| <b>5.5. Dinámica de la población explotada .....</b>   | <b>191</b> |
| 5.5.1. Introducción .....  | 191        |
| 5.5.2. Material y métodos .....  | 192        |
| 5.5.2.1. Información de la pesquería de cigala de Galicia<br>(capturas, esfuerzo y estructura de la población) .....                                 | 192        |
| 5.5.2.2. Análisis de datos .....   | 194        |
| 5.5.3. Resultados .....  | 197        |
| 5.5.3.1. Descripción de la pesquería de cigala de Galicia .....  | 197        |
| 5.5.3.2. Descripción de la evolución temporal de la estructura<br>de población de cigala .....   | 200        |
| 5.5.3.3. Dinámica de la población de cigala: análisis de series<br>temporales .....  | 216        |
| <b>5.6. Discusión .....</b>  | <b>233</b> |

|   |     |
|---|-----|
| 5.6.1. Abundancia y distribución .....          | 233 |
| 5.6.2. Reproducción .....                       | 236 |
| 5.6.3. Morfometría y crecimiento relativo ..... | 247 |
| 5.6.4. Crecimiento y ciclo de muda .....        | 248 |
| 5.6.5. Dinámica de la población .....           | 257 |
| <br>  |     |
| 6. CONCLUSIONES .....                           | 263 |
| <br>  |     |
| 7. BIBLIOGRAFÍA .....                           | 269 |

## **1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS**

El interés actual de la comunidad científica por el medio marino se revela por el elevado número de programas de investigación que centran en él su estudio, en el aprovechamiento y explotación racional de sus recursos alimenticios, minerales, energéticos y en la utilización como área de depósito de residuos y como zona de actividades de esparcimiento y recreo.

Las particulares y locales condiciones de las áreas de la plataforma y talud continentales, que reciben mayor influencia de las actividades humanas, ofrecen la oportunidad de desarrollar programas multidisciplinarios de investigación que se han extendido con el avance de los conocimientos y los medios técnicos, a una escala oceánica global.

Por su posición geográfica y especiales características, la plataforma y talud continentales de Galicia, así como las Rías, constituyen excelentes laboratorios naturales de los procesos oceanográficos en su más amplio concepto. Las características dinámicas, hidrográficas y geológicas han sido fuente de numerosas publicaciones y las Rías han constituido el escenario de múltiples trabajos de investigación biológica en los últimos veinte años.

Las aguas de la plataforma y talud de Galicia están pobladas por una fauna diversa de la que un cierto número de especies de peces, crustáceos y moluscos presentan una extraordinaria importancia pesquera. La explotación de los recursos pesqueros marinos en aguas de Galicia tiene una enorme trascendencia económica y social (Varela, 1985; González Laxe, 1986; Gómez Giráldez, 1988). Numerosas poblaciones establecidas a lo largo de sus más de 1000 km de costa, basan su economía y modo de vida en la explotación pesquera. En torno a esta actividad primaria, cuyo significado en términos del PIB supone el 6 % para Galicia, se generan con efecto multiplicativo un gran número de actividades complementarias que inciden sobre el conjunto de la vida económica de sus habitantes. Los aspectos derivados de la actividad pesquera representan una importante fuente de recursos alimentarios, generan empleo tanto

directa como indirectamente, posibilitan el desarrollo del comercio interior, las transferencias de tecnología y soportan e impulsan las relaciones intersectoriales.

Pese a todo esto, la explotación pesquera en estas aguas se caracterizó, hasta la década de los ochenta, por su falta de ordenación y de contingentación de flotas y por la irracionalidad de la explotación. Los primeros estudios de investigación pesquera, centrados sobre determinadas especies demersales (Fernández *et al.*, 1978; López Veiga, 1979), pusieron de manifiesto un estado de sobreexplotación (principalmente de la merluza *Merluccius merluccius*), caracterizado por el descenso de rendimientos, que se fue agravando de forma sucesiva con la desaparición de determinados caladeros o pesquerías, y su extensión a otras especies que son simultánea y conjuntamente explotadas con la merluza. Las medidas que fueron reglamentadas en los años ochenta no han servido para frenar o solucionar esta situación, por lo que se ha establecido un creciente interés por el estudio de aquellos recursos o especies que son descartados pero que pueden jugar importantes papeles ecológicos o constituir nuevas pesquerías (Fariña *et al.*, 1985; González-Gurriarán & Olaso, 1987; Fariña & Pereiro, 1995). Hasta la fecha, los datos y trabajos sobre estas especies asociadas de peces e invertebrados no comerciales son escasos, y aunque gran parte de ellas pueden desempeñar un papel fundamental en la red trófica, se desconoce su dinámica y posición en el ámbito de las comunidades demersales.

Las circunstancias descritas, de deterioro de la situación pesquera, han determinado que el Instituto Español de Oceanografía (I.E.O.), haya planteado de manera sistemática y continuada, un conjunto de programas y proyectos de investigación de las especies de interés comercial en el área atlántica con la finalidad de evaluar las poblaciones de dichas especies y establecer las bases de una correcta ordenación, gestión y explotación racional (Fernández *et al.*, 1978).

El logro de estos objetivos precisa de la información relativa a los resultados de la actividad pesquera (composición específica de las capturas, esfuerzo de pesca

empleado, distribuciones de tallas de las especies desembarcadas, etc.), o bien, de metodologías directas de prospección pesquera mediante campañas de investigación. Para complementar los programas regulares, comenzados en la segunda mitad de los setenta, de recogida de información pesquera y muestreo de tallas de especies comerciales en los puertos de Galicia, el I.E.O. inició en 1980 una serie de campañas de prospección pesquera por arrastre de fondo, con un diseño de muestreo y metodología estandarizados, en aguas de la plataforma y el talud superior del norte y noroeste de la península Ibérica. Estas campañas se realizan anualmente, a partir de la segunda mitad del mes de septiembre, coincidiendo prácticamente con el comienzo del otoño, época en la que se supone que ha finalizado el período anual de reclutamiento de las especies demersales y bentónicas. El propósito fundamental de las mismas es obtener índices relativos de los reclutamientos anuales y de abundancia de las especies comerciales. Con la finalidad de estudiar la abundancia de los recursos en otra época del año, se inició en 1984 una nueva serie, coincidente temporalmente con la época de puesta de la mayoría de especies demersales. En este contexto se encuadra una corta serie de campañas de primavera, que por problemas relativos a la disponibilidad de buque, terminó en 1987.

Durante las campañas, se recoge gran cantidad de información de las especies componentes de la captura realizada, que aporta datos sobre abundancia y distribución, estrategia vital y relaciones interespecíficas y permite seguir las fluctuaciones temporales de estas variables.

## **OBJETIVOS**

El presente trabajo se plantea tomando como punto de partida la información recopilada en los puertos y en las campañas de prospección pesquera en la plataforma y talud superior de Galicia. Para llevar a cabo gran parte de los objetivos que se describen a continuación, se han empleado, por una parte, los datos procedentes de la actividad pesquera en aguas de Galicia de las flotas de arrastre de fondo y, por otra,

los recogidos en las campañas de prospección pesquera. Esta información se refiere a las especies demersales de peces y crustáceos en general y a una especie de crustáceo en particular, la cigala *Nephrops norvegicus*, que presenta un elevado interés comercial y un comportamiento y ciclo vital complejos.

La presente memoria se estructura, basándose en el ámbito y objetivos de la investigación, en dos partes diferenciadas. La primera parte del estudio está dedicada al estudio de la megafauna, de la que forma parte la cigala *Nephrops norvegicus*, y la segunda al estudio de la biología de esta especie. Los objetivos de la memoria son los siguientes:

1. Descripción y análisis de las comunidades de peces demersales y crustáceos decápodos de la megafauna de los fondos de arrastre de la plataforma y talud continentales de Galicia.

1.1. Análisis de la composición específica y la ecología de dichas comunidades para el período de 1980 a 1991, en relación con :

1.1.1. Distribución espacial de peces y crustáceos decápodos asociada con la variabilidad de diferentes factores ambientales (principalmente profundidad) y localización geográfica.

1.1.2. Variaciones interanuales de las citadas comunidades y su relación con los cambios ambientales y la actividad pesquera, factores que afectan directamente a gran parte de las especies dominantes. Se destaca el interés biológico, dentro de los crustáceos decápodos, de la cigala *Nephrops norvegicus*.

2. Estudio biológico de la cigala de Galicia, abarcando fundamentalmente:

- 
- 2.1. Abundancia y distribución de la cigala en la plataforma y borde superior del talud, y su relación con diferentes parámetros ambientales (particularmente la composición granulométrica del sedimento y la profundidad), y los cambios temporales. Cartografía de la distribución.
  
  - 2.2. Ciclo reproductivo de las hembras (talla de madurez, ciclo de maduración gonadal, ciclo de cría y fecundidad).
  
  - 2.3. Morfometría y crecimiento relativo.
  
  - 2.4. Crecimiento en condiciones experimentales.
  
  - 2.5. Dinámica de la población centrada en la descripción de la estructura demográfica de la población y el análisis de las series temporales de datos de la pesquería.
  
  - 2.6. Análisis comparativo y discusión, en un contexto ecológico y geográfico amplio, para contribuir al conocimiento de las estrategias biológicas que adopta la cigala frente a las características ambientales de su área de distribución.



## **2. ÁREA DE ESTUDIO**

## 2.1. Características geomorfológicas

El área geográfica donde se realizó este estudio es la plataforma continental y el borde superior del talud de Galicia. Situada en el Atlántico al noroeste de la península Ibérica (Fig. 2.1), comprende una franja relativamente estrecha en forma de arco, variable en amplitud desde 25 km frente a la ría de Pontevedra hasta 65 km al norte del Cabo Prior. Está delimitada por los paralelos 41° 50' y 44° 10' de latitud Norte y los meridianos 7° 00' y 9° 35' de longitud Oeste, coincidiendo geográficamente sus extremos con la desembocadura del río Miño y la ensenada de Ribadeo. El área así configurada, presenta una superficie aproximada de 15000 km<sup>2</sup>.

Desde el punto de vista geológico, la plataforma continental se considera como el dominio con forma plana y pendiente suave que se extiende desde la franja infralitoral hasta la zona de ruptura de pendiente que da paso al talud continental. La presencia de afloramientos rocosos y bancos de gravas constituyen sus principales irregularidades. La zonación de la plataforma de Galicia se corresponde con la clásica que diferencia tres provincias principales (Rey, 1993), fundamentadas en los ambientes deposicionales y las morfologías desarrolladas sobre ellas:

- a) Plataforma interna, se extiende desde la zona infralitoral hasta una profundidad aproximada de 50 m. Es un área de gran diversidad morfológica y sedimentológica en la que predominan las formaciones detríticas groseras (gravas, arenas) de constitución y textura muy variable ocupando extensiones irregulares y donde la influencia continental y la fuerte dinámica litoral disminuyen rápidamente.
- b) Plataforma media, se extiende desde el límite externo de la plataforma interna hasta los 100 m de profundidad, aunque la gran diversidad sedimentológica de influencia continental que presenta define este límite de forma variable.
- c) Plataforma externa, cuya superficie se circunscribe desde la plataforma media hasta

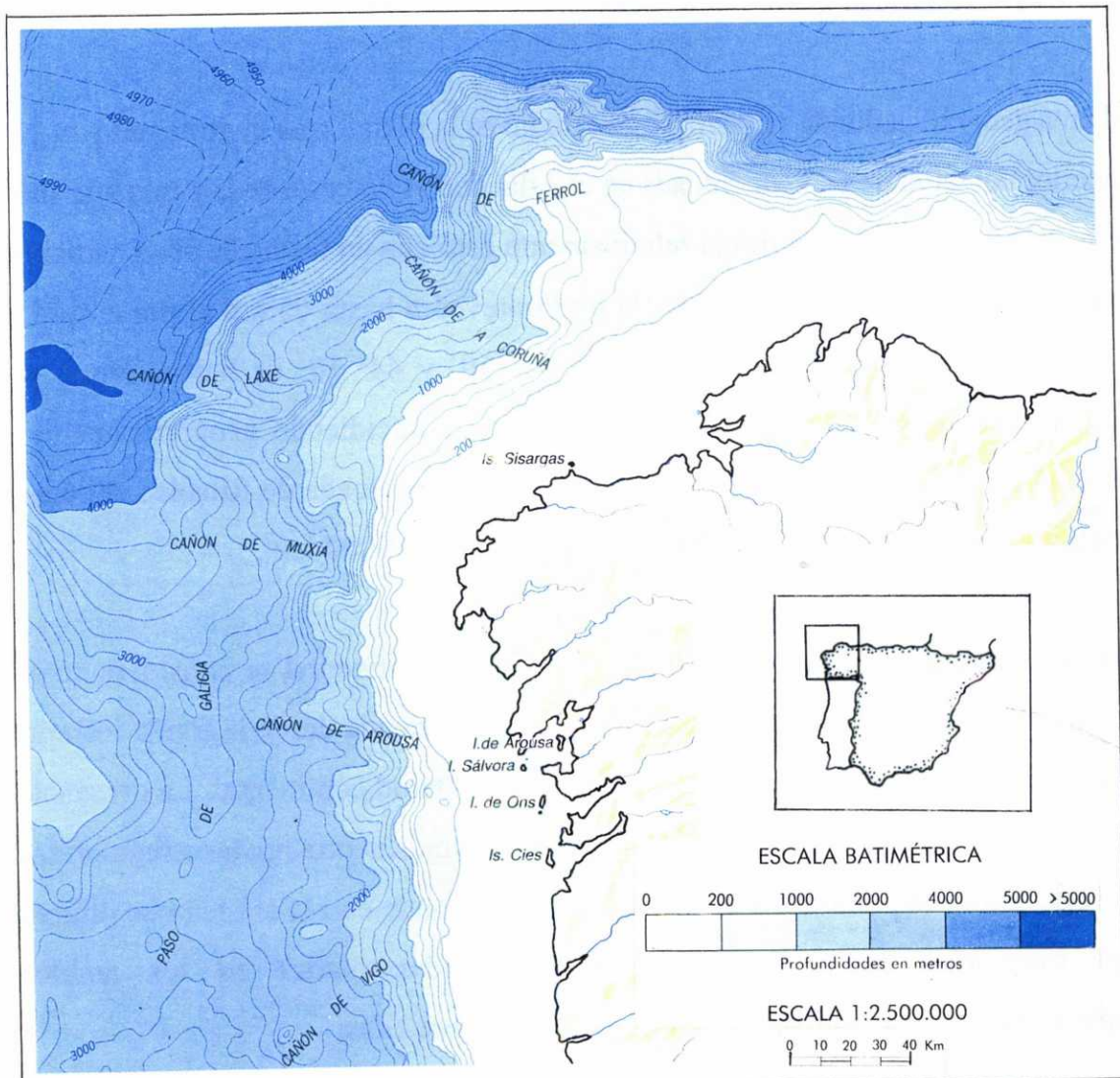


Figura 2.1. Batimetría del margen continental de Galicia (noroeste de España). (Fuente: Atlas Nacional de España del Instituto Geográfico Nacional).

el arranque del talud que, de forma aproximada, se sitúa en la isobata de los 200 m y presenta unas condiciones de sedimentación netamente marinas.

El talud constituye la zona del margen continental, desarrollada en el frente de la plataforma continental, en la cual la pendiente aumenta bruscamente. En el borde superior, caracterizado por procesos dinámicos influenciados por los movimientos de las masas de aguas profundas y los desequilibrios causados sobre la plataforma, se

originan los cañones submarinos de Ferrol, A Coruña, Laxe, Muxía, Arousa y Vigo que discurren a través del talud hasta los 4000 m de profundidad.

Esta estructura morfológica determina extensiones de fondos aplacerados. Los que ocupan la plataforma externa y el borde superior del talud (entre las isobatas de 100 y 500 m), limpios de irregularidades topográficas, rocas y cascos hundidos, constituyen los caladeros o playas de arrastre (Fig. 2.2). En la zona comprendida entre Estaca de Bares y Ribadeo, la plataforma da paso a un abrupto y escarpado talud con fuerte pendiente, lo que determina que no haya en estos fondos extensiones apropiadas para el arrastre. Las zonas rocosas de la plataforma y las acantiladas de la pendiente superior del talud son los caladeros de los artes de enmalle y palangre de fondo.

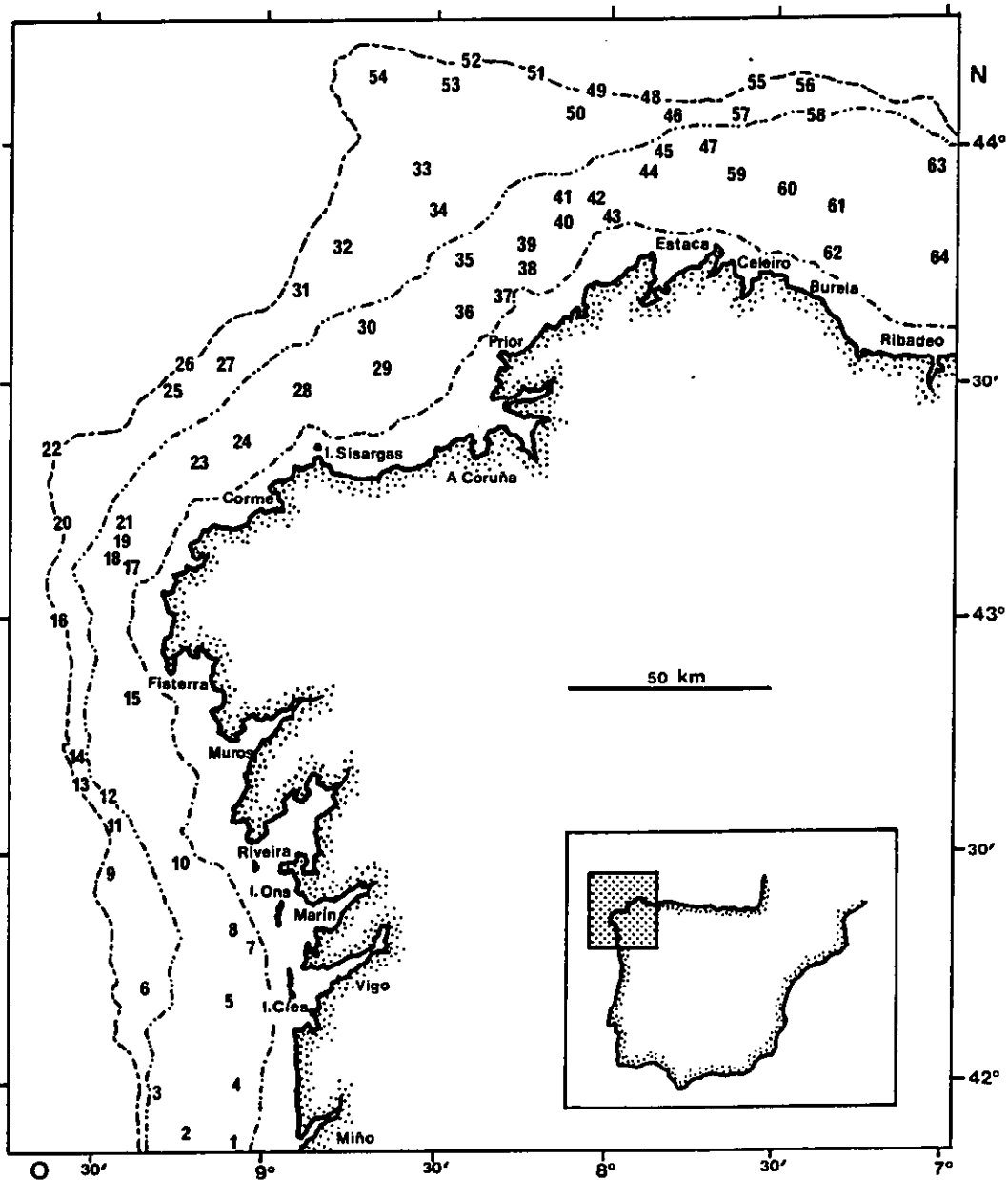
## 2.2. Características hidrográficas

### Masas de agua

En la dinámica oceánica del noroeste peninsular participan las siguientes masas de agua (Fraga *et al.*, 1982; Díaz del Río *et al.*, 1992):

1) El agua superficial (0-75 m) que se desplaza siguiendo la dirección de los vientos predominantes. Tiene características físicas de temperatura y salinidad muy variables por estar influenciada por las condiciones meteorológicas y los aportes continentales.

2) El Agua Central del Atlántico Norte (ACNA), situada en la zona oeste de Galicia entre 75-500 m, inmediatamente encima del Agua Mediterránea. Ambos cuerpos de agua están marcados por una circulación oceánica general débil, pero la dinámica a mesoescala asociada a las corrientes sobre la pendiente del talud, a las interacciones entre las dos venas de agua y a los torbellinos oceánicos que originan son de gran importancia y actualmente objeto de estudio.



- |                               |                           |                       |                               |
|-------------------------------|---------------------------|-----------------------|-------------------------------|
| 1 Boca de La Guardia          | 17 Chan de Touriñán       | 33 Playa Nova         | 49 Mar do Norte               |
| 2 Piedra de San Pedro         | 18 Boca de Camariñas      | 34 Pozo de Prior      | 50 Pao da Luz                 |
| 3 Puntal de Silleiro          | 19 Mar de la Escoria      | 35 Praia Grande       | 51 Ribeiras                   |
| 4 Canaleta                    | 20 Pozo de Touriñán       | 36 Campeio            | 52 As Paredes                 |
| 5 Freu                        | 21 Puntal de Vilano       | 37 Seco de Prior      | 53 O Muro                     |
| 6 Boca de Vigo                | 22 A Quiniela             | 38 Norte de Bermeo    | 54 A Selva                    |
| 7 Moutas                      | 23 Puntal de Monte Blanco | 39 Balandro           | 55 Campanario                 |
| 8 Aguiar                      | 24 Boca de Corme          | 40 Mar dos Meros      | 56 Cementerio                 |
| 9 Playa de los Raíles         | 25 Papeles                | 41 Alto de Villarrube | 57 Playa de la Estaca         |
| 10 Carboeiro                  | 26 Navidad                | 42 Velacho            | 58 Seco de Fuera              |
| 11 Canto del Sur              | 27 Mar del Crimen         | 43 Coto Cuadrado      | 59 Cuchitril                  |
| 12 Mar de las dos horas       | 28 Piedra de Sisargas     | 44 Mar de Rego        | 60 Piedra de San Ciprián      |
| 13 Cantos de la boca de Muros | 29 Mariantonia            | 45 Potrero de Terra   | 61 Playa de Ribadeo           |
| 14 Mar del Langostino         | 30 Medianía               | 46 Potrero de Fora    | 62 Playa de Ribadeo de Tierra |
| 15 Profundo                   | 31 Pozo de Sisargas       | 47 Potrero de Leste   | 63 Piedra de Leste            |
| 16 Pozo de la Nave            | 32 Pozo de Baldayo        | 48 Mar do Medio       | 64 Seco de Tapia              |

Figura 2.2. Caladeros de las flotas gallegas de arrastre, enmalle y palangre en la plataforma y borde superior del talud continental de Galicia.

3) El Agua Mediterránea (AM) que se desplaza hacia el Norte bajo la forma de una subcorriente bien identificada entre 500 y 1300 m de profundidad (Parrilla & Morón, 1971; Madelain, 1972), con un núcleo situado entre 1000 y 1100 m (Saunders, 1982), siguiendo la pendiente continental.

4) El Agua Central del Golfo de Vizcaya (ACG) que fluye hacia el Oeste en la zona norte de Galicia durante la época estival, entre los 75-500 m. Esta masa de agua procede de la mezcla vertical de las aguas del Mar Céltico a causa del enfriamiento superficial invernal (Botas *et al.*, 1989).

Superpuesto a este régimen de masas de agua se constató la existencia de una vena superficial de agua central más caliente y salina, en los meses de otoño e invierno, de unos 30 km de anchura y 200 m de espesor, que fluye hacia el norte a lo largo del talud superior (Frouin *et al.*, 1990). En la época de afloramiento resulta difícilmente detectable por estar sometida a la acción de los vientos del Norte reinantes (Baynes & Barton, 1990).

### Afloramiento

El afloramiento constituye el fenómeno oceanográfico de carácter físico más importante que se desarrolla en las aguas del noroeste de la península Ibérica (Fig. 2.3). Estacionalmente, las aguas de la plataforma de Galicia se hallan afectadas por procesos de afloramiento inducidos por el viento (Molina, 1972; Fraga, 1981; Blanton *et al.*, 1984; McClain *et al.*, 1986), que forman parte del sistema de afloramientos del Atlántico Nordeste, desde el sur del Cabo Verde hasta el norte del Cabo Fisterra, y que están controlados básicamente por el desplazamiento en latitud del giro anticiclónico del Atlántico Norte (Wooster *et al.*, 1976).

La advección episódica de agua fría y rica en nutrientes sucede con mayor frecuencia entre marzo y octubre (Fraga, 1981; Lavín *et al.*, 1991). Durante la primavera y



Figura 2.3. Imagen de satélite de la temperatura de superficie del noroeste de la península Ibérica, tomada con el sensor NOAA-AVHRR, el 25 de junio de 1984, en la que se distinguen en violeta y azul oscuro las aguas más frías procedentes del fondo, que representan el fenómeno de afloramiento costero de aguas oceánicas profundas, y en tonos de amarillo a rojo las aguas más cálidas.

principio del otoño el sistema paralelo a la costa de contracorrientes cálidas y superficiales puede encubrir el afloramiento (Frouin *et al.*, 1990).

A continuación se resume el esquema básico del afloramiento en las costas de Galicia. Por influencia de las altas presiones se generan vientos de componente Norte que soplan sobre la plataforma y desplazan el agua superficial (0-75 m) hacia el suroeste a lo largo de la costa, provocando la intrusión en la plataforma del oeste de Galicia, frente a las Rías Baixas, del ACNA que fluye hacia el norte subsuperficialmente. Cuando la influencia es de las bajas presiones, los vientos soplan del Suroeste e inducen el efecto contrario, de apilamiento de agua superficial sobre la costa y hundimiento. En la zona septentrional, la circulación por efecto de los vientos del Norte deriva hacia el oeste y la vena del ACG, intensamente modificada por la mezcla vertical, fluye desde el nordeste hacia el suroeste y, en este desplazamiento, confluye con la masa del ACNA. El frente de convergencia de ambos flujos de corrientes (ACNA y ACG) produce una elevación del Agua Central y una expansión del afloramiento al norte del Cabo Fisterra.

Durante el período de afloramiento se producen ciclos de vientos del Norte seguidos por períodos de calma o de vientos del Sur. Oceanográficamente esto se traduce en oscilaciones sucesivas del proceso activo de afloramiento y de etapas de relajación o calma.

La línea de costa y la topografía del fondo dinamizan diferentes tipos de afloramiento a una mesoscala espacial y temporal y provocan que el agua aflorada penetre en el interior de las rías (Blanton *et al.*, 1984). El enriquecimiento en nutrientes asociado al afloramiento produce una elevada producción primaria en el área (Tenore *et al.*, 1982; 1984; Varela, 1992; Bode *et al.*, 1994). Cuando el aporte de nutrientes por afloramiento es reducido, particularmente en el invierno, los intercambios de agua entre las rías y la plataforma, consecuencia de la circulación estuárica (Prego *et al.*, 1990) constituyen la fuente que aporta a la plataforma materia orgánica disuelta y particulada (Penas, 1986). El conjunto anual de estos procesos favorece, directa o indirectamente, a las pesquerías pelágicas costeras y demersales (Wyatt & Pérez-Gándaras, 1989; Robles *et al.*, 1992; López-Jamar *et al.*, 1992).



### 2.3. Características sedimentarias

Los factores dinámicos ligados a la energía del medio marino tienen una gran importancia en el desarrollo de la sedimentación. Pero además existe un conjunto adicional de factores oceanográficos físicos y químicos, climáticos y biológicos, así como la morfología del fondo y el contexto estructural que influyen en los mecanismos que determinan las características deposicionales. La interacción entre estos factores y el predominio de unos sobre otros determinarán los tipos de depósitos y procesos originando una sedimentación de tipo silicoclástica (asociada a las desembocaduras de los ríos, cuyos aportes son posteriormente redistribuidos), carbonatada (regida por factores como temperatura, salinidad, profundidad, régimen hidrodinámico, etc.) o mixta (Rey & Medialdea, 1989).

La morfología costera del litoral gallego se caracteriza por su trazado sinuoso debido a la presencia de numerosos accidentes fisiográficos -cabos, ensenadas con amplias playas, abruptos acantilados, desembocaduras, rías- que originan en el fondo marino litoral una fuerte y variada sedimentación (bloques, cantos gruesos, gravas, arenas, limos y arcillas), e interrumpen la continuidad de los cinturones rocosos litorales, prolongación de los acantilados terrestres (Rey & Díaz del Río, 1987).

La plataforma continental tiene una sedimentación ligada en su origen a las variaciones del nivel del mar durante el Cuaternario, preferentemente de tipo silicoclástica, aunque presenta áreas donde se desarrolla una sedimentación mixta (Rey & Medialdea, 1989). Estos autores diferencian dos sectores correspondientes a la fachada occidental y septentrional atlántica (Fig. 2.4). En el primero, los cauces fluviales que desembocan en las Rías Baixas desarrollan una potente capa de fango en la parte interna y media de la plataforma, mientras que la zona externa aparece cubierta por depósitos arenosos de cuarzo y componentes carbonatados que se extienden más allá de su inflexión hacia el talud. En esta área la tendencia general de disminución del tamaño del grano en función al alejamiento de la costa aparece invertido. El segundo es el sector

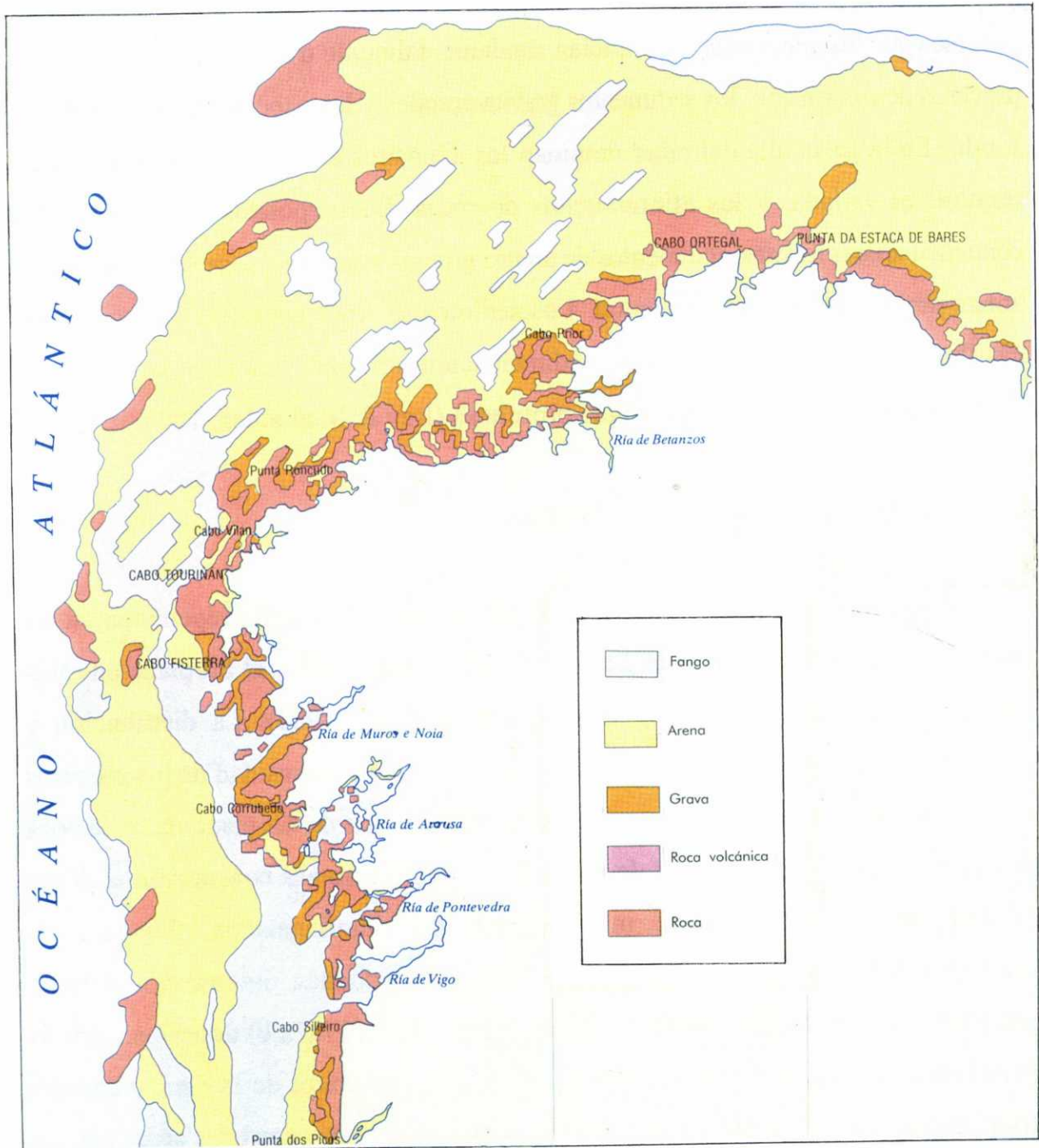


Figura 2.4. Tipos de fondo de la plataforma y borde superior del talud continental de Galicia. (Fuente: Atlas Nacional de España del Instituto Geográfico Nacional).

septentrional, que se extiende al norte del Cabo Fisterra y hacia el Cabo Ortegal que aparece cubierto por arenas, aunque en algunas zonas noroccidentales se localizan superficies de fangos.

En el talud y ascenso continental existe una gran variedad de depósitos. Según los procesos que los generan se diferencian fundamentalmente tres tipos: los asociados a procesos de suspensión, los sedimentos gravitacionales y los asociados a corrientes de fondo. En la parte alta del talud dominan los depósitos arenosos, cuya distribución textural es variada, y los afloramientos de rocas. Los depósitos no consolidados contienen arenas relictas, sedimentos de arenas gruesas y gravas que se extienden hasta zonas profundas más allá del talud. Los sedimentos finos aparecen desigualmente distribuidos y están relacionados con sedimentaciones forzadas asociadas a corrientes de afloramiento de las masas de agua profundas (Rey & Medialdea, 1989).

#### **2.4. Características biológicas y pesqueras**

Las particularidades físicas y oceanográficas del área de estudio repercuten en los procesos de producción biológica. La concentración de clorofila y el fitoplancton están asociados positivamente con la temperatura (Estrada, 1984). La distribución y abundancia del fitoplancton está asociada con la situación e intensidad de los procesos de afloramiento. También se desarrollan poblaciones densas de fitoplancton en la boca de las rías. En la época y áreas de afloramiento las diatomeas constituyen el grupo fundamental del fitoplancton, mientras que los dinoflagelados, flagelados y microflagelados son dominantes, aunque en bajas densidades, durante el invierno y primavera (Varela, 1992). Estrada (1984) y Varela *et al.* (1987a,b) describen, para la plataforma gallega, la composición específica y la estructura de la comunidad del fitoplancton. Dichos estudios muestran diferencias entre sí y entre las áreas norte y oeste de Galicia, debido probablemente a las diferentes condiciones hidrológicas y estaciones del año en que se realizaron (Varela, 1992).

La elevada producción primaria de la plataforma redonda en los siguientes niveles tróficos de organismos planctónicos (Bode *et al.*, 1994). La energía es sucesivamente transferida, a través de los desplazamientos de caída y migraciones verticales del plancton, a la red trófica pelágica y bentónica.

El zooplancton sigue un ciclo anual de abundancia típico de aguas templadas, con dos máximos, uno en la primavera y otro en el otoño (Valdés *et al.*, 1990, 1991). La abundancia y estructura de las comunidades zooplanctónicas son muy similares a lo largo de la plataforma, pero existen diferencias con las áreas del talud y con las zonas próximas a las bocas de las rías. Sin embargo, las variaciones locales del afloramiento pueden originar diferencias entre la parte norte y oeste de Galicia. Los copépodos son el grupo dominante del zooplancton; los larváceos, sifonóforos y cladóceros, aunque abundantes, contribuyen en menor proporción a la biomasa de zooplancton en la plataforma, y menos importante es la contribución del meroplancton (larvas de cirrípedos, decápodos, equinodermos, etc.) (Álvarez-Ossorio, 1984; Valdés *et al.*, 1990).

La meiofauna béntónica se caracteriza por el dominio de los nematodos, sin que se detecten diferencias significativas en densidad y biomasa a lo largo de la plataforma (Tenore *et al.*, 1984). La macroinfauna béntónica muestra una elevada homogeneidad en la plataforma externa, aunque se pueden distinguir varias comunidades, que se relacionan significativamente con variables ambientales, tales como la profundidad y las características del sedimento (composición estructural y contenido en materia orgánica) (López-Jamar *et al.*, 1992). Distintas especies de poliquetos dominan la biomasa béntónica en las diferentes comunidades, correspondiendo el dominio numérico a especies de las familias Spionidae, Paraonidae y Capitellidae (Tenore *et al.*, 1984; López-Jamar *et al.*, 1992).

Los grupos faunísticos de los niveles tróficos superiores, se componen, en general, de especies de amplia distribución biogeográfica. En particular, los peces y crustáceos están representados por especies atlánticas, lusitánicas y boreales (Ekman, 1953; Zariquiey, 1968; Yang, 1982) de las que solamente un cierto número constituye recursos pesqueros de relevancia comercial. Penas (1986) estima un rendimiento pesquero para la plataforma de Galicia de  $16 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , superior a otras áreas de plataforma de similar latitud. En la explotación de estos recursos intervienen diversas

flotas y artes que, según los hábitos de las especies a que van dirigidas, conforman unas pesquerías clasificadas en pelágicas y demersales (Fig. 2.5).

Las pesquerías pelágicas comprenden un reducido número de especies (sardina, anchoa y jurel fundamentalmente) que viven en cardúmenes compactos próximos a la superficie y son explotadas por la flota de cerco que opera exclusivamente en aguas de la plataforma.

Las pesquerías demersales tienen por objetivo una gran variedad de especies bentónicas y demersales. Se desarrollan en la plataforma y pendiente próxima del talud y las especies capturadas viven sobre el fondo (gallos, rape, juliana, lenguado -véase

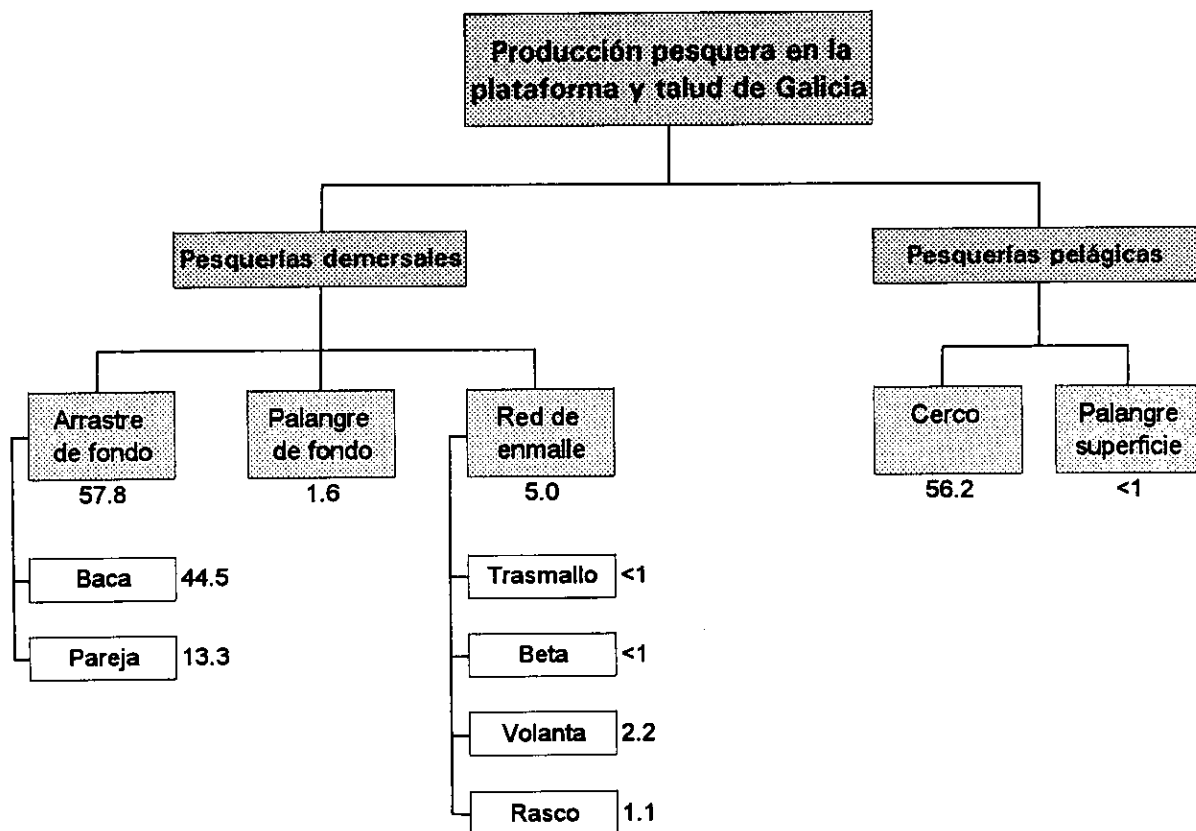


Figura 2.5. Clasificación de las pesquerías en la plataforma continental y talud de Galicia en función del tipo de flota y arte de pesca. Se indican las cifras anuales de desembarcos en miles de toneladas métricas, estimadas con datos medios del período 1989-1990.

la Tabla 4.1 para el nombre científico-), enterradas en él (cigala), o en sus proximidades y con interdependencia trófica o reproductora con el mismo fondo (merluza, lirio, faneca, etc.). El carácter multiespecífico de estas pesquerías determina que su explotación la realicen tres grupos principales de artes con distinto modo de actuación: palangre de fondo, redes de enmalle (trasmallos, betas, volantas y rascos) y arrastre de fondo.

Las flotas de palangre de fondo, betas y volantas se dirigen principalmente a la pesca de merluza, aunque, debido a la escasez de capturas por la situación de sobrepesca que atraviesa esta especie en aguas de Galicia (Fernández *et al.*, 1978; López-Veiga, 1979; Trujillo *et al.*, 1993), capturan proporciones crecientes de otras especies (congrio, palometa roja, abadejo, etc.) mientras que la de rascos pesca casi exclusivamente rape y juliana. Las flotas de arrastre capturan simultáneamente un amplio y variado conjunto de especies que le proporcionan su rentabilidad (Fernández, 1985; Fariña *et al.*, 1989). El arrastre es el arte que tiene mayor incidencia en la fauna bentónica y demersal y sus desembarcos representan el 90 % del total de la pesquería demersal gallega.

La flota de arrastre, que tiene como principales puertos base A Coruña, Muros, Riveira Marín y Vigo, está constituida por dos componentes, parejas y bacas. La mayor dimensión y abertura vertical del arte de arrastre a la pareja, así como su operatividad, actuando ligeramente por encima del fondo, hacen que capture casi exclusivamente lirio y merluza, representando aproximadamente el 90 % y 8 %, respectivamente, de los desembarcos de las parejas en los puertos de Galicia (Fig. 2.6). La importancia del lirio sería mayor si se considerasen las capturas, puesto que se descartan importantes cantidades de esta especie.

El arrastre de baca opera, por el contrario, con el burlón en contacto físico con el fondo, capturando una gran diversidad de especies comerciales. Las fluctuaciones en la distribución, abundancia y capturabilidad de las especies, junto con los hábitos

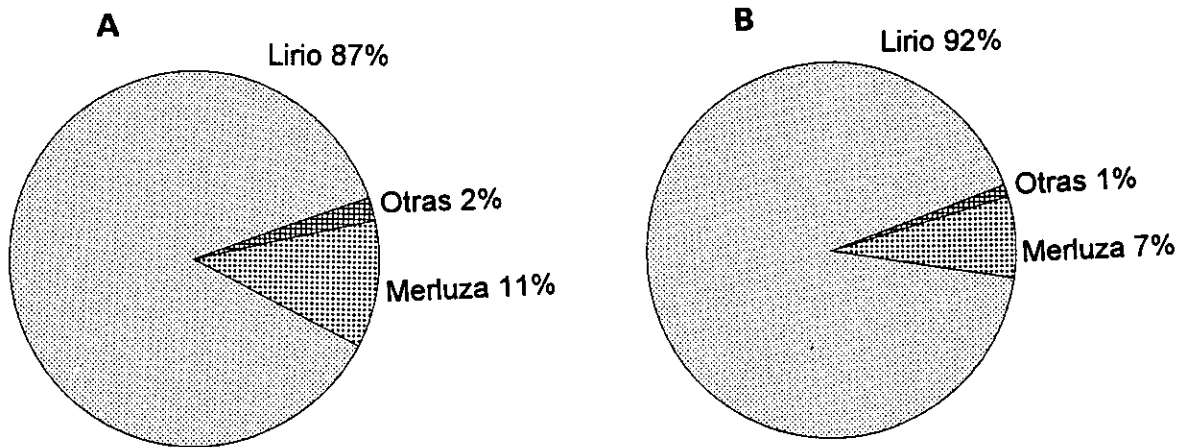


Figura 2.6. Importancia relativa en peso de las distintas especies demersales en los desembarcos de las parejas que faenan en aguas de Galicia al norte de Fisterra (A: parejas de A Coruña, valores medios del período 1982-1991) y al sur de Fisterra (B: parejas de Muros y Riveira, valores medios del período 1984-1991).

comerciales de las flotas repercuten en la composición específica de los desembarcos. Incluso existen ligeras diferencias en la composición de los desembarcos correspondientes a las flotas que actúan al norte y al sur de Fisterra (Fig. 2.7). La malla,

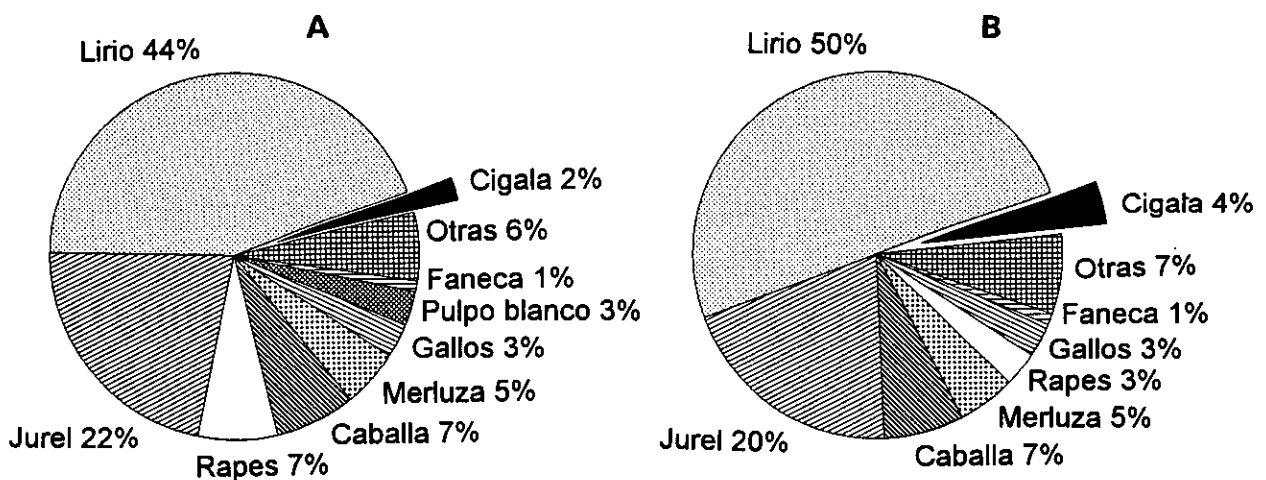


Figura 2.7. Importancia relativa en peso de las distintas especies demersales en los desembarcos de las bacas que faenan en aguas de Galicia al norte de Fisterra (A: bacas de A Coruña, valores medios del período 1982-1991) y al sur de Fisterra (B: bacas de Muros y Riveira, valores medios 1984-1991).

---

que podría ser una causa importante de variabilidad, no interviene en este caso, ya que el uso de una malla de 40 mm de longitud estirada en el copo del arte está generalizado en la flota de arrastre que opera en aguas de Galicia. El orden de importancia en biomasa de las especies desembarcadas en Galicia por el arrastre de fondo para el período 1982-1991 es lirio (46 %), jurel (21 %), caballa (7 %) y a continuación un amplio conjunto de especies (merluza, rapas, gallos, cigala, faneca, peón, congrio, etc.) con menos de un 6 % cada una.



**3. MATERIAL Y MÉTODOS: CONSIDERACIONES  
GENERALES SOBRE LOS MUESTREOS EN LAS  
CAMPAÑAS DE PROSPECCIÓN PESQUERA**

### 3.1. Series de campañas, buque y arte de pesca

Las campañas de prospección pesquera, que se consideraron en el presente trabajo, fueron realizadas entre 1980 y 1991 (Tabla 3.1). Las campañas, denominadas a continuación campañas de otoño, se desarrollaron cada año en el período que coincide con el final del verano y principio del otoño (excepcionalmente, no se realizó la campaña de otoño en 1987). Adicionalmente, se realizaron tres campañas de primavera en 1984, 1986 y 1987.

El propósito principal de las campañas de otoño fue estimar el índice anual del reclutamiento de la merluza (individuos juveniles que se incorporan por primera vez a las áreas de pesca), además de la abundancia relativa de las especies bentónicas y demersales de interés pesquero, lo cual constituyó el objetivo principal de las

Tabla 3.1. Campañas de prospección pesquera en la plataforma y talud superior de Galicia consideradas en este estudio. Se indica el código de identificación utilizado y la fecha de realización de las mismas. Las campañas de la serie Carioca fueron realizadas en otoño y el resto en primavera.

| CAMPAÑA         | CÓDIGO | FECHA DE REALIZACIÓN |
|-----------------|--------|----------------------|
| Carioca 80      | G80    | 04.10.80 a 12.10.80  |
| Carioca 81      | G81    | 19.09.81 a 01.10.81  |
| Carioca 82      | G82    | 13.09.82 a 25.09.82  |
| Carioca 83      | G83    | 03.09.83 a 22.09.83  |
| Carioca 84      | G84    | 27.08.84 a 20.09.84  |
| Carioca 85      | G85    | 01.09.85 a 15.09.85  |
| Carioca 86      | G86    | 12.09.86 a 22.09.86  |
| Carioca 88      | G88    | 24.09.88 a 06.10.88  |
| Carioca 89      | G89    | 11.09.89 a 27.09.89  |
| Carioca 90      | G90    | 10.09.90 a 23.09.90  |
| Carioca 91      | G91    | 12.09.91 a 24.09.91  |
| Ictio NW84      | NW84   | 07.05.84 a 24.05.84  |
| Demersales NW86 | NW86   | 06.04.86 a 19.04.86  |
| Demersales NW87 | NW87   | 11.03.87 a 24.03.87  |

campañas de primavera (Pereiro & Fernández, 1983; Pereiro *et al.*, 1991). Además, en todas las campañas se obtuvo una valiosa información adicional sobre la distribución, estructura de tallas o edades, reproducción, alimentación, etc. de las especies comerciales y otras asociadas (Olaso *et al.*, 1982; Fariña *et al.*, 1985; González-Gurriarán & Olaso, 1987; Freire *et al.*, 1991, 1992; Sánchez *et al.*, 1991; González-Gurriarán *et al.*, 1993; Abaunza *et al.*, 1995).

Todas las campañas, a excepción de la realizada en 1989 (G89), se efectuaron con el B/O *Cornide de Saavedra*, que se halla provisto de rampa de pesca en la popa y sus características son: 67 m de eslora, 11.25 m de manga, 1150 trb y 1654 kW de potencia. La Campaña G89 se realizó con el B/O *Francisco de Paula Navarro*, de 30 m de eslora, 7.32 m de manga, 178 trb y 552 kW. Ambos buques poseen un equipamiento completo de instrumentos para posicionamiento y de ayuda a la navegación y pesca (DECCA, GPS, Magnavox, radar, ecosondas).

El muestreador utilizado fue un arte de arrastre de fondo de tipo "baca", mixto nylon-coral, similar al que utiliza la flota gallega comercial de arrastre (Fig. 3.1) de 60.1 m de relinga inferior (burlón o relinga de plomos), 43.6 m de relinga superior (o de

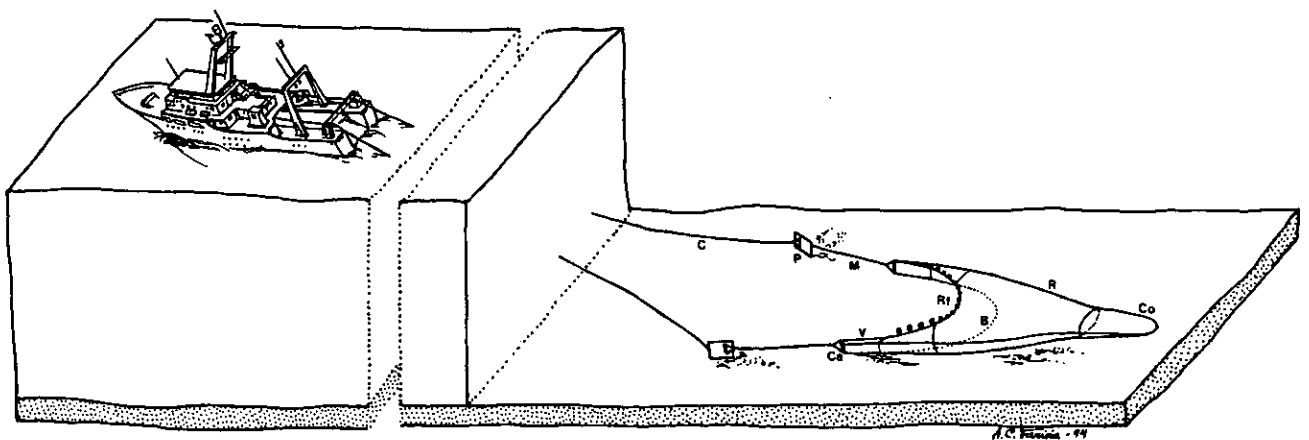


Figura 3.1. Elementos del arte de arrastre de fondo. B: burlón o relinga inferior, C: cable, Ca: calón, Co: copo, M: malla, P: puerta, R: red de arrastre, Rf: relinga de flotadores y V: vientos.

flotadores) y 40 mm de malla en el copo (Fig. 3.2). Hasta 1982 inclusive, se usó un sobrecopo de 20 mm de longitud de malla estirada y, desde entonces, un paño de red de idéntica malla, que recubría interiormente el copo. Con esta malla reducida en el copo, el arte realiza una captura multispecífica de la megafauna bentónica y demersal, sin selección de formas ni tamaños. El funcionamiento del arte es adecuado en fondos limpios y blandos de arena o fango. En fondos duros de piedra o con obstáculos (formas salientes de roca, cascos hundidos, etc.) no puede ser utilizado, ya que se producen enganches que conllevan un elevado riesgo de rotura o pérdida.

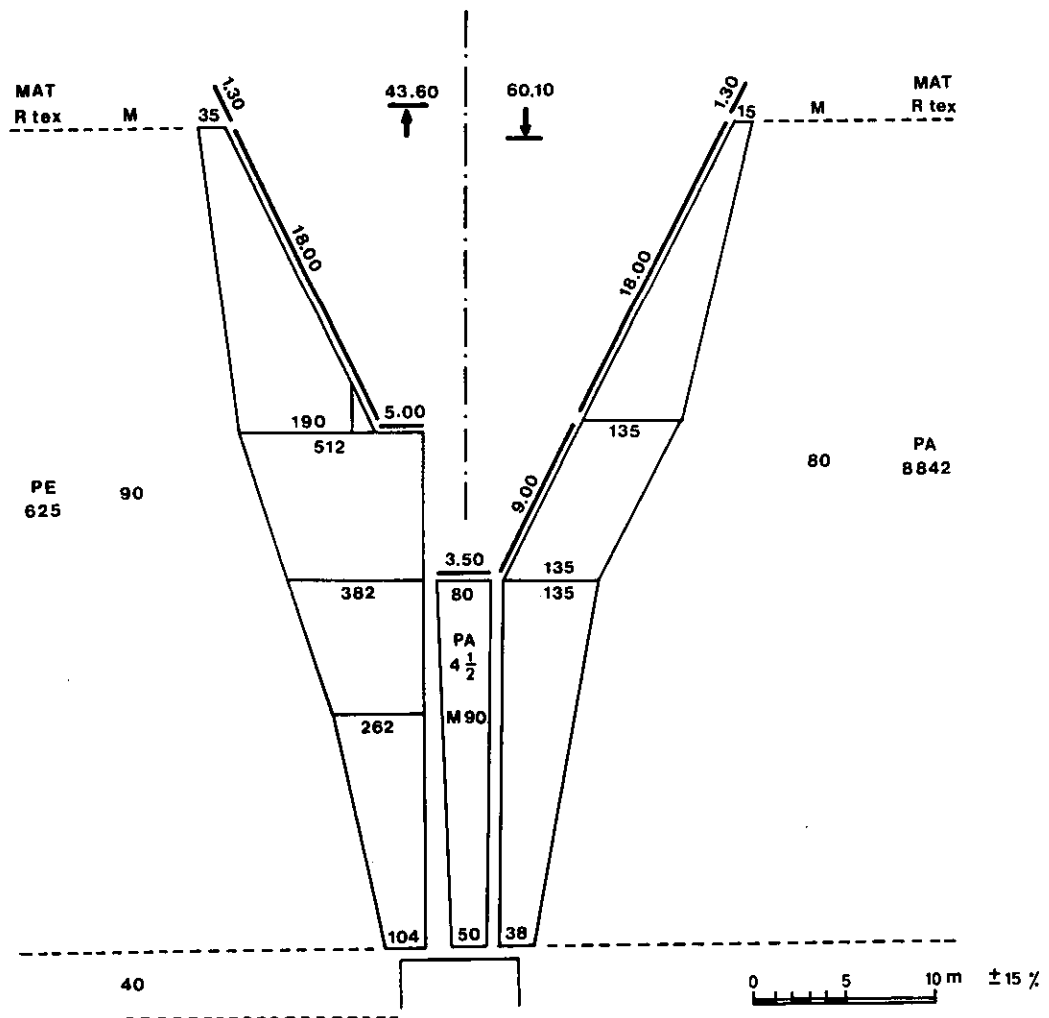


Figura 3.2. Esquema del arte de arrastre de fondo de boca utilizado en las campañas. M: longitud de malla estirada en mm, MAT: material (PA: poliamida, PE: polietileno), Rtex: masa (g) de hilo para paños de red pronto para uso por 1000 m (relacionado con la resistencia a la rotura).

La abertura horizontal del arte estimada mediante un equipo SCANMAR fue  $22.0 \pm 0.8$  m y la vertical  $1.9 \pm 0.2$  m (Sánchez *et al.*, 1991). La longitud de las malletas semialambradas, de 35 mm de diámetro, se mantuvo constante en todas las campañas (200 m). Las puertas de arrastre utilizadas fueron rectangulares, de madera y acero y 750 kg en el B/O *Cornide de Saavedra* y polivalentes (ovaladas y de acero) de 350 kg en el B/O *Francisco de Paula Navarro*.

### 3.2. Diseño del muestreo

El área de la plataforma y talud entre 100 y 500 m de profundidad, desde los límites de la desembocadura del Río Miño hasta la ensenada de Ribadeo, fue muestreada según una metodología de muestreo estratificado aleatorio (Doubleday & Rivard, 1981). Los límites de cada estrato se basan en la latitud y la profundidad. Según la latitud, se establecieron tres sectores geográficos: de Miño a Fisterra (M-F), de Fisterra a Estaca (F-E), y de Estaca a Ribadeo (E-R), y según la profundidad, se limitaron dos estratos separados por la isobata de 200 m: de 100 a 200 m, y de 200 a 500 m, denominados también, en adelante, estratos de <200 y >200 m, respectivamente.

El número de lances a realizar en cada campaña y estrato se hizo proporcional a la superficie de éste. Para ello, la plataforma fue dividida en cuadrículas de 5 x 5 millas náuticas (coincidentes con cada 5' de latitud) y cada una de ellas fue considerada una unidad homogénea de muestreo (Fig. 3.3). Los lances se determinaron aleatoriamente en cada sector y estrato, teniendo en cuenta solamente aquellas cuadrículas potencialmente arrastrables por la naturaleza del fondo. La zona entre 200 y 500 m del sector E-R no fue muestreada debido a que presenta fondos rocosos y de fuerte pendiente. El número de lances realizado en cada campaña, por sector geográfico y estrato de profundidad se presenta en la Tabla 3.2 y la localización geográfica de cada uno de los lances en la Figura 3.4. En las campañas G80 a G83 los estratos situados a más de 200 m de profundidad quedaron insuficientemente muestreados debido a la

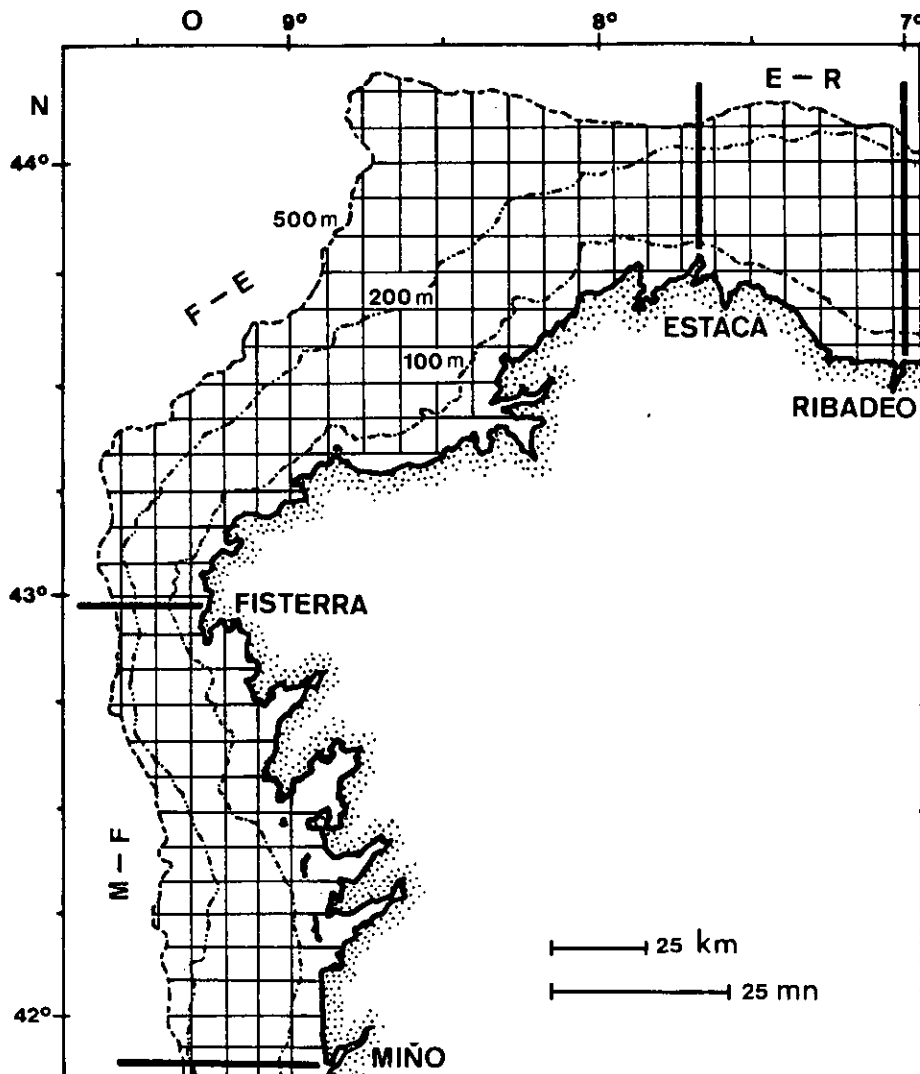


Figura 3.3. Reticulado de 5 x 5 millas náuticas de la plataforma y talud superior de Galicia, usado para diseñar el muestreo en las campañas. Se indican los tres sectores geográficos (M-F: Miño-Fisterra, F-E: Fisterra-Estaca y E-R: Estaca-Ribadeo) y las isobatas que delimitan los estratos de profundidad (100, 200 y 500 m).

conjunción de diversos factores (meteorología adversa, tiempo de disponibilidad de buque limitado y prioridad de objetivos). La información de la campaña de primavera de 1984 (NW84) utilizada en este trabajo se limitó a la comunidad de crustáceos y a la distribución de frecuencias de tallas de cigala. En esta campaña se realizó una serie de lances especiales en cuanto a situación y duración (no se siguió la estrategia de muestreo fijada previamente), que no se han tenido en cuenta en el estudio de las distribuciones de tallas de cigala (ver Tabla 3.1).

Tabla 3.2. Número de lances realizados en las campañas de prospección pesquera de la plataforma y talud superior de Galicia en cada sector geográfico y estrato de profundidad. (En la campaña Ictio NW84 se indica entre paréntesis el número de lances que se tuvieron en cuenta en el estudio de la estructura de población de cigala).

| Campaña                           | Miño-Fisterra |        | Fisterra-Estaca |        | Estaca-Ribadeo | Total     |
|-----------------------------------|---------------|--------|-----------------|--------|----------------|-----------|
|                                   | 100-200 m     | >200 m | 100-200 m       | >200 m | 100-200 m      | 100-500 m |
| Carioca 80                        | 10            | 0      | 13              | 0      | 0              | 23        |
| Carioca 81                        | 11            | 2      | 11              | 2      | 0              | 26        |
| Carioca 82                        | 14            | 0      | 13              | 0      | 7              | 34        |
| Carioca 83                        | 12            | 3      | 15              | 8      | 9              | 47        |
| Carioca 84                        | 14            | 5      | 17              | 12     | 8              | 56        |
| Carioca 85                        | 14            | 5      | 16              | 15     | 8              | 58        |
| Carioca 86                        | 14            | 5      | 15              | 14     | 2              | 50        |
| Carioca 88                        | 14            | 5      | 16              | 12     | 8              | 55        |
| Carioca 89                        | 14            | 5      | 15              | 6      | 8              | 48        |
| Carioca 90                        | 14            | 5      | 16              | 15     | 8              | 58        |
| Carioca 91                        | 15            | 5      | 16              | 15     | 7              | 58        |
| Ictio NW84                        | 19 (10)       | 6 (4)  | 21 (11)         | 10     | 5              | 61        |
| Demersales NW8                    | 14            | 5      | 15              | 11     | 6              | 51        |
| Demersales NW8                    | 14            | 5      | 16              | 15     | 8              | 58        |
| Total lances                      | 193           | 56     | 215             | 135    | 84             | 683       |
| Nº de cuadrículas<br>arrastrables | 29            | 11     | 32              | 30     | 16             | 118       |

Todos los lances se realizaron con luz diurna (entre las 0800 h y 2000 h) a una velocidad media de arrastre de 3 nudos. Se anotaron las características de realización de cada lance (dirección, situación y profundidad en la posición inicial, media y final). La duración de cada lance fue de 60 min en las campañas realizadas hasta 1984 y de 30 min en las siguientes. Los datos de lances de 60 min se transformaron a 30 min solamente para el análisis y estudio de las comunidades. Para el estudio de la distribución y abundancia de cigala no se transformaron.

### 3.3. Procesado de las muestras

Después de cada lance y una vez el arte de pesca a bordo, se realizó una separación y

clasificación de la captura realizada. Los peces y crustáceos decápodos fueron identificados a nivel de especie y se contabilizó el número total de individuos (o de una submuestra) y el peso húmedo de cada especie en cada lance. Se recogió información de crustáceos solamente en las campañas realizadas entre 1980 y 1987. Las distintas especies de la familia Paguridae (*Pagurus prideauxi*, *P. alatus*, *P. bernhardus*, *P. excavatus* y *Anapagurus laevis*) fueron identificadas en algunas ocasiones únicamente a nivel de género o familia y para los análisis de datos se agruparon como Paguridae. Se empleó la nomenclatura de Wheeler (1978) y Whitehead *et al.* (1986) para la determinación de los peces y Zariquiey (1968), Ingle (1980) y González-Gurriarán & Méndez (1985) para la determinación de los crustáceos.

Los ejemplares de cigala capturados en cada lance fueron separados por sexo, medidos con calibre al milímetro inferior (la longitud del cefalotórax se consideró como medida estándar de la talla), y las hembras clasificadas en ovadas y no ovadas.

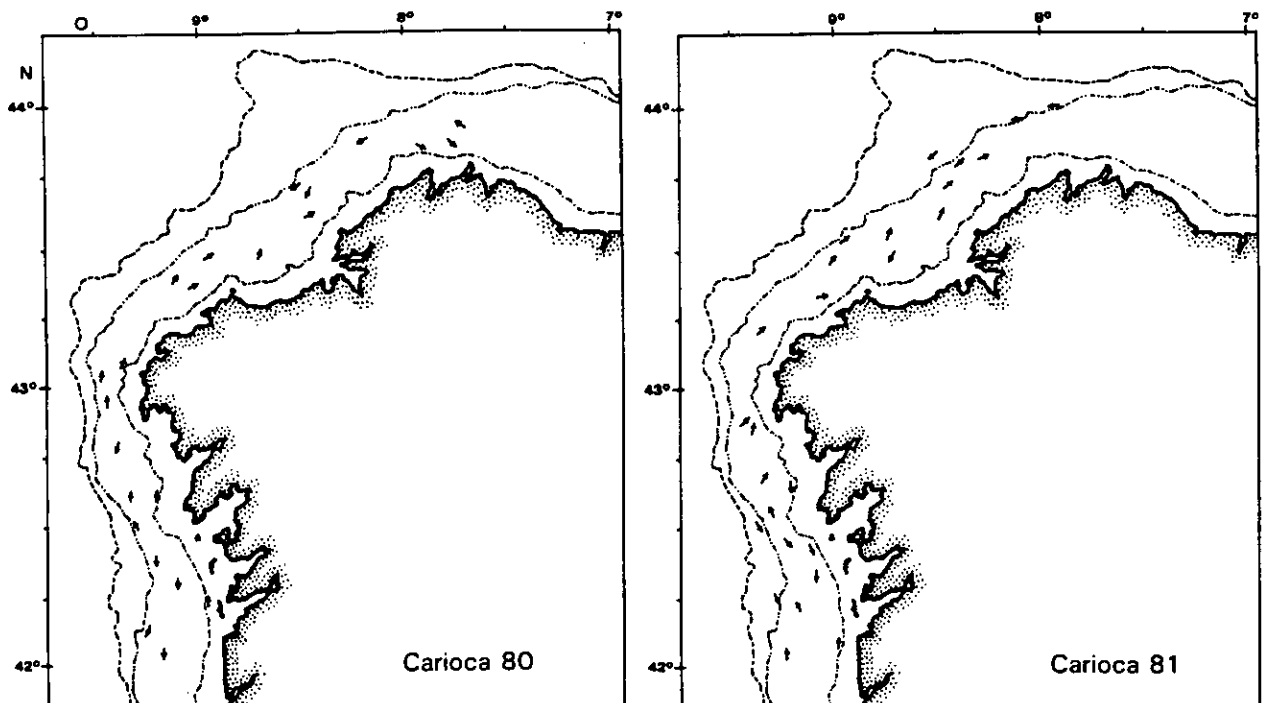


Figura 3.4. Localización y dirección de los lances realizados en las campañas de otoño (Carioca: 1980 a 1991, excepto 1987) y de primavera (Ictio NW84: 1984, Demersales NW86: 1986 y Demersales NW87: 1987).



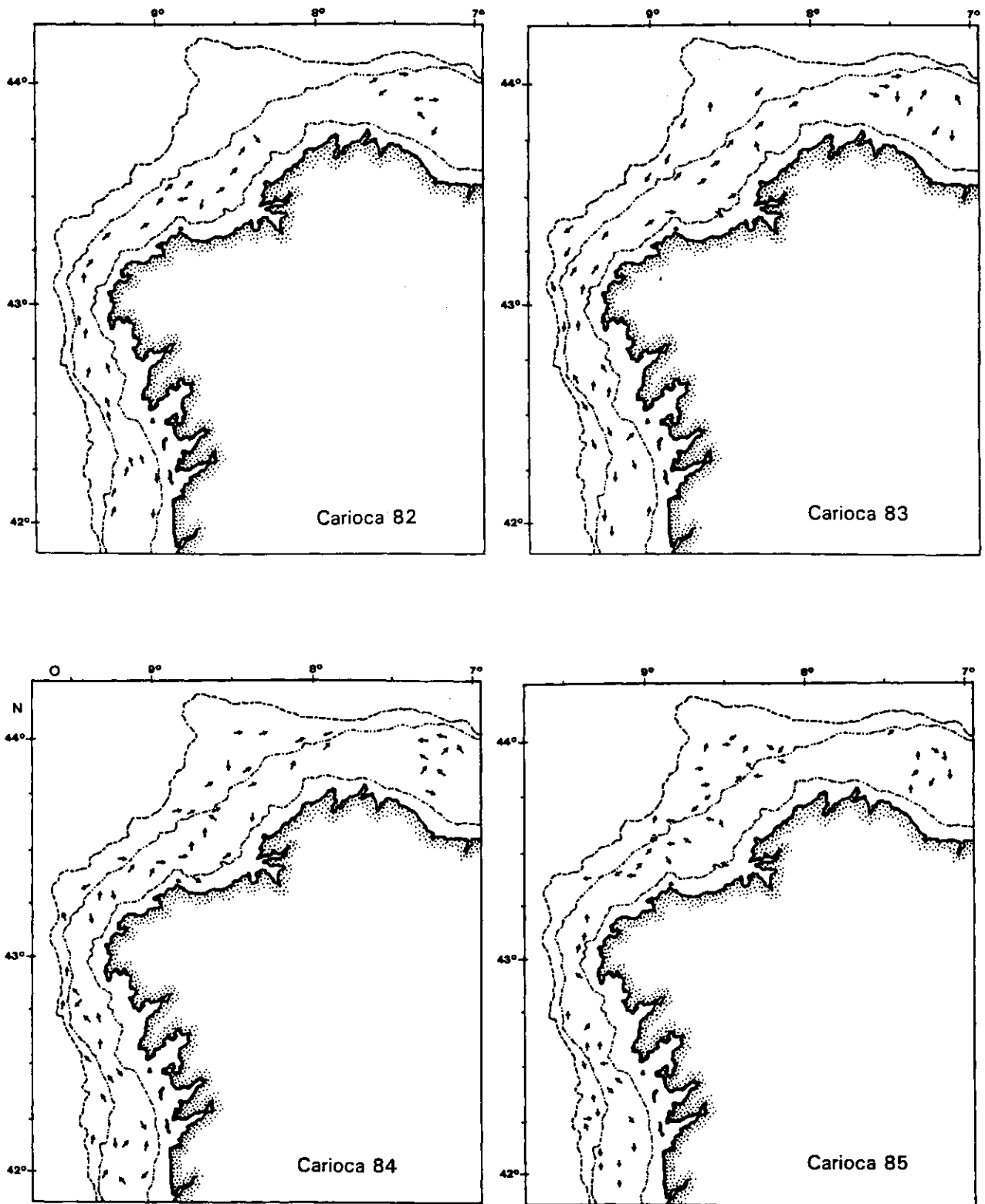


Figura 3.4 (continuación)

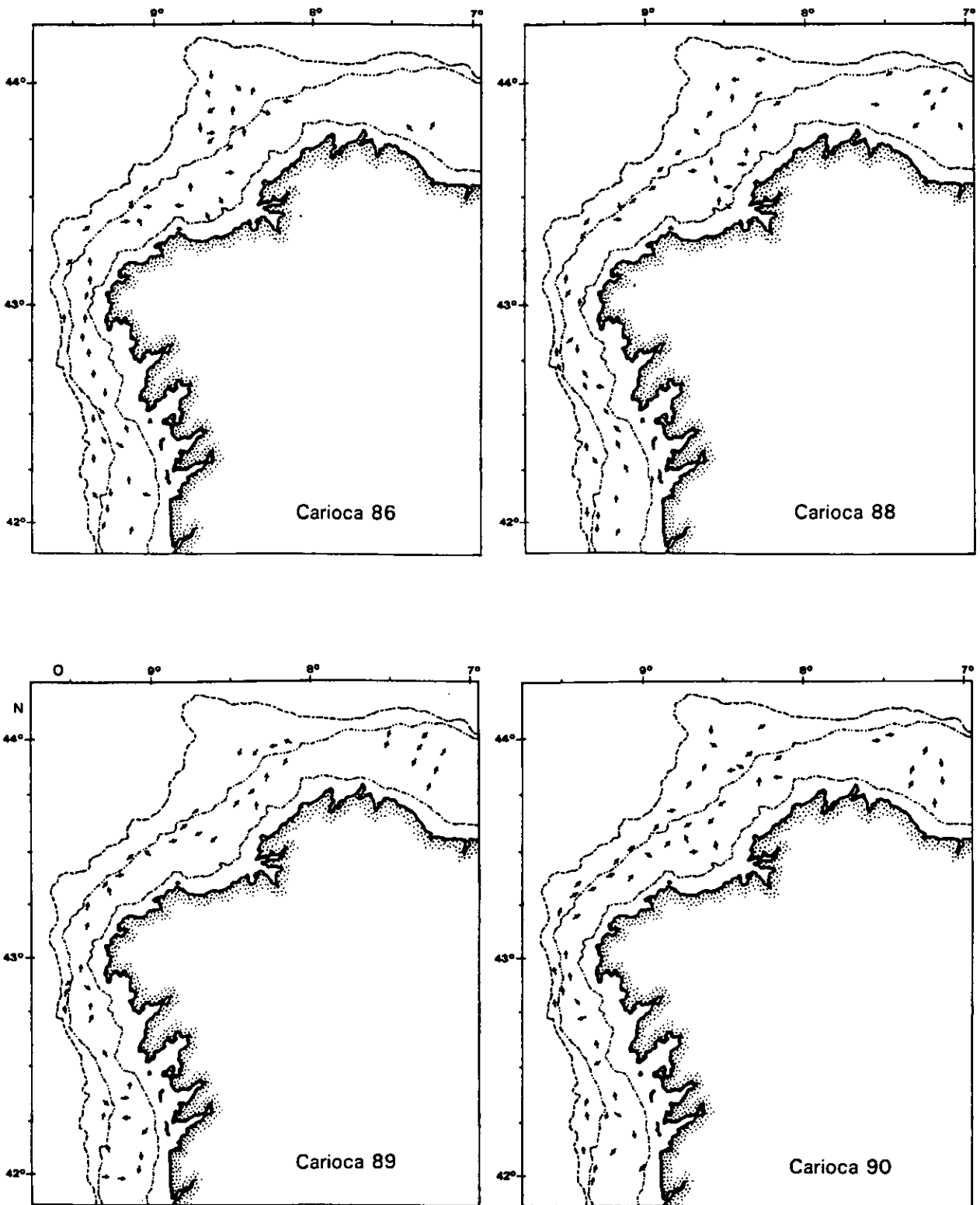


Figura 3.4 (continuación)

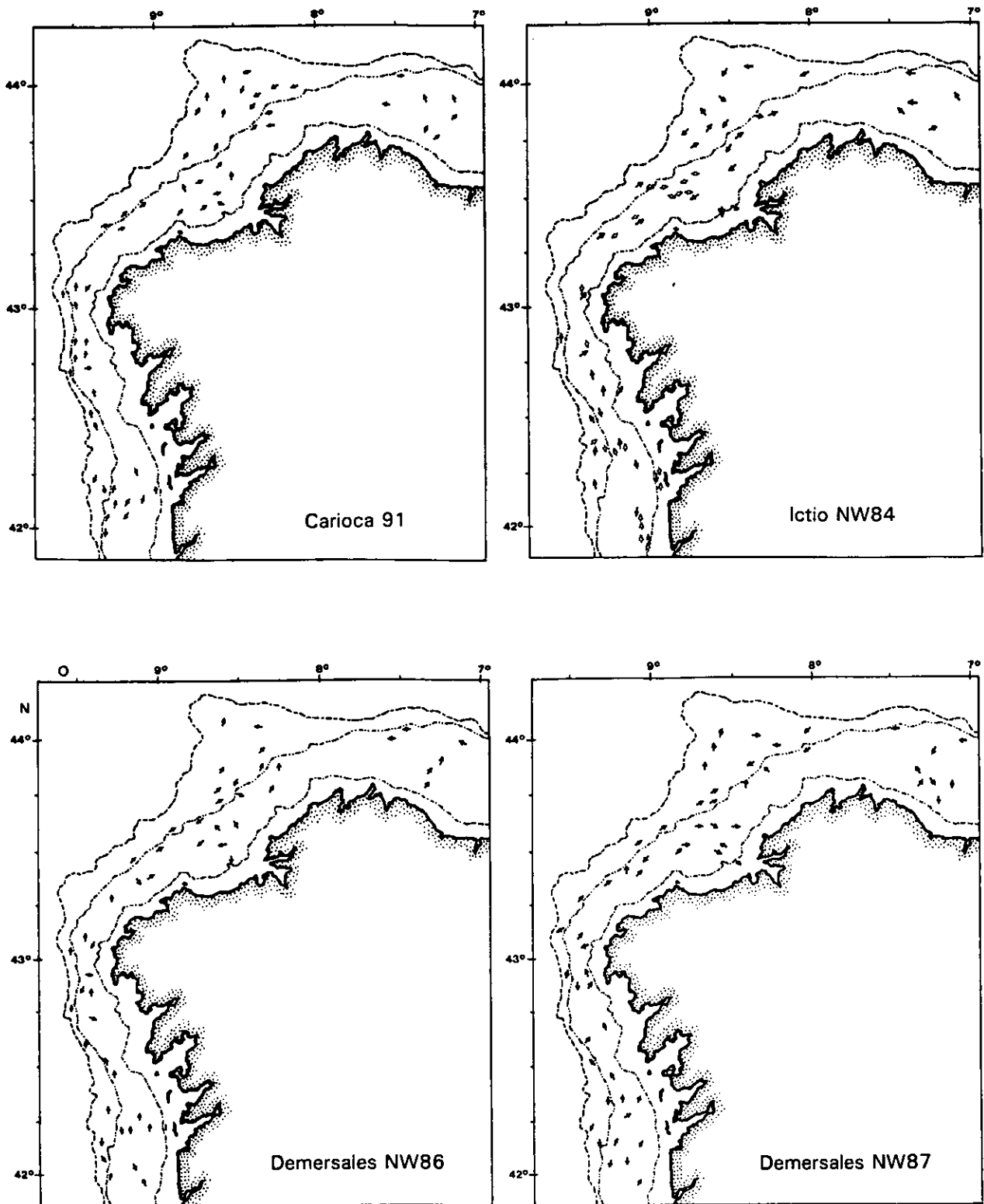


Figura 3.4 (continuación)

#### **4. ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES DE PECES Y CRUSTÁCEOS DECÁPODOS**

#### 4.1. Introducción

Las campañas de prospección pesquera por arrastre de fondo constituyen una de las principales herramientas utilizadas para la exploración de las variaciones temporales en la abundancia de poblaciones de peces demersales (Doubleday & Rivard, 1981). La información sobre la megafauna bentónica asociada recopilada en dichas campañas, permite disponer de series a largo plazo, de gran interés para la descripción de la distribución de las poblaciones en un amplio rango de escalas espaciales y temporales, para la tipificación de comunidades y para conocer los cambios en el ecosistema producidos por la actividad pesquera o los procesos ambientales. El término de comunidad se aplica en este trabajo al conjunto de las poblaciones que coinciden en el tiempo ocupando una determinada área espacial y cuya densidad puede ser dependiente de sus interrelaciones, de la variabilidad de los factores oceanográficos y de la actividad pesquera ejercida sobre ellas.

La estructura de las comunidades de peces de la plataforma y talud del Atlántico Norte está bien documentada para ciertas áreas, así como la influencia que sobre ellas ejercen las variables ambientales o la actividad pesquera (Haedrich & Merret, 1988). Entre los trabajos sobre comunidades de peces hay que citar los de Haedrich *et al.* (1975, 1980), Colvocoresses & Musick (1984), Overholtz & Tyler (1985), Snelgrove & Haedrich (1985), Mountain & Murawski (1992) y Wainright *et al.* (1993) en el borde noroeste Atlántico y los de Haedrich & Krefft (1978), Gordon (1986), Bergstad (1990), Merrett *et al.* (1991), Gordon & Bergstad (1992) y Nilssen & Hopkins (1992) en el nordeste Atlántico. También en el Mediterráneo Noroeste se han estudiado las comunidades de peces demersales a lo largo del talud (Stefanescu *et al.*, 1992, 1993, 1994). Sin embargo, los estudios sobre la composición de las comunidades de peces de la plataforma de Galicia son escasos. Así, Fernández *et al.* (1981) citan una relación de las especies capturadas en una campaña a lo largo de la plataforma y talud atlánticos de la península Ibérica, desde el Cabo Fisterra al estrecho de Gibraltar; Fariña *et al.* (1985) la abundancia y biomasa de los peces de los fondos de arrastre de la plataforma

de Galicia y Solórzano *et al.* (1988) realizan un inventario de los peces de las aguas de Galicia. Por otra parte, estudios previos analizan la distribución y abundancia de las especies dominantes de peces en el margen continental gallego (Pereiro & Fernández, 1983; Pereiro & Piñeiro, 1985; Sánchez *et al.*, 1991). Los estudios sobre la ecología de las comunidades de peces en Galicia se han restringido principalmente a las rías (Iglesias, 1981, 1983; Iglesias & González-Gurriarán, 1984; González-Gurriarán *et al.*, 1991). Sánchez (1993) describe las comunidades de peces de la plataforma del Mar Cantábrico, área próxima a la plataforma gallega.

La estructura y organización de las comunidades de crustáceos decápodos en el Atlántico es menos conocida que la de los peces demersales, a pesar de que constituyen uno de los grupos dominantes de invertebrados megabentónicos en plataforma continental y talud (Lagardère, 1973, 1977a; Haedrich *et al.*, 1975, 1980; Wenner & Boesch, 1979; Markle *et al.*, 1988; Basford *et al.*, 1989; Olaso, 1990; Macpherson, 1991; Bianchi, 1992a,b; Setubal, 1992). En algunos casos, los invertebrados han sido analizados conjuntamente con la ictiofauna (Haedrich *et al.*, 1980; Markle *et al.*, 1988). Por el contrario, estudios recientes en el Mediterráneo Noroeste han aportado información importante sobre los patrones de distribución y abundancia de las comunidades de crustáceos, principalmente en aguas profundas (Abelló *et al.*, 1988; Cartes & Sardá, 1992, 1993; Cartes, 1993a; Cartes *et al.*, 1994; Sardá *et al.*, 1994a).

Existen estudios previos sobre los patrones de distribución de las especies dominantes de decápodos en el margen continental de Galicia (Alonso-Allende, 1980, 1982; González-Gurriarán, 1987; Freire *et al.*, 1991, 1992; González-Gurriarán *et al.*, 1993; Fariña & Pereiro, 1995). González-Gurriarán & Olaso (1987) realizan un primer estudio sobre la comunidad de crustáceos megabentónicos, aunque no analizan su relación con los factores ambientales o los cambios temporales existentes. Olaso (1990) y García-Castrillo & Olaso (1995) estudian los invertebrados megabentónicos del Mar Cantábrico, área adyacente a la costa gallega. Además, son numerosos los

estudios sobre la estructura de las comunidades de crustáceos en las Rías de Galicia (González-Gurriarán, 1982, 1986; Romero *et al.*, 1982; Iglesias & González Gurriarán, 1984; González-Gurriarán *et al.*, 1991).

#### 4.2. Material y métodos. Análisis de datos

En el estudio de las comunidades de peces se tuvieron en cuenta los datos de todas las campañas de otoño, de 1980 a 1991, y de las campañas NW86 y NW87 correspondientes a la serie de las campañas de primavera. El número total de lances fue de 513 en otoño y 109 en primavera. Los datos utilizados en el estudio de las comunidades de crustáceos fueron los de las campañas realizadas desde 1980 hasta 1987. Comprenden las campañas de otoño de 1980 a 1986 y las de primavera de 1984, 1986 y 1987, que representan un total de 293 y 168 lances, respectivamente (ver Tabla 3.2 y Fig. 3.4).

La abundancia y biomasa de cada especie y del total de capturas, tanto de peces demersales como de crustáceos decápodos, se definieron como el número de individuos por lance de 30 min y gramos de peso húmedo por lance de 30 min, respectivamente. Para cada lance se obtuvo la riqueza específica (número de especies de peces demersales y crustáceos decápodos) y diversidad ( $H'$ , índice de Shanon-Wiener en  $\log_2$ ). Se emplearon diferentes modelos de análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando como covariable la profundidad, para comparar la abundancia, biomasa, riqueza específica y diversidad, entre años y sectores geográficos en el caso de los peces demersales, y entre años, estaciones (primavera y otoño) y sectores geográficos en el caso de los crustáceos decápodos. El patexo *Polybius henslowii*, especie de la familia Portunidae dominante entre los crustáceos, no fue incluida en los análisis de datos realizados debido a que sus capturas presentaron grandes fluctuaciones temporales y espaciales (las abundancias medias para cada campaña oscilaron entre 0 y 7808 individuos por lance de 30 min, con lances en que se capturaron hasta aproximadamente  $2 \times 10^5$  individuos). Esta especie presenta hábitos

parcialmente pelágicos y ocupa toda la columna de agua formando densas agrupaciones (Allen, 1968; González-Gurriarán, 1987) que no son muestreadas adecuadamente con el arte de pesca empleado.

Para analizar los cambios espaciales y temporales de las especies dominantes de peces demersales (definidas como aquellas que representaron más del 1 % de las capturas en número y/o biomasa, excluyendo el lirio, en las campañas de otoño) se obtuvo la tendencia temporal de la abundancia media ( $\log_{10}$  (número de individuos + 1/lance de 30 min)) en cada sector geográfico y estrato de profundidad y la correlación con el índice de afloramiento medio del año de la campaña y del año previo (en  $\text{m}^3/\text{s} \cdot \text{km}$ , para el período abril-septiembre de cada año, calculado a partir del esfuerzo deformador del viento en la superficie del mar; datos hasta 1989 de Lavín *et al.* (1991) y datos correspondientes a 1990 y 1991 de J.M. Cabanas, comunicación personal). Se empleó el coeficiente de correlación de Pearson y se obtuvo su nivel de significación, aunque este test no fue empleado como un estadístico inferencial y no se realizaron correcciones en el nivel de significación para ajustarlo al número de comparaciones realizadas.

#### 4.2.1. Técnicas de análisis multivariante

La estructura de las comunidades de peces demersales y crustáceos decápodos y su relación con distintos factores ambientales fue analizada mediante diferentes tipos de análisis de correspondencias, con el programa CANOCO v. 3.12 (ter Braak, 1986, 1987a,b). Se emplearon métodos directos e indirectos de análisis de gradientes (ter Braak & Prentice, 1988), ya que el número de variables ambientales analizadas fue pequeño y podrían existir otros factores no controlados que determinen importantes cambios en la comunidad.

En el caso de los peces demersales, ya que el mayor esfuerzo de muestreo se realizó en otoño, con sólo dos campañas en primavera (una de ellas en 1987, año en que no



se realizó la campaña de otoño), se llevaron a cabo análisis independientes para las campañas de otoño y primavera. De las 105 especies capturadas, se seleccionaron 48 que aparecieron en  $\geq 2\%$  de los lances efectuados en las campañas de otoño y 39 que aparecieron en  $\geq 5\%$  de los lances en las campañas de primavera (véase la Tabla 4.2). Se excluyeron *Sardina pilchardus*, especie pelágica que apareció en un reducido número de lances con gran abundancia, cuya captura se realizó probablemente en aguas superficiales en el momento de recoger el arte de pesca, y *Chimaera monstrosa*, especie característica del talud, que apareció únicamente, con altas densidades, en un reducido número de lances a profundidad superior a 200 m. Para el análisis de la estructura de las comunidades de crustáceos decápodos se siguió la misma metodología usada con los peces demersales. Se seleccionaron 16 especies que aparecieron en  $\geq 5\%$  de los lances realizados (véase la Tabla 4.7).

Tanto para los peces como para los crustáceos, se emplearon los datos de abundancia de cada especie seleccionada (número por lance de 30 min) transformados logarítmicamente ( $\ln(n + 1)$ ). Esta transformación es una práctica común en los estudios de comunidades que permite normalizar la distribución de la abundancia de cada especie, reducir la influencia de capturas ocasionales muy elevadas, dar menos peso a las especies dominantes y aumentar de este modo el peso dado a aspectos cualitativos de los datos (Bianchi & Høisaeter, 1992).

Se utilizaron como variables ambientales que pueden determinar la estructura de las comunidades de peces demersales y crustáceos las siguientes: año (ya que análisis previos indirectos indican que los cambios temporales son lineales, no se incluyeron términos cuadráticos), estación (primavera y otoño como variables categóricas; no fueron utilizadas en el caso de los peces demersales), profundidad (media de las profundidades en las posiciones inicial y final del lance), coordenadas geográficas (en grados y unidades decimales de grado): latitud, longitud y la interacción latitud por longitud. El objetivo de la introducción de la localización geográfica es analizar los cambios espaciales a gran escala, por lo que no se introdujeron potencias de las

coordinadas iniciales (ter Braak, 1987a; Legendre, 1990; Borcard *et al.*, 1992).

En una primera fase se emplearon técnicas de análisis indirecto de gradientes (Jongman *et al.*, 1987), que constituyen un método multivariante que combina dos etapas: a) ordenación mediante el análisis de correspondencias, que extrae ejes continuos de variación a partir de una matriz de datos de presencia o abundancia de especies y b) interpretación de dicha ordenación en función de la información sobre las variables ambientales. Se realizaron análisis de correspondencias (CA) para los datos de las campañas de otoño y primavera, calculándose posteriormente los centroides (carga media en cada eje) de las muestras correspondientes a cada campaña y sector geográfico y la correlación entre las cargas y la profundidad. Mediante esta técnica de análisis indirecto, se determinó si los patrones de variabilidad de las comunidades de peces y de crustáceos se relacionan con los factores ambientales considerados.

En una segunda fase se empleó un método de análisis directo de gradientes, análisis canónico de correspondencias (CCA, ter Braak, 1986). En esta técnica los ejes de ordenación extraídos (gradientes) constituyen combinaciones lineales de las variables ambientales. En este sentido, la variación de la comunidad puede ser relacionada directamente con la variación ambiental.

La matriz de datos de peces correspondiente a los muestreos de otoño se sometió a análisis canónico de correspondencias (CCA), representando los ejes extraídos combinaciones lineales de las variables ambientales: año, profundidad y localización geográfica. La matriz de datos de crustáceos se analizó mediante CCA, incluyendo además de las citadas variables, la estacionalidad (primavera y otoño). Debido a que los efectos de las variables ambientales sobre los patrones de distribución y abundancia de las comunidades de peces y de crustáceos no fueron independientes, se realizaron sucesivos análisis canónicos de correspondencias parciales (ter Braak, 1988; Borcard *et al.*, 1992), en los que una variable ambiental es analizada en cada caso

introduciendo las otras como covariables. La significación estadística del primer eje extraído por los CCA parciales fue verificada mediante tests de aleatorización de Monte-Carlo con 99 permutaciones.

### 4.3. Resultados

#### 4.3.1. Comunidades de peces

##### 4.3.1.1. Composición faunística

Se capturaron un total de 105 especies de peces demersales (98 en otoño y 71 en primavera) a lo largo de las 13 campañas consideradas, que pertenecen a 45 familias (Tabla 4.1). El lirio *Micromesistius poutassou*, merluza *Merluccius merluccius*, gallo *Lepidorhombus boscii*, acedía *Microchirus variegatus* y marujito *Gadiculus argenteus* fueron las especies dominantes, tanto en otoño como en primavera (aparecieron en más del 85 % de los lances, representando en total el 90.9 % de la captura en número y el 78.4 % de la biomasa). El lirio, la especie más frecuente y abundante, apareció en el 99 % de los lances, representó el 57.4 % de los individuos y 66.8 % de la biomasa en las campañas de otoño y el 74.5 y 65.9 % respectivamente, en las de primavera (Tabla 4.2).

##### 4.3.1.2. Abundancia y biomasa

La densidad y biomasa totales de peces demersales en la costa de Galicia presentaron valores medios de 3396 individuos (desviación típica, DT = 4681) y 91.0 kg de peso húmedo (DT = 111.8) por lance de 30 min, siendo superiores en la plataforma continental (100-200 m) que en el talud superior (>200 m) (Figs. 4.1 y 4.2, Tabla 4.3). Ambos parámetros presentan una correlación negativa significativa con la profundidad ( $r = -0.37$  y  $-0.28$  para abundancia y biomasa respectivamente, ambas variables transformadas logarítmicamente,  $P < 0.001$ ). En las campañas de otoño, no existieron

Tabla 4.1. Especies de peces demersales capturadas en las campañas de otoño (1980 a 1991, excepto 1987) y primavera (1986 y 1987) en la plataforma continental y talud superior de Galicia.

| Familia                     | Especie  | Nombre común                           |
|-----------------------------|--|--|
| <b>Clase Chondrichthyes</b> |  |  |
| Hexanchidae                 | <i>Hexanchus griseus</i> (Bonnaterre, 1788)  | Cañabota                               |
| Scyliorhinidae              | <i>Galeus melastomus</i> Rafinesque, 1810<br><i>Scyliorhinus canicula</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Scyliorhinus stellaris</i> (Linnaeus, 1758)   | Zapata<br>Pintarroja                   |
| Squalidae                   | <i>Etmopterus spinax</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Deania calceus</i> (Lowe, 1839)  | Gata                                   |
| Triakidae                   | <i>Galeorhinus galeus</i> (Linnaeus, 1758)   | Cazón                                  |
| Dasyatidae                  | <i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)   | Pastinaca                              |
| Rajidae                     | <i>Raja brachyura</i> Lafont, 1873<br><i>Raja circularis</i> Couch, 1838<br><i>Raja clavata</i> Linnaeus, 1758<br><i>Raja montagui</i> Fowler, 1910<br><i>Raja naevus</i> Müller & Henle, 1841 | Raya                                   |
| Chimaeridae                 | <i>Chimaera monstrosa</i> Linnaeus, 1758   | Quimera                                |
| <b>Clase Osteichthyes</b>   |  |  |
| Alepocephalidae             | <i>Alepocephalus rostratus</i> Risso, 1820<br><i>Xenodermichthys copei</i> (Gill, 1884)  |  |
| Argentinidae                | <i>Argentina sphyraena</i> Linnaeus, 1758  | Peón                                   |
| Berycidae                   | <i>Beryx decadactylus</i> Cuvier, 1829   | Palometa roja                          |
| Blenniidae                  | <i>Blennius ocellaris</i> Linnaeus, 1758   | Babosa                                 |
| Bothidae                    | <i>Arnoglossus imperialis</i> (Rafinesque, 1810)<br><i>Arnoglossus laterna</i> (Walbaum, 1792)   | Peluda                                 |
| Callionymidae               | <i>Callionymus lyra</i> Linnaeus, 1758<br><i>Callionymus maculatus</i> Rafinesque-Schmaltz, 1810<br><i>Callionymus reticulatus</i> Valenciennes, 1837  | Dragoncillo                            |
| Caproidae                   | <i>Capros aper</i> (Linnaeus, 1758)  | Reloj                                  |
| Carangidae                  | <i>Trachurus mediterraneus</i> (Steindachner, 1868)<br><i>Trachurus trachurus</i> (Linnaeus, 1758)   | Jurel                                  |
| Carapidae                   | <i>Echiodon dentatus</i> (Cuvier, 1829)  |  |
| Cepolidae                   | <i>Cepola rubescens</i> Linnaeus, 1766   | Cinta                                  |
| Clupeidae                   | <i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)<br><i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum, 1792)<br><i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)                          | Sábalo<br>Saboga<br>Sardina<br>Trancho |
| Congridae                   | <i>Conger conger</i> ([Artedi, 1738] Linnaeus 1758)  | Congrio                                |

|                   |  |   |
|-------------------|--|---|
| Chlorophthalmidae | <i>Chlorophthalmus agassizii</i> Bonaparte, 1840   |   |
| Engraulidae       | <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)   | Boquerón  |
| Gadidae           | <i>Antonogadus macrophthalmus</i> (Günther, 1867)<br><i>Gadiculus argenteus</i> Guichenot, 1850<br><i>Gaidropsarus vulgaris</i> (Cloquet, 1824)<br><i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Micromesistius poutassou</i> (Risso, 1826)<br><i>Molva dipterygia</i> (Pennant, 1784)<br><i>Molva molva</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Phycis blennoides</i> (Brünnich, 1768)<br><i>Phycis phycis</i> (Linnaeus, 1766)<br><i>Pollachius pollachius</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Trisopterus minutus</i> (Linnaeus, 1758) | Marujito<br>Barbada<br><br>Lirio<br>Palo<br>Maruca<br>Bertorella<br><br>Abadejo<br>Faneca<br>Capellán |
| Gobiidae          | <i>Lesueurigobius friesii</i> (Malm, 1874)<br><i>Pomatochistus minutus</i> (Pallas, 1770)<br><i>Pomatochistus pictus</i> (Malm, 1865)  | Gobio   |
| Labridae          | <i>Acantholabrus palloni</i> (Risso, 1810)<br><i>Labrus bimaculatus</i> Linnaeus, 1758   |   |
| Lophiidae         | <i>Lophius budegassa</i> Spinola, 1807<br><i>Lophius piscatorius</i> Linnaeus, 1758  | Rape<br>Rape, juliana   |
| Macroramphosidae  | <i>Macroramphosus scolopax</i> (Linnaeus, 1758)  | Trompetero  |
| Macrouridae       | <i>Malacocephalus laevis</i> (Lowe, 1843)  | Granadero   |
| Merlucciidae      | <i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)  | Merluza   |
| Molidae           | <i>Mola mola</i> (Linnaeus, 1758)  | Pez luna  |
| Moridae           | <i>Mora moro</i> (Risso, 1810)   |   |
| Mullidae          | <i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758  | Salmonete   |
| Myctophidae       | <i>Lampanyctus crocodilus</i> (Risso, 1810)  |   |
| Notacanthidae     | <i>Notacanthus bonapartei</i> Risso, 1840  |   |
| Nomeidae          | <i>Cubiceps gracilis</i> Lowe, 1843  |   |
| Scombridae        | <i>Scomber japonicus</i> Houttuyn, 1782<br><i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758  | Estornino<br>Caballa  |
| Scophthalmidae    | <i>Lepidorhombus boscii</i> (Risso, 1810)<br><i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> (Walbaum, 1792)<br><i>Phrynorhombus regius</i> (Bonnaterre, 1788)<br><i>Psetta maxima</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Scophthalmus rhombus</i> (Linnaeus, 1758)  | Gallo, meiga<br>Gallo<br><br>Rodaballo<br>Coruxo  |
| Scorpaenidae      | <i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809)<br><i>Scorpaena loppei</i> Cadenat, 1943<br><i>Scorpaena notata</i> Rafinesque, 1810<br><i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758<br><i>Scorpaena scrofa</i> Linnaeus, 1758<br><i>Trachyscorpia cristulata</i> (Koehler, 1896)   | Cabra<br><br>Escarapote<br>Rascacio<br>Cabracho   |
| Serranidae        | <i>Callanthias ruber</i> (Rafinesque, 1810)<br><i>Serranus cabrilla</i> (Linnaeus, 1758)   | Cabrilla  |
| Soleidae          | <i>Bathysolea profundicola</i> (Vaillant, 1888)<br><i>Buglossidium luteum</i> (Risso, 1810)  | Tambor  |

|                  |   |            |
|------------------|---|------------|
|                  | <i>Microchirus variegatus</i> (Donovan, 1808)   | Acedía     |
|                  | <i>Solea vulgaris</i> Quensel, 1806             | Lenguado   |
| Sparidae         | <i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)             | Boga       |
|                  | <i>Pagellus acarne</i> (Risso, 1826)            | Aligote    |
|                  | <i>Pagellus bogaraveo</i> (Brünnich, 1768)      | Besugo     |
|                  | <i>Spondyliosoma cantharus</i> (Linnaeus, 1758) | Choupa     |
| Sternoptychidae  | <i>Argyropelecus gigas</i> Norman, 1930         |            |
|                  | <i>Argyropelecus hemigymnus</i> Cocco, 1829     | Pez hacha  |
|                  | <i>Maurolicus muelleri</i> (Gmelin, 1788)       |            |
| Synphobranchidae | <i>Synphobranchus kaupi</i> Johnson, 1862       |            |
| Trichiuridae     | <i>Lepidopus caudatus</i> (Euphrasen, 1788)     | Sable      |
|                  | <i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus, 1758       |            |
| Triglidae        | <i>Aspitrigla cuculus</i> (Linnaeus, 1758)      | Escacho    |
|                  | <i>Aspitrigla obscura</i> (Linnaeus, 1764)      | Berete     |
|                  | <i>Eutrigla gurnardus</i> (Linnaeus, 1758)      | Crego      |
|                  | <i>Lepidotrigla cavillone</i> (Lacepède, 1801)  |            |
|                  | <i>Trigla lucerna</i> Linnaeus, 1758            | Alfóndega  |
|                  | <i>Trigla lyra</i> Linnaeus, 1758               | Berete     |
|                  | <i>Trigloporus lastoviza</i> (Brünnich, 1768)   | Rubio      |
| Zeidae           | <i>Zeus faber</i> Linnaeus, 1758                | Sanmartiño |

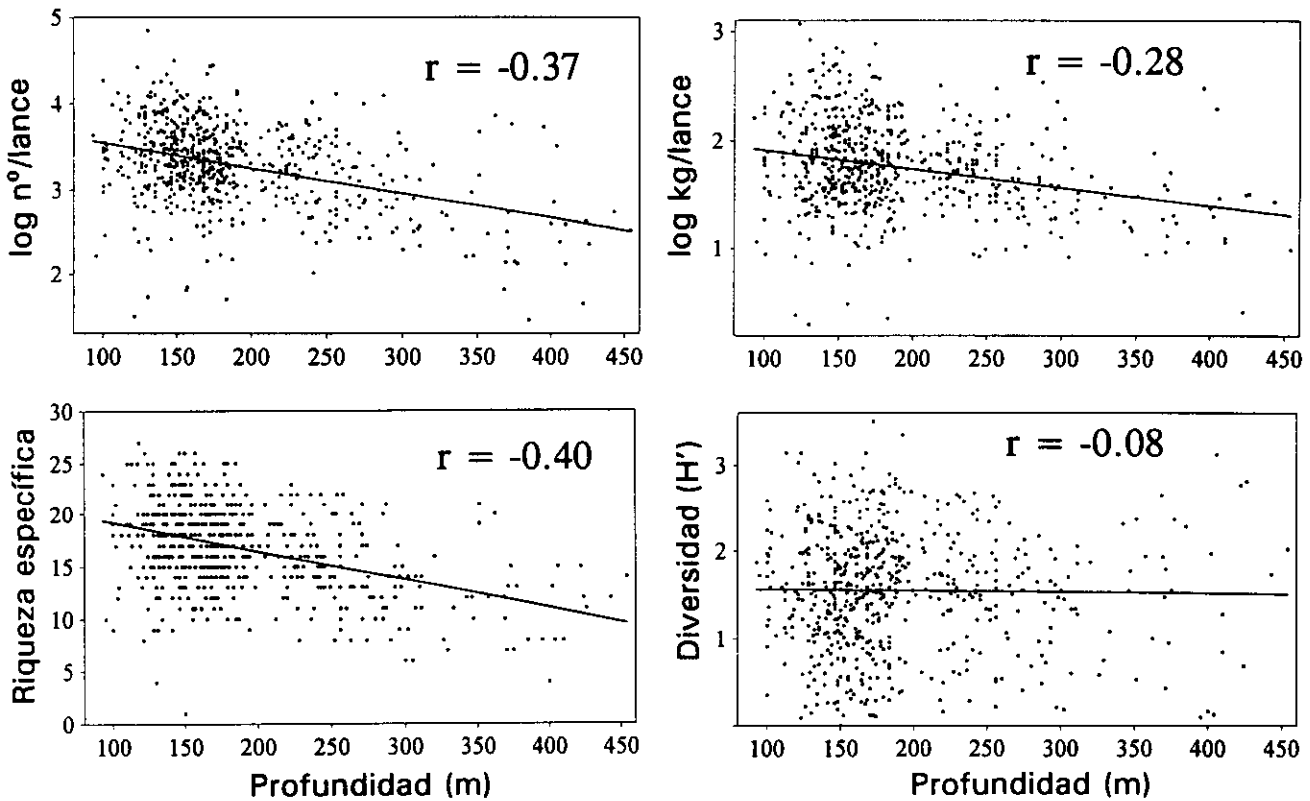


Figura 4.1. Relación entre la profundidad media de cada lance y la densidad (individuos/lance de 30 min), biomasa (g peso húmedo/lance de 30 min), riqueza específica y diversidad (índice  $H'$ ) de peces demersales en la costa de Galicia. Se indica el coeficiente de correlación ( $r$ ,  $P < 0.001$ , en todos los casos, excepto diversidad).

Tabla 4.2. Abundancia media (número de individuos/lance de 30 min), biomasa media (g de peso húmedo/lance de 30 min) y frecuencia de aparición para cada especie de la comunidad de peces demersales, en las campañas de otoño (1980 a 1991, excepto 1987; de 1980 a 1984 los datos originales de lances de 60 min se transformaron a 30 min) y primavera (1986 y 1987). Para las especies incluidas en el análisis multivariante se indica el código empleado (otoño, 1, y primavera, 2).

| Especies                          | Código   | Otoño (N=513) |         |       | Primavera (N=109) |         |       |      |
|-----------------------------------|----------|---------------|---------|-------|-------------------|---------|-------|------|
|                                   |          | ind./lance    | g/lance | Frec. | ind./lance        | g/lance | Frec. |      |
| <i>Micromesistius poutassou</i>   | Mic pou  | 1,2           | 1995.18 | 58983 | 99.0              | 2315.70 | 68501 | 99.1 |
| <i>Merluccius merluccius</i>      | Mer mer  | 1,2           | 416.69  | 5832  | 95.7              | 191.67  | 7174  | 94.5 |
| <i>Lepidorhombus boscii</i>       | Lep bos  | 1,2           | 28.91   | 1572  | 92.8              | 40.47   | 1957  | 97.2 |
| <i>Microchirus variegatus</i>     | Mic var  | 1,2           | 24.82   | 376   | 89.1              | 36.62   | 574   | 95.4 |
| <i>Gadiculus argenteus</i>        | Gad arg  | 1,2           | 702.51  | 2972  | 87.5              | 112.68  | 678   | 89.0 |
| <i>Argentina sphyraena</i>        | Arg sph  | 1,2           | 15.18   | 349   | 81.5              | 4.66    | 101   | 64.2 |
| <i>Trachurus trachurus</i>        | Tra tra  | 1,2           | 102.67  | 9418  | 79.9              | 96.70   | 12305 | 77.1 |
| <i>Capros aper</i>                | Cap ape  | 1,2           | 37.60   | 920   | 77.4              | 146.32  | 454   | 62.4 |
| <i>Arnoglossus laterna</i>        | Arn lat  | 1,2           | 35.13   | 270   | 73.7              | 13.08   | 94    | 75.2 |
| <i>Conger conger</i>              | Con con  | 1,2           | 3.35    | 452   | 70.4              | 1.43    | 172   | 54.1 |
| <i>Callionymus maculatus</i>      | Call mac | 1,2           | 10.81   | 69    | 64.1              | 5.44    | 31    | 76.1 |
| <i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> | Lep whi  | 1,2           | 8.37    | 790   | 63.5              | 6.72    | 392   | 60.6 |
| <i>Lophius piscatorius</i>        | Lop pis  | 1,2           | 2.87    | 1206  | 53.2              | 1.60    | 2243  | 59.6 |
| <i>Antonogadus macrophthalmus</i> | Ant mac  | 1,2           | 2.38    | 41    | 51.7              | 0.19    | 5.4   | 14.7 |
| <i>Helicolenus dactylopterus</i>  | Hel dac  | 1,2           | 3.81    | 178   | 47.2              | 3.09    | 166   | 58.7 |
| <i>Scyliorhinus canicula</i>      | Scy can  | 1,2           | 3.35    | 800   | 47.0              | 1.88    | 374   | 31.2 |
| <i>Eutrigla gurnardus</i>         | Eut gur  | 1,2           | 3.93    | 191   | 44.8              | 2.53    | 157   | 54.1 |
| <i>Lophius budegassa</i>          | Lop bud  | 1,2           | 1.36    | 702   | 40.9              | 2.48    | 1153  | 65.1 |
| <i>Blennius ocellaris</i>         | Ble oce  | 1,2           | 2.08    | 41    | 35.1              | 2.57    | 55    | 46.8 |
| <i>Scomber scombrus</i>           | Sco sco  | 1,2           | 2.14    | 344   | 31.4              | 52.06   | 4496  | 74.3 |
| <i>Trisopterus luscus</i>         | Tri lus  | 1,2           | 4.78    | 478   | 30.4              | 5.66    | 682   | 38.5 |
| <i>Phycis blennoides</i>          | Phy ble  | 1,2           | 1.18    | 46    | 28.8              | 0.06    | 6.4   | 5.5  |
| <i>Cepola rubescens</i>           | Cep rub  | 1,2           | 3.72    | 187   | 25.5              | 10.10   | 513   | 19.3 |
| <i>Callionymus lyra</i>           | Cal lyr  | 1,2           | 1.17    | 44    | 23.2              | 0.72    | 38    | 15.6 |
| <i>Lesueurigobius friesii</i>     | Les fri  | 1,2           | 2.44    | 8     | 21.2              | 2.12    | 8.4   | 30.3 |
| <i>Trisopterus minutus</i>        | Tri min  | 1,2           | 8.62    | 381   | 20.7              | 14.09   | 627   | 25.7 |
| <i>Aspitrigla cuculus</i>         | Asp cuc  | 1,2           | 2.20    | 138   | 19.3              | 5.31    | 175   | 40.4 |
| <i>Zeus faber</i>                 | Zeu fab  | 1,2           | 0.37    | 54    | 13.6              | 0.15    | 55    | 11.0 |
| <i>Trigla lucerna</i>             | Tri luc  | 1,2           | 0.35    | 84    | 12.9              | 0.15    | 43    | 6.4  |
| <i>Macroramphosus scolopax</i>    | Mac sco  | 1,2           | 18.06   | 229   | 13.1              | 0.06    | 0.7   | 6.4  |
| <i>Trigla lyra</i>                | Tri lyr  | 1             | 0.24    | 14    | 10.7              | 0.05    | 5.3   | 4.6  |
| <i>Boops boops</i>                | Boo boo  | 1             | 0.64    | 199   | 10.3              | 0.02    | 6.7   | 1.8  |
| <i>Malacocephalus laevis</i>      | Mal lae  | 1,2           | 0.20    | 17    | 8.8               | 2.98    | 171   | 26.6 |
| <i>Sardina pilchardus</i>         |          |               | 3.08    | 206   | 7.8               | 0.52    | 39    | 4.6  |
| <i>Gaidropsarus vulgaris</i>      | Gai vul  | 1,2           | 0.15    | 4.1   | 7.0               | 0.07    | 1.0   | 5.5  |
| <i>Pomatoschistus pictus</i>      | Pom pic  | 1,2           | 3.19    | 7.0   | 6.2               | 0.21    | 1.5   | 10.1 |
| <i>Molva dipterygia</i>           | Mol dip  | 1             | 0.09    | 3.3   | 6.2               | --      | --    | --   |
| <i>Arnoglossus imperialis</i>     | Arn imp  | 1             | 0.99    | 9.3   | 4.5               | 0.09    | 1.1   | 2.8  |
| <i>Lepidopus caudatus</i>         | Lep cau  | 1,2           | 0.19    | 15    | 4.5               | 0.06    | 1.8   | 4.6  |
| <i>Maurolicus muelleri</i>        | Mau mue  | 1             | 0.07    | 0.2   | 4.1               | 0.13    | 0.5   | 3.7  |
| <i>Pagellus acarne</i>            | Pag aca  | 1             | 0.19    | 81    | 3.9               | 0.06    | 26    | 4.6  |
| <i>Raja clavata</i>               | Raj cla  | 1             | 0.12    | 177   | 3.9               | 0.01    | 3.2   | 0.9  |
| <i>Lepidotrygla cavillone</i>     | Lep cav  | 1,2           | 0.09    | 1.6   | 3.7               | 0.33    | 8.3   | 15.6 |
| <i>Hexanchus griseus</i>          | Hex gri  | 1             | 0.03    | 48    | 3.7               | 0.05    | 63    | 4.6  |
| <i>Chimaera monstrosa</i>         |          |               | 0.30    | 11    | 3.3               | 0.77    | 12    | 8.3  |
| <i>Scorpaena scrofa</i>           | Sco scr  | 1             | 0.21    | 13    | 2.7               | 0.13    | 3.1   | 2.8  |
| <i>Solea vulgaris</i>             | Sol vul  | 1             | 0.04    | 30    | 2.5               | 0.05    | 29    | 2.8  |
| <i>Phycis phycis</i>              | Phy phy  | 1,2           | 0.02    | 0.5   | 2.3               | --      | --    | --   |

| Especies                         | Código  | Otoño (N=513) |         |       | Primavera (N=109) |         |       |      |
|----------------------------------|---------|---------------|---------|-------|-------------------|---------|-------|------|
|                                  |         | ind./lance    | g/lance | Frec. | ind./lance        | g/lance | Frec. |      |
| <i>Pagellus bogaraveo</i>        | Pag bog | 1             | 0.02    | 5.5   | 2.1               | 0.22    | 54    | 8.3  |
| <i>Chlorophthalmus agassizii</i> | Chl aga | 1             | 0.05    | 2.9   | 2.1               | 0.05    | 3.8   | 2.8  |
| <i>Echiodon dentatus</i>         |         | 2             | 0.06    | 0.6   | 1.8               | 0.26    | 1.4   | 8.3  |
| <i>Lampanyctus crocodilus</i>    |         |               | 0.05    | 0.2   | 1.8               | 0.01    | 0.3   | 0.9  |
| <i>Trachurus mediterraneus</i>   |         |               | 0.02    | 12    | 1.6               | 8.78    | 94    | 0.9  |
| <i>Etmopterus spinax</i>         |         |               | 0.81    | 32    | 1.4               | 0.33    | 13    | 2.8  |
| <i>Pomatoschistus minutus</i>    |         |               | 0.02    | 0.1   | 1.4               | 0.11    | 0.3   | 4.6  |
| <i>Engraulis encrasicolus</i>    |         |               | 0.20    | 5.9   | 1.4               | 0.11    | 1.9   | 1.8  |
| <i>Alosa alosa</i>               |         |               | 0.01    | 11    | 1.4               | 0.01    | 6.4   | 0.9  |
| <i>Aspitrigla obscura</i>        | Asp obs | 2             | 0.02    | 2.9   | 1.2               | 0.30    | 34    | 8.3  |
| <i>Raja naevus</i>               |         |               | 0.01    | 10    | 1.2               | 0.01    | 1.4   | 0.9  |
| <i>Raja montagui</i>             |         |               | 0.02    | 25    | 1.2               | 0.01    | 0.4   | 0.9  |
| <i>Sprattus sprattus</i>         |         |               | 0.10    | 2.4   | 1.2               | --      | --    | --   |
| <i>Scorpaena porcus</i>          |         |               | 0.12    | 2.9   | 1.0               | --      | --    | --   |
| <i>Raja circularis</i>           |         |               | 0.01    | 10    | 1.0               | --      | --    | --   |
| <i>Galeus melastomus</i>         |         |               | 2.82    | 38    | 1.0               | --      | --    | --   |
| <i>Acantholabrus palloni</i>     |         |               | 0.02    | 1.3   | 1.0               | --      | --    | --   |
| <i>Scorpaena notata</i>          |         |               | 0.04    | 3.3   | 1.0               | --      | --    | --   |
| <i>Scyliorhinus stellaris</i>    |         |               | 0.01    | 2.5   | 0.8               | --      | --    | --   |
| <i>Mullus surmuletus</i>         |         |               | 0.01    | 2.5   | 0.6               | 0.10    | 27    | 8.3  |
| <i>Bathysolea profundicola</i>   |         |               | 0.02    | 0.8   | 0.6               | 0.02    | 0.5   | 1.8  |
| <i>Psetta maxima</i>             |         |               | 0.01    | 11    | 0.6               | --      | --    | --   |
| <i>Alosa fallax</i>              |         |               | 0.01    | 1.9   | 0.6               | --      | --    | --   |
| <i>Pollachius pollachius</i>     |         |               | 0.00    | 2.3   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Xenodermichthys copei</i>     |         |               | 0.00    | 0.3   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Spondyliosoma cantharus</i>   |         |               | 0.00    | 2.0   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Labrus bimaculatus</i>        |         |               | 0.00    | 0.4   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Cubiceps gracilis</i>         |         |               | 0.00    | 0.1   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Molva molva</i>               |         |               | 0.01    | 0.3   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Deania calceus</i>            |         |               | 0.02    | 9.4   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Scorpaena loppei</i>          |         |               | 0.04    | 1.2   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Raja brachyura</i>            |         |               | 0.01    | 1.8   | 0.4               | --      | --    | --   |
| <i>Buglossidium luteum</i>       |         |               | 0.00    | 0.3   | 0.2               | 0.03    | 0.6   | 0.9  |
| <i>Serranus cabrilla</i>         |         |               | 0.00    | 0.8   | 0.2               | 0.01    | 0.6   | 0.9  |
| <i>Argyropelecus hemigymnus</i>  |         |               | 0.00    | 0.0   | 0.2               | 0.01    | 0.05  | 0.9  |
| <i>Raja sp.</i>                  |         |               | 0.00    | 4.9   | 0.2               | 0.01    | 3.1   | 0.9  |
| <i>Scomber japonicus</i>         |         |               | 0.00    | 0.4   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Phrynorhombus regius</i>      |         |               | 0.00    | 0.0   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Argyropelecus gigas</i>       |         |               | 0.00    | 0.0   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Trichiurus lepturus</i>       |         |               | 0.00    | 1.3   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Trigloporus lastoviza</i>     |         |               | 0.00    | 0.1   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Molva sp.</i>                 |         |               | 0.00    | 0.0   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Scorpaena sp.</i>             |         |               | 0.00    | 1.9   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Merlangius merlangus</i>      |         |               | 0.01    | 0.0   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Mola mola</i>                 |         |               | 0.00    | 13    | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Dasyatis pastinaca</i>        |         |               | 0.00    | 17    | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Synaphobranchus kaupii</i>    |         |               | 0.00    | 0.1   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Scophthalmus rhombus</i>      |         |               | 0.02    | 1.7   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Callanthias ruber</i>         |         |               | 0.00    | 0.3   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Alepocephalus rostratus</i>   |         |               | 0.00    | 0.4   | 0.2               | --      | --    | --   |
| <i>Notacanthus bonapartei</i>    |         |               | --      | --    | --                | 0.42    | 13    | 0.9  |
| <i>Trachyscorpia cristulata</i>  | Tra cri | 2             | --      | --    | --                | 0.12    | 4.1   | 10.1 |
| <i>Mora moro</i>                 |         |               | --      | --    | --                | 0.03    | 0.1   | 1.8  |
| <i>Callionymus reticulatus</i>   |         |               | --      | --    | --                | 0.01    | 0.1   | 0.9  |
| <i>Beryx decadactylus</i>        |         |               | --      | --    | --                | 0.01    | 2.4   | 0.9  |
| <i>Galeorhinus galeus</i>        |         |               | --      | --    | --                | 0.01    | 10    | 0.9  |
| <i>Solea sp.</i>                 |         |               | --      | --    | --                | 0.01    | 8.3   | 0.9  |



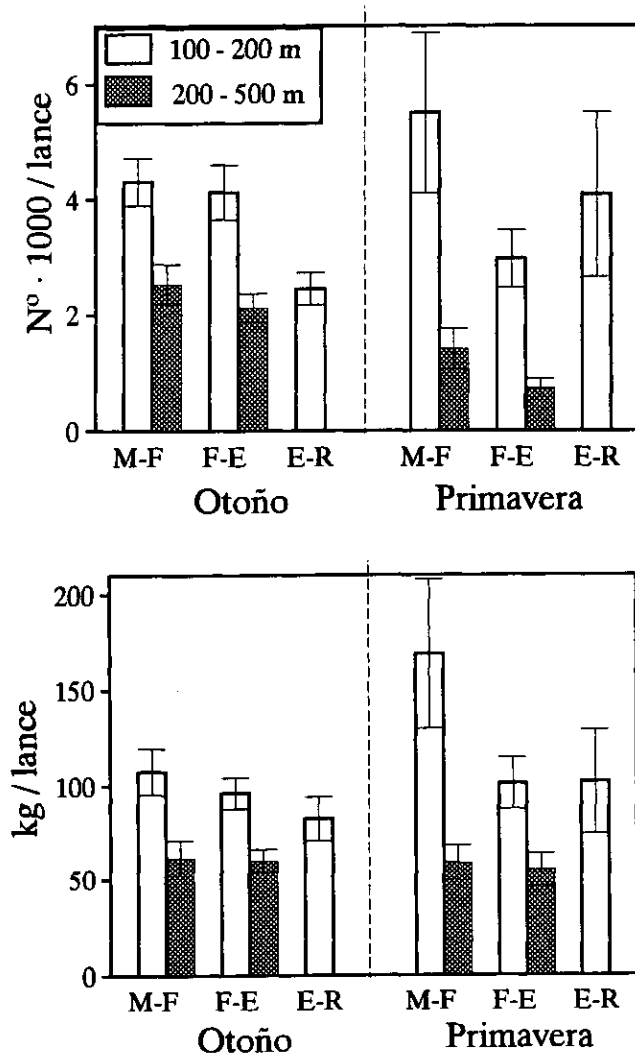


Figura 4.2. Densidad (número de individuos/lance de 30 min) y biomasa (g peso húmedo/lance de 30 min) de peces demersales para cada sector geográfico (M-F: Miño-Fisterra; F-E: Fisterra-Estaca, E-R: Estaca-Ribadeo) y estrato de profundidad. Se representan los valores medios  $\pm$  ES (error estándar) en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991, excepto en 1987) y primavera (1986 y 1987).

diferencias significativas en densidad o biomasa entre los sectores M-F y F-E (ANCOVA,  $P > 0.1$ ), pero se obtuvieron densidades significativamente inferiores en el área E-R ( $P < 0.001$ ). No se analizaron estadísticamente las diferencias estacionales en abundancia y biomasa, pero los valores obtenidos en las campañas de primavera fueron similares a los de otoño, exceptuando las mayores capturas en el sector oeste de la costa, M-F, y la menor densidad en el estrato de  $> 200$  m.

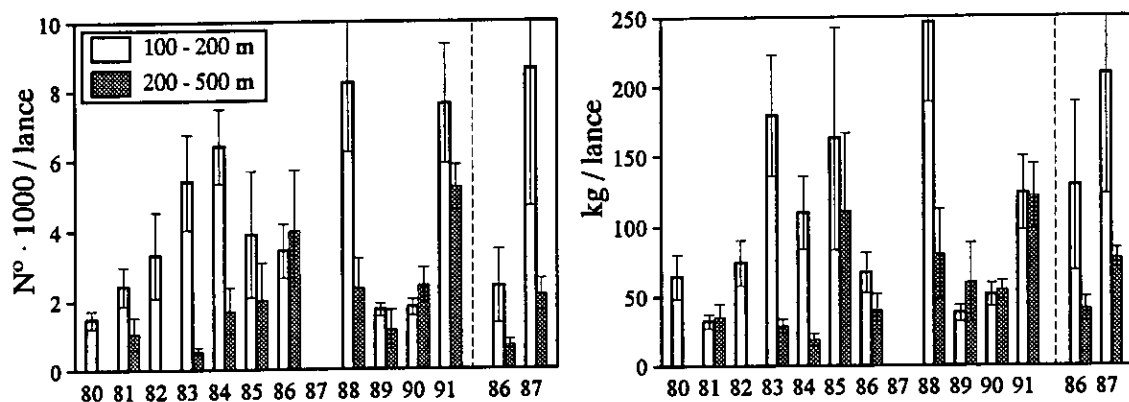
Existen importantes variaciones interanuales en abundancia y biomasa (Fig. 4.3, Tabla 4.3, ANCOVA,  $P < 0.001$ ), que no siguen la misma tendencia en los distintos sectores geográficos (interacción año x sector,  $P < 0.001$ ). Un primer período, de elevada densidad y biomasa, tuvo lugar en las campañas de otoño de 1983 a 1985 (con valores

medios máximos de 6416 individuos/lance en M-F a <200 m en 1984 y 191.8 kg en F-E a <200 m en 1983). Otros picos de abundancia, restringidos al área oeste de la costa, tuvieron lugar en 1988 y 1991 (con valores máximos de 8232 individuos y 246.2 kg/lance en 1988 a <200 m). Los valores obtenidos en las campañas de primavera fueron del mismo orden que los del mismo período correspondientes a las campañas de otoño.

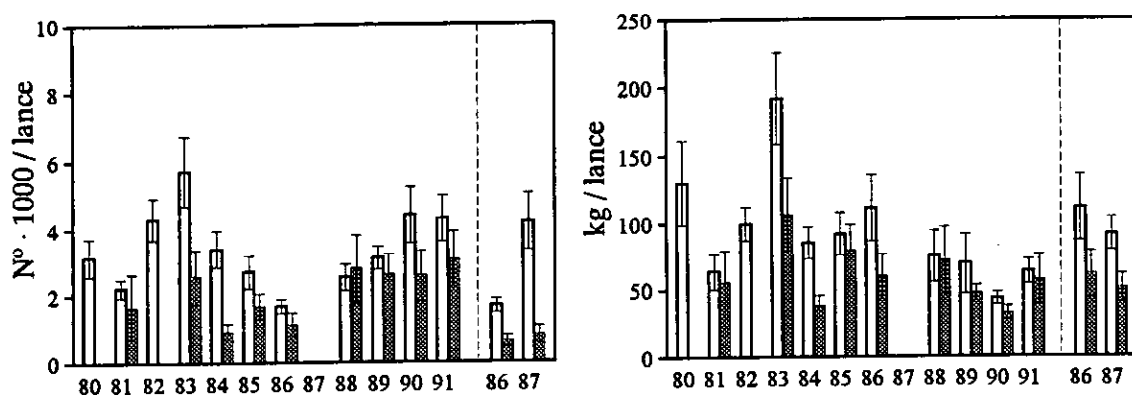
Tabla 4.3. Resultados de los análisis de covarianza realizados para comparar la densidad (número/lance 30 min), biomasa (g peso húmedo/lance 30 min), riqueza específica y diversidad (índice H') de peces demersales, entre años y sectores geográficos, empleando como covariable la profundidad. Las variables dependientes se transformaron logarítmicamente ( $\log_{10}$ ).

| Factor de variación       | M-F, F-E: 1980-1991 |        |       |                      | M-F, F-E, E-R: 1982-1991 |        |       |                      |
|---------------------------|---------------------|--------|-------|----------------------|--------------------------|--------|-------|----------------------|
|                           | gl                  | F      | (P)   | % varianza explicada | gl                       | F      | (P)   | % varianza explicada |
| <b>Densidad</b>           |                     |        |       |                      |                          |        |       |                      |
| Profundidad               | 1                   | 102.39 | 0.000 | 17.5                 | 1                        | 96.57  | 0.000 | 15.2                 |
| Año                       | 10                  | 3.34   | 0.000 | 5.7                  | 8                        | 4.34   | 0.000 | 5.5                  |
| Sector                    | 1                   | 1.90   | 0.169 | 0.3                  | 2                        | 10.43  | 0.000 | 3.3                  |
| Año x Sector              | 10                  | 2.99   | 0.001 | 5.1                  | 16                       | 3.00   | 0.000 | 7.5                  |
| <b>Biomasa</b>            |                     |        |       |                      |                          |        |       |                      |
| Profundidad               | 1                   | 55.46  | 0.000 | 9.6                  | 1                        | 52.97  | 0.000 | 8.6                  |
| Año                       | 10                  | 6.14   | 0.000 | 10.5                 | 8                        | 7.17   | 0.000 | 9.4                  |
| Sector                    | 1                   | 2.63   | 0.105 | 0.5                  | 2                        | 2.63   | 0.074 | 0.9                  |
| Año x Sector              | 10                  | 3.31   | 0.000 | 5.7                  | 16                       | 3.86   | 0.000 | 10.1                 |
| <b>Riqueza específica</b> |                     |        |       |                      |                          |        |       |                      |
| Profundidad               | 1                   | 132.29 | 0.000 | 19.5                 | 1                        | 115.98 | 0.000 | 17.5                 |
| Año                       | 10                  | 9.24   | 0.000 | 13.6                 | 8                        | 8.92   | 0.000 | 10.8                 |
| Sector                    | 1                   | 8.56   | 0.004 | 1.3                  | 2                        | 5.11   | 0.006 | 1.5                  |
| Año x Sector              | 10                  | 2.34   | 0.011 | 3.4                  | 16                       | 1.76   | 0.034 | 4.3                  |
| <b>Diversidad (H')</b>    |                     |        |       |                      |                          |        |       |                      |
| Profundidad               | 1                   | 4.38   | 0.037 | 0.8                  | 1                        | 3.88   | 0.049 | 0.7                  |
| Año                       | 10                  | 11.22  | 0.000 | 19.8                 | 8                        | 10.77  | 0.000 | 14.8                 |
| Sector                    | 1                   | 1.79   | 0.182 | 0.3                  | 2                        | 5.05   | 0.007 | 1.7                  |
| Año x Sector              | 10                  | 2.35   | 0.010 | 4.2                  | 16                       | 2.83   | 0.000 | 7.8                  |

## Miño - Fisterra



## Fisterra - Estaca



## Estaca - Ribadeo

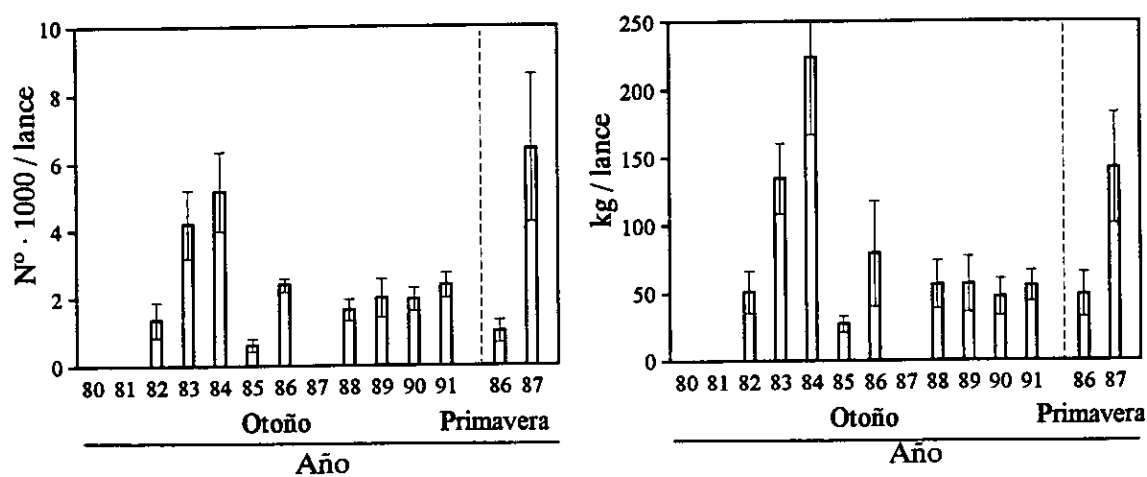


Figura 4.3. Evolución temporal de la densidad (número de individuos/lance de 30 min) y biomasa (g peso húmedo/lance de 30 min) de peces demersales para cada sector geográfico y estrato de profundidad. Se representan los valores medios  $\pm$  ES para cada una de las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991, excepto 1987) y primavera (1986 y 1987).

## 4.3.1.3. Riqueza específica y diversidad

La riqueza específica o número medio de especies capturadas por lance fue de 16.8 (DT = 4.0), dependiendo su variabilidad fundamentalmente de la profundidad y año, aunque el sector geográfico presentó también un efecto significativo (Tabla 4.3,  $P < 0.01$  para los tres factores considerados). Existe una correlación negativa entre la profundidad y la riqueza específica ( $r = -0.40$ ,  $P < 0.001$ ), con valores medios de 17.7 especies por lance en el estrato de  $< 200$  m y 14.3 a  $> 200$  m (Fig. 4.1). La riqueza específica se incrementó ligeramente hacia el norte en la zona de la plataforma (Fig. 4.4).

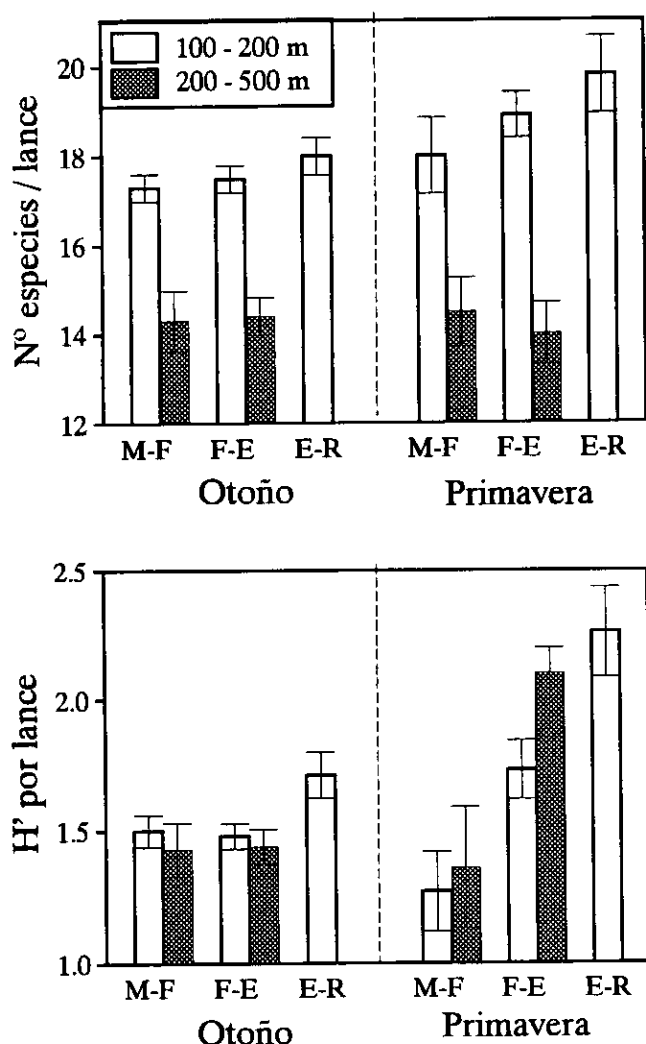


Figura 4.4. Riqueza específica y diversidad (índice H') de peces demersales para cada sector geográfico (M-F: Miño-Fisterra, F-E: Fisterra-Estaca, E-R: Estaca-Ribadeo) y estrato de profundidad. Se indican los valores medios por lance  $\pm$  ES en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991, excepto 1987) y primavera (1986 y 1987).

El valor medio del índice de diversidad  $H'$  fue de 1.54 (DT = 0.68). La diversidad no presentó una correlación significativa con la profundidad ( $r = -0.08$ ,  $P > 0.05$ ). Los cambios temporales determinaron la mayor parte de la variabilidad en el índice  $H'$  (Fig. 4.5, Tabla 4.3,  $P < 0.001$ ).

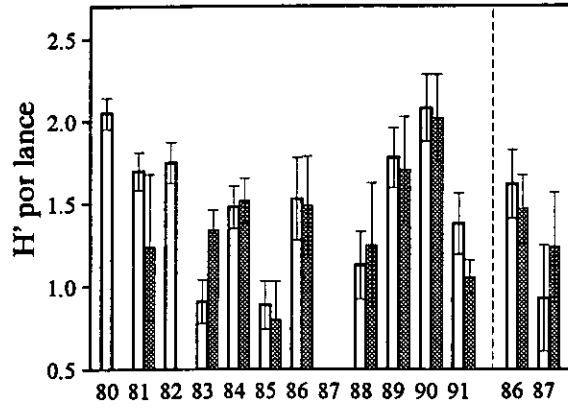
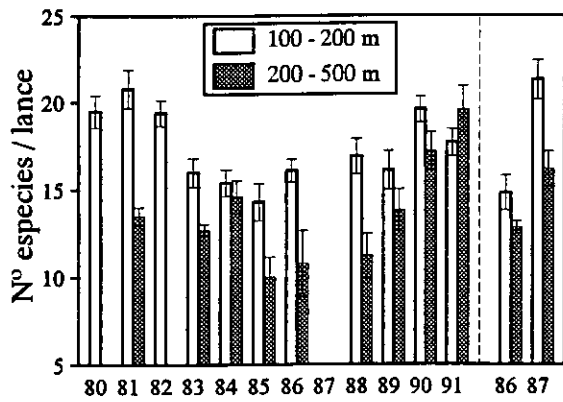
Tanto la riqueza específica como la diversidad presentaron una interacción significativa entre sector geográfico y año. En el sector E-R no se observaron fluctuaciones importantes (los valores medios por campaña oscilaron entre 14.4 y 20.6 especies por lance y los de  $H'$  entre 1.18 y 2.56). En el resto del área de estudio, ambos parámetros presentaron valores bajos en el período de 1983 a 1985 (con un mínimo de 10.0 especies por lance en 1985 en M-F y  $H' = 0.63$  en 1993 en F-E, en el estrato de  $>200$  m en ambos casos) y elevados en M-F a partir de 1989 (con valores máximos de 19.6 especies y  $H' = 2.08$  en 1990 a  $<200$  m).

#### 4.3.1.4. Cambios espaciales y temporales de las especies dominantes de peces

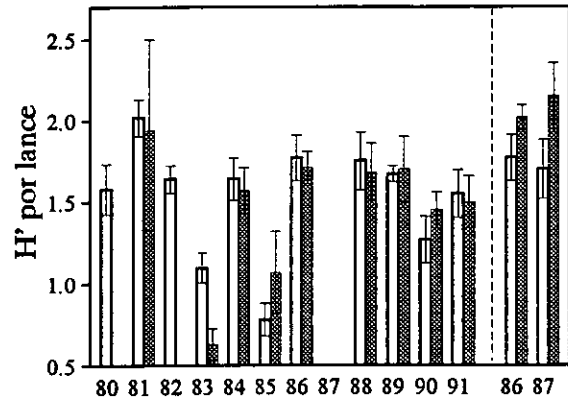
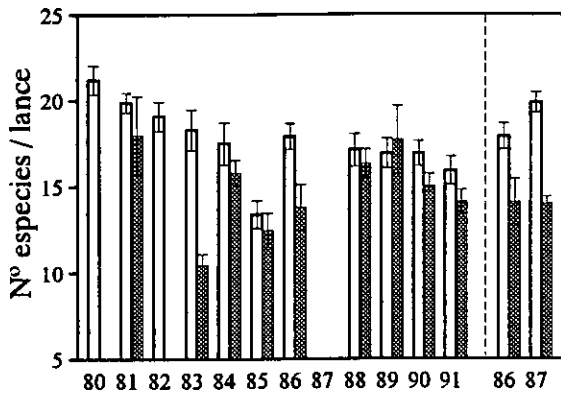
En la Figura 4.6 se representan las series temporales de abundancia en cada sector geográfico y estrato de profundidad de las especies dominantes de peces demersales. El lirio *M. poutassou* fue más abundante en M-F entre 100-200 m y la merluza *M. merluccius* en todo el área en el mismo estrato, mientras que el gallo *L. boscii* fue más abundante en M-F a  $>200$  m. El marujito *G. argenteus* resultó poco abundante en E-R en comparación con los otros sectores. El reloj *Capros aper* y el gallo *Lepidorhombus whiffiagonis* aparecieron escasamente representados en M-F y, esta última especie, aumentó su abundancia en el sector E-R. La caballa *Scomber scombrus*, presentó grandes fluctuaciones sobre todo en primavera, confirmando su carácter estacional, y hábitos migratorio y semipelágico (Lockwood, 1988).

Diversas especies no comerciales (*M. variegatus*, *Argentina sphyraena*, *C. aper*, *Arnoglossus laterna*), así como *Trisopterus luscus* y *L. boscii*, experimentaron un incremento en su abundancia a lo largo del tiempo en los diferentes sectores

Miño - Fisterra



Fisterra - Estaca



Estaca - Ribadeo

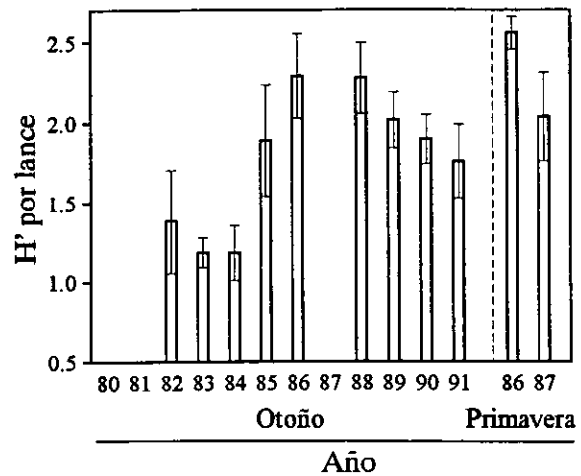
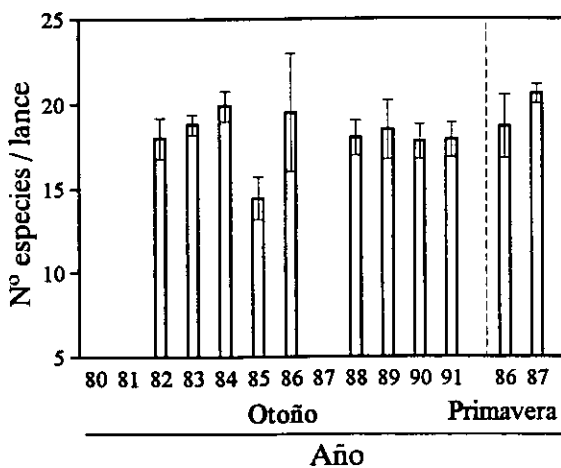


Figura 4.5. Evolución temporal de la riqueza específica y diversidad (índice H') de peces demersales para cada sector geográfico y estrato de profundidad. Se indican los valores medios por lance  $\pm$  ES para cada una de las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991, excepto 1987) y primavera (1986 y 1987).

muestreados (Tabla 4.4). Por otra parte, *Macroramphosus scolopax* alcanza elevadas densidades en la campaña de 1991 (Fig. 4.6), mientras que en las anteriores las capturas fueron muy pequeñas (en campañas realizadas con posterioridad a 1991 se mantienen las capturas elevadas de esta especie, datos no publicados). Por el contrario, sólo se obtuvieron tendencias temporales negativas en el caso de *Lophius piscatorius*, y en menor medida, para *Lophius budegassa* (rapes). Las correlaciones significativas entre abundancia y afloramiento se restringieron casi exclusivamente a los análisis realizados con los índices de afloramiento correspondientes al período inmediatamente anterior a la campaña de otoño. Así, se obtuvo una correlación positiva en diferentes áreas geográficas entre densidad y afloramiento para las especies *L. boscii*, *A. sphyraena*, *A. laterna* y *G. argenteus*. Las tres primeras presentaron también una tendencia temporal positiva, debido, probablemente, a que el índice de afloramiento presentó una tendencia positiva en el período 1980-1991, aunque no significativa ( $r = +0.44$ ,  $P > 0.05$ ). En el caso de *A. laterna* existe una correlación positiva con el afloramiento del mismo año a  $< 200$  m y con el año previo a  $> 200$  m. Sólo se observaron correlaciones negativas con el índice de afloramiento para *M. poutassou* en el sector F-E, *Trachurus trachurus* a  $< 200$  m, y *S. scombrus* a  $> 200$  m en M-F.

#### 4.3.1.5. Análisis multivariante. Estructura espacial y temporal

El análisis de correspondencias (CA) realizado para los lances de otoño correspondientes al período 1980-1991, muestra que la variabilidad en la estructura de la comunidad de peces está determinada, en gran parte, por cambios temporales y

→  
Figura 4.6. Evolución temporal de la densidad (número de individuos/lance de 30 min) de las especies dominantes de peces demersales para cada sector geográfico y estrato de profundidad (100-200 m: línea continua; 200-500 m: línea discontinua). Se representan los valores medios  $\pm$  ES para cada una de las campañas realizadas en otoño (línea; 1980 a 1991, excepto 1987) y primavera (punto; 1986 y 1987).

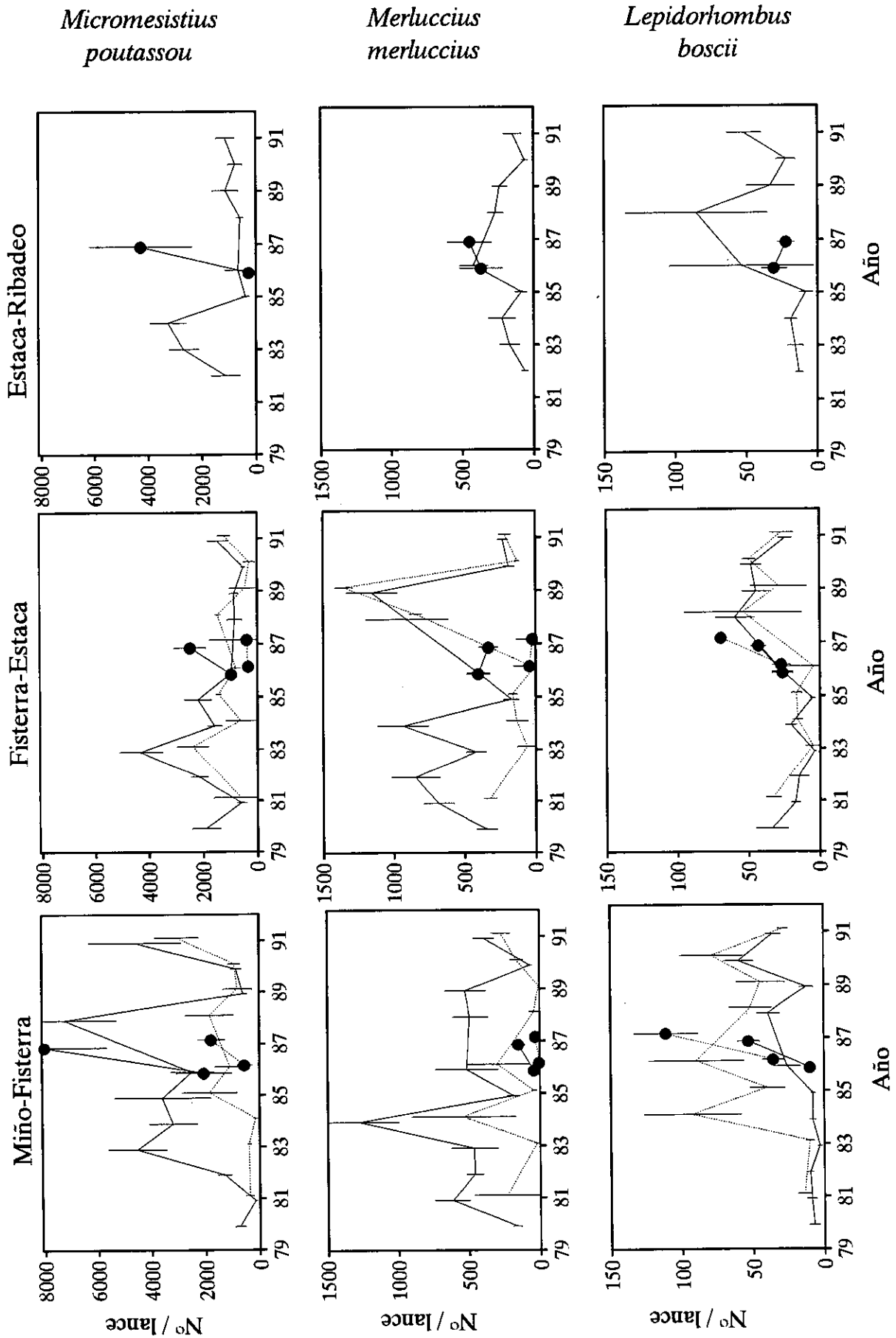


Figura 4.6 (continuación)



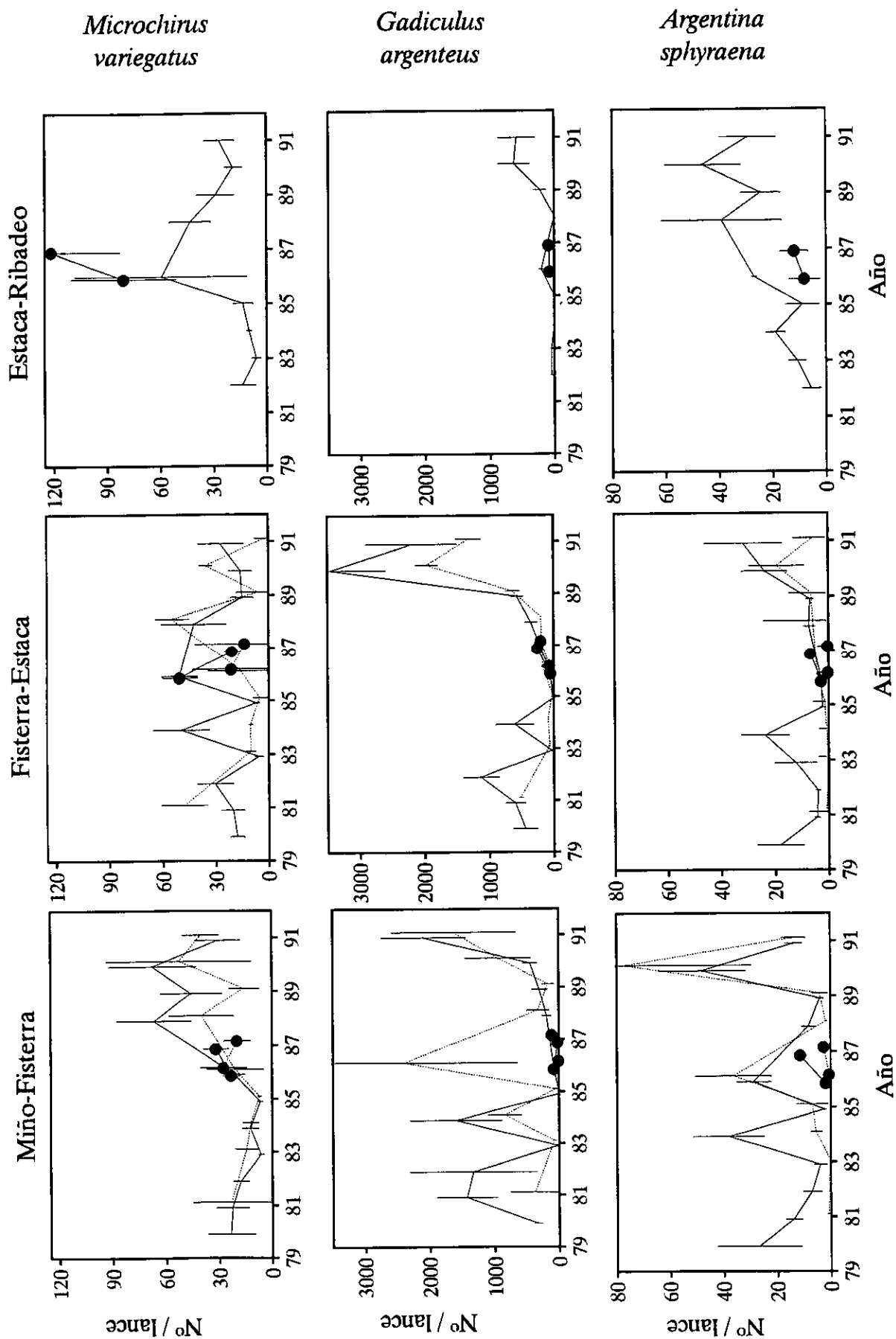


Figura 4.6 (continuación)

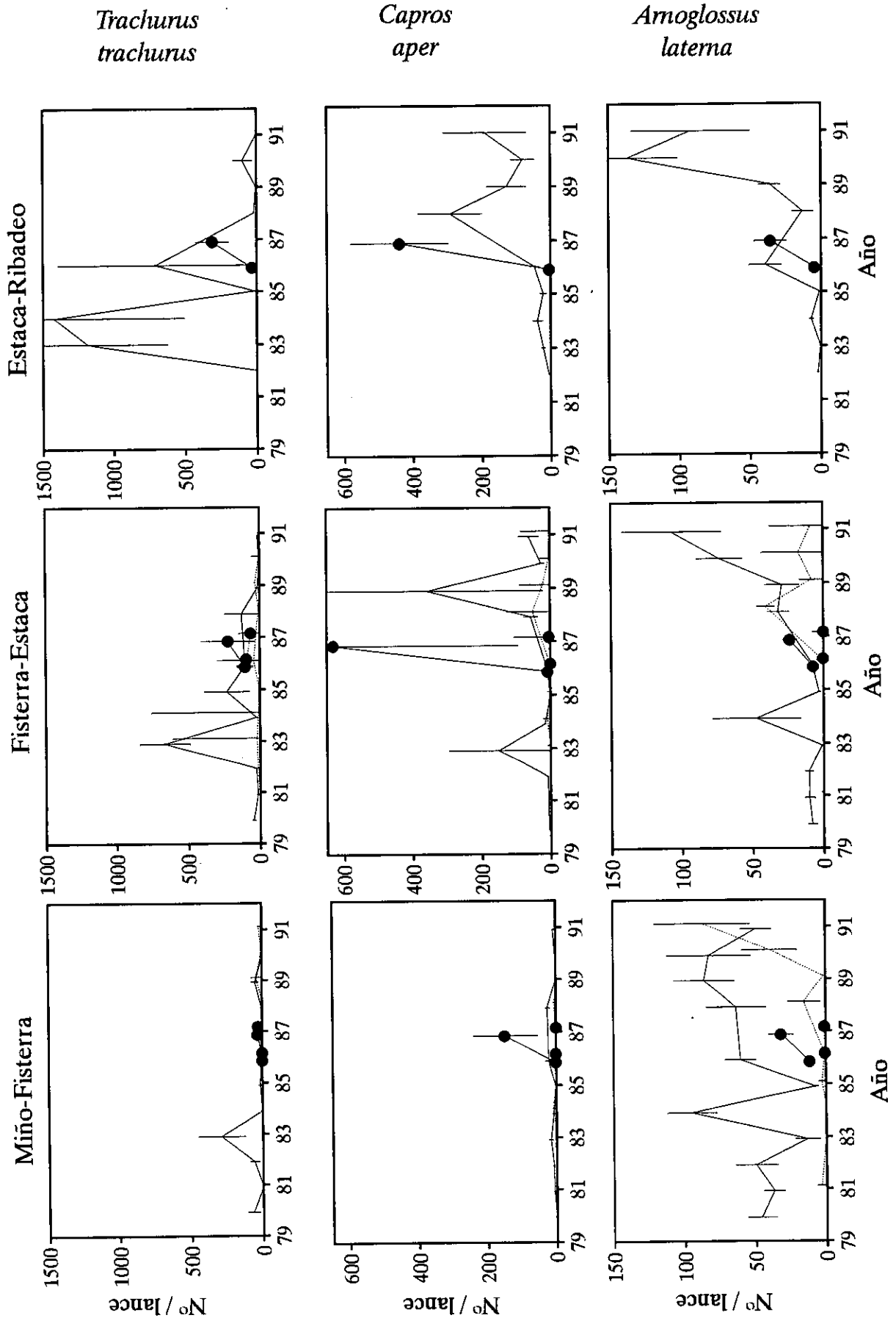


Figura 4.6 (continuación)

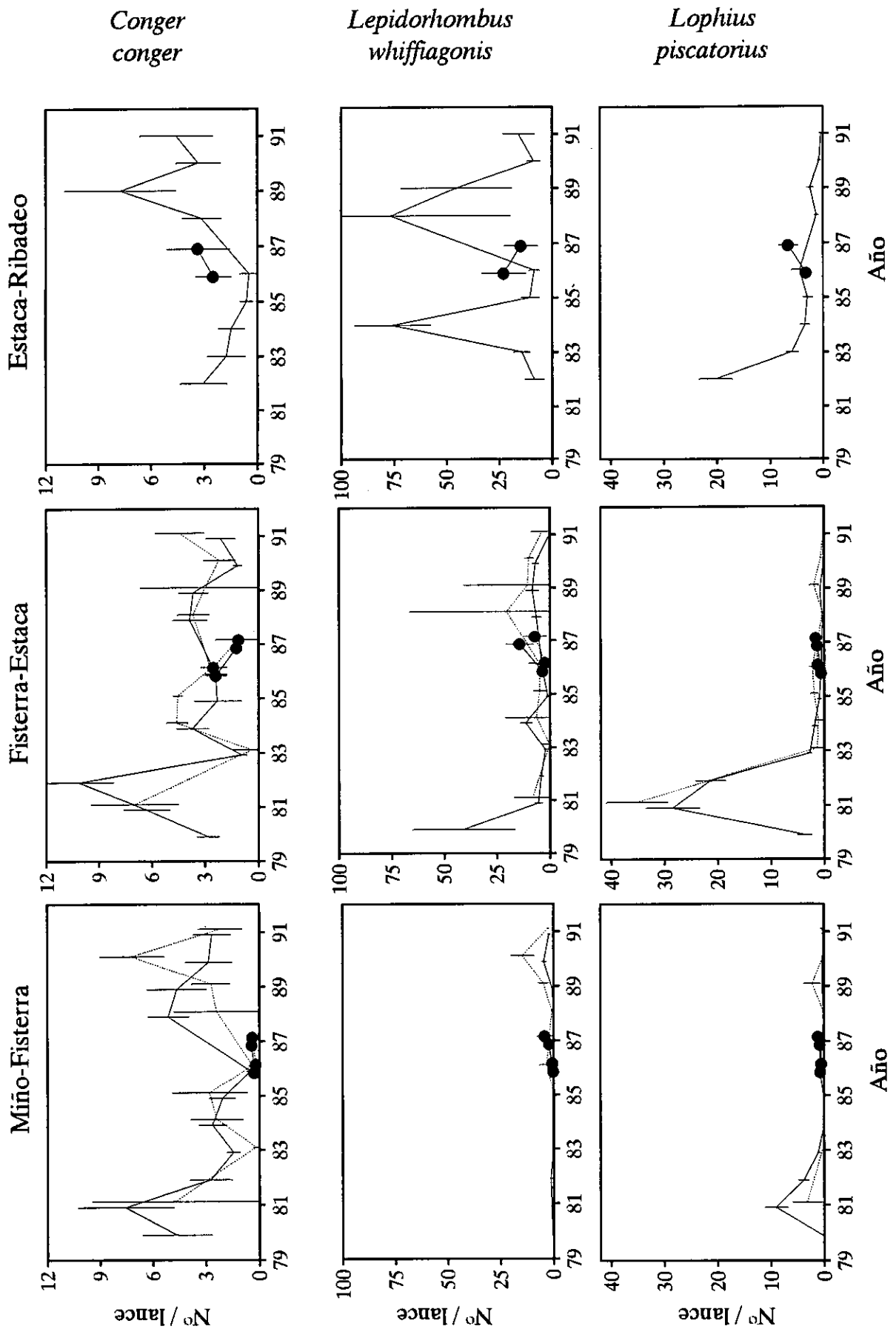


Figura 4.6 (continuación)

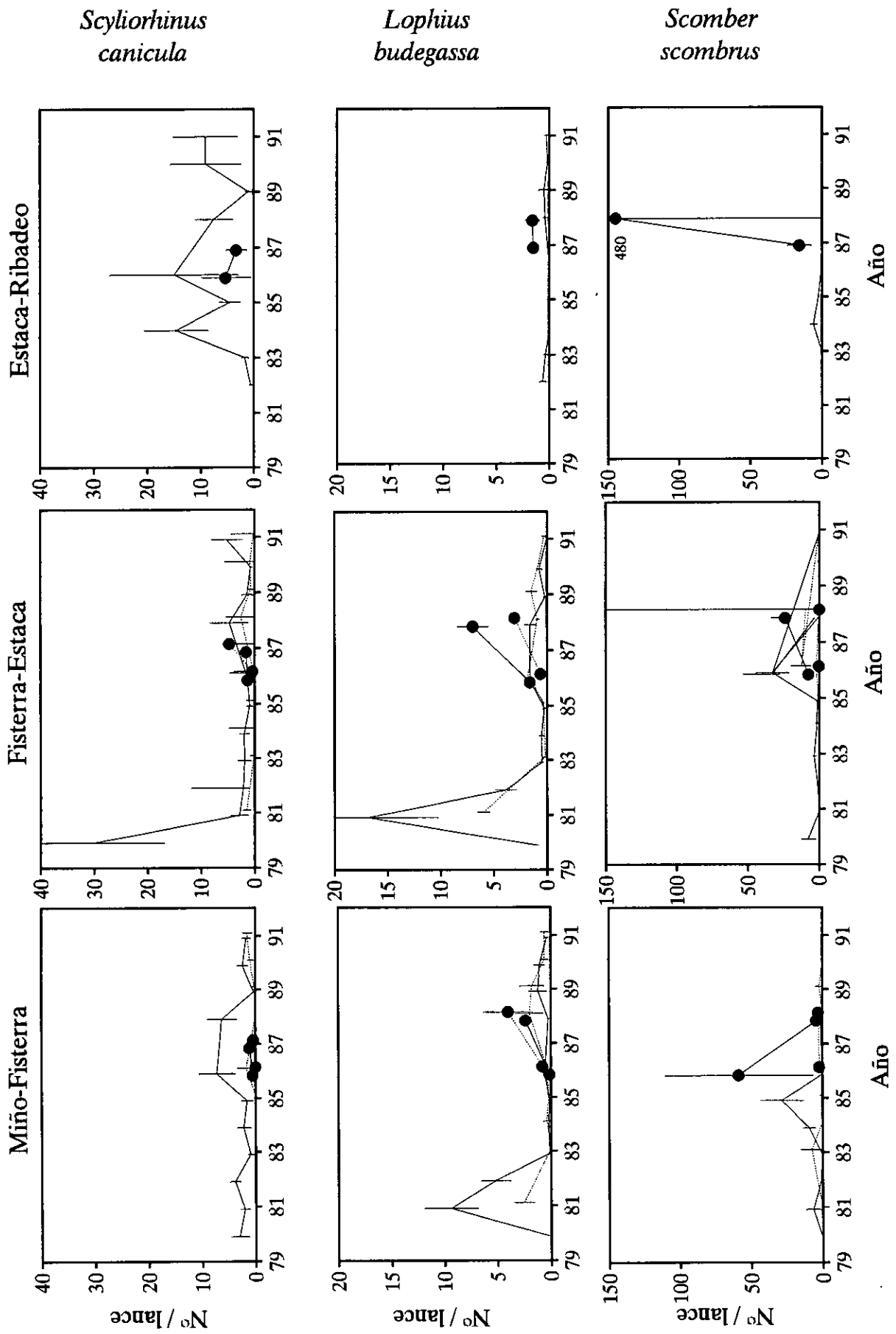


Figura 4.6 (continuación)

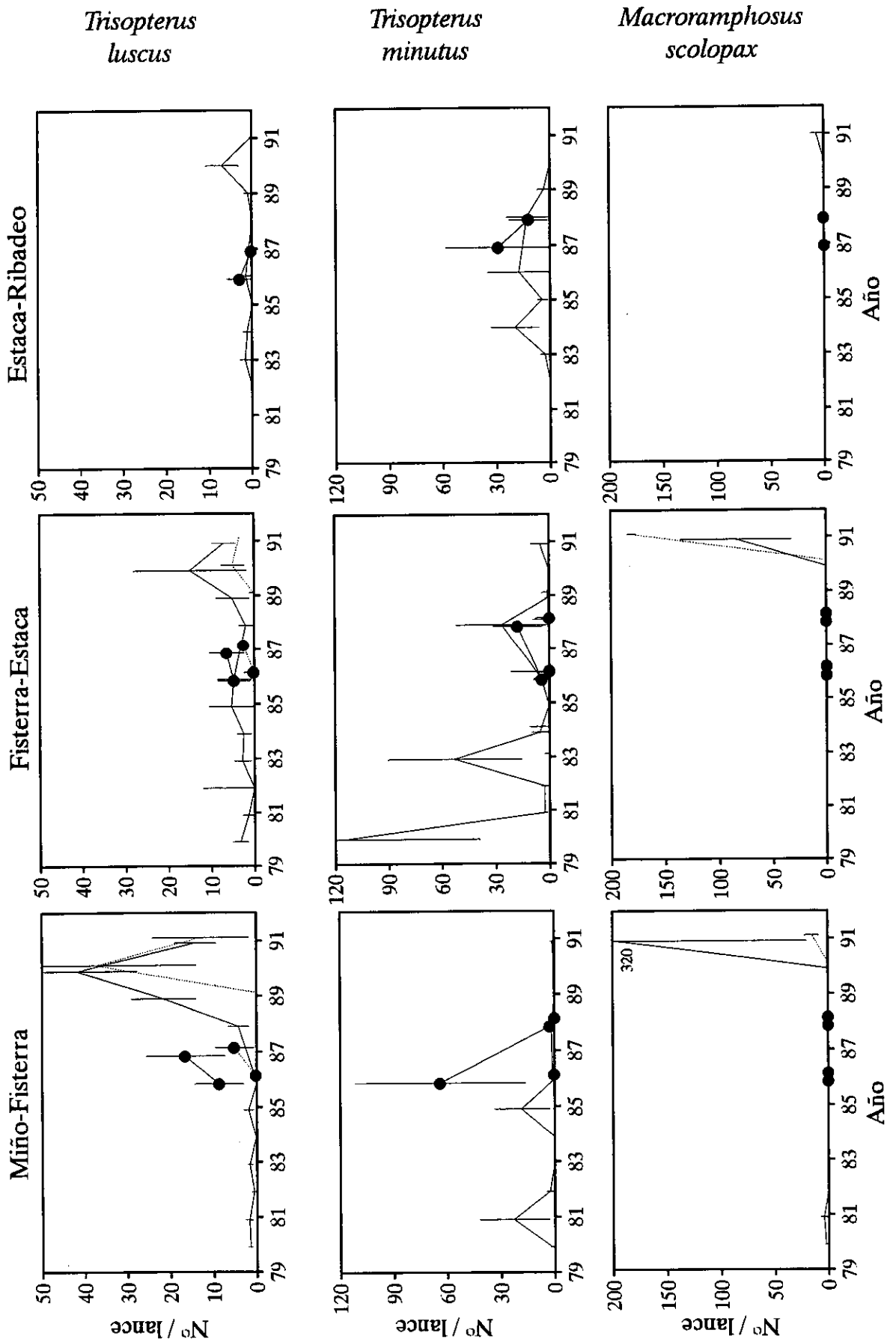


Figura 4.6 (continuación)

Tabla 4.4. Coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ) entre la abundancia media ( $\log_{10}$  (número de individuos + 1/lance de 30 min), datos de las campañas de otoño de 1980 a 1991) de las especies dominantes de peces demersales, en cada sector geográfico y estrato de profundidad, y año e índice medio de afloramiento (del período abril-septiembre del mismo año y del año previo al de la campaña: desfase 0 y -1, respectivamente). Se indica el nivel de significación (\*  $P < 0.05$ ).

| Sector geográfico                  | Miño-Fisterra |              |             |              |              |              | Fisterra-Estaca |              |              |              |             |              | Estaca-Ribadeo |              |             |              |             |              |
|------------------------------------|---------------|--------------|-------------|--------------|--------------|--------------|-----------------|--------------|--------------|--------------|-------------|--------------|----------------|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|
|                                    | 100-200 (11)  |              | 200-500 (9) |              | 100-200 (11) |              | 200-500 (9)     |              | 100-200 (11) |              | 200-500 (9) |              | 100-200 (9)    |              | 200-500 (9) |              | 100-200 (9) |              |
|                                    | Año           | Afloramiento | Año         | Afloramiento | Año          | Afloramiento | Año             | Afloramiento | Año          | Afloramiento | Año         | Afloramiento | Año            | Afloramiento | Año         | Afloramiento | Año         | Afloramiento |
| <i>Micromesistius poutassou</i>    | +0.35         | -0.20        | +0.15       | +0.68 *      | -0.07        | +0.80 *      | -0.42           | -0.68 *      | -0.03        | -0.24        | -0.70 *     | +0.22        | -0.35          | +0.03        | -0.72 *     | -0.24        | -0.70 *     | +0.22        |
| <i>Merluccius merluccius</i>       | -0.20         | +0.28        | -0.67 *     | -0.11        | +0.62 *      | -0.41        | -0.22           | +0.20        | -0.41        | +0.26        | -0.05       | +0.43        | +0.11          | +0.42        | -0.51       | +0.26        | -0.05       | +0.43        |
| <i>Lepidorhombus boschii</i>       | +0.77 *       | +0.56 *      | +0.34       | +0.45        | +0.64 *      | -0.06        | +0.45           | +0.63 *      | +0.16        | +0.48        | +0.63 *     | +0.30        | +0.61 *        | +0.52        | +0.04       | +0.48        | +0.63 *     | +0.30        |
| <i>Microchirus variegatus</i>      | +0.58 *       | +0.49        | +0.32       | +0.58 *      | +0.34        | +0.33        | +0.12           | +0.72 *      | -0.29        | -0.26        | +0.04       | +0.06        | +0.58 *        | +0.59        | +0.18       | -0.26        | +0.04       | +0.06        |
| <i>Gadidulus argenteus</i>         | +0.05         | +0.57 *      | -0.25       | +0.37        | +0.84 *      | -0.31        | +0.32           | +0.48        | +0.10        | +0.61 *      | +0.53       | +0.16        | +0.44          | +0.38        | -0.18       | +0.61 *      | +0.53       | +0.16        |
| <i>Argentina sphyraena</i>         | +0.04         | +0.63 *      | -0.33       | +0.61 *      | +0.53        | +0.10        | +0.29           | +0.19        | -0.06        | +0.88 *      | +0.43       | +0.49        | +0.83 *        | +0.62 *      | +0.05       | +0.88 *      | +0.43       | +0.49        |
| <i>Trachurus trachurus</i>         | -0.25         | -0.68 *      | +0.13       | +0.63 *      | +0.12        | +0.14        | -0.32           | -0.65 *      | +0.02        | -0.06        | +0.12       | -0.47        | -0.49          | +0.04        | -0.74 *     | -0.06        | +0.12       | -0.47        |
| <i>Capros aper</i>                 | +0.33         | +0.77 *      | -0.28       | +0.72 *      | +0.18        | +0.68 *      | +0.53 *         | +0.06        | -0.11        | +0.29        | +0.08       | +0.29        | +0.87 *        | +0.44        | +0.24       | +0.29        | +0.08       | +0.29        |
| <i>Conger conger</i>               | -0.14         | -0.07        | +0.29       | +0.25        | +0.28        | +0.37        | +0.69 *         | +0.69 *      | +0.06        | +0.82 *      | +0.20       | +0.62 *      | +0.88 *        | +0.76 *      | +0.06       | +0.82 *      | +0.20       | +0.62 *      |
| <i>Lepidorhombus whifflegonis</i>  | +0.36         | +0.20        | +0.19       | +0.73 *      | +0.51        | +0.15        | -0.40           | +0.14        | -0.05        | -0.03        | +0.51       | +0.07        | +0.54          | +0.15        | +0.25       | -0.03        | +0.51       | +0.07        |
| <i>Lophius piscatorius</i>         | -0.56 *       | -0.11        | -0.22       | -0.23        | +0.28        | -0.26        | -0.39           | +0.14        | -0.11        | +0.35        | +0.50       | +0.32        | +0.13          | +0.24        | -0.19       | +0.35        | +0.50       | +0.32        |
| <i>Scyliorhinus canicula</i>       | -0.10         | +0.20        | +0.11       | +0.60 *      | +0.54        | +0.01        | -0.80 *         | -0.25        | -0.21        | -0.72 *      | +0.04       | -0.34        | -0.89 *        | -0.37        | -0.30       | -0.72 *      | +0.04       | -0.34        |
| <i>Lophius budegassa</i>           | -0.33         | +0.13        | -0.12       | +0.06        | +0.32        | +0.16        | -0.38           | -0.17        | +0.28        | +0.16        | +0.06       | +0.47        | +0.36          | +0.62 *      | -0.22       | +0.16        | +0.06       | +0.47        |
| <i>Scorpaenopsis scorpaenoides</i> | -0.36         | -0.14        | -0.08       | -0.39        | -0.70 *      | -0.18        | -0.54 *         | +0.05        | -0.15        | -0.34        | +0.33       | -0.18        | -0.01          | -0.47        | +0.47       | -0.34        | +0.33       | -0.18        |
| <i>Trisopterus luscus</i>          | +0.74 *       | +0.15        | +0.45       | +0.68 *      | +0.24        | +0.36        | -0.42           | -0.02        | -0.38        | +0.72 *      | +0.27       | +0.35        | +0.29          | +0.29        | -0.31       | +0.72 *      | +0.27       | +0.35        |
| <i>Trisopterus minutus</i>         | -0.42         | -0.23        | +0.23       | ---          | ---          | ---          | +0.67 *         | +0.29        | +0.15        | +0.52        | +0.21       | +0.21        | -0.23          | +0.24        | -0.47       | +0.52        | +0.21       | +0.21        |
| <i>Macroramphosus scolopax</i>     | +0.28         | +0.22        | +0.15       | +0.57        | +0.16        | +0.35        | +0.47           | +0.23        | +0.18        | +0.53        | +0.20       | +0.24        | +0.55          | +0.23        | +0.18       | +0.53        | +0.20       | +0.24        |

Número de especies con correlaciones significativas ( $P < 0.05$ ):

|          | 100-200 (11) | 200-500 (9) | 100-200 (11) | 200-500 (9) | 100-200 (11) | 200-500 (9) | 100-200 (9) | 200-500 (9) | 100-200 (9) | 200-500 (9) |   |   |   |   |   |   |   |
|----------|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---|---|---|---|---|---|---|
| Positiva | 3            | 4           | 0            | 8           | 3            | 2           | 3           | 3           | 0           | 4           | 1 | 1 | 5 | 3 | 0 | 0 | 2 |
| Negativa | 1            | 1           | 1            | 0           | 1            | 0           | 2           | 2           | 0           | 1           | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 |

espaciales (profundidad y localización geográfica) (Figs. 4.7 y 4.8, Tabla 4.5). La profundidad presenta una correlación positiva con los ejes 1 y 2,  $r = +0.57$  y  $+0.30$  respectivamente ( $P < 0.01$ ). Existe una segregación de los lances correspondientes a las diferentes áreas geográficas en el plano formado por los ejes 1 y 2; y en general, en cada zona se observa una evolución temporal. Los resultados del CA realizado para las campañas de primavera muestran una ordenación similar de la comunidad de peces determinada por la profundidad (eje 1,  $r = -0.82$ ,  $P < 0.001$ ; eje 2,  $r = +0.12$ ,  $P > 0.05$ ) y la segregación de los lances correspondientes a los diferentes sectores geográficos a lo largo del eje 2 (Fig. 4.9).

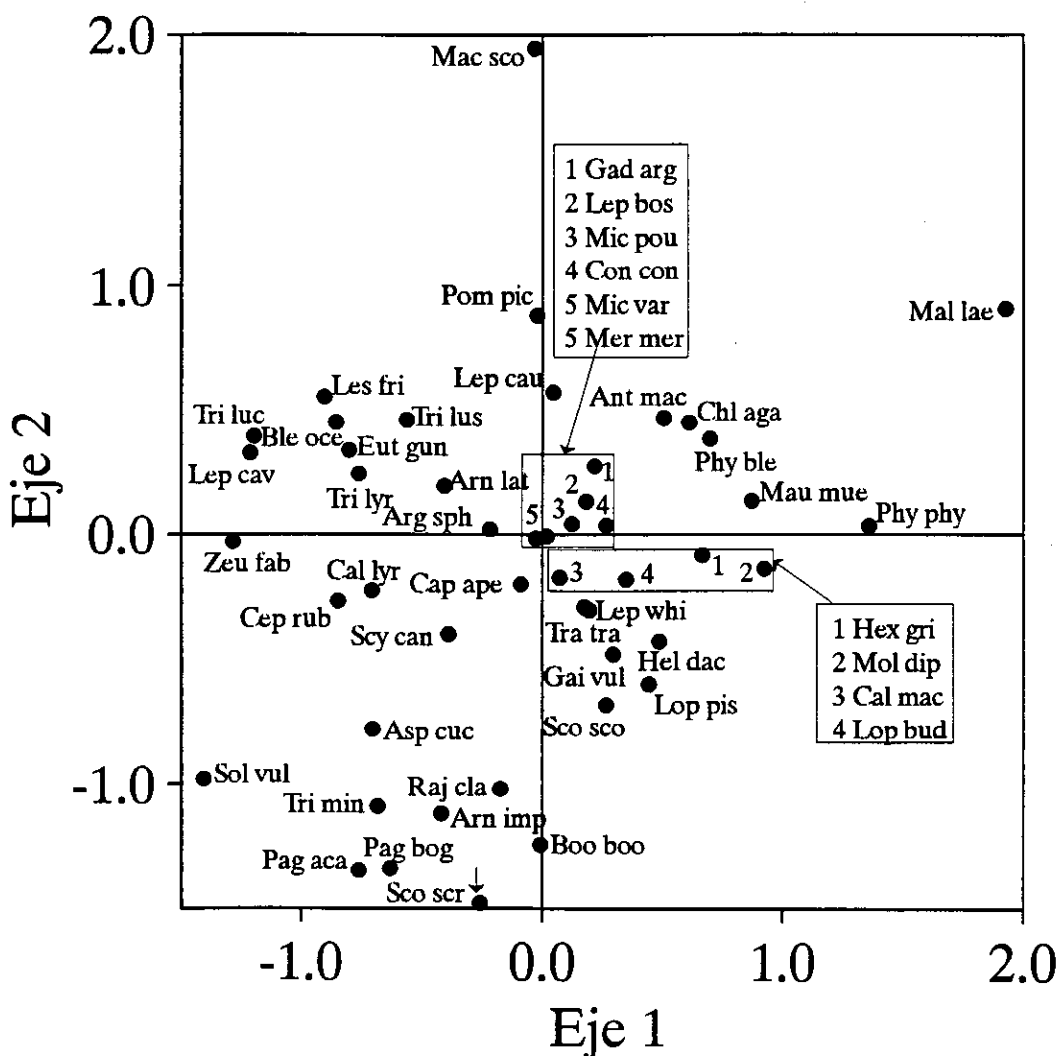


Figura 4.7. Análisis de correspondencias de la comunidad de peces demersales en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991). Se representan las cargas de las especies de peces sobre los ejes 1 y 2.

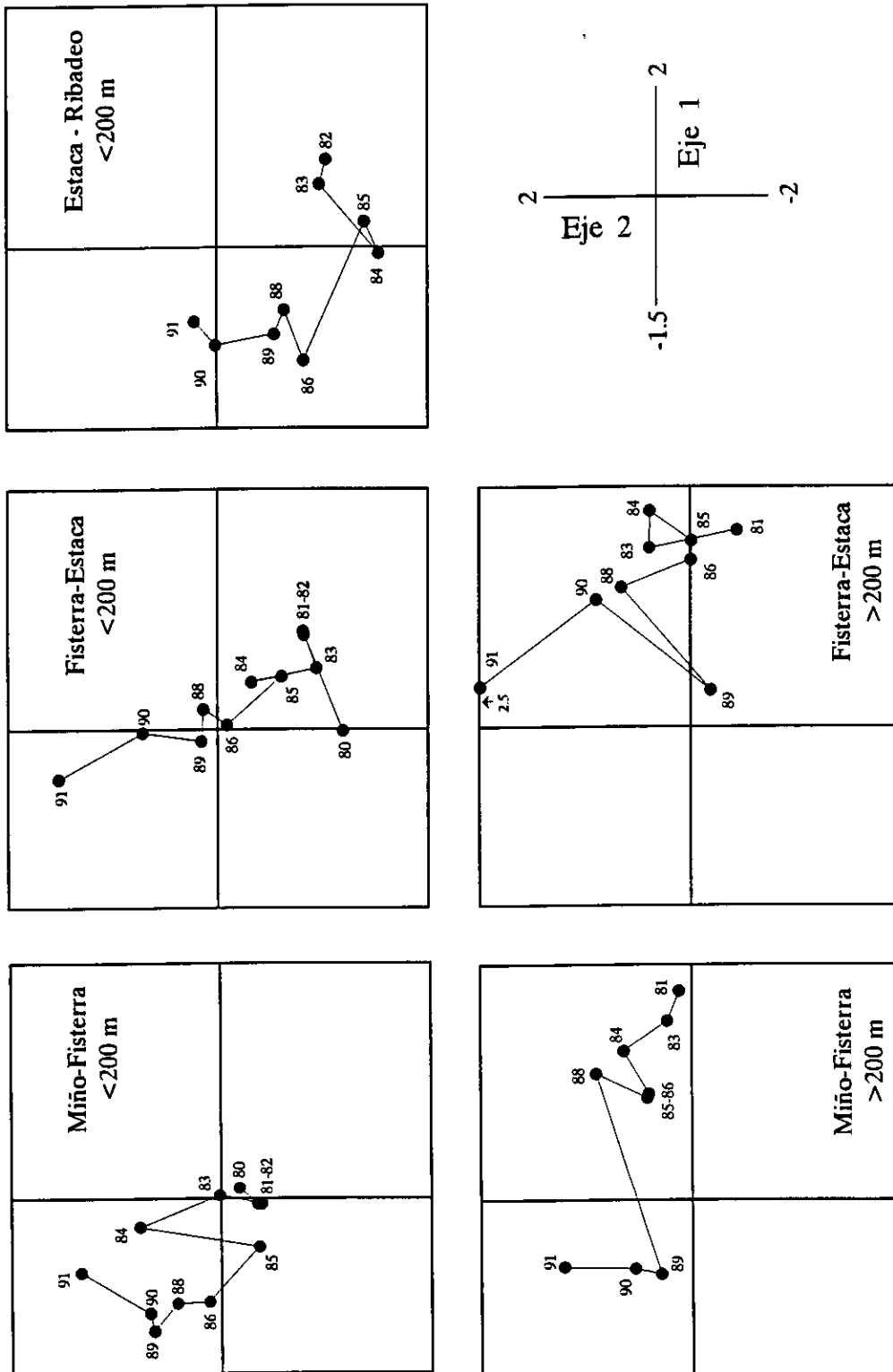


Figura 4.8. Análisis de correspondencias de la comunidad de peces demersales en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1991). Se representan los centroides de los lances para cada campaña, sector geográfico y estrato de profundidad (por simplicidad, la evolución temporal en el plano formado por los ejes 1 y 2 de cada sector y estrato se presenta en diferentes gráficos).



Tabla 4.5. Resultados de los análisis de correspondencias (CA: análisis de correspondencias no canónico, CCA: CA canónico, pCCA: CCA parcial) realizados para las campañas de otoño y primavera (datos de abundancia de cada especie por lance transformados,  $\ln + 1$ ). Se indican los valores propios (E) de los 4 primeros ejes extraídos (entre paréntesis, el porcentaje de varianza explicada de la matriz de especies), la correlación especies-ambiente (r, entre paréntesis el porcentaje de varianza explicada de la relación especies-ambiente), y la correlación entre las diferentes variables ambientales y cada eje (en el caso de los CCA). E total: suma de todos los valores propios, y Ec: suma de todos los valores propios canónicos (en ambos casos, después del ajuste de covariables).

| Análisis       | Variables ambientales | Covariables |                                    | Ejes            |                 |                 |                | E total | Ec    |  |  |  |
|----------------|-----------------------|-------------|------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|---------|-------|--|--|--|
|                |                       |             |                                    | 1               | 2               | 3               | 4              |         |       |  |  |  |
| CA - Otoño     | ---                   | ---         | E                                  | 0.127<br>(8.3)  | 0.119<br>(7.8)  | 0.098<br>(6.4)  | 0.078<br>(5.0) | 1.533   | ---   |  |  |  |
| CA - Primavera | ---                   | ---         | E                                  | 0.193<br>(18.8) | 0.086<br>(8.3)  | 0.076<br>(7.5)  | 0.069<br>(6.7) | 1.028   | ---   |  |  |  |
| CCA - Otoño    | A, P, G               | ---         | E                                  | 0.089<br>(5.8)  | 0.060<br>(3.9)  | 0.034<br>(2.3)  | 0.011<br>(0.7) | 1.533   | 0.202 |  |  |  |
|                |                       |             | r                                  | 0.864<br>(44.2) | 0.734<br>(29.8) | 0.711<br>(16.8) | 0.501<br>(5.3) |         |       |  |  |  |
|                |                       |             | Correlación eje-variable ambiental |                 |                 |                 |                |         |       |  |  |  |
|                |                       |             | Año                                | 0.695           | 0.251           | 0.325           | -0.067         |         |       |  |  |  |
|                |                       |             | Profundidad                        | -0.161          | 0.638           | 0.121           | 0.131          |         |       |  |  |  |
|                |                       |             | Latitud                            | -0.481          | 0.128           | 0.512           | -0.179         |         |       |  |  |  |
|                |                       |             | Longitud                           | 0.284           | 0.246           | -0.620          | -0.027         |         |       |  |  |  |
|                | Latitud x Longitud    | 0.225       | 0.304                              | -0.600          | -0.070          |                 |                |         |       |  |  |  |
| pCCA - Otoño   | A                     | P, G        | E                                  | 0.071<br>(5.0)  | 0.093<br>(6.6)  | 0.087<br>(6.2)  | 0.076<br>(5.4) | 1.402   | 0.071 |  |  |  |
|                |                       |             | r                                  | 0.851<br>(100)  | ---             | ---             | ---            |         |       |  |  |  |
| pCCA - Otoño   | P                     | A, G        | E                                  | 0.031<br>(2.2)  | 0.093<br>(6.8)  | 0.087<br>(6.4)  | 0.076<br>(5.6) | 1.362   | 0.031 |  |  |  |
|                |                       |             | r                                  | 0.605<br>(100)  | ---             | ---             | ---            |         |       |  |  |  |
| pCCA - Otoño   | G                     | A, P        | E                                  | 0.045<br>(3.2)  | 0.023<br>(1.6)  | 0.009<br>(0.7)  | 0.093<br>(6.6) | 1.409   | 0.077 |  |  |  |
|                |                       |             | r                                  | 0.750<br>(58.0) | 0.590<br>(30.0) | 0.462<br>(11.3) | ---            |         |       |  |  |  |

Variables ambientales: A: año, P: profundidad, G: localización geográfica (latitud, longitud, latitud x longitud)

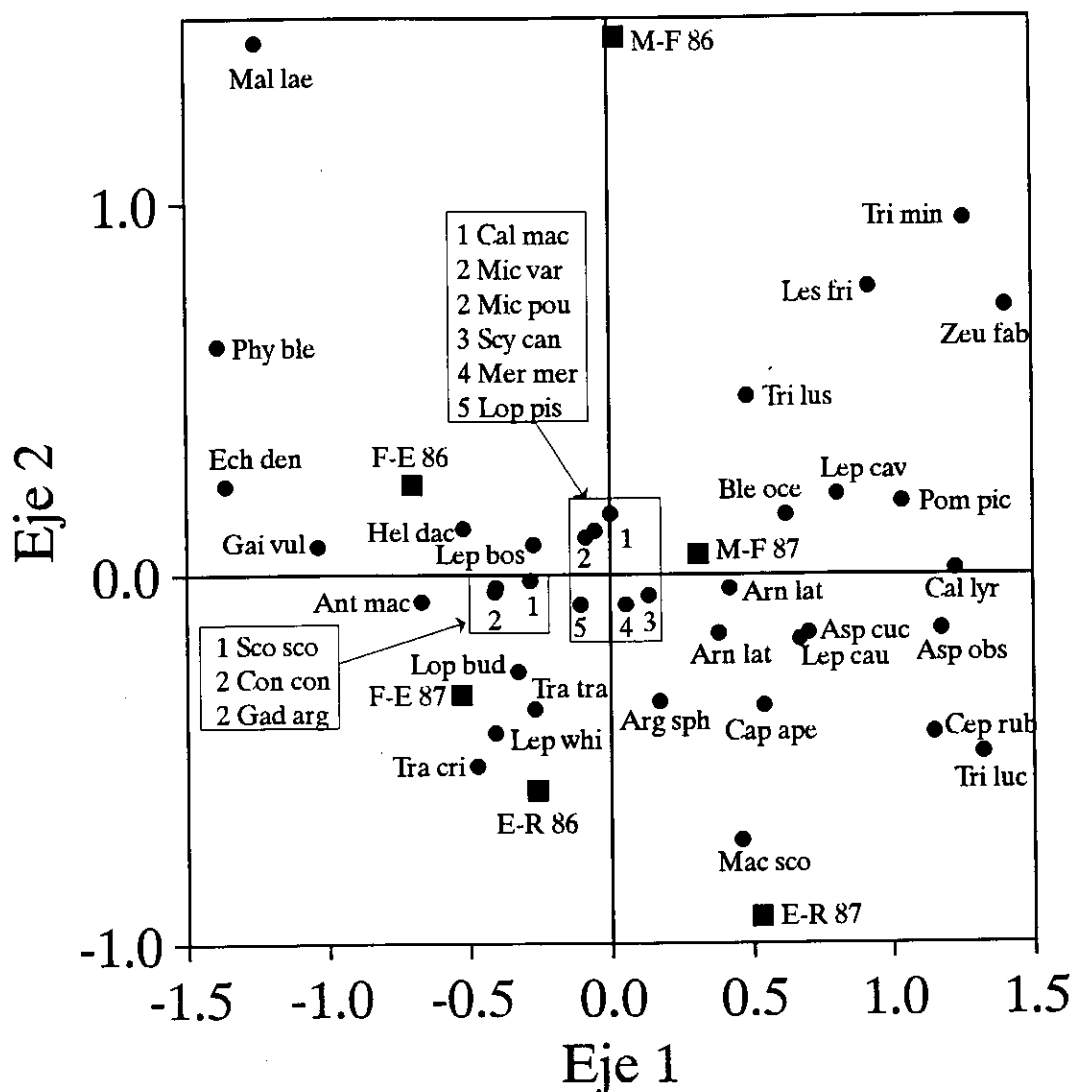


Figura 4.9. Análisis de correspondencias de la comunidad de peces demersales en las campañas realizadas en primavera (1986 y 1987). Se representan las cargas de las especies de peces demersales sobre los ejes 1 y 2 y los centroides de cada campaña y sector geográfico.

El CCA realizado para las campañas de otoño, incluyendo las variables ambientales, indica que los cambios temporales, asociados con el eje 1, representan más del 40 % de la varianza de la relación especies-ambiente, la profundidad (eje 2) un 30 % y el eje 3, asociado con la localización geográfica, menos del 20 % (Tabla 4.5). Se han empleado CCA parciales para comprobar el efecto de diferentes variables y obtener ordenaciones de las especies a lo largo de gradientes temporales y ambientales (Tabla

4.5). El efecto de los tres factores analizados (año, profundidad y localización geográfica) es significativo (tests de Monte-Carlo,  $P = 0.01$ ), aunque en general las especies de peces presentan rangos de distribución amplios y no existen discontinuidades espaciales importantes en la estructura de la comunidad a lo largo de los gradientes definidos. Así, los cambios temporales están determinados por la existencia de un grupo de especies (entre otras *Gaidropsarus vulgaris*, *Helicolenus dactylopterus*, *Boops boops*, *L. piscatorius*, *Phycis phycis*, *L. budegassa* y *Pagellus bogaraveo*) que aparece predominantemente al comienzo de la década de los 80 (1980-1985) (grupo A en Fig. 4.10), y otro grupo (*M. scolopax*, *Lepidotrigla cavillone*, *Lesueurigobius friesii*, *Blenius ocellaris*, *Trigla lyra*, *Eutrigla gurnardus* y *Zeus faber*) que aparece entre 1988 y 1991 (grupo C en Fig. 4.10). Los centroides de las distintas campañas indican la existencia de dos períodos (1980 a 1985 y 1988 a 1991) en función de la estructura de la comunidad, con una época de transición alrededor de 1986. Con relación a la profundidad, todas las especies presentan rangos de distribución amplios, aunque se observa que la amplitud de la distribución (estimada por la tolerancia) es mayor en las especies que aparecen a mayor profundidad (entre otras *Malacocephalus laevis*, *Maurolicus muelleri*, *P. phycis*, *Phycis blennoides*, *Chlorophthalmus agassizii*; grupo A' en Fig. 4.10), con respecto a las especies características de aguas de plataforma (*P. bogaraveo*, *Solea vulgaris*, *L. cavillone*, *Trisopterus minutus*, *Pagellus acarne*, *B. boops*; grupo C' en Fig. 4.10).

En la Figura 4.11 se representan los resultados del CCA parcial que analiza la estructura espacial de los peces demersales en la costa de Galicia. En general, todas las especies presentan tolerancias altas, que reflejan distribuciones amplias a lo largo del área de estudio. La estructura de la comunidad presenta un cambio gradual a lo largo de la plataforma y talud superior, aunque la zona correspondiente al sector F-E representa un cambio faunístico más acusado, diferenciando a las zonas norte y sur como áreas con importantes cambios en la abundancia de las especies de peces demersales.

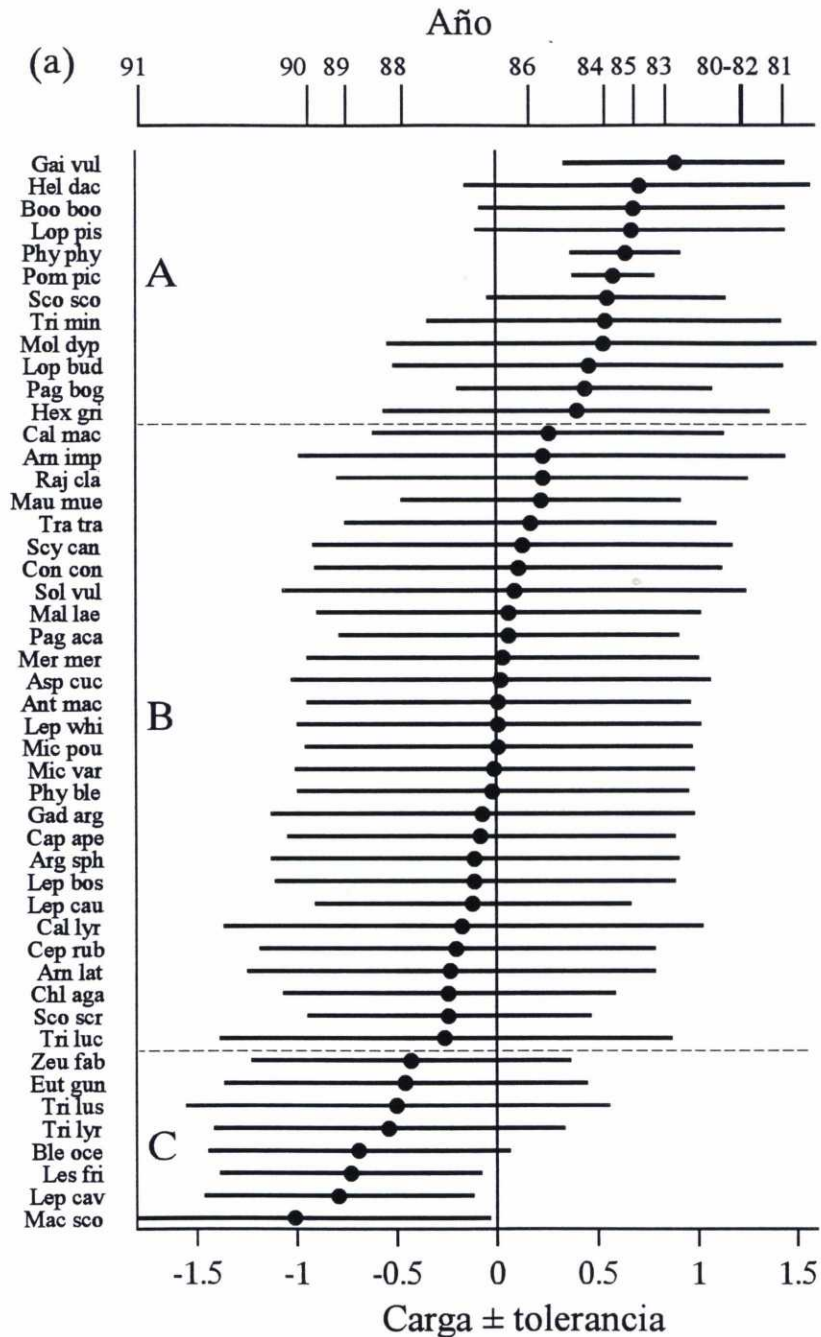


Figura 4.10. Ordenación de las especies de peces demersales en los análisis canónicos de correspondencias parciales realizados para analizar el efecto de (a) la profundidad (covariables: año, localización geográfica) y (b) año (covariables: profundidad, localización geográfica) en la estructura de la comunidad de peces demersales. Se representa (a) la carga  $\pm$  tolerancia (raíz cuadrada de la desviación cuadrática media) de cada especie y el centroide de cada campaña y (b) la ordenación del gradiente batimétrico (obtenido por regresión lineal de la profundidad respecto a la carga de los lances) a lo largo del primer eje. Se diferenciaron tres grupos de especies (A, B y C) a lo largo del gradiente ambiental en base a las cargas (ver texto).

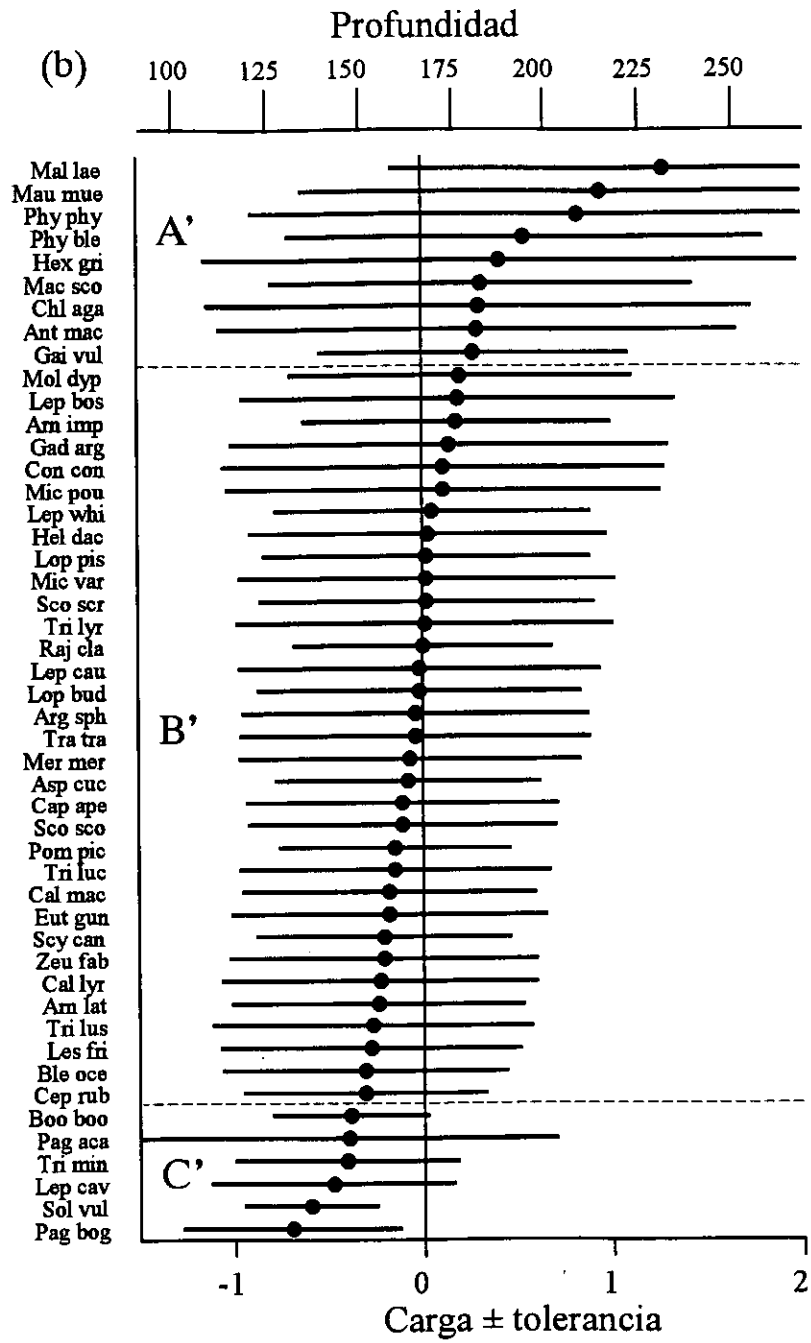


Figura 4.10 (continuación)

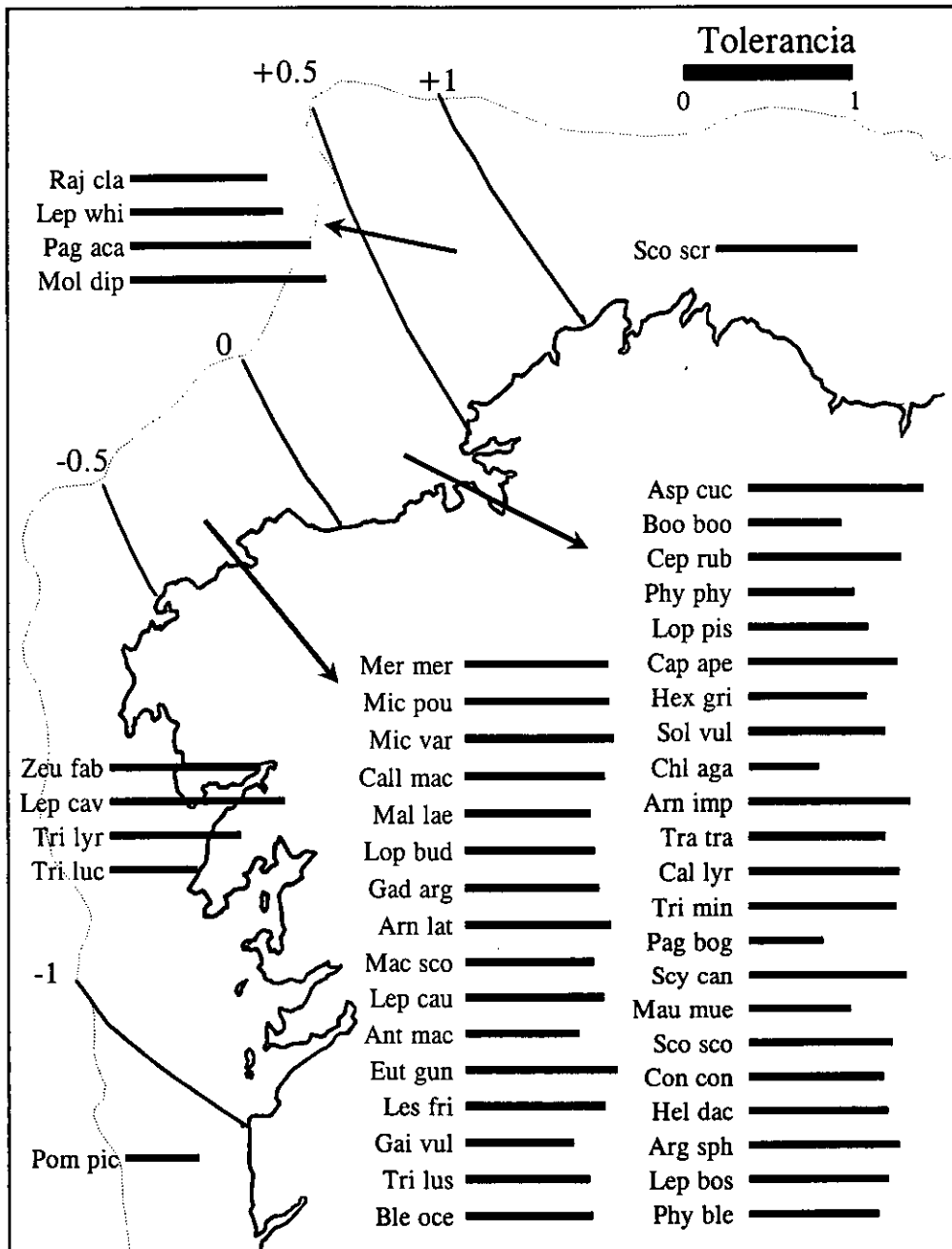


Figura 4.11. Distribución geográfica de las cargas de los lances y especies correspondientes al análisis canónico de correspondencias parcial para analizar la estructura espacial de la comunidad de peces demersales (variables: latitud, longitud, latitud x longitud; covariables: año, profundidad). Se representan las isoléneas de las cargas de las muestras en el primer eje (cartografía obtenida a partir de una regresión: carga = constante + a · latitud + b · longitud + c · latitud · longitud), y la localización de las especies en el espacio de las muestras (dentro de cada grupo de especies correspondiente a cada intervalo de cargas, se ordenan de arriba a abajo en orden decreciente de su carga). Se representa la tolerancia (raíz cuadrada de la desviación cuadrática media) para cada especie.

#### 4.3.2. Comunidades de crustáceos decápodos

##### 4.3.2.1. Composición faunística

Se capturaron 40 especies de crustáceos decápodos, 30 en las 7 campañas de otoño consideradas y 37 en las 3 campañas de primavera. Las especies pertenecen a 19 familias (Tabla 4.6), siendo las más diversas y abundantes Portunidae (6 especies), Paguridae (5) y Pandalidae (4), presentando también importancia en densidad o biomasa especies de las familias Galatheidae, Nephropidae y Penaeidae.

El patexo *Polybius henslowii* fue la especie dominante en otoño, representando el 74 % en número y 73 % en biomasa, mientras que en primavera sus capturas fueron muy inferiores (11.0 y 26.6 %, respectivamente) (Tabla 4.7). Excluyendo *P. henslowii*, las especies dominantes en biomasa en otoño (representando más del 5 % de las capturas) fueron *Munida intermedia*, *Liocarcinus depurator*, *Munida sarsi*, *Nephrops norvegicus* y Paguridae; las anteriores especies junto con *Plesionika heterocarpus* y *Solenocera membranacea* superaron el 5 % de las capturas en número. En otoño, el conjunto de estas especies constituyeron el 87 % de la densidad y 91 % de la biomasa. En primavera cada una de las especies citadas anteriormente superaron el 5 % de biomasa (excepto *P. heterocarpus* y *S. membranacea*) y densidad (excepto *N. norvegicus*); *Pasiphaea sivado* y *Dichelopandalus bonnieri* superaron también más del 5 % de capturas en número de individuos. Las especies dominantes en primavera representaron en total el 93 % en densidad y 92 % en biomasa.

##### 4.3.2.2. Abundancia y biomasa

La densidad y la biomasa de crustáceos decápodos se incrementó significativamente con la profundidad (Figs. 4.12 y 4.13), que constituye el factor más importante en la variabilidad de las capturas, especialmente en primavera (Tabla 4.8). La densidad y biomasa totales (excluyendo *P. henslowii*) fueron muy similares en las campañas de

Tabla 4.6. Especies de crustáceos decápodos capturadas en las campañas de otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987) en la plataforma continental y talud superior de Galicia.

| Familia               | Especie   | Nombre común            |
|-----------------------|---|-------------------------|
| <b>Orden Decapoda</b> |   |                         |
| Alpheidae             | <i>Alpheus glaber</i> (Olivi, 1792)   |                         |
| Crangonidae           | <i>Pontophilus spinosus</i> (Leach, 1815)<br><i>Pontophilus sp.</i>   |                         |
| Palaemonidae          | <i>Palaemon sp.</i>   | Camarón                 |
| Pandalidae            | <i>Chlorotocus crassicornis</i> (Costa, 1871)<br><i>Dichelopandalus bonnierii</i> Caullery, 1896<br><i>Plesionika heterocarpus</i> (Costa, 1871)<br><i>Plesionika martia</i> (A. Milne Edwards, 1883)   | Gamba verde<br>Gamba    |
| Phasiphaeidae         | <i>Pasiphaea sivado</i> (Risso, 1816)<br><i>Pasiphaea multidentata</i> Esmark, 1866   | Gamba blanca            |
| Peneidae              | <i>Parapenaeus longirostris</i> (Lucas, 1846)   |                         |
| Processidae           | <i>Processa spp.</i>  |                         |
| Solenoceridae         | <i>Solenocera membranacea</i> (Risso, 1816)   | Gamba                   |
| Atelecyclidae         | <i>Atelecyclus rotundatus</i> (Olivi, 1792)   | Dormilón                |
| Cancridae             | <i>Cancer pagurus</i> Linnaeus, 1758<br><i>Cancer bellianus</i> Johnson, 1861   | Buey                    |
| Galatheidae           | <i>Galathea sp.</i><br><i>Munida intermedia</i> A. M. Edwards & Bouvier, 1899<br><i>Munida sarsi</i> Brinkmann, 1936  | Araña, Invasor          |
| Goneplacidae          | <i>Goneplax rhomboides</i> (Linnaeus, 1758)   |                         |
| Homolidae             | <i>Paromola cuvieri</i> (Risso, 1816)   |                         |
| Majidae               | <i>Inachus leptochirus</i> Leach, 1817<br><i>Inachus dorsettensis</i> (Pennant, 1777)<br><i>Macropodia tenuirostris</i> (Leach, 1814)   | Araña<br>Araña<br>Araña |
| Nephropidae           | <i>Homarus gammarus</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Nephrops norvegicus</i> (Linnaeus, 1758)   | Bogavante<br>Cigala     |
| Paguridae             | <i>Anapagurus laevis</i> (Bell, 1846)<br><i>Pagurus alatus</i> Fabricius, 1775<br><i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Pagurus excavatus</i> (Herbst, 1791)<br><i>Pagurus prideauxi</i> Leach, 1815   | Ermitaños               |
| Polychelidae          | <i>Polycheles typhlops</i> Heller, 1862   |                         |
| Portunidae            | <i>Bathynectes maravigna</i> (Prestandrea, 1839)<br><i>Liocarcinus depurator</i> (Linnaeus, 1758)<br><i>Liocarcinus holsatus</i> (Fabricius, 1798)<br><i>Liocarcinus vernalis</i> (Risso, 1816)<br><i>Macropipus tuberculatus</i> (Roux, 1830)<br><i>Polybius henslowii</i> Leach, 1820 | Jaiba<br>Patexo         |
| Xanthidae             | <i>Monodaeus couchii</i> (Couch, 1851)<br><i>Xantho sp.</i>   | Buey pequeño            |



Tabla 4.7. Abundancia media (número de individuos/lance de 30 min), biomasa media (g de peso húmedo/lance de 30 min) y frecuencia de aparición para cada especie de la comunidad de crustáceos decápodos, en las campañas de otoño (1980 a 1986; de 1980 a 1984 los datos originales de lances de 60 min se transformaron a 30 min) y primavera (1984, 1986 y 1987). Para las especies incluidas en el análisis multivariante ( $\geq 5\%$  presencias) se indica el código empleado.

| Especies                        | Código  | Otoño (N=293) |         |       | Primavera (N=168) |         |       |
|---------------------------------|---------|---------------|---------|-------|-------------------|---------|-------|
|                                 |         | ind./lance    | g/lance | Frec. | ind./lance        | g/lance | Frec. |
| <i>Polybius henslowii</i>       |         | 698.35        | 6092.1  | 82.3  | 32.38             | 636.3   | 56.5  |
| <i>Nephrops norvegicus</i>      | Nep nor | 13.44         | 344.7   | 62.1  | 7.36              | 241.9   | 49.4  |
| <i>Liocarcinus depurator</i>    | Lio dep | 30.94         | 409.0   | 59.0  | 48.88             | 471.5   | 62.5  |
| <i>Macropodia tenuirostris</i>  | Mac ten | 3.45          | 10.5    | 52.6  | 0.65              | 1.7     | 26.8  |
| Paguridae                       | Pagur   | 22.37         | 295.2   | 58.4  | 15.01             | 233.9   | 61.9  |
| <i>Macropipus tuberculatus</i>  | Mac tub | 4.21          | 63.0    | 46.4  | 2.82              | 37.9    | 36.9  |
| <i>Munida intermedia</i>        | Mun int | 64.86         | 582.3   | 47.1  | 26.54             | 218.3   | 45.8  |
| <i>Pontophilus spinosus</i>     | Pon spi | 3.53          | 12.3    | 34.1  | 2.02              | 3.9     | 36.9  |
| <i>Munida sarsi</i>             | Mun sar | 34.14         | 275.6   | 33.8  | 36.09             | 225.9   | 45.2  |
| <i>Plesionika heterocarpus</i>  | Ple het | 33.08         | 68.0    | 35.5  | 22.23             | 74.1    | 41.1  |
| <i>Solenocera membranacea</i>   | Sol mem | 20.12         | 54.9    | 39.2  | 31.44             | 80.9    | 44.6  |
| <i>Processa spp.</i>            | Pro spp | 3.08          | 7.7     | 28.0  | 3.34              | 7.7     | 32.7  |
| <i>Chlorotocus crassicornis</i> | Chl cra | 1.94          | 4.1     | 22.5  | 5.71              | 13.3    | 47.6  |
| <i>Goneplax rhomboides</i>      | Gon rom | 0.54          | 3.3     | 22.5  | 0.19              | 1.7     | 13.7  |
| <i>Alpheus glaber</i>           | Alp gla | 0.77          | 2.0     | 11.6  | 1.36              | 3.4     | 20.2  |
| <i>Dichelopandalus bonnieri</i> | Dic bon | 7.68          | 16.1    | 6.5   | 13.07             | 30.6    | 15.5  |
| <i>Pasiphaea sivado</i>         | Pas siv | 4.73          | 7.4     | 6.5   | 42.81             | 62.1    | 12.5  |
| <i>Pontophilus sp.</i>          |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.15              | 0.7     | 10.1  |
| <i>Galathea sp.</i>             |         | 2.23          | 30.6    | 2.4   | 0.06              | 0.2     | 5.4   |
| <i>Plesionika martia</i>        |         | 0.02          | 0.1     | 0.7   | 0.26              | 0.7     | 3.6   |
| <i>Cancer pagurus</i>           |         | 0.03          | 27.6    | 2.7   | 0.00              | 0.0     | 0.0   |
| <i>Parapeneus longirrostris</i> |         | 0.01          | 0.2     | 1.4   | 0.15              | 1.3     | 1.2   |
| <i>Polychaetes typhlops</i>     |         | 0.43          | 9.2     | 1.0   | 0.02              | 0.4     | 1.8   |
| <i>Bathynectes maravigna</i>    |         | 0.02          | 0.5     | 0.7   | 0.85              | 0.2     | 1.8   |
| <i>Monodaeus couchii</i>        |         | 0.002         | 0.02    | 0.3   | 0.02              | 0.3     | 1.8   |
| <i>Inachus leptochirus</i>      |         | 0.03          | 0.6     | 1.0   | 0.00              | 0.0     | 0.0   |
| <i>Cancer bellianus</i>         |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.02              | 30.4    | 1.8   |
| <i>Pasiphaea multidentata</i>   |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.30              | 1.5     | 1.8   |
| <i>Homarus gammarus</i>         |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.01              | 3.2     | 1.2   |
| <i>Atelecyclus rotundatus</i>   |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.04              | 1.0     | 1.2   |
| <i>Inachus dorsettensis</i>     |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.02              | 0.03    | 1.2   |
| <i>Paromola cuvieri</i>         |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.01              | 3.6     | 0.6   |
| <i>Liocarcinus holsatus</i>     |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.01              | 0.1     | 0.6   |
| <i>Palaemon sp.</i>             |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.01              | 0.1     | 0.6   |
| <i>Liocarcinus vernalis</i>     |         | 0.00          | 0.0     | 0.0   | 0.01              | 0.03    | 0.6   |
| <i>Xantho sp.</i>               |         | 0.003         | 0.01    | 0.3   | 0.00              | 0.0     | 0.0   |

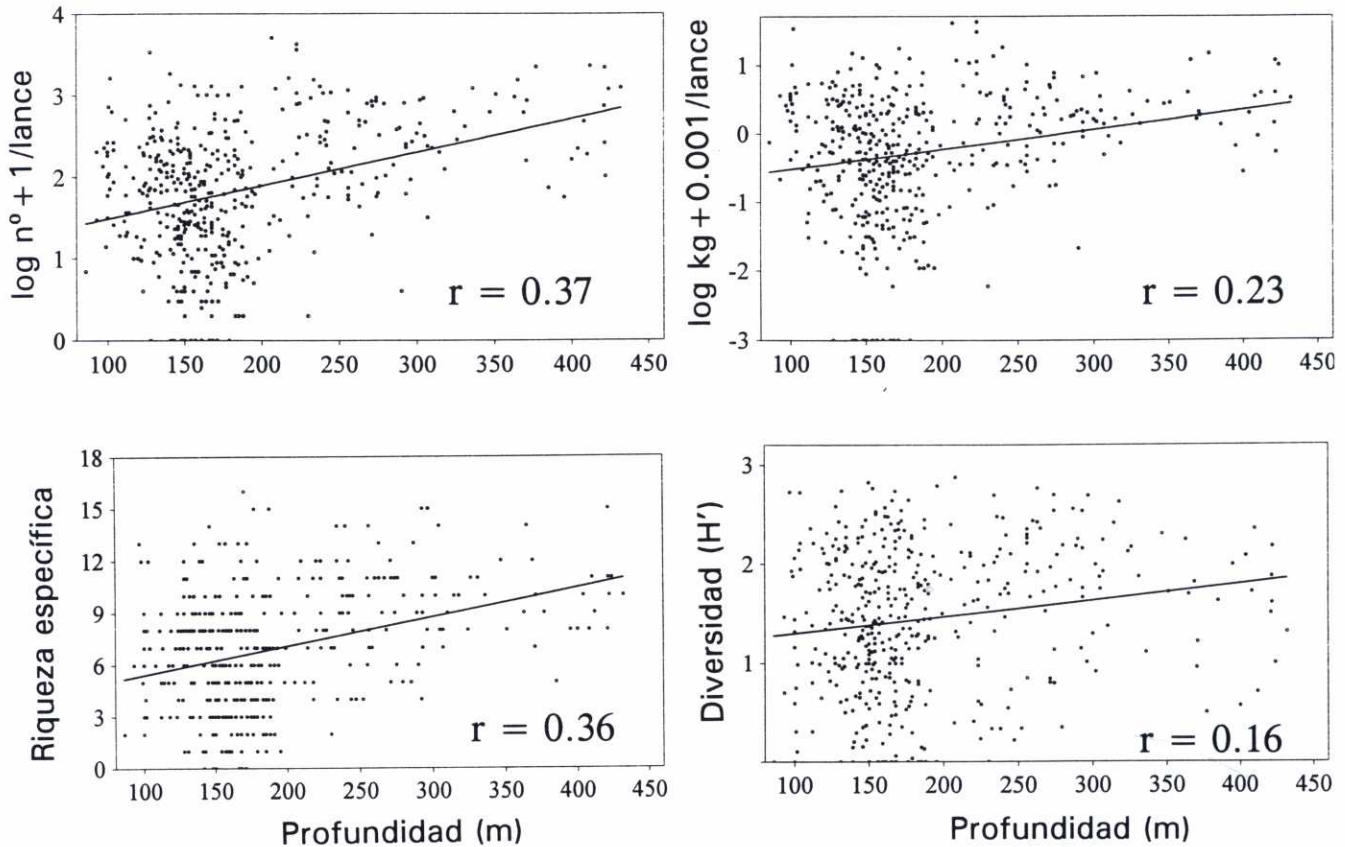


Figura 4.12. Relación entre la profundidad media de cada lance y la densidad (individuos/lance de 30 min), biomasa (g peso húmedo/lance de 30 min), riqueza específica y diversidad (índice  $H'$ ) de crustáceos decápodos en la costa de Galicia. Se indica el coeficiente de correlación ( $r$ ,  $P < 0.001$  en todos los casos).

otoño (media  $\pm$  DT =  $251 \pm 573$  individuos y  $2.23 \pm 4.98$  kg/lance de 30 min) y primavera ( $261 \pm 401$  individuos y  $1.75 \pm 2.41$  kg/lance) (Fig. 4.13, Tabla 4.8,  $P > 0.1$ ). La variabilidad geográfica en las capturas presentó escasa importancia, y sólo en el caso de la biomasa se detectaron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre sectores. La biomasa en F-E fue superior que en M-F (más del doble a más de 200 m de profundidad), aunque las diferencias sólo alcanzaron valores significativos en otoño, debido a las campañas de 1980 y 1981. El mismo patrón fue evidente para la densidad, y en especial en la zona de talud, aunque en ningún caso existieron diferencias significativas entre sectores.

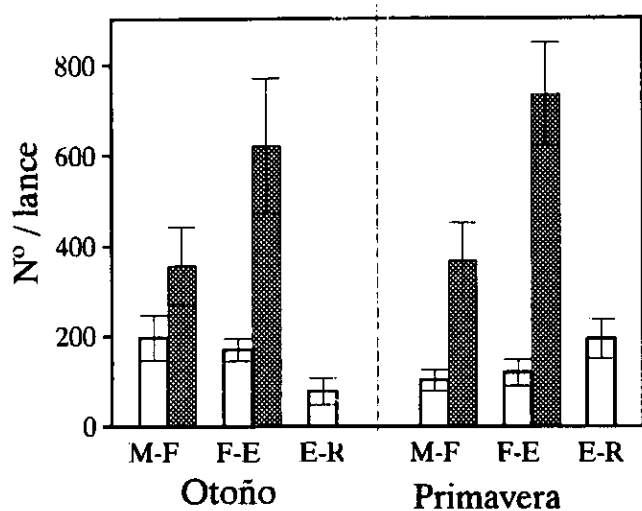
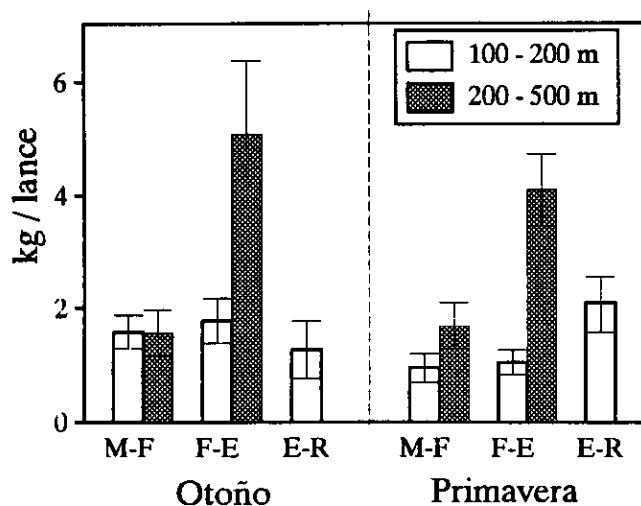


Figura 4.13. Densidad (individuos/lance de 30 min) y biomasa (kg peso húmedo/lance de 30 min) de crustáceos decápodos para cada sector geográfico (M-F: Miño-Fisterra, F-E: Fisterra-Estaca, E-R: Estaca-Ribadeo) y estrato de profundidad. Se representan los valores medios por lance  $\pm$  ES (error estándar) en las campañas de otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987).

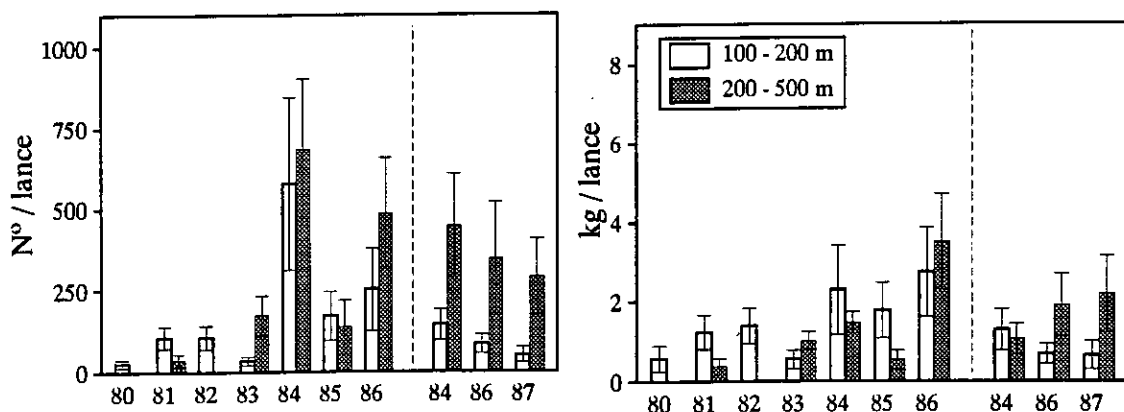


Las fluctuaciones interanuales en la densidad y biomasa de los crustáceos decápodos fueron importantes (Fig. 4.14, Tabla 4.8,  $P < 0.001$  en todos los análisis realizados), representando el factor más importante en las campañas de otoño, mientras que en las de primavera la profundidad explica un mayor porcentaje de varianza. Desde 1980 a 1983, campañas realizadas únicamente en otoño, las capturas fueron bajas (con valores mínimos en el estrato de 100-200 m de 27 individuos y 0.58 kg/lance en 1980 en M-F y 18 individuos y 0.26 kg/lance en 1983 en F-E), incrementándose en general en años posteriores, aunque la tendencia fue variable en función de la profundidad y sector geográfico (interacción significativa,  $P < 0.05$ ). Los valores máximos de densidad y biomasa en el sector M-F se obtuvieron a  $>200$  m en las campañas de otoño de 1984 (684 individuos/lance) y de 1986 (3.52 kg/lance) respectivamente. En el sector F-E,

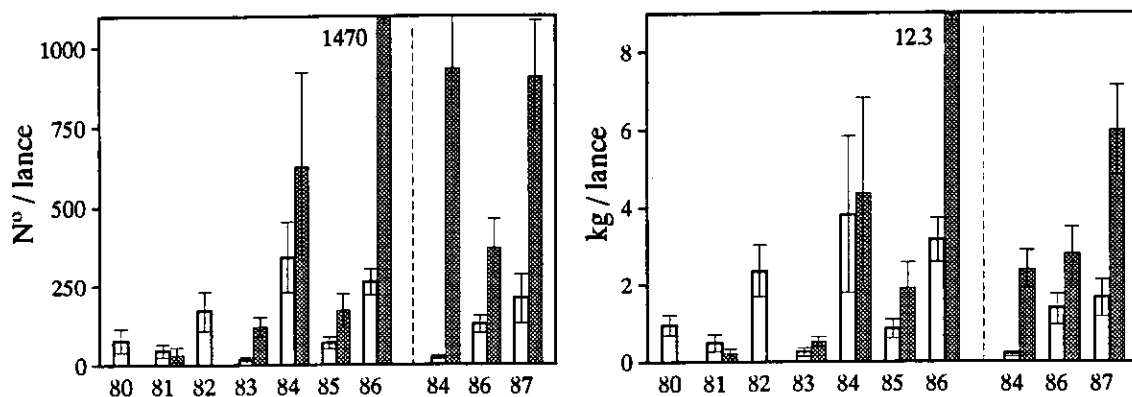
Tabla 4.8. Resultados de los análisis de covarianza realizados para comparar la densidad (número/lance de 30 min), biomasa (g peso húmedo/lance 30 min), riqueza específica y diversidad ( $H'$ ) de crustáceos decápodos entre años, estaciones y sectores geográficos, empleando la profundidad como covariable. Las variables dependientes se transformaron logarítmicamente ( $\log_{10}$ ).

| MODELO              | Campañas: G80-G88  |       |                         |                      | Campañas: G82-G86       |       |                         |                      | Campañas: NW84, NW86, NW87 |       |                         |                      | Sectores: M-F, F-E, E-R     |       |                         |                      |
|---------------------|--------------------|-------|-------------------------|----------------------|-------------------------|-------|-------------------------|----------------------|----------------------------|-------|-------------------------|----------------------|-----------------------------|-------|-------------------------|----------------------|
|                     | Sectores: M-F, F-E |       | Sectores: M-F, F-E, E-R |                      | Sectores: M-F, F-E, E-R |       | Sectores: M-F, F-E, E-R |                      | Sectores: M-F, F-E, E-R    |       | Sectores: M-F, F-E, E-R |                      | Estación: otoño / primavera |       | Sectores: M-F, F-E, E-R |                      |
|                     | gl                 | F     | (P)                     | % varianza explicada | gl                      | F     | (P)                     | % varianza explicada | gl                         | F     | (P)                     | % varianza explicada | gl                          | F     | (P)                     | % varianza explicada |
| Densidad            |                    |       |                         |                      |                         |       |                         |                      |                            |       |                         |                      |                             |       |                         |                      |
| Profundidad         | 1                  | 11.13 | (0.001)                 | 4.6                  | 1                       | 17.02 | (0.000)                 | 7.4                  | 1                          | 58.11 | (0.000)                 | 37.0                 | 1                           | 54.84 | (0.000)                 | 12.1                 |
| Año                 | 6                  | 11.02 | (0.000)                 | 27.1                 | 4                       | 5.93  | (0.000)                 | 10.4                 |                            | 9.95  | (0.000)                 | 6.3                  | 2                           | 4.58  | (0.033)                 | 1.0                  |
| Sector              | 1                  | 1.06  | (0.304)                 | 0.4                  | 2                       | 1.18  | (0.308)                 | 1.0                  |                            | 1.73  | (0.181)                 | 1.1                  | 1                           | 0.95  | (0.389)                 | 0.4                  |
| Año x Sector        | 6                  | 3.12  | (0.006)                 | 7.7                  | 8                       | 3.64  | (0.001)                 | 12.7                 |                            | 9.61  | (0.000)                 | 6.1                  | 2                           | 1.05  | (0.352)                 | 0.5                  |
| Error               | 244                |       |                         |                      | 229                     |       |                         |                      |                            |       |                         |                      | 453                         |       |                         |                      |
| Biomasa             |                    |       |                         |                      |                         |       |                         |                      |                            |       |                         |                      |                             |       |                         |                      |
| Profundidad         | 1                  | 1.55  | (0.215)                 | 0.6                  | 1                       | 4.78  | (0.030)                 | 2.1                  |                            | 22.37 | (0.000)                 | 14.3                 | 1                           | 17.12 | (0.000)                 | 3.8                  |
| Año                 | 6                  | 7.26  | (0.000)                 | 29.5                 | 4                       | 4.42  | (0.002)                 | 7.7                  |                            | 18.90 | (0.000)                 | 3.6                  | 2                           | 2.65  | (0.072)                 | 1.2                  |
| Sector              | 1                  | 4.81  | (0.029)                 | 3.3                  | 2                       | 1.56  | (0.213)                 | 1.4                  |                            | 2.53  | (0.083)                 | 3.2                  | 1                           | 1.08  | (0.299)                 | 0.2                  |
| Año x Sector        | 6                  | 2.93  | (0.008)                 | 11.9                 | 8                       | 3.36  | (0.001)                 | 11.7                 |                            | 6.13  | (0.000)                 | 15.6                 | 2                           | 0.66  | (0.519)                 | 0.3                  |
| Error               | 244                |       |                         |                      | 229                     |       |                         |                      |                            |       |                         |                      | 453                         |       |                         |                      |
| Riqueza específica  |                    |       |                         |                      |                         |       |                         |                      |                            |       |                         |                      |                             |       |                         |                      |
| Profundidad         | 1                  | 19.40 | (0.000)                 | 8.0                  | 1                       | 20.20 | (0.000)                 | 8.8                  |                            | 19.29 | (0.000)                 | 12.3                 | 1                           | 47.06 | (0.000)                 | 10.4                 |
| Año                 | 6                  | 13.08 | (0.000)                 | 35.8                 | 4                       | 1.95  | (0.103)                 | 3.4                  |                            | 3.99  | (0.020)                 | 5.1                  | 2                           | 7.25  | (0.001)                 | 3.2                  |
| Sector              | 1                  | 4.86  | (0.028)                 | 2.2                  | 2                       | 9.18  | (0.000)                 | 8.0                  |                            | 1.00  | (0.370)                 | 1.3                  | 1                           | 1.67  | (0.197)                 | 0.4                  |
| Año x Sector        | 6                  | 2.87  | (0.010)                 | 7.9                  | 8                       | 4.12  | (0.000)                 | 14.4                 |                            | 2.93  | (0.023)                 | 7.5                  | 2                           | 0.73  | (0.482)                 | 0.3                  |
| Error               | 244                |       |                         |                      | 229                     |       |                         |                      |                            |       |                         |                      | 453                         |       |                         |                      |
| Diversidad ( $H'$ ) |                    |       |                         |                      |                         |       |                         |                      |                            |       |                         |                      |                             |       |                         |                      |
| Profundidad         | 1                  | 3.12  | (0.079)                 | 1.3                  | 1                       | 2.85  | (0.093)                 | 1.3                  |                            | 0.35  | (0.554)                 | 0.2                  | 1                           | 6.83  | (0.009)                 | 1.6                  |
| Año                 | 6                  | 5.93  | (0.000)                 | 15.1                 | 4                       | 1.03  | (0.395)                 | 1.8                  |                            | 3.50  | (0.033)                 | 4.2                  | 2                           | 3.54  | (0.030)                 | 1.6                  |
| Sector              | 1                  | 2.11  | (0.148)                 | 0.9                  | 2                       | 1.31  | (0.273)                 | 1.2                  |                            | 2.81  | (0.063)                 | 3.4                  | 1                           | 0.04  | (0.847)                 | 0.0                  |
| Año x Sector        | 6                  | 0.38  | (0.892)                 | 1.0                  | 8                       | 1.01  | (0.427)                 | 3.6                  |                            | 1.42  | (0.231)                 | 3.4                  | 2                           | 0.92  | (0.400)                 | 0.4                  |
| Error               | 235                |       |                         |                      | 223                     |       |                         |                      |                            |       |                         |                      | 439                         |       |                         |                      |

## Miño - Fisterra



## Fisterra - Estaca



## Estaca - Ribadeo

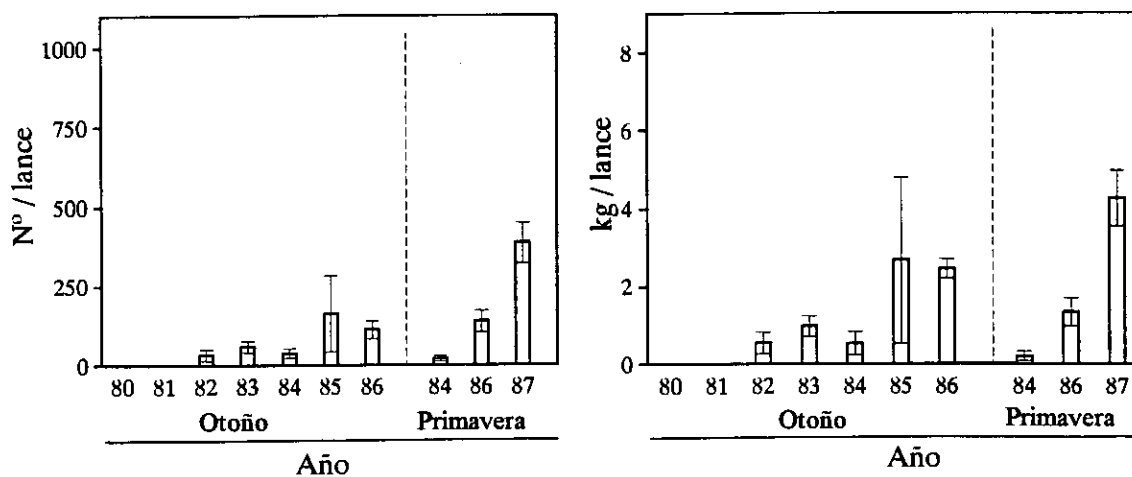


Figura 4.14. Evolución temporal de la densidad (individuos/lance de 30 min) y biomasa (kg peso húmedo/lance de 30 min) de crustáceos decápodos para cada sector geográfico y estrato de profundidad. Se representan los valores medios  $\pm$  ES para cada campaña realizada en otoño y primavera.

los valores máximos se obtuvieron a >200 m en otoño de 1986 (1470 individuos y 12.3 kg/lance). En el sector de E-R, se alcanzaron 387 individuos y 4.26 kg/lance en la campaña de primavera de 1987.

#### 4.3.2.3. Riqueza específica y diversidad

El número medio de especies capturadas por lance fue de  $6.9 \pm 3.3$ , y la diversidad (índice  $H'$ )  $1.45 \pm 0.73$ , con valores máximos de 16 y 2.98 respectivamente. Al igual que las capturas, la riqueza específica y diversidad se incrementaron con la profundidad (Fig. 4.12), y no se detectaron diferencias significativas entre las campañas de primavera y otoño (Fig. 4.15, Tabla 4.8,  $P > 0.1$ ). Las diferencias geográficas en ambos parámetros fueron de escasa importancia cuantitativa y se deben fundamentalmente a su incremento en el sector F-E.

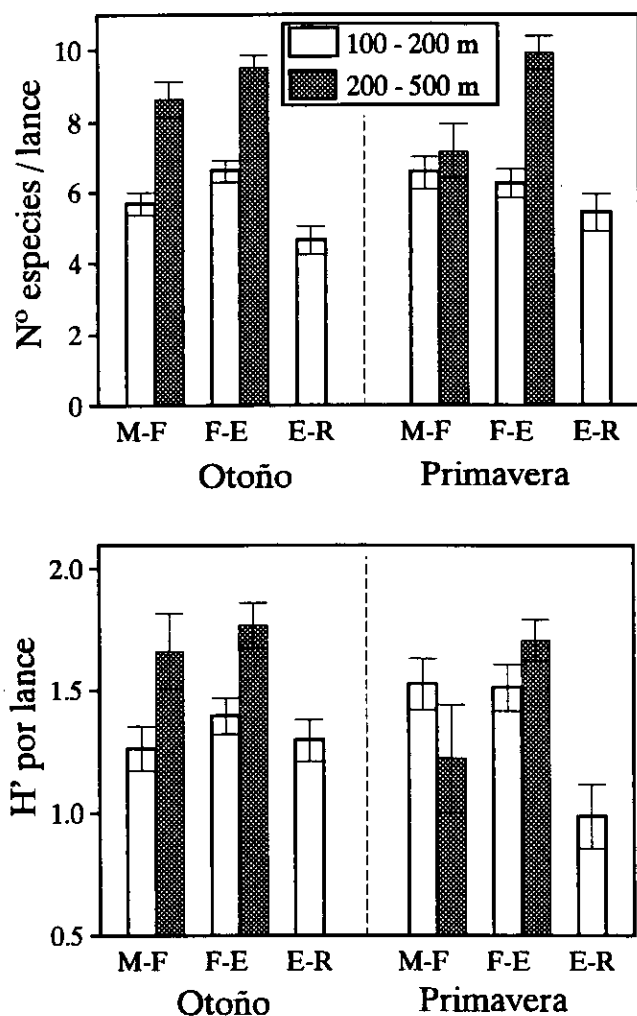


Figura 4.15. Riqueza específica y diversidad (índice  $H'$ ) de crustáceos decápodos para cada sector geográfico (M-F: Míño-Fisterra, F-E: Fisterra-Estaca, E-R: Estaca-Ribadeo) y estrato de profundidad. Se representan los valores medios por lance  $\pm$  ES para las campañas de otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987).

Las diferencias interanuales en riqueza específica y diversidad en las campañas de otoño se debieron fundamentalmente a los bajos valores obtenidos en 1980 (los valores medios de lances realizados a <200 m fueron 1.9 especies/lance y  $H' = 0.28$  en M-F y 3.0 especies/lance y  $H' = 0.46$  en F-E) (Fig. 4.16, Tabla 4.8,  $P < 0.001$  para la serie 1980-1986,  $P > 0.1$  para 1982-1986). Se obtuvieron diferencias significativas entre las distintas campañas realizadas en primavera, pero que dependen del sector geográfico y estrato de profundidad. Los valores máximos se obtuvieron siempre en el sector F-E en campañas realizadas en otoño (<200 m: 9.3 especies/lance en 1986 y  $H' = 1.83$  en 1985; >200 m: 11.9 especies/lance en 1986 y  $H' = 2.10$  en 1981).

#### 4.3.2.4. Cambios espaciales y temporales de las especies dominantes de crustáceos decápodos

La densidad de las especies dominantes de crustáceos decápodos presentó importantes cambios espaciales y temporales en la costa de Galicia (Fig. 4.17). *P. henslowii* apareció casi exclusivamente de Miño a Estaca, presentando densidades muy elevadas en todo el rango de profundidades durante el período 1980-1983, y en especial en 1980 y 1981. La mayoría de especies presentaron amplios rangos batimétricos, aunque los Paguridae aparecieron casi exclusivamente a <200 m, y *S. membranacea*, *M. intermedia*, *M. sarsi* y *M. tuberculatus* fueron más abundantes en el estrato de mayor profundidad. *D. bonnieri* y *P. sivado* son especies típicas de talud, y no se capturaron en la plataforma. En el área norte, sector E-R, las capturas de *N. norvegicus*, *S. membranacea*, *M. intermedia*, *M. sarsi* y *P. heterocarpus* fueron muy escasas (*D. bonnieri* y *P. sivado* no fueron capturadas en este sector ya que no se realizaron lances en el talud), mientras que *L. depurator*, *M. tuberculatus* y Paguridae presentaron abundancias en E-R del mismo orden que en los otros sectores. *L. depurator*, *M. intermedia*, *M. sarsi* y *P. sivado* presentaron una mayor abundancia en F-E, mientras que *D. bonnieri* y *P. heterocarpus* fueron más abundantes al sur, sector M-F.

Sólo se observaron diferencias estacionales importantes en la abundancia de *M.*

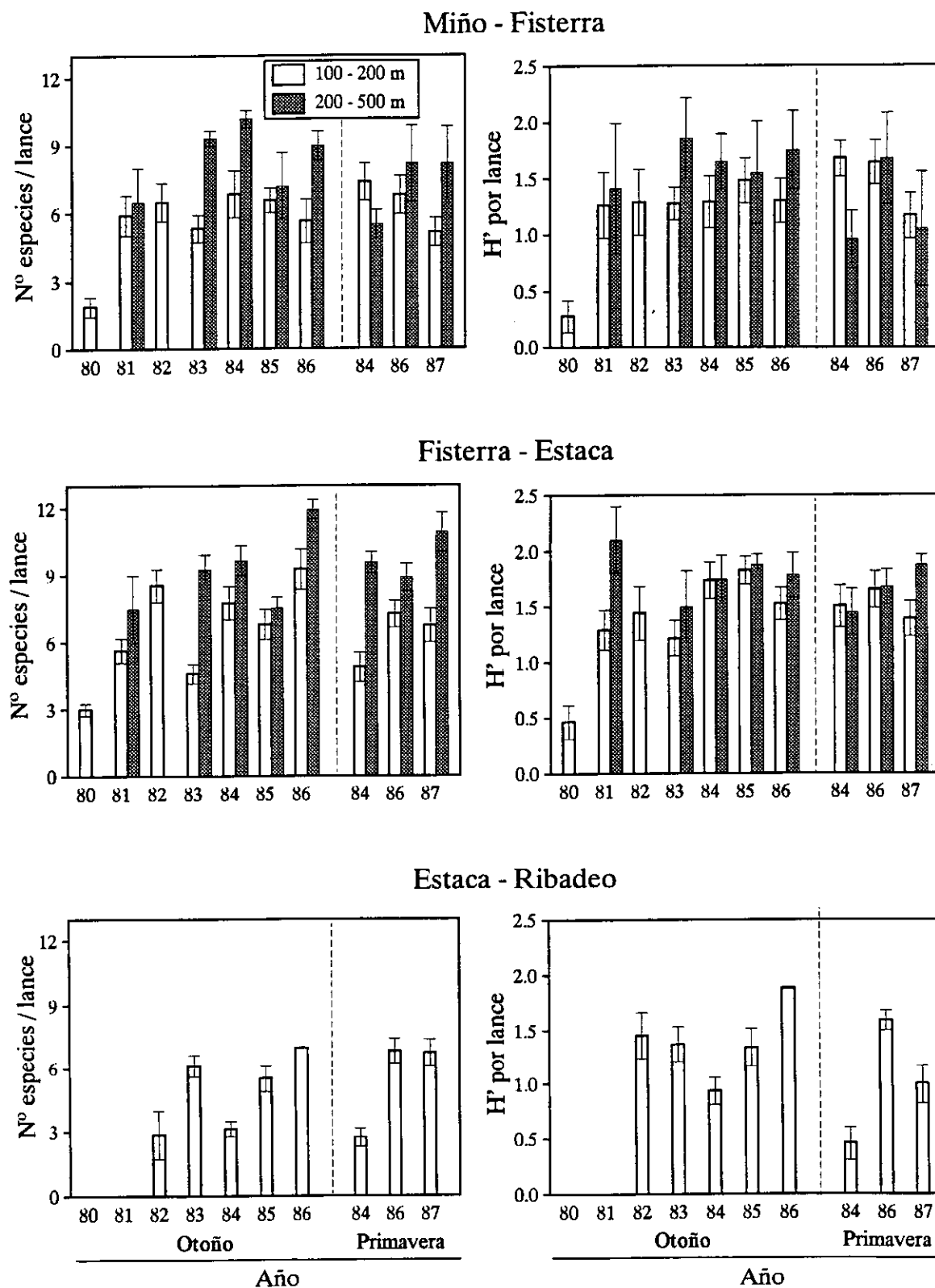


Figura 4.16. Evolución temporal de la riqueza específica y diversidad (índice  $H'$ ) de crustáceos decápodos para cada sector geográfico y estrato de profundidad. Se representan los valores medios por lance  $\pm$  ES para cada campaña realizada en otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987).



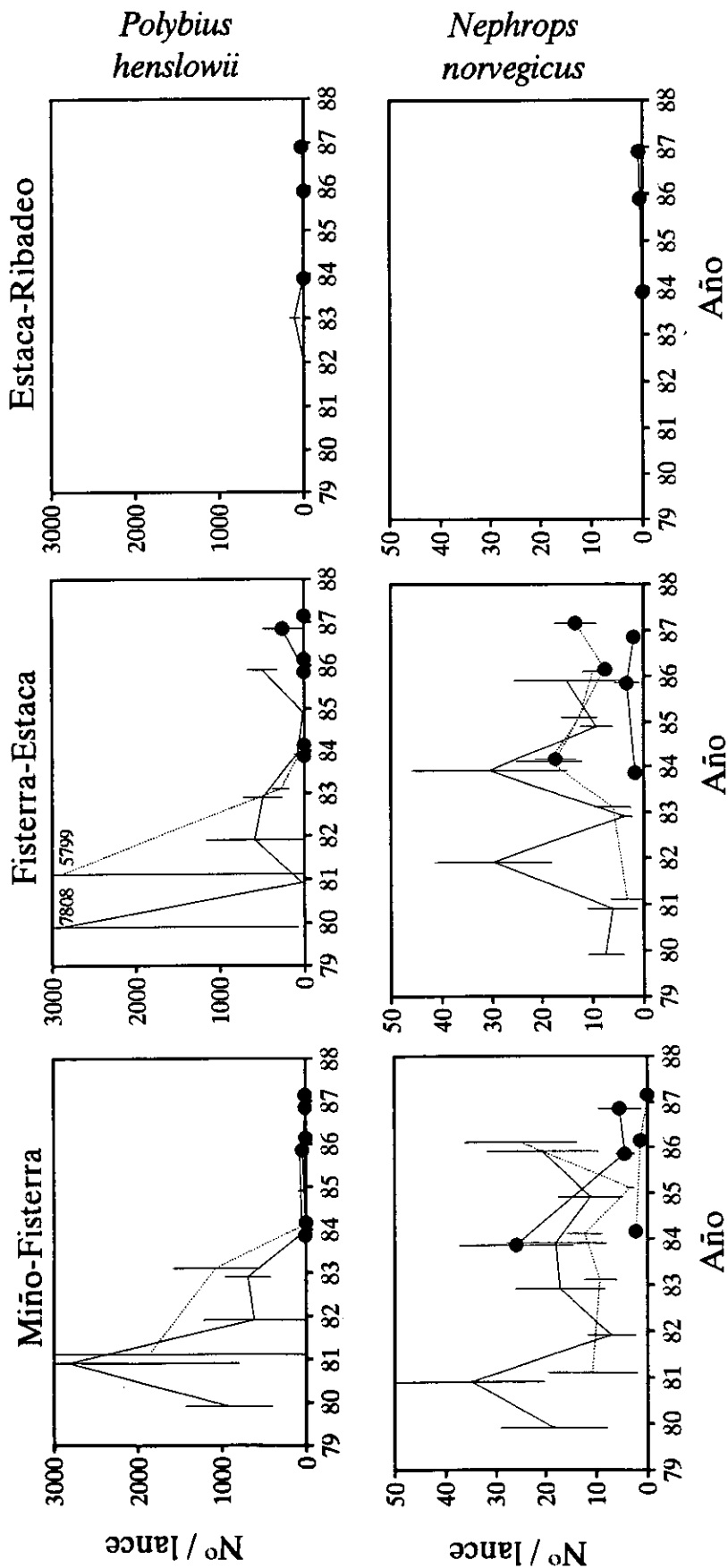


Figura 4.17. Evolución temporal de la densidad (individuos/lance de 30 min) de las especies dominantes de crustáceos decápodos en cada sector geográfico y estrato de profundidad (100-200 m: línea continua, 200-500 m: línea discontinua). Se representan los valores medios  $\pm$  ES para cada campaña realizada en otoño (línea; 1980 a 1986) y en primavera (punto; 1984, 1986 y 1987).

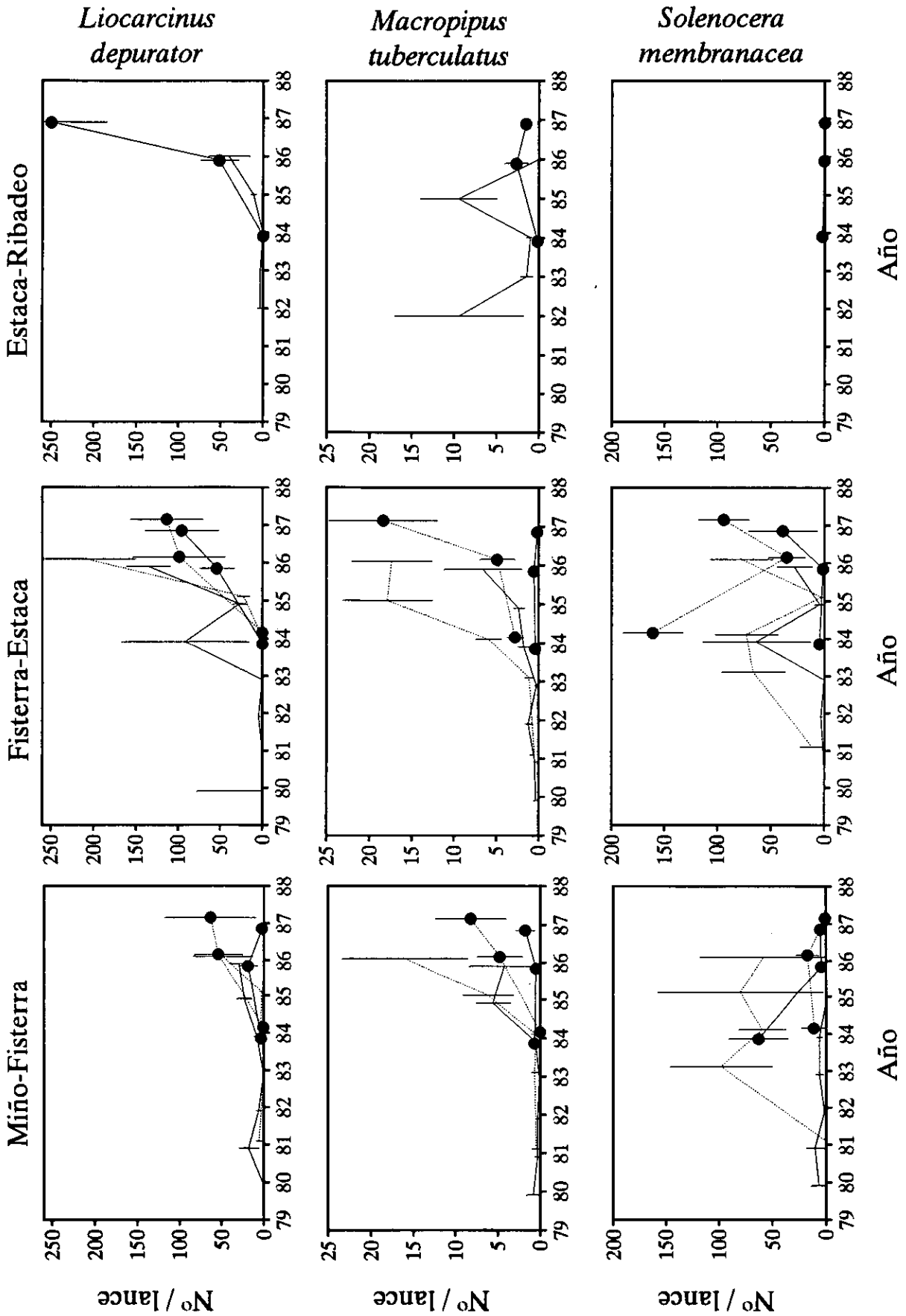


Figura 4.17 (continuación)

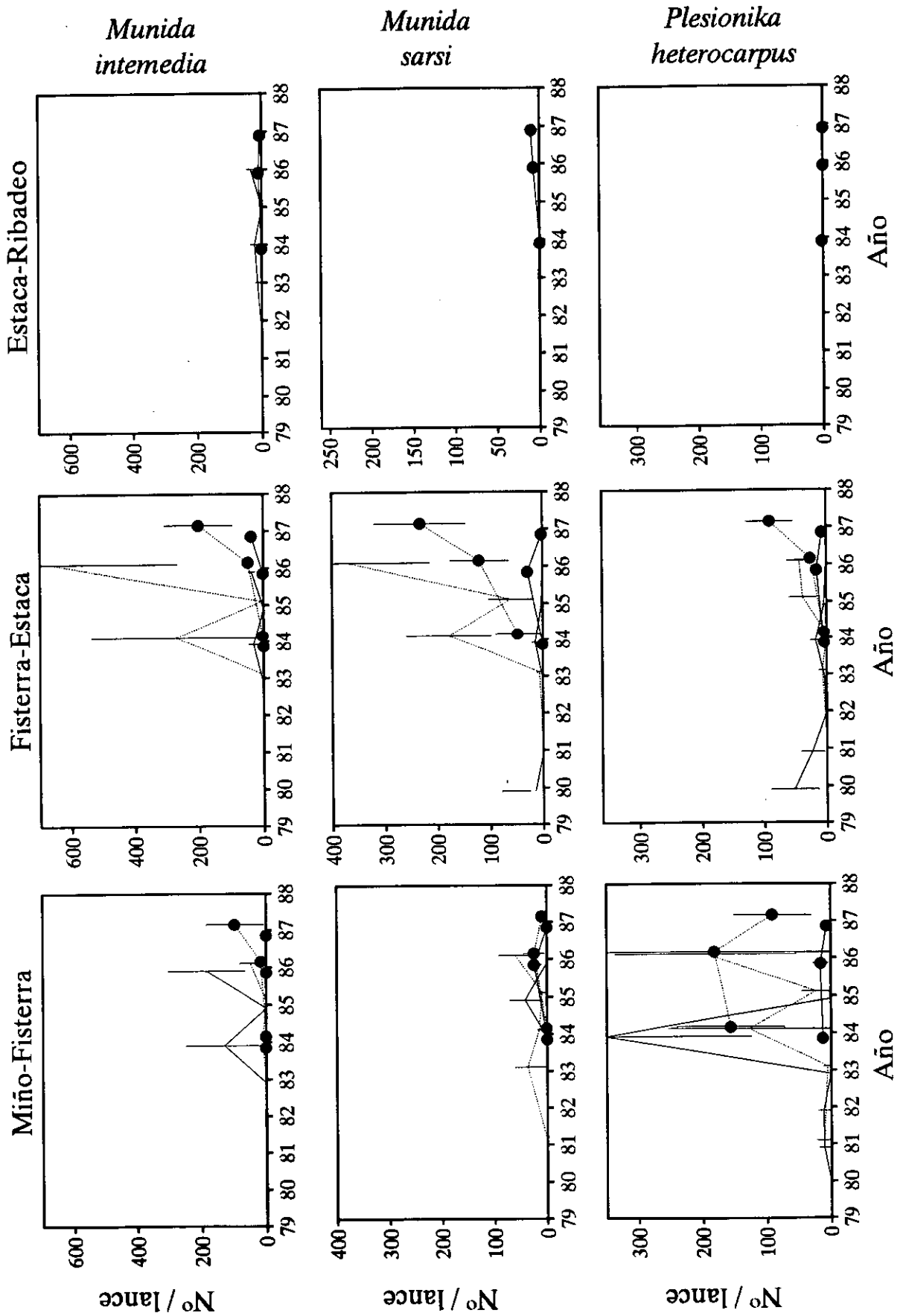


Figura 4.17 (continuación)

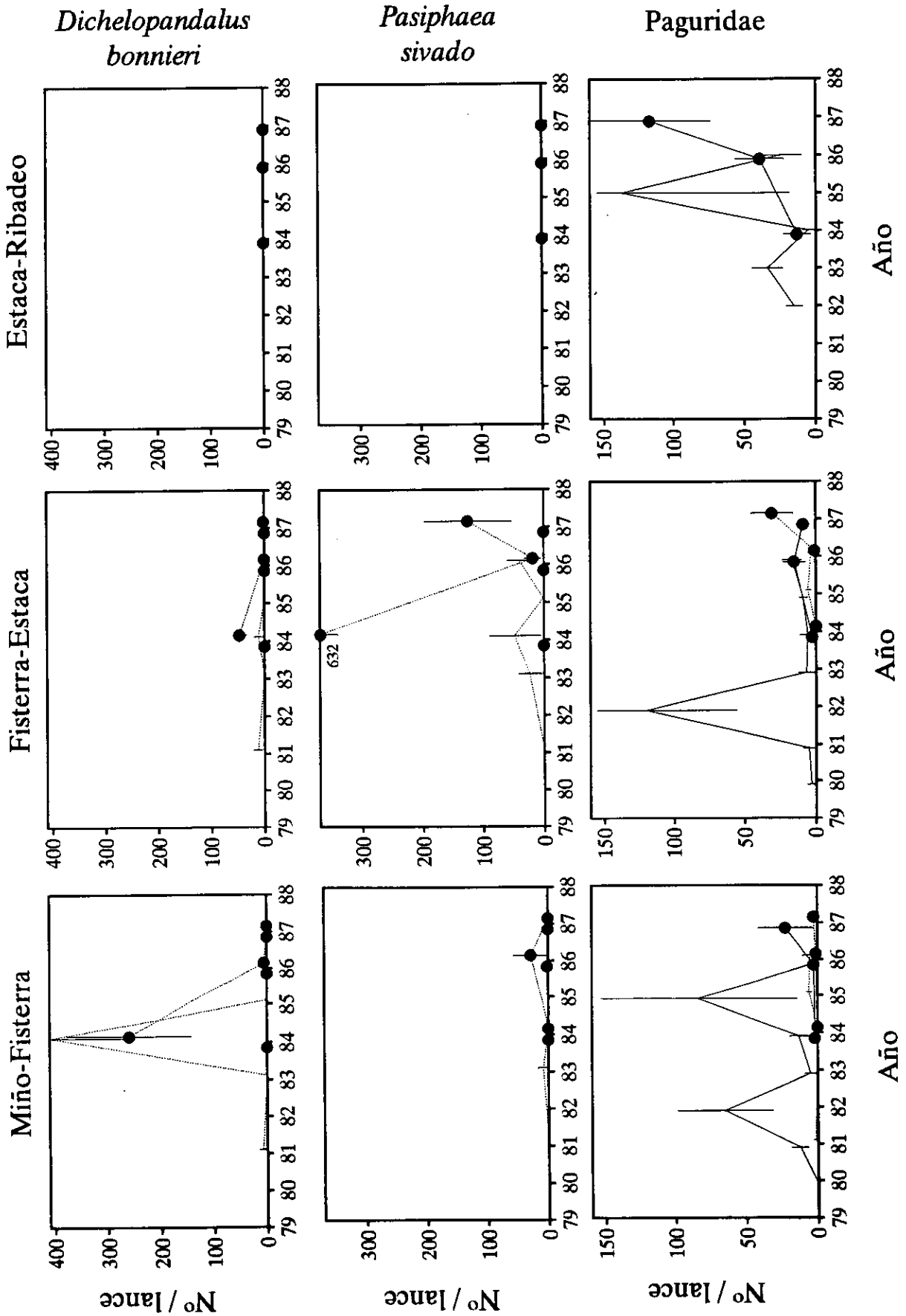


Figura 4.17 (continuación)

*tuberculatus*, *M. intermedia* y *M. sarsi*, con densidades mayores en otoño que en primavera. Por el contrario, se encontraron grandes diferencias interanuales en densidad que afectaron a diversas especies. Se puede distinguir un grupo de especies cuya densidad se incrementó a lo largo de los años de estudio (*L. depurator*, *M. tuberculatus* entre Miño y Estaca, y *M. sarsi* y *M. intermedia* entre Fisterra y Estaca), y otro con grandes fluctuaciones pero sin una tendencia clara (Paguridae, *P. heterocarpus*, *D. bonnieri* y *P. sivado*). *P. henslowii* fue la única especie con una tendencia negativa en su densidad.

#### 4.3.2.5. Análisis multivariante. Estructura espacial y temporal

El análisis indirecto de gradientes (CA) realizado indica que la profundidad es el factor determinante en la estructura de la comunidad de crustáceos decápodos (Figs. 4.18 y 4.19, Tabla 4.9), ya que muestra una alta correlación con el primer eje extraído ( $r = +0.51$ ,  $P < 0.001$ ). El segundo eje, aunque también correlacionado con la profundidad ( $r = -0.22$ ,  $P < 0.001$ ), muestra principalmente los cambios geográficos existentes, diferenciando los lances del sector Estaca-Ribadeo respecto de los lances de los otros dos sectores. Dentro de cada sector geográfico y estrato de profundidad, se observa una gran variabilidad interanual, aunque sin una tendencia claramente determinada. No existen diferencias estacionales importantes, como lo indica el que los centroides de las campañas de otoño y primavera correspondientes a los mismos años se sitúen próximos en el plano formado por los ejes 1 y 2. Los resultados del análisis directo de gradientes (CCA) son similares, con el eje 1 (que representa el 41 % de la correlación especies-ambiente) asociado con la profundidad, mientras que los cambios interanuales, correlacionados principalmente con el eje 2, presentan mayor importancia que los geográficos, asociados al eje 3 (32 % frente a un 15 % de la correlación especies-ambiente).

Los CCA parciales han sido utilizados para obtener ordenaciones de las especies a lo largo de gradientes definidos por una única variable ambiental, eliminado previamente

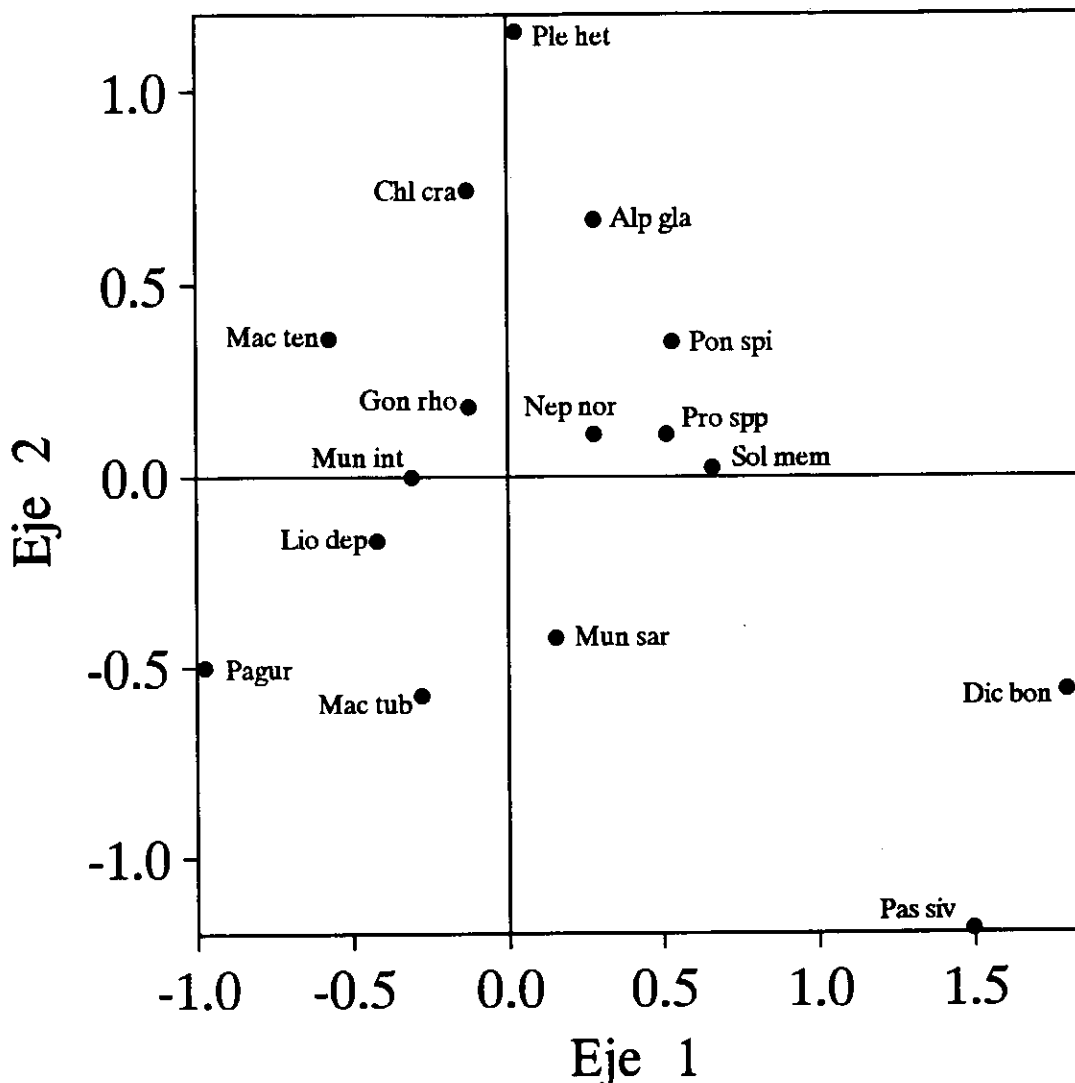


Figura 4.18. Análisis de correspondencias de la comunidad de crustáceos decápodos en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987). Se representan las cargas de las especies de crustáceos decápodos sobre los ejes 1 y 2.

el efecto de otras variables (Fig. 4.20, Tabla 4.9). Todos los factores analizados presentan un efecto significativo en la estructura de la comunidad (tests de aleatorización de Monte-Carlo con 99 permutaciones,  $P = 0.01$ ), aunque la suma de valores propios canónicos indica que la importancia de la profundidad, año y localización geográfica es similar, y superior al efecto de la época del año. Todas las especies presentan rangos temporales amplios, pero se pueden diferenciar los períodos de 1980 a 1984 (caracterizado principalmente por la abundancia de *D. bonnieri*, *Macropodia*

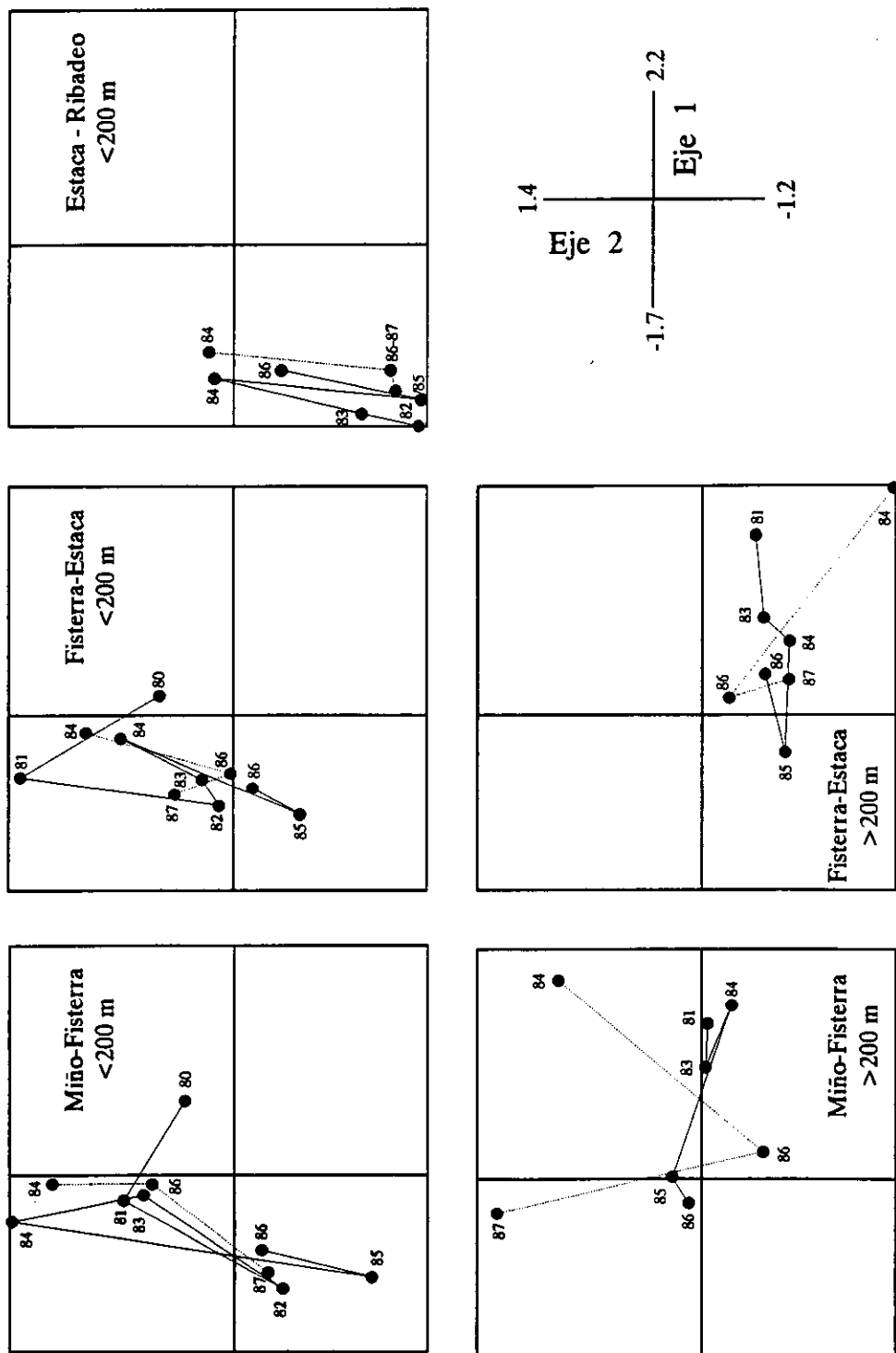


Figura 4.19. Análisis de correspondencias de la comunidad de crustáceos decápodos en las campañas realizadas en otoño (1980 a 1986) y primavera (1984, 1986 y 1987). Se representan los centroides de los lances para cada campaña, estación (línea continua: otoño, línea discontinua: primavera), sector geográfico y estrato de profundidad (por simplicidad, la evolución temporal en el plano formado por los ejes 1 y 2 de cada sector y estrato se presentan en diferentes gráficos).

Tabla 4.9. Resultados de los análisis de correspondencias (CA: análisis de correspondencias no canónico, CCA: CA canónico, pCCA: CCA parcial) realizados para analizar la estructura de la comunidad de crustáceos decápodos. Se indican los valores propios (E) de los 4 primeros ejes extraídos (entre paréntesis, el porcentaje de varianza explicada de la matriz de especies), la correlación especies-ambiente (r, entre paréntesis el porcentaje de varianza explicada de la relación especies-ambiente), y la correlación entre las diferentes variables ambientales y cada eje (por CCA). E total: suma de todos los valores propios, y Ec: suma de todos los valores propios canónicos (en ambos casos, después del ajuste de covariables).

| Análisis                           | Variables   |             |   | Ejes            |                 |                 |                 | E total | Ec    |
|------------------------------------|-------------|-------------|---|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------|-------|
|                                    | ambientales | Covariables |   | 1               | 2               | 3               | 4               |         |       |
| CA                                 | ---         | ---         | E | 0.376<br>(13.9) | 0.347<br>(12.8) | 0.260<br>(9.4)  | 0.206<br>(7.7)  | 2.705   | ---   |
| CCA                                | A, S, P, G  | ---         | E | 0.224<br>(8.1)  | 0.175<br>(6.3)  | 0.080<br>(2.9)  | 0.038<br>(1.3)  | 2.705   | 0.549 |
|                                    |             |             | r | 0.813<br>(40.8) | 0.734<br>(31.9) | 0.572<br>(14.5) | 0.462<br>(7.0)  |         |       |
| Correlación eje-variable ambiental |             |             |   |                 |                 |                 |                 |         |       |
| Año                                |             |             |   | -0.280          | -0.948          | -0.064          | -0.114          |         |       |
| Estación (otoño)                   |             |             |   | -0.056          | -0.553          | 0.496           | -0.649          |         |       |
| Profundidad                        |             |             |   | 0.834           | -0.454          | 0.287           | -0.105          |         |       |
| Latitud                            |             |             |   | 0.074           | -0.328          | 0.671           | 0.160           |         |       |
| Longitud                           |             |             |   | 0.289           | 0.139           | -0.676          | -0.565          |         |       |
| Latitud x Longitud                 |             |             |   | 0.351           | 0.076           | -0.608          | -0.611          |         |       |
| pCCA                               | A           | S, P, G     | E | 0.144<br>(6.1)  | 0.303<br>(12.8) | 0.230<br>(9.7)  | 0.201<br>(8.5)  | 2.369   | 0.144 |
|                                    |             |             | r | 0.705<br>(100)  | ---             | ---             | ---             |         |       |
| pCCA                               | S           | A, P, G     | E | 0.058<br>(2.5)  | 0.303<br>(13.3) | 0.230<br>(10.1) | 0.201<br>(8.8)  | 2.283   | 0.058 |
|                                    |             |             | r | 0.553<br>(100)  | ---             | ---             | ---             |         |       |
| pCCA                               | P           | A, S, G     | E | 0.152<br>(6.4)  | 0.303<br>(12.7) | 0.230<br>(9.7)  | 0.201<br>(8.5)  | 2.377   | 0.152 |
|                                    |             |             | r | 0.760<br>(100)  | ---             | ---             | ---             |         |       |
| pCCA                               | G           | A, S, P     | E | 0.075<br>(3.2)  | 0.022<br>(0.9)  | 0.014<br>(0.6)  | 0.303<br>(13.0) | 2.335   | 0.110 |
|                                    |             |             | r | 0.523<br>(67.3) | 0.404<br>(19.8) | 0.339<br>(12.6) | ---             |         |       |

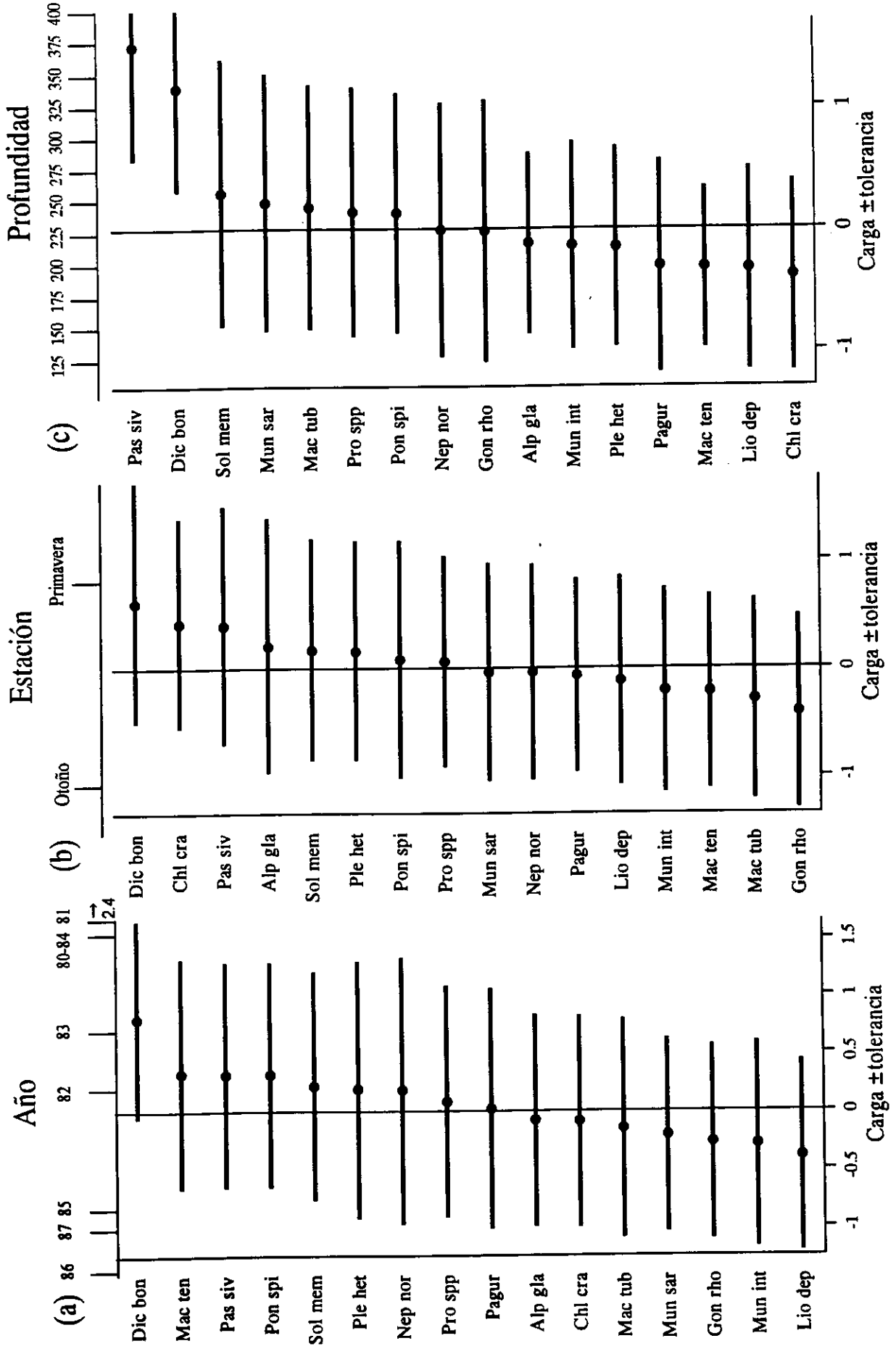
Variables ambientales: A: año, S: estación (otoño/primavera), P: profundidad, G: localización geográfica (latitud, longitud, latitud x longitud)



*tenuirostris*, *P. sivado* y *Pontophilus spinosus*) y de 1985 a 1987 (asociado con *L. depurator*, *M. intermedia*, *M. sarsi*, *M. tuberculatus* y *Goneplax rhomboides*). Las diferencias estacionales no son importantes y no afectan en general a las especies dominantes (*D. bonnieri*, *Chlorotocus crassicornis* y *P. sivado* presentan abundancias mayores en primavera, mientras que *G. rhomboides*, *M. tuberculatus* y *M. tenuirostris* en otoño).

La ordenación a lo largo del gradiente batimétrico (Fig. 4.20) determina una clara zonación faunística con especies típicas de talud (*D. bonnieri* y *P. sivado*), especies de plataforma externa e inicio de talud (*S. membranacea*, *M. sarsi*, *M. tuberculatus*, *Processa* spp. y *P. spinosus*) y especies características de la plataforma (*C. crassicornis*, *L. depurator*, *M. tenuirostris* y Paguridae). También se evidencia una importante zonación geográfica (Fig. 4.21), distinguiéndose desde un punto de vista faunístico cuatro grandes áreas: la zona sur (asociada con *G. rhomboides*, *N. norvegicus*, *C. crassicornis* y *Alpheus glaber*), el área inmediatamente al norte de Fisterra (donde presentan su máxima abundancia gambas con rangos de distribución estrechos: *P. sivado*, *S. membranacea*, *P. spinosus*, *P. heterocarpus* y *Processa* spp.), la parte central del sector F-E (donde se localizan principalmente los cangrejos anomuros y braquiuros: *M. tuberculatus*, *L. depurator*, *M. intermedia* y *M. sarsi*), y el sector E-R (Paguridae y *M. tenuirostris* son especies características de este sector, aunque presentan una distribución geográfica más amplia).

→  
Figura 4.20. Ordenación de las especies de crustáceos decápodos en los análisis canónicos de correspondencias parciales realizados para analizar el efecto de (a) año, (b) estación y (c) profundidad en la estructura de la comunidad. Se representan la carga  $\pm$  tolerancia (raíz cuadrada de la desviación cuadrática media) de cada especie y el centroide de cada campaña (a) y estación (b), y la ordenación del gradiente batimétrico (obtenido por regresión lineal de la profundidad respecto a la carga del lance) (c) a lo largo del primer eje extraído.



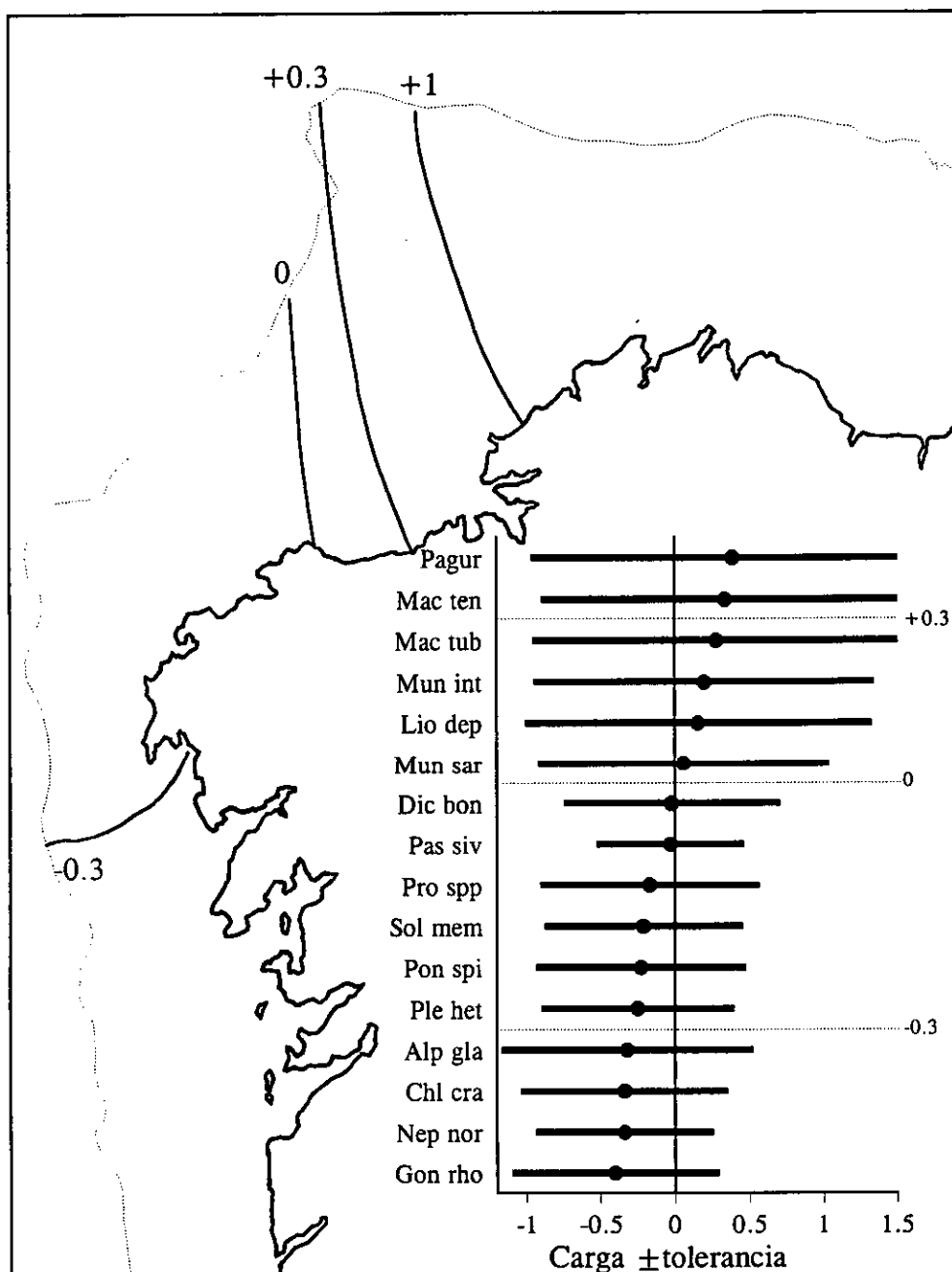


Figura 4.21. Distribución geográfica de las cargas de los lances y especies correspondiente al análisis canónico de correspondencias parcial para analizar la estructura espacial de la comunidad de crustáceos decápodos (variables: latitud, longitud, latitud x longitud; covariables: año, estación y profundidad). Se representan las isóneas de las cargas de los lances en el primer eje (cartografía obtenida a partir de una regresión:  $carga = constante + a \cdot latitud + b \cdot longitud + c \cdot latitud \cdot longitud$ ), y la carga  $\pm$  tolerancia (raíz cuadrada de la desviación cuadrática media) de cada especie.

#### 4.4. Discusión

La organización de las comunidades de peces en distintas áreas geográficas responde principalmente a la profundidad y a la estructura hidrográfica, pero se pueden diferenciar patrones que van desde zonaciones faunísticas marcadas a cambios graduales sin discontinuidades espaciales. Esta variabilidad puede reflejar diferencias en el tipo de factores ambientales o bióticos que controlan distintos ecosistemas (Sherman, 1994) o diferencias en los métodos estadísticos empleados. Las especies que componen la comunidad de peces demersales en la plataforma y talud superior de la costa de Galicia presentan rangos de distribución espacial amplios, siendo capturadas en toda o gran parte del área de estudio y del gradiente batimétrico. No se establecen comunidades diferenciadas en el espacio, con zonaciones caracterizadas por la presencia o ausencia de determinadas especies. En estudios realizados en otras áreas, donde se muestrearon rangos de profundidad mayores comprendiendo todo el talud, se ha mostrado que las comunidades de peces son relativamente homogéneas, sin zonaciones faunísticas (Snelgrove & Haedrich, 1985; Haedrich & Merrett, 1990; Merrett *et al.*, 1991). Por el contrario, estudios que abarcan zonas de plataforma y talud superior han puesto de manifiesto la existencia de cambios faunísticos importantes, principalmente a lo largo del gradiente batimétrico (Colvocoresses & Musick, 1984; Leonart & Roel, 1984; Overholtz & Tyler, 1985; Mas-Riera *et al.*, 1990; Bianchi, 1991, 1992a,b). En el Mar Cantábrico, los cambios faunísticos más importantes en la comunidad de peces demersales aparecen a menos de 100 m de profundidad (Sánchez, 1993), una zona no muestreada en la costa gallega. El hecho de que parte de los estudios citados anteriormente analicen conjuntamente datos de peces e invertebrados puede determinar una mayor zonación, ya que los invertebrados, en especial los crustáceos decápodos, presentan una menor movilidad que los peces y existe una mayor heterogeneidad espacial en la estructura de sus comunidades, como se ha observado en Galicia (González-Gurriarán & Olaso, 1987; presente estudio) y en el Cantábrico (Olaso, 1990).

La estructura de las comunidades de crustáceos decápodos en los márgenes continentales de distintas áreas geográficas está determinada en gran parte por cambios espaciales de las condiciones ambientales y oceanográficas, y en especial profundidad, tipo de fondo y características de las masas de agua (Lagardère, 1973, 1977a; Haedrich *et al.*, 1975, 1980; Wenner & Boesch, 1979; González-Gurriarán & Olaso, 1987; Abelló *et al.*, 1988; Markle *et al.*, 1988; Basford *et al.*, 1989; Olaso, 1990; Macpherson, 1991; Bianchi, 1992a,b; Setubal, 1992; Cartes, 1993a; Cartes & Sardá, 1993; Cartes *et al.*, 1994; Sardá *et al.*, 1994a). Estos estudios señalan, a diferencia del caso de los peces demersales, importantes discontinuidades espaciales con zonaciones faunísticas evidentes.

En Galicia se observa una clara zonación faunística de decápodos a lo largo del gradiente batimétrico, especialmente marcada en la zona de ruptura de pendiente (alrededor de 200 m), que coincide aproximadamente con la zonación descrita para el Mediterráneo Noroeste (Abelló *et al.*, 1988) y para otras áreas del Atlántico Norte (Lagardère, 1973, 1977a; Haedrich *et al.*, 1975, 1980; Markle *et al.*, 1988; Olaso, 1990). Los patrones de distribución y abundancia de distintas especies de crustáceos decápodos obtenidos en este estudio en las costas de Galicia concuerdan con los descritos en estudios previos (González-Gurriarán, 1987; González-Gurriarán & Olaso, 1987; Freire *et al.*, 1991, 1992; González-Gurriarán *et al.*, 1993), y con otros estudios realizados en el Atlántico Nordeste (Lagardère, 1973, 1977a; Olaso, 1990; García-Castrillo & Olaso, 1995).

Nuestro estudio indica que la profundidad determina un descenso en la densidad, biomasa y riqueza específica de peces demersales. Se ha descrito un patrón general en peces demersales, tanto intraespecífico como interespecífico, de incremento del tamaño corporal con la profundidad (Pereiro & Fernández, 1983; Snelgrove & Haedrich, 1985; Macpherson & Duarte, 1991; Gordon & Bergstad, 1992). Por otra parte, la densidad desciende con el aumento del tamaño corporal (Polloni *et al.*, 1979; Gordo & Duarte, 1991; 1992), lo que determina el descenso en la densidad con la

profundidad observado en la costa gallega. El descenso en biomasa es menos acusado debido al incremento de talla, tanto dentro de cada especie como entre especies, a lo largo de gradiente batimétrico (Pereiro & Fernández, 1983; Fariña *et al.*, datos no publicados). Se ha sugerido una estrategia general en peces demersales caracterizada por un movimiento ontogenético migratorio hacia zonas profundas que explicaría los patrones observados (Macpherson & Duarte, 1991). En la plataforma de Galicia las especies dominantes y en particular la merluza, especie de la que existe una información más detallada, realizan en general migraciones estacionales y ontogenéticas a lo largo del gradiente batimétrico (Pereiro & Fernández, 1983; Fariña & Abaunza, 1991). Por el contrario, las especies características de aguas menos profundas presentan rangos batimétricos de distribución más limitados, y en general, una estrategia estacional y/o durante parte del ciclo vital de utilización de zonas estuáricas (Iglesias, 1981, 1983; Iglesias & González-Gurriarán, 1984; González-Gurriarán *et al.*, 1991) indicando la importancia de la movilidad y migraciones en la estructura de la comunidad.

Nuestros resultados indican un incremento de abundancia y diversidad de crustáceos decápodos con la profundidad, aunque otros estudios señalan que a profundidades mayores, en el talud medio e inferior, se produce un nuevo descenso en estos parámetros (Haedrich *et al.*, 1985, 1990), con excepción de los cañones submarinos situados en el talud, en los que la biomasa y densidad se incrementan de modo considerable (Sardá *et al.*, 1994a).

En este sentido la interrelación entre poblaciones de plataforma y rías es mucho más débil en crustáceos que en peces demersales. Aunque aproximadamente la mitad de las especies de decápodos presentes en la plataforma y talud continentales de Galicia han sido citadas también en las rías (entre 5 y 50 m de profundidad) (González-Gurriarán & Méndez, 1985; González-Gurriarán & Olaso, 1987), la estructura de las comunidades en ambas zonas es claramente distinta, de modo que sólo *L. depurator* y, ocasionalmente, *P. henslowii* constituyen especies dominantes comunes a ambas

zonas (González-Gurriarán, 1982, 1986, 1987; Romero *et al.*, 1982; Iglesias & González-Gurriarán, 1984; González-Gurriarán & Olaso, 1987; González-Gurriarán *et al.*, 1991). En las rías la estructura de las comunidades de decápodos presenta una heterogeneidad espacial mucho mayor y en escalas más pequeñas, debido al efecto del gradiente estuárico-oceánico existente en distintos factores ambientales (profundidad, salinidad, aportes fluviales, etc.), a la importancia del aporte de alimento y las modificaciones sedimentarias producidas por el intenso cultivo de mejillón en batea y al efecto de los efluentes urbanos e industriales.

En estudios que abarcan amplias áreas geográficas y en especial rangos latitudinales más amplios que los muestreados en este trabajo (aproximadamente 2°) se describieron comunidades diferenciadas asociadas en general a masas de agua con distintas características térmicas o niveles de oxígeno (Colvocoresses & Musick, 1984; Leonart & Roel, 1984; Mas-Riera *et al.*, 1990; Bianchi, 1991, 1992a,b; Nilssen & Hopkins, 1992). Dentro del área de estudio, la variabilidad ambiental espacial y temporal se asocia fundamentalmente a los fenómenos de afloramiento, que se concentran en el área próxima a Fisterra y en las zonas de la plataforma situadas enfrente de las Rías Baixas en el sur de la plataforma (Blanton *et al.*, 1984, McClain *et al.*, 1986; Lavín *et al.*, 1991). En relación con estas diferencias oceanográficas, el sector Fisterra-Estaca constituye la zona de mayor cambio en la estructura de la comunidad. El incremento en la productividad primaria en las zonas de afloramiento (Varela, 1992) se correlaciona con una mayor densidad y biomasa de los niveles tróficos superiores, representados por los peces demersales en el área de Miño a Estaca en comparación con la zona de Estaca a Ribadeo. Ésta es, por el contrario, el área menos productiva, y más estable temporalmente, y presenta una mayor riqueza específica y diversidad. Sin embargo, la abundancia presenta una mayor variabilidad temporal en el área de Miño-Estaca, probablemente asociada con la mayor variabilidad ambiental debida a cambios interanuales en la intensidad del afloramiento (Fig. 4.22). Es importante resaltar que los valores mínimos de la serie temporal de índices de afloramiento, que comienza en 1966, aparecieron en 1983 y 1985 y, en general, fueron inferiores en los

80 respecto a los años de las décadas previas (Lavín *et al.*, 1991).

Se ha propuesto que en áreas de afloramiento la producción de peces depende de la producción primaria en la columna de agua, aunque este efecto se constató principalmente en especies pelágicas (Wyatt & Pérez-Gándaras, 1989; Ware & Thomson, 1991; Sherman, 1994). En la costa de Galicia la infauna bentónica

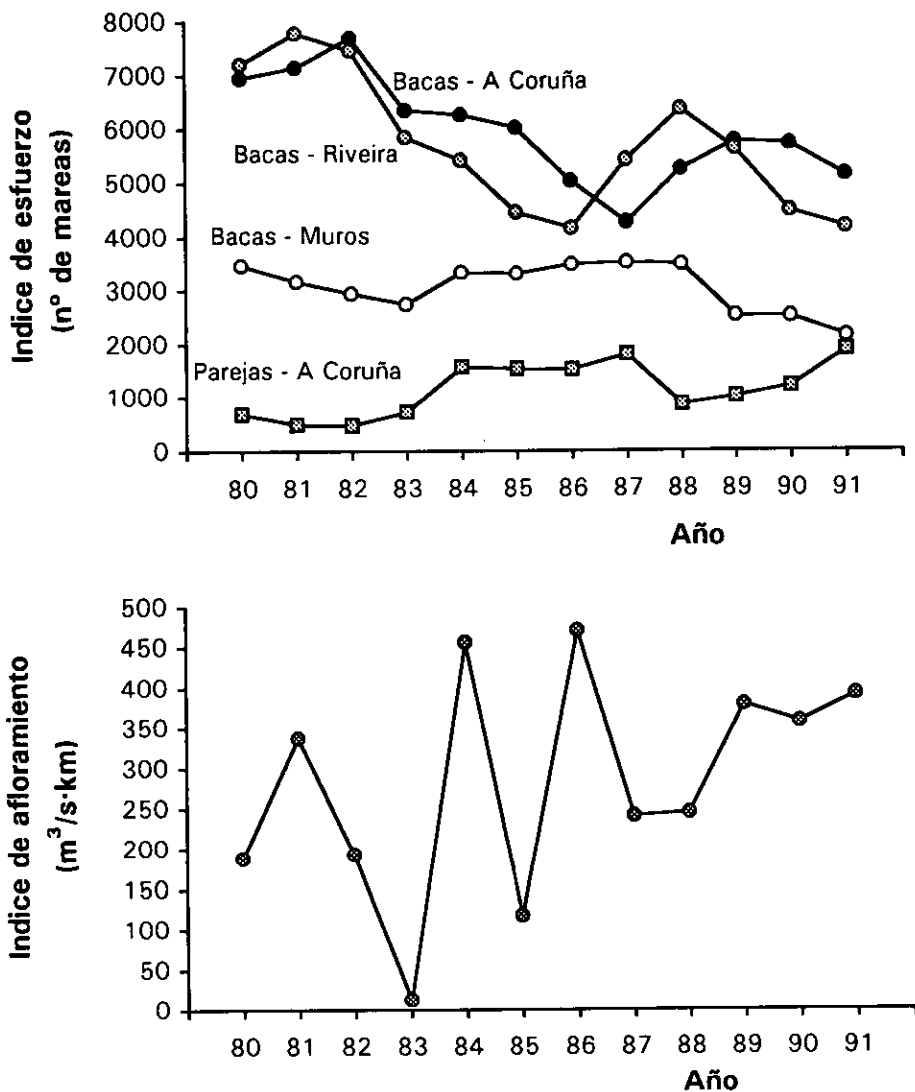


Figura 4.22. Serie temporal del esfuerzo de pesca de los componentes de las principales flotas de arrastre de fondo en la costa de Galicia (número de mareas realizadas cada año por las parejas del puerto de A Coruña y por las bacas de los puertos de A Coruña, Riveira y Muros), y del índice medio de afloramiento de abril a septiembre (en  $m^3/s \cdot km$ ).



incrementa su producción en áreas de afloramiento (López-Jamar *et al.*, 1992), y nuestros resultados sugieren que este control se puede extender a los peces demersales y crustáceos decápodos. Las especies dominantes de peces demersales en la costa de Galicia presentan dietas compuestas por otros peces e invertebrados (González *et al.*, 1995) que a su vez predan sobre la infauna u organismos planctónicos, por lo que el afloramiento determinaría un incremento en la disponibilidad de presas (López-Jamar *et al.*, 1992). En este sentido, la abundancia de los crustáceos decápodos epibentónicos se incrementa en áreas de afloramiento dentro de la costa de Galicia (González-Gurriarán & Olaso, 1987; Freire *et al.*, 1991, 1992; González-Gurriarán *et al.*, 1993, presente estudio). La variabilidad interanual del afloramiento determina cambios en la densidad de diferentes especies de peces dominantes en la comunidad, con una correlación positiva en general. Del mismo modo, se ha demostrado para el lirio *M. poutassou* en el Mar Mediterráneo un incremento en el reclutamiento en años de elevada producción primaria (Bas & Calderón-Aguilera, 1989). Por el contrario, nuestros resultados indican una correlación negativa de la abundancia con el afloramiento para esta especie y para otras de hábitos semipelágicos (jurel *T. trachurus* y caballa *S. scombrus*), que podrían explicarse por deriva y mortalidad larvaria causadas por turbulencias fuertes de afloramiento (Cushing, 1995), o por competencia con otras larvas de especies pelágicas como *Sardina pilchardus*. Además, la estructura térmica derivada del afloramiento puede afectar a la reproducción de estas especies, como se ha sugerido en las hembras de jurel próximas a la puesta, que se concentran en áreas de temperatura más alta (Abaunza *et al.*, 1995). Sin embargo, los resultados no permiten verificar hipótesis sobre las interacciones causales entre afloramiento y abundancia, ya que sería necesario analizar la estructura de edades de la población, la fecundidad y la relación entre las condiciones oceanográficas y la supervivencia de las fases larvarias y juveniles (Cushing, 1990; Wootton, 1990).

El tipo de fondo y la granulometría del sedimento han sido factores escasamente considerados al analizar la variabilidad espacial de las comunidades de peces demersales (Bergstad, 1990; Bianchi, 1991; Perry *et al.*, 1994). La zona norte de la

costa de Galicia presenta importantes extensiones de fondo rocoso, no accesibles a la pesquería de arrastre, que pueden constituir refugios que permitan mantener a ciertas especies densidades de población más elevadas, a pesar del esfuerzo pesquero existente en fondos blandos. Por otra parte, las zonas de fondos blandos al norte de la costa gallega presentan un tamaño de grano superior al de otros sectores (ver capítulo 5.1), lo que conlleva cambios en la estructura de la comunidad infaunal (López-Jamar *et al.*, 1992). Las interacciones tróficas entre peces demersales e infauna podrían determinar un efecto indirecto del tipo de sedimento sobre la comunidad de peces.

La estructura espacial de las comunidades de crustáceos en la plataforma y talud superior está asociada, además de con la profundidad, con diferencias en la granulometría del sedimento que afectan principalmente a las especies de hábitos bentónicos, en especial a aquellas -como la cigala *Nephrops norvegicus*- que construyen madrigueras, y con las masas de agua y patrones de circulación que afectan a especies bentopelágicas (Lagardère, 1973, 1977a; Abelló *et al.*, 1988; Basford *et al.*, 1989; Bianchi, 1992a,b; Macpherson, 1991; Setubal, 1992). En zonas más profundas, y con mayor estabilidad de los factores físicos, la disponibilidad de alimento desempeña una función primordial en la zonación (Lagardère, 1977a,b; Cartes & Sardá, 1993). En nuestro caso, la zonación espacial existente se puede relacionar más con cambios oceanográficos y sedimentarios que con factores biogeográficos, ya que el área de estudio es relativamente pequeña y la composición faunística presenta grandes similitudes con otras zonas situadas al norte e incluso con el Mediterráneo (Lagardère, 1973; Abelló *et al.*, 1988; Olaso, 1990; Cartes, 1993a). La zonación faunística observada en este trabajo puede asociarse con la heterogeneidad espacial de las características físicas del área de estudio. Las especies características de la zona sur del margen continental gallego son bentónicas, y en muchos casos habitan madrigueras que excavan en el fondo. Dependen, por tanto, de la existencia de sedimentos finos (Lagardère, 1973, 1977a), que son frecuentes en esta área debido a los aportes procedentes de las Rías Baixas (López-Jamar *et al.*, 1992). En la zona inmediatamente al norte de Fisterra, caracterizada por la abundancia de especies de gambas

bentopelágicas, se sitúa un frente de convergencia de masas de agua y alta productividad debido a los procesos de afloramiento existentes (Fraga, 1981; McClain *et al.*, 1986). Los cangrejos bentónicos caracterizan la zona entre Fisterra y Estaca, aunque muestran una distribución espacial amplia. Esta zona presenta una alta biomasa infaunal, aunque los sedimentos son más gruesos y el contenido de materia orgánica menor que en el sur de la plataforma (López-Jamar & González, 1987; López-Jamar *et al.*, 1992).

En el área de estudio las especies dominantes de decápodos presentan una distribución a mesoescala estable interanualmente, y que depende de los factores ambientales citados anteriormente. Sin embargo, su distribución a pequeña escala está constituida por agregados de un tamaño entre 7 y 40 km, cuya localización es variable temporalmente y puede depender en gran parte de factores oceanográficos como el afloramiento y los aportes procedentes de las rías, que son más variables en el espacio y en el tiempo (Freire *et al.*, 1991, 1992; González-Gurriarán *et al.*, 1993) y también de la variabilidad del reclutamiento y la presión pesquera ejercida, como es el caso de especies de escasa movilidad sometidas a una importante mortalidad pesquera (cigala *Nephrops norvegicus*). La distribución a pequeña escala refleja una segregación espacial entre especies congénéricas o de estilos de vida similares (por ejemplo, *Munida sarsi* y *M. intermedia*) como también se observó en el Mediterráneo (Maynou *et al.*, 1996), que puede ser debida a interacciones competitivas.

Los crustáceos decápodos, dentro de las comunidades megabentónicas, juegan un papel ecológico relevante en los márgenes continentales, debido a su abundancia y relaciones tróficas. Especies como *Liocarcinus depurator*, *Macropipus tuberculatus*, *Nephrops norvegicus*, *Solenocera membranacea* o Paguridae son predadores de organismos epibentónicos e infaunales (Thomas & Davidson, 1962; Lagardère, 1977a,b; Abelló & Cartes, 1987; Frogliá & Gramitto, 1987; Abelló, 1989; Baden *et al.*, 1990; Freire, 1996); distintas especies de gambas bentopelágicas, como *Plesionika* spp., *Pasiphaea* spp., *Dichelopandalus bonnieri* y otras, predan tanto sobre organismos

bentónicos como suprabentónicos y mesopelágicos (Lagardère, 1977a,b; Cartes, 1991, 1993b,c). Del mismo modo, *Polybius henslowii* presenta una dieta compuesta por organismos bentónicos y por peces y cefalópodos pelágicos (Poza & González-Gurriarán, comunicación personal). En gran parte de estas especies se ha sugerido una actividad ocasional necrófaga, en especial sobre peces. Por otra parte, como se ha citado anteriormente, numerosas especies de decápodos constituyen una parte importante de la dieta de peces demersales dominantes en las costas de Galicia. Esta información, junto con los resultados de este estudio, sugieren que, en el margen continental de Galicia, las especies de decápodos dominantes se sitúan en un nivel trófico intermedio, y suponen un elemento clave en la transferencia de energía hacia los niveles superiores de la red trófica y, en especial en el caso de las especies bentopelágicas, en la conexión bentónico-pelágica.

Las relaciones predador-presa dentro de las comunidades de peces demersales afectan la distribución espacial y cambios temporales de las especies implicadas (Overholtz & Tyler, 1985; Rose & Leggett, 1990). En el Atlántico Nordeste y Mediterráneo las especies demersales son en general importantes predadores piscívoros y de invertebrados bentopelágicos y epibentónicos (Macpherson, 1981; Mauchline & Gordon, 1984; Olaso, 1990; Bergstad, 1991a,b; Guichet, 1995; Olaso & Rodríguez-Marín, 1995). Así por ejemplo, en la costa de Galicia, los juveniles de merluza de <20 cm de longitud corporal predan fundamentalmente sobre crustáceos epibentónicos, mientras que ejemplares de tallas superiores presentan una dieta piscívora, consumiendo especialmente lirio (González *et al.*, 1985). La sobreexplotación de la merluza (Trujillo *et al.*, 1993) ha reducido la presión de predación sobre otros peces, y generado una mayor disponibilidad de alimento para otras especies. La interacción de estos dos efectos (sobrepesca y predación), aplicados a otras especies comerciales, pueden provocar el aumento de abundancia de especies que no son objeto de la pesquería y que son presas o presentan los mismos hábitos tróficos que las especies sobreexplotadas.

El esfuerzo de pesca que se ejerce sobre los recursos de la plataforma y talud superior de Galicia es muy elevado. La intensidad de la pesquería de arrastre de fondo se mantuvo aproximadamente constante o descendió ligeramente durante el período de estudio (datos de esfuerzo de parejas que capturan especies demersales y bentopelágicas y de bacas que capturan especies demersales y bentónicas en la Fig. 4.22), pero esta actividad pesquera se vino desarrollando con el nivel actual de esfuerzo o incluso superior desde los años 1950-1960. Estudios en otras áreas con series temporales más prolongadas, durante las que se produjeron aumentos importantes del esfuerzo de pesca, indican que este factor determina descensos en las capturas de especies explotadas e incrementos de otras no comerciales (Overholtz & Tyler, 1985; Rothschild, 1992). En nuestro caso, la comunidad de peces ha sufrido una larga historia de impacto de la pesquería previamente al inicio de este estudio, pero aún así se observa durante el período 1980-1991 un descenso en la abundancia de especies comerciales, principalmente los rapés. La sobreexplotación pesquera ha afectado a la densidad y estructura de edades de las poblaciones de las principales especies comerciales, y en especial de la merluza (Fernández *et al.*, 1978; Trujillo *et al.*, 1993). En años posteriores a 1991, el descenso de las capturas de merluza en las campañas de prospección ha sido importante (datos no publicados). Del mismo modo, la pesquería de palangre de merluza de los cantiles del oeste de Fisterra desapareció en la mitad de la década de los 80 por el descenso dramático de las capturas. Por el contrario, un amplio grupo de especies no comerciales de pequeña talla tuvo un incremento en su abundancia, debido en algunos casos a que están afectadas positivamente por los fenómenos de afloramiento y a la disminución de la competencia y predación por otras especies comerciales. Otras especies de peces demersales oportunistas pueden resultar favorecidas porque obtienen una fuente importante de recursos desplazándose rápidamente a áreas recientemente perturbadas por los artes de arrastre, para alimentarse de animales bentónicos que han resultado dañados o de invertebrados carroñeros que actúan sobre éstos (Kaiser & Spencer, 1994, 1996).

La organización de la comunidad parece estar determinada en gran medida por una

tendencia temporal unidireccional debida a la acción de la pesquería y por fluctuaciones debidas a las condiciones oceanográficas, indicadas por el índice de afloramiento. Sin embargo, resulta difícil separar los efectos de la presión pesquera y del ambiente, sobre los principales procesos (tales como el éxito reproductivo, interacciones bióticas, etc.) que juegan un importante papel en la regulación de las poblaciones de peces explotados (Daan *et al.*, 1990). La existencia de un cambio climático global, que genera un incremento de los procesos de afloramiento en áreas costeras (Bakun, 1990, 1992), puede causar un acoplamiento de los efectos de la pesquería y afloramiento intensificado, y junto con las relaciones predador-presa entre peces e invertebrados ocasionar cambios importantes en la dinámica de las comunidades megabentónicas.

La organización de las comunidades de crustáceos megabentónicos y peces demersales siguen patrones muy distintos tanto en el área de estudio como en otras zonas. Los cambios espaciales y temporales en los peces demersales en las costas de Galicia están en gran parte asociados con fenómenos oceanográficos de gran variabilidad estacional e interanual, mientras que en los decápodos las características sedimentarias y oceanográficas más estables temporalmente presentan una mayor importancia. En el caso de los peces, que presentan una mayor movilidad y en muchos casos migraciones ontogenéticas en el gradiente batimétrico, la zonación faunística y estructura espacial de la comunidad es escasa, como vimos anteriormente. Los procesos migratorios en crustáceos decápodos presentan una importancia menor, aunque las especies bentopelágicas presentan movimientos verticales tanto estacionales como día-noche y a lo largo del gradiente batimétrico (Lagardère, 1977a,b; Cartes *et al.*, 1993; Sardá *et al.*, 1994b). La importancia de la movilidad y migraciones se manifiesta también en el hecho de que una parte de las especies dominantes de peces demersales en la plataforma de Galicia utilizan, de modo estacional o durante ciertas fases de su vida, las rías, mientras que en el caso de los crustáceos, la relación entre las comunidades de rías y de plataforma es muy escasa. Los cambios batimétricos en la abundancia y diversidad de peces y crustáceos en el margen continental gallego son opuestos, lo que

---

coincide con la relación inversa entre peces e invertebrados propuesta por Haedrich *et al.* (1975, 1980). Del mismo modo, en el Mediterráneo, se observó una sustitución de las especies dominantes de peces demersales en zonas de plataforma, por decápodos bentopelágicos en el talud superior (Sardá *et al.*, 1994a). Las interacciones tróficas entre ambos grupos pueden motivar, en parte, estos patrones de distribución, y de hecho, las fases juveniles de los peces demersales, que predan principalmente sobre invertebrados, presentan una mayor abundancia en aguas menos profundas (Macpherson, 1981; González *et al.*, 1985; Olaso, 1990; Macpherson & Duarte, 1991; Olaso & Rodríguez-Marín, 1995).

## **5. ESTUDIO BIOLÓGICO DE LA CIGALA *Nephrops norvegicus***



La cigala *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Clase Crustacea, Orden Decapoda, Familia Nephropidae) es una especie marina boreal que vive en el interior de madrigueras intercomunicadas por galerías, excavadas en el sedimento del lecho marino. Estas madrigueras se extienden entre 20 y 30 cm por debajo de la superficie del sedimento y tienen una o más aberturas al exterior, utilizadas indiferentemente como orificios de entrada y salida (Dybern & Höisæter, 1965; Rice & Chapman, 1971; Farmer, 1974a; Atkinson, 1974, 1986; Chapman, 1980; Conan *et al.*, 1984). La cigala presenta hábitos sedentarios y no realiza grandes desplazamientos ni migraciones, aunque sí pequeños movimientos locales. Sin embargo, muestra un complejo ciclo circadiano de comportamiento ligado a la iluminación del entorno y a los ritmos de actividad fuera de la madriguera, estrechamente relacionados con la alimentación (Jensen, 1965; Simpson, 1965; Chapman & Rice, 1971; Hillis, 1971b; Chapman *et al.*, 1972, 1975; Aréchiga & Atkinson, 1975; Atkinson & Naylor, 1976; Hammond & Naylor, 1977; Chapman & Howard, 1979; Aréchiga *et al.*, 1980; Moller & Naylor, 1980; Chapman & Bailey, 1987). La alimentación es muy diversa y consiste principalmente en invertebrados (Thomas & Davidson, 1962; Gual-Frau & Gallardo, 1988; Bailey *et al.*, 1986), aunque los adultos pueden realizar también filtración de micropartículas en suspensión (Loo *et al.*, 1993).

La cigala tiene una importancia comercial de primer orden. En el Atlántico Nordeste, las pesquerías de cigala han tenido una expansión considerable en los últimos 40 años y de unas capturas de 11000 t anuales durante la década de los 50 (Bennett, 1980), se ha pasado en la actualidad a una cifra próxima a las 50000 t (Anónimo, 1995). La explotación se realiza fundamentalmente con arte de arrastre de fondo, aunque existen pesquerías puntuales de nasas, cuya representatividad en el conjunto total de capturas es casi inapreciable. Tratándose de una especie comercial de primera importancia para muchos países, son numerosos los trabajos que describen las pesquerías de cigala en diversas áreas geográficas (Eiriksson, 1970a; Symonds, 1972; Briggs, 1985; Bailey *et al.*, 1986; Fariña, 1989; Hillis, 1990; Sardá & Leonart, 1994), las fluctuaciones de las capturas y los factores que inciden sobre ellas (Simpson, 1965; Höglund & Dybern,

1965; Hillis, 1971b; Chapman, 1980, 1984; Redant & De Clerk, 1984), así como aspectos referidos a modificaciones y nuevos diseños del arte de pesca, cuando se trata de pesquerías multiespecíficas, para optimizar la explotación de las distintas especies capturadas simultáneamente (Main & Sangster, 1985; Ulmestrand & Larson, 1991; Briggs, 1992).

La primera referencia a la pesca comercial de la cigala en España (Buen, 1916), señala su presencia prácticamente a lo largo de toda la costa de la península Ibérica, donde constituye en la actualidad, aún siendo una especie asociada, un objetivo prioritario de explotación en las pesquerías de arrastre de fondo del Cantábrico, Galicia, región Suratlántica y Mediterráneo Noroccidental.

La captura media anual de cigala realizada en aguas de Galicia en los años recientes (desde 1990) es de unas 800 t, que genera un valor en primera venta de unos 1000 millones de pesetas. La captura media fue ligeramente superior en períodos anteriores, ya que desde la segunda mitad de los 70 hasta la actualidad, existe una tendencia general de descenso en las capturas (Fig. 5.1). La cigala es una de las especies más rentables para la flota de arrastre de fondo, ocupando la octava plaza en el orden de importancia de los desembarcos, pero situándose en el tercer lugar en términos de rendimiento económico (Fariña *et al.*, 1989).

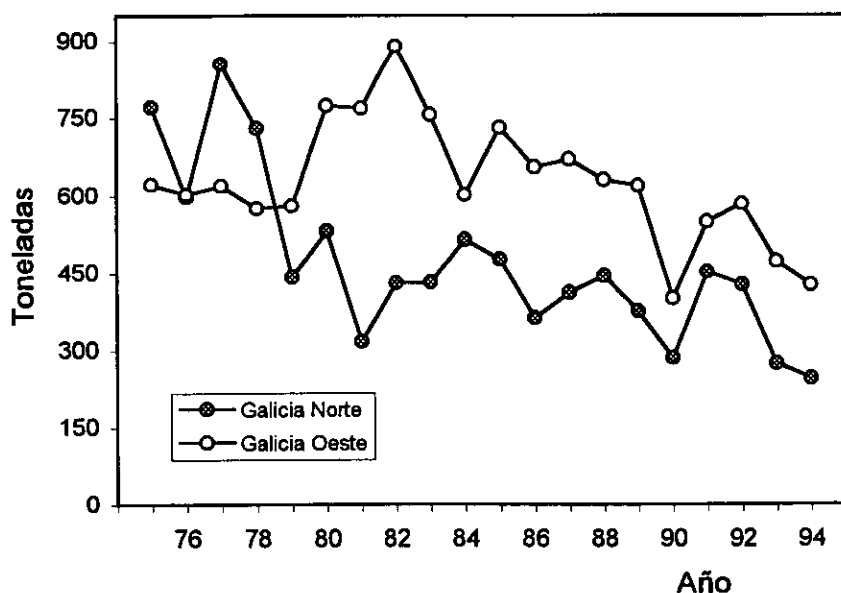


Figura 5.1. Desembarcos de cigala en el período 1975-1994 de las flotas de arrastre de fondo en los puertos de Galicia Norte (Fisterra-Ribadeo) y Galicia Oeste (Miño-Fisterra), donde tienen su base las flotas que operan al norte y sur de Fisterra, respectivamente.

## 5.1. Abundancia y distribución

### 5.1.1. Introducción

La cigala está ampliamente distribuida en las costas del Atlántico Nordeste (desde Islandia y Noruega hasta Marruecos) y del Mar Mediterráneo, donde existe un sustrato blando adecuado (Farmer, 1975). Aparece desde 15 a más de 800 m de profundidad, aunque los principales fondos pesqueros se localizan generalmente hasta los 500 m (Chapman, 1980). En aguas de Galicia, presenta una extensa distribución en fondos de la plataforma externa y talud superior. Sin embargo, en contraste con las muchas referencias existentes para distintas áreas de distribución atlánticas, los estudios sobre la cigala de Galicia son escasos y se limitan a datos de abundancia y distribución (Fernández, 1976; Alonso-Allende, 1979, 1980, 1982; Fariña & Fernández, 1984) e información preliminar sobre determinados aspectos biológicos (Alonso-Allende, 1976, 1979; Fariña, 1989).

La compleja forma de vida de la cigala, junto con el comportamiento de las hembras durante el ciclo reproductivo, la influencia de determinados factores ambientales y la variabilidad del reclutamiento provocan grandes variaciones estacionales y/o interanuales en la capturabilidad y los rendimientos pesqueros (Chapman, 1980, 1984; White *et al.*, 1988; Hill & White, 1990) lo que limita la aplicación de métodos indirectos de evaluación. Por otra parte, las estimaciones de abundancia del recurso por métodos directos presentan ciertas limitaciones al no incluir los efectos de la estructura espacial de la población, por lo que el empleo de métodos estadísticos alternativos, como el análisis geoestadístico, resulta de gran utilidad (Conan, 1985a; Conan *et al.*, 1992; Simard *et al.*, 1992).

Para la estimación local y global de variables distribuidas espacialmente (denominadas variables regionalizadas) se utiliza la geoestadística, que proporciona unas herramientas metodológicas (variograma y kriging) para modelar y cartografiar dicha

estructura espacial (Matheron, 1971; Journel & Huijbregts, 1978; Clark, 1979; Isaaks & Srivastava, 1989; Rossi *et al.*, 1992). La geoestadística se viene empleando habitualmente en varias disciplinas, tales como minería, hidrología, silvicultura, etc. Su uso en biología marina fue introducido en la segunda mitad de los años 80 (Conan, 1984, 1985a) y sus aplicaciones, que inicialmente abarcaron la estimación de recursos de invertebrados marinos (Nicolajsen & Conan, 1987; Conan *et al.*, 1988, 1989), se extendieron a los estudios de pesquerías de peces demersales (Petitgas & Poulard, 1989) y al cartografiado y estimación de la biomasa de peces pelágicos a partir de campañas acústicas (Marchal & Petitgas, 1993; Petitgas, 1993a,b; Simard *et al.*, 1993). En particular, los métodos geoestadísticos se han aplicado al estudio de la distribución espacial de diversas especies de crustáceos decápodos y a la estimación de su abundancia (Freire *et al.*, 1991, 1992; Conan *et al.*, 1992; González-Gurriarán *et al.*, 1993; Maynou, 1995; Maynou *et al.*, 1996).

Las variables biológicas, tales como la abundancia de una especie en su medio natural, presentan a menudo estructuras definidas en el espacio, como gradientes, mosaicos, agregados y otros tipos más complejos (Legendre & Fortin, 1989). Una variable se define como autocorrelacionada o regionalizada cuando es posible predecir los valores de esta variable en un punto del espacio a partir de valores conocidos de otros puntos muestreados, cuya posición espacial es también conocida. Los valores próximos al punto tendrán mayor influencia que los más lejanos, y el peso de esta influencia dependerá del grado de correlación espacial, la cual puede examinarse mediante una función estadística conocida como semivariograma (en adelante, variograma, por simplicidad).

El variograma describe la estructura espacial de una variable regionalizada como una función de la distancia y la dirección entre muestras, representando la semivarianza en función de la distancia entre puntos de muestreo. La semivarianza se define como la varianza entre muestras independientes menos la covarianza entre muestras separadas por una distancia dada. El variograma experimental se puede ajustar a un

modelo teórico (Fig. 5.1.1) que es utilizado en el cartografiado de la variable mediante kriging. Las técnicas de kriging utilizan la información del variograma para la estimación puntual o global de la abundancia, asignando pesos a las muestras que minimicen la varianza de la estima. Por otra parte, se pueden obtener estimaciones de la abundancia global y de su varianza, teniendo en cuenta la estructura espacial.

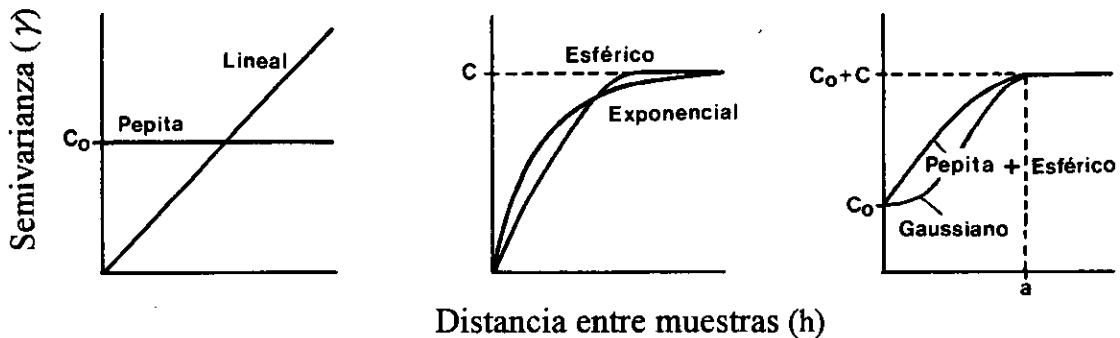


Figura 5.1.1. Modelos más comunes de variogramas.  $C_0$ : efecto pepita;  $C_0 + C$ : umbral;  $a$ : rango (de Journel & Huijbregts, 1978 y Simard *et al.*, 1992).

## 5.1.2. Material y métodos

### 5.1.2.1. Análisis de datos. Análisis de la estructura espacial: variogramas

En el estudio de la abundancia y distribución de la cigala se tuvieron en cuenta los datos obtenidos en las campañas de otoño de 1980 a 1991 y de primavera de 1986 y 1987. La distribución espacial de la cigala se analizó para cada campaña mediante técnicas geoestadísticas con el programa GEO-EAS (Englund & Sparks, 1988). Este análisis no requiere un diseño de muestreo específico y puede aplicarse con el utilizado en las campañas, que se ha descrito en el capítulo 3. El análisis geoestadístico se restringió a las campañas de otoño G84 a G91, y de primavera NW86 y NW87, ya que el número de lances de las anteriores (G80 a G83) resultó insuficiente para el análisis (Tabla 3.2). La densidad de cigala se consideró una variable regionalizada, definida como el número de individuos capturados por lance de arrastre de 30 min. Se asumió

que los datos proceden de una población estacionaria en el área de estudio durante la duración de la campaña. El análisis geoestadístico consistió en modelar la autocorrelación de la densidad de la población en función de la distancia entre puntos de muestreo, para realizar estimaciones locales y globales de mínima varianza.

La función de semivarianza para estimar los variogramas utilizados para caracterizar la estructura espacial y describir la autocorrelación de la densidad de cigala fue la siguiente:

$$\gamma(h) = 1/2 n \sum_{i=1}^N [ Z(x_i) - Z(x_i + h) ]^2$$

donde  $\gamma(h)$  es la semivarianza entre puntos situados a una distancia  $h$ ;  $Z(x_i)$  y  $Z(x_i + h)$  representan, respectivamente, la densidad en el punto  $x_i$  y la densidad en muestras situadas a una distancia  $h$  de  $x_i$ ;  $n$  es el número de pares de puntos de muestreo separados una distancia  $h$  y  $N$  el número de puntos de muestreo.

El variograma experimental se ajustó, por medio de regresión no lineal usando el algoritmo de Levenberg-Marquardt, a un modelo esférico definido por la función:

$$\gamma(h) = C_0 + C (3/2 h/a - 1/2 h^3/a^3)$$

donde  $C_0$  es el efecto pepita y representa discontinuidades en el origen debido a la existencia de microestructuras no detectadas (de escala inferior al muestreo) o a errores de localización o de medida;  $C$  es la diferencia entre el umbral y el efecto pepita, siendo el umbral el valor asintótico de la semivarianza alcanzado con un valor de  $h = a$ , y  $a$  es el alcance o rango de influencia de la estructura espacial y representa la distancia máxima donde existe correlación espacial.

Se presentan únicamente los resultados correspondientes a los variogramas isotrópicos (calculados utilizando pares de puntos orientados en todas las direcciones). Un análisis

preliminar indicó la ausencia de anisotropía en la estructura espacial de la cigala, ya que los variogramas correspondientes a una dirección paralela a la costa presentaron una estructura similar a los variogramas isotrópicos. Debido a la configuración del área de estudio, los variogramas anisótropos calculados en dirección perpendicular a la costa presentan un número de pares de puntos muy escaso y no pueden ser analizados correctamente.

#### 5.1.2.2. Cartografiado, validación cruzada de muestras y estimación de la abundancia

Para cartografiar la densidad de cigala en la plataforma y talud superior de Galicia se utilizó la técnica de kriging puntual. El kriging usa un estimador local que tiene en cuenta solamente datos correspondientes a puntos de muestreo situados en la vecindad del punto que va a ser estimado, así como la información de autocorrelación espacial que le aporta el variograma. El método de interpolación por kriging estima el valor de un punto a partir del conjunto de valores muestreados situados dentro del rango o alcance del variograma y los pondera, usando los valores correspondientes a sus respectivas distancias que le proporciona el variograma teórico. Los valores de las densidades de cigala fueron estimados sobre los nodos de una malla regular de cuadrículas de 5 x 5 km, dispuesta sobre el área de la plataforma y talud entre las isobatas de 100 y 500 m.

La estimación local de la densidad  $Z^*$  en un punto  $x_0$  viene dada por la interpolación, de acuerdo con la siguiente ecuación, usando los datos  $Z(x_i)$  disponibles en su vecindad (Matheron, 1971; Journel & Huijbregts, 1978; Clark, 1979; Isaaks & Srivastava, 1989; Simard *et al.*, 1992; Maynou *et al.*, 1996):

$$Z^*(x_0) = \sum_{i=1,N} w_i Z(x_i)$$

donde  $N$  es el número de puntos de muestreo,  $w_i$  el peso atribuido a la muestra  $x_i$ , y  $\sum w_i = 1$ . Los pesos son estimados mediante un sistema de ecuaciones de tal forma que

minimizan la varianza del error de la estimación, denominada varianza de kriging.

Se realizó una validación cruzada mediante kriging de las estimas de densidad de cigala por lance usando los modelos de variograma esférico y pepita. Para ello, se estimó la densidad en la localización de cada lance efectuado, empleando el modelo de variograma ajustado previamente y datos de los otros lances realizados, pero sin utilizar información del propio lance. La comparación de las estimaciones realizadas con los valores reales obtenidos permitió comprobar la validez del modelo de variograma y del método de kriging utilizados.

Para comparar las estimaciones por kriging con otros métodos que no tienen en cuenta la estructura espacial se realizaron estimaciones de la abundancia global de cigala en cada campaña utilizando 3 métodos:

-Media de las  $n$  estimaciones puntuales obtenidas por kriging, según la fórmula  $Z^*_{\text{global}} = 1/n \sum_{j=1,n} Z^*(x_j)$  (Simard *et al.*, 1992).

-Media aritmética de la abundancia obtenida en la totalidad de los lances realizados en cada campaña.

-Media estratificada, siguiendo el método de Cochran (1977). La captura media ( $Y_h$ ) y la varianza ( $S_h^2$ ) en cada estrato  $h$  se estiman de la siguiente forma:

$$Y_h = 1/n_h \sum_{i=1}^{n_h} y_{hi}$$

$$S_h^2 = 1/n_h - 1 \sum_{i=1}^{n_h} (y_{hi} - Y_h)^2$$

donde  $y_{hi}$  es la captura en el lance  $i$  del estrato  $h$ , y  $n_h$  el número de lances del estrato  $h$ .



La captura media estratificada por lance ( $Y_{st}$ ) y su correspondiente varianza  $S(Y_{st})$  se estiman mediante las siguientes ecuaciones:

$$Y_{st} = 1/N \sum_{h=1}^k (Y_h \cdot N_h)$$

$$S(Y_{st}) = 1/N^2 \sum_{h=1}^k (S_h^2 \cdot N_h^2 / n_h)$$

donde  $k$  es el número de estratos;  $N_h$  el número de cuadrículas (área) del estrato  $h$  y  $N$  el número total de cuadrículas de todo el estrato.

### 5.1.2.3. Muestreo, análisis granulométrico y cartografiado de sedimentos

Durante las campañas realizadas desde 1981 a 1987 (G81 a G86, y NW86 y NW87) se recogieron (simultáneamente a la realización de los lances) 260 muestras de sedimento, usando un colector cilíndrico de hierro, de 30 cm de largo y 13 cm de diámetro, acoplado a la parte central del burlón del arte de pesca (Fernández & Fariña, 1984).

Las muestras de sedimento se analizaron siguiendo técnicas de sedimentación en columna y tamizado en seco (Buchanan, 1984), simplificadas para obtener la fracción de partículas menores de 62  $\mu\text{m}$  de diámetro (conocida como fango-arcilla o fracción fina). La proporción de fracción fina del sedimento se ha utilizado de forma general, en los estudios que relacionan la abundancia de cigala con las características del sedimento, en otras áreas del Atlántico Nordeste (Chapman, 1980; Fernández & Fariña, 1984; Chapman & Howard, 1988; Hillis, 1988; Briggs, 1989).

La distribución de la variable fracción fina del sedimento (contenido en partículas <62  $\mu\text{m}$  de diámetro) se cartografió por medio de kriging puntual, siguiendo la misma metodología que para la abundancia de cigala. Para las campañas en que se recogieron

sedimentos, se analizó la correlación lineal entre la captura de cigala por lance y la fracción fina del sedimento. Por otra parte, y a efectos comparativos, se cartografiaron los datos de fracción fina de 108 muestras de sedimentos, recogidos en 1984, 1985 y 1986 con una draga "box corer" tipo Bouma, en estaciones situadas entre el Cabo Prior y la desembocadura del Miño a una profundidad de 67 a 267 m (Fig. 5.1.2) (Rey *et al.*, 1989; E. López-Jamar, comunicación personal).

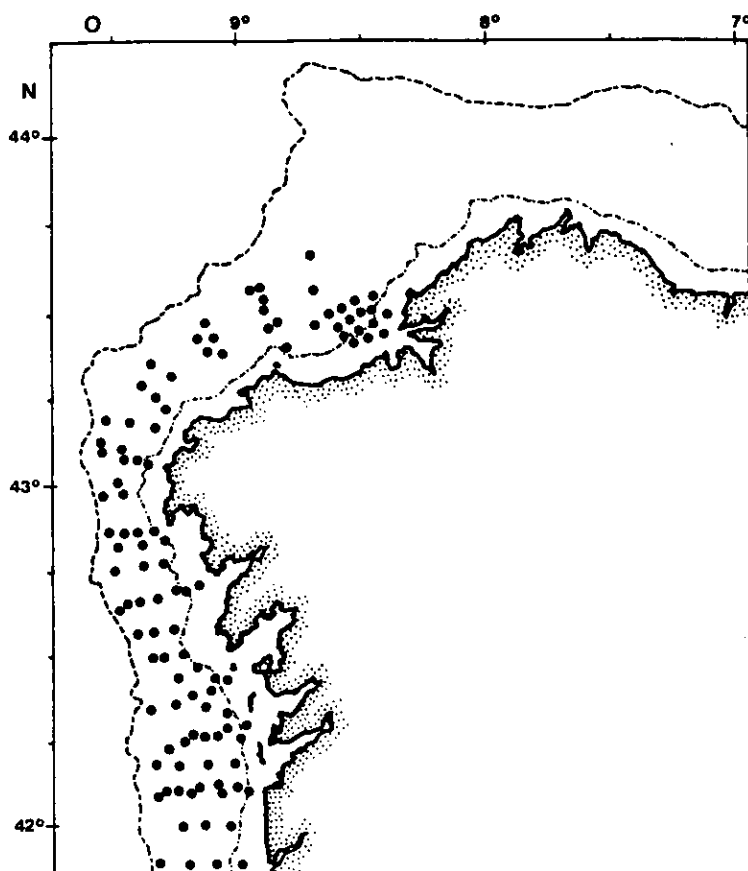


Figura 5.1.2. Localización de las muestras de sedimentos obtenidas con una draga "box corer" tipo Bouma, en 1984, 1985 y 1986 (datos de Rey *et al.*, 1989 y E. López-Jamar, comunicación personal).

### 5.1.3. Resultados

#### 5.1.3.1. Abundancia de cigala

Las capturas de cigala en las campañas se caracterizaron por presentar acentuadas variaciones interanuales durante el período de estudio (Fig. 5.1.3). Los valores medios para cada campaña fluctuaron, en Miño-Fisterra, de 12 individuos por 30 minutos de

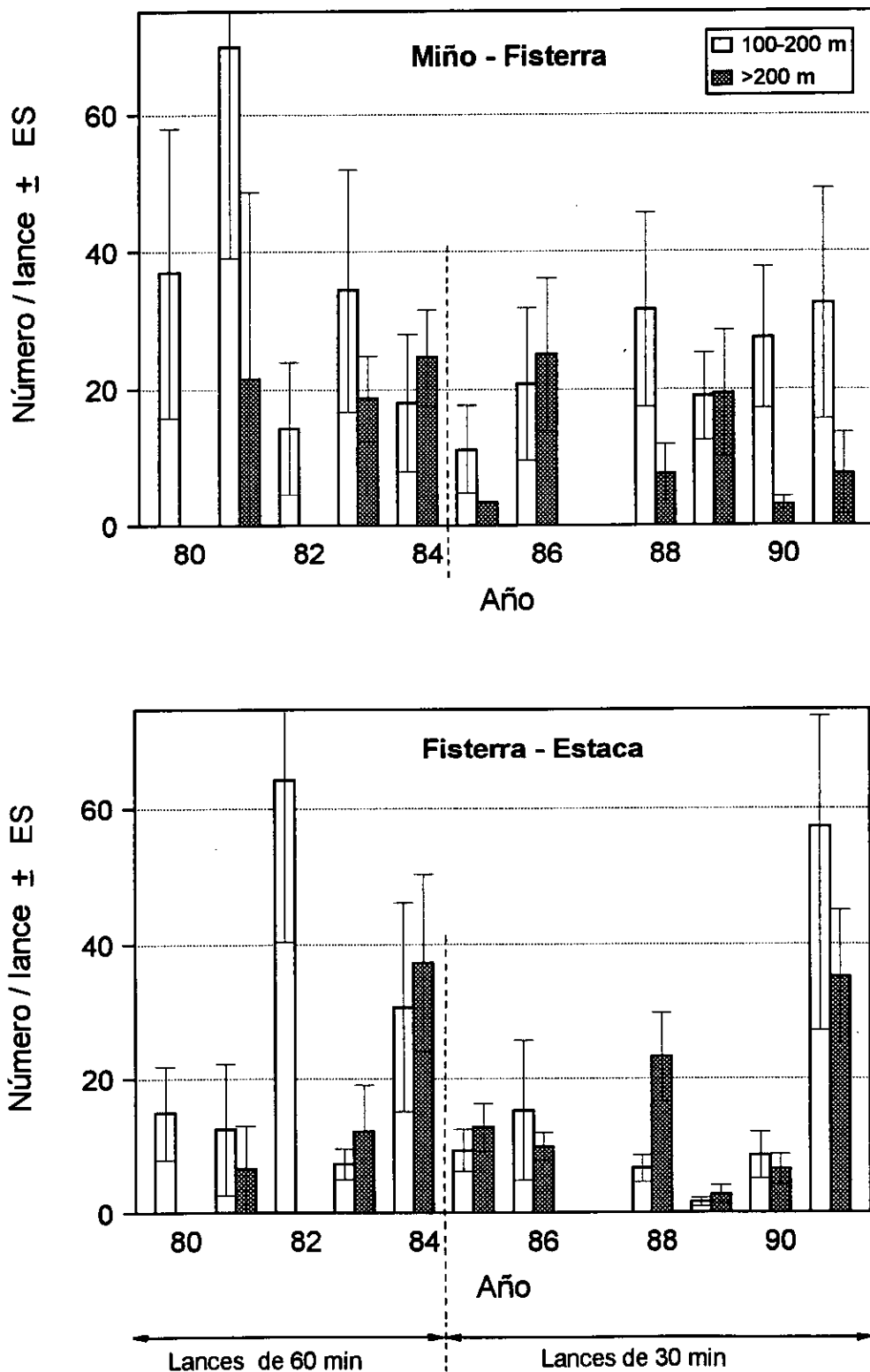


Figura 5.1.3. Abundancia de cigala durante las diferentes campañas. Se representa la media y error estándar (ES) del número de individuos por lance, en los sectores M-F y F-E (el sector E-R no se representa, ya que en él las capturas de cigala fueron escasas) y estratos de profundidad (100-200 y >200 m) (en 1980 y 1982 no se muestreó el estrato de >200 m). Se indica la duración de los lances (60 min hasta 1984 y 30 min con posterioridad).

arrastre en 1985 a 70 ind. por 60 min en 1981, y en el sector Fisterra-Estaca, de 3 ind. por 30 min en 1989 a 57 ind. por 30 min en 1991. En el sector Estaca-Ribadeo, las capturas de cigala fueron muy escasas y aparecieron solamente en los lances más próximos a la costa y a la ensenada de Ribadeo (17 ejemplares en un total de 84 lances realizados en este sector).

En general, la cigala resultó más abundante en el sector M-F que en F-E, aunque en 1991 se obtuvieron valores más elevados en F-E, sobre todo entre los 100 y 200 m de profundidad. Ambas áreas geográficas presentan distintos patrones de distribución de cigala según la profundidad. En el área de M-F, la abundancia es superior entre los 100-200 m, mientras que en el área de F-E, los valores de abundancia son, en general, superiores en el estrato de más de 200 m.

#### 5.1.3.2 Distribución espacial de cigala

El examen preliminar de la información empleada en el análisis de la distribución espacial de la densidad de cigala en las campañas G85 a G91 (campañas de otoño analizadas por técnicas geoestadísticas en que se realizaron lances de 30 min), muestra que no existe una tendencia definida, tanto geográficamente (en dirección Norte-Sur y Oeste-Este), como en función de la hora de realización del lance o la profundidad (Fig. 5.1.4). La ausencia de una deriva o tendencia espacial o en profundidad y de diferencias en la capturabilidad a lo largo del período de luz diurna, justifica la utilización de los métodos geoestadísticos aplicados (Maynou, 1995). Por otra parte, la alta correlación entre la captura de cigala en número y peso (Fig. 5.1.5,  $P < 0.001$ ), permite analizar cualquiera de las dos variables indistintamente.

#### Variogramas

Los variogramas experimentales obtenidos (Fig. 5.1.6) son indicativos de una estructura espacial de la densidad de cigala a mesoscala (mayor de 10 km) y señalan

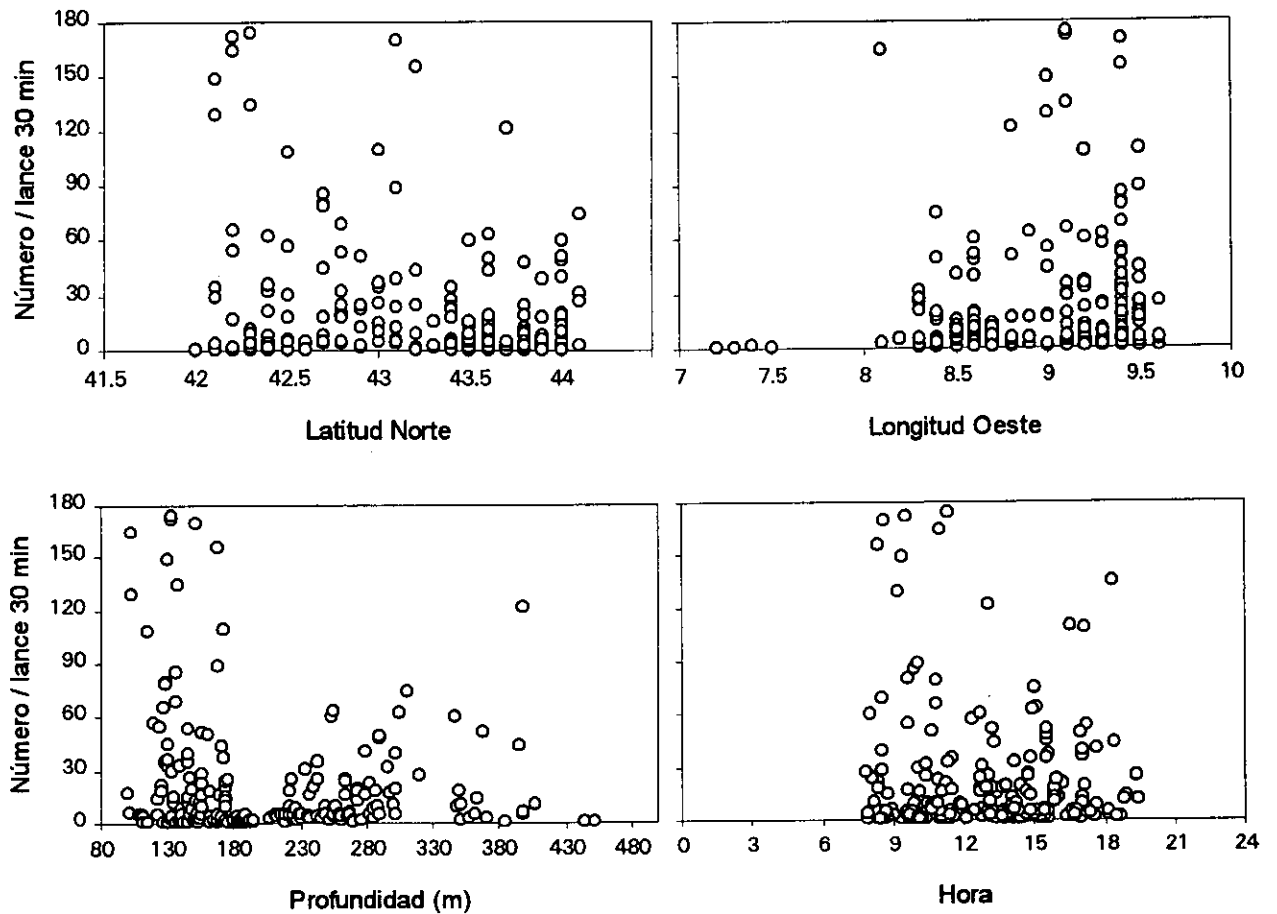


Figura 5.1.4. Ausencia de tendencias definidas en la representación del número de individuos de cigala capturados por lance en las campañas G85 a G91 con la dirección espacial, profundidad y hora de realización del lance. Se representan los datos de las citadas campañas agrupados, ya que análisis previos realizados separadamente para cada una muestran resultados similares.

la existencia de una distribución en manchas o agregados. En tres campañas (G88, G91 y NW87) no se hace evidente la existencia de autocorrelación espacial (no se obtuvo convergencia en el proceso de ajuste por regresión no lineal del variograma, por lo que éste se modeló sólo como efecto pepita). En las demás campañas, el variograma se ajustó a un modelo esférico. La Tabla 5.1.1 resume los parámetros de los variogramas modelados.

En la campaña NW86, la autocorrelación se detecta a pequeña escala, y se ha

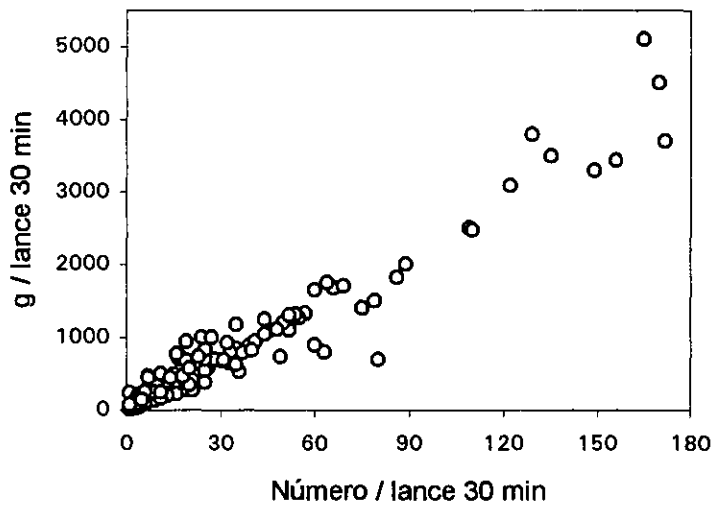


Figura 5.1.5. Correlación entre el peso y el número de individuos de la captura de cigala por lance en las campañas G85 a G91 ( $r = 0.97$ ,  $P < 0.001$ ).

modelado con un rango de 13 km, sólo de un modo aproximado, debido a la falta de información de la estructura espacial en el rango de 0 a 10 km. Los datos de las otras cinco campañas analizadas (G84, G85, G86, G89 y G90) señalan la existencia de manchas de cigala que oscilan entre 19 y 117 km de diámetro, lo que determina una distribución espacial más o menos compleja en la plataforma y borde superior del

Tabla 5.1.1. Parámetros de los modelos de variogramas de la estructura espacial de la cigala para cada campaña en la plataforma continental y talud superior de Galicia.

| Campaña | Modelo de variograma | Efecto pepita (Co) | Umbral (C) | Rango (a) |
|---------|----------------------|--------------------|------------|-----------|
| G84     | Esférico             | 887.40             | 1713.42    | 39.86     |
| G85     | Esférico             | 94.74              | 195.04     | 74.10     |
| G86     | Esférico             | 665.34             | 513.11     | 117.10    |
| G88     | Pepita               | 935.73             | --         | --        |
| G89     | Esférico             | 0.00               | 254.36     | 18.62     |
| G90     | Esférico             | 0.00               | 460.28     | 32.75     |
| G91     | Pepita               | 5454.30            | --         | --        |
| NW86    | Esférico             | 0.00               | 12.72      | 12.72     |
| NW87    | Pepita               | 137.35             | --         | --        |

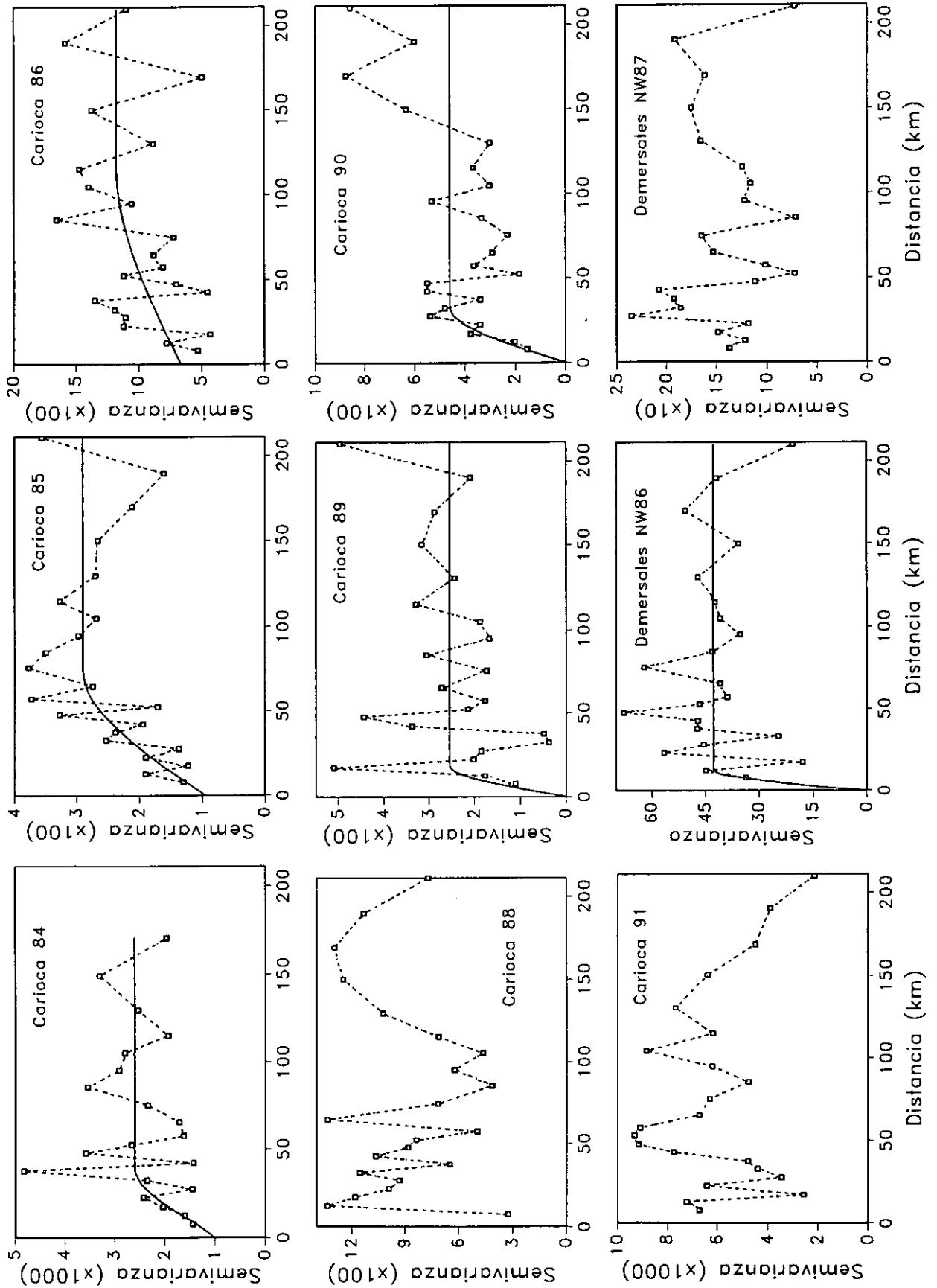


Figura 5.1.6. Variogramas experimentales (línea de puntos) y modelo esférico ajustado en su caso (línea continua), para la densidad de cigala correspondiente a las campañas realizadas entre 1984 y 1991.

talud. El componente de varianza no explicada, el efecto pepita, es importante en las campañas G84, G85 y G86 (en las que se obtuvieron variogramas con un mayor rango), sugiriendo estructuras a pequeña escala (menores de 10 - 20 km).

### Cartografiado

En la Figura 5.1.7 se presenta el cartografiado de la distribución de la cigala en la plataforma y talud superior de Galicia, obtenido por el método de kriging. Durante las campañas G84 y G85, la cigala fue especialmente abundante al norte de Fisterra, formando manchas de unos 40 y 75 km con densidades de >99 individuos/lance de 60 min y >29 ind./lance de 30 min, respectivamente. Sin embargo, en el área de plataforma y talud situada más al sur, las densidades fueron bajas, especialmente en la campaña G85 (< 5 ind./lance 30 min). En la campaña G86, las manchas más densas ocuparon dos áreas de aproximadamente 120 km, una en la zona sur de la plataforma, entre 100 y 200 m y otra inmediatamente al norte de Fisterra, en todo el rango de profundidades muestreado. Por el contrario, en las campañas G88 y G89, la cigala se distribuyó principalmente al sur de Fisterra. En esta última área y campaña citada, la cigala apareció formando numerosos agregados de pequeño tamaño (de 20 km aproximadamente y >19 ind./lance de 30 min) en todo el rango de profundidades muestreado. En las campañas de 1990 y 1991 (G90 y G91), la cigala apareció en altas densidades frente a Fisterra y en la zona sur, frente a la desembocadura del río Miño, especialmente en las áreas de menor profundidad de la plataforma externa, aunque formando otras manchas a profundidad intermedia frente a las Rías Baixas (de densidad superior a 50 ind./lance de 30 min). Las capturas de cigala en las campañas de primavera NW86 y NW87 fueron menores que en las de otoño y prácticamente no se detectó estructura espacial.

### Estimaciones de la abundancia global y validación cruzada

Las estimaciones de la abundancia global de cigala obtenidas para cada campaña por



los métodos de la media aritmética, media estratificada y kriging resultaron muy similares (Tabla 5.1.2). La máxima diferencia entre los tres métodos fue de 5.2 %, excepto en las campañas G89 y G90, donde la técnica de kriging proporciona estimaciones que son 10 y 34 % más altas, respectivamente.

La validación cruzada realizada (Tabla 5.1.3) indica que las estimaciones obtenidas por kriging no son sesgadas (la media de los residuos estandarizados es siempre menor que 0.04 y muestra una desviación típica entre 1.14 y 1.30 para el modelo esférico y entre 0.86 y 1.10 para el modelo pepita). La media de los residuos es, sin embargo, siempre mayor para el modelo pepita (0.04 - 0.25) que para el modelo esférico (0.0 - 0.14), lo que sugiere que el sesgo de la estimación es mayor cuando no se tiene en cuenta la estructura espacial.

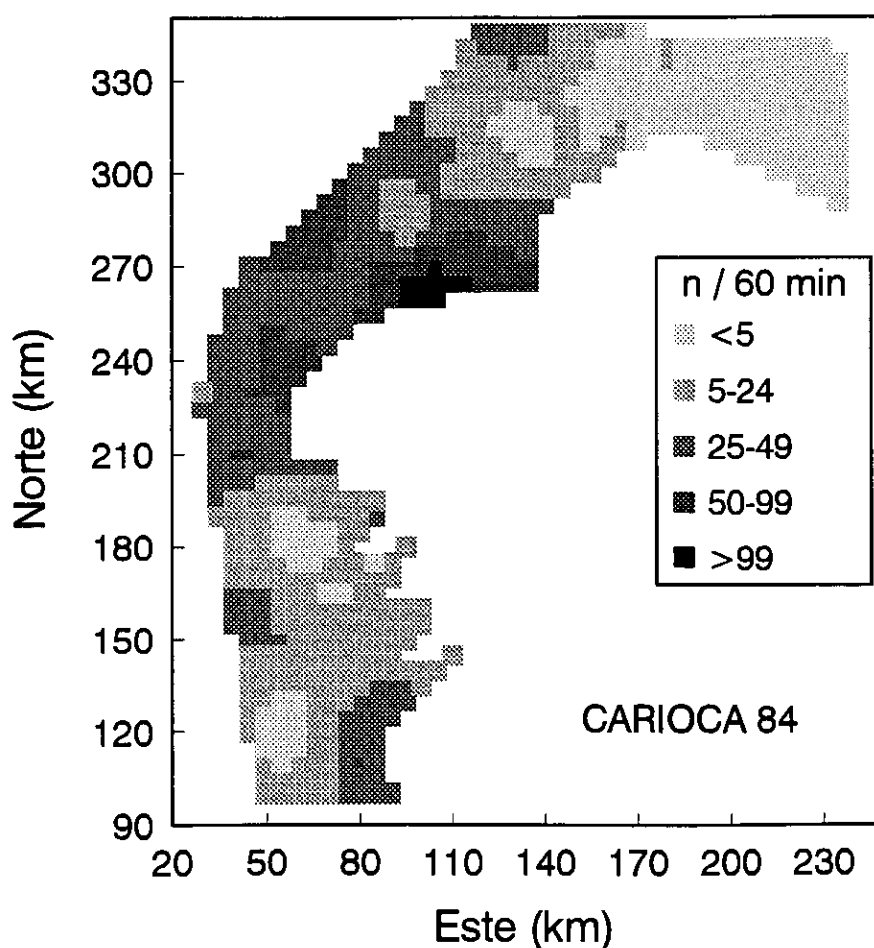


Figura 5.1.7. Distribución espacial de la densidad de cigala. Cartografía obtenida mediante kriging puntual en las campañas realizadas entre 1984 y 1991.

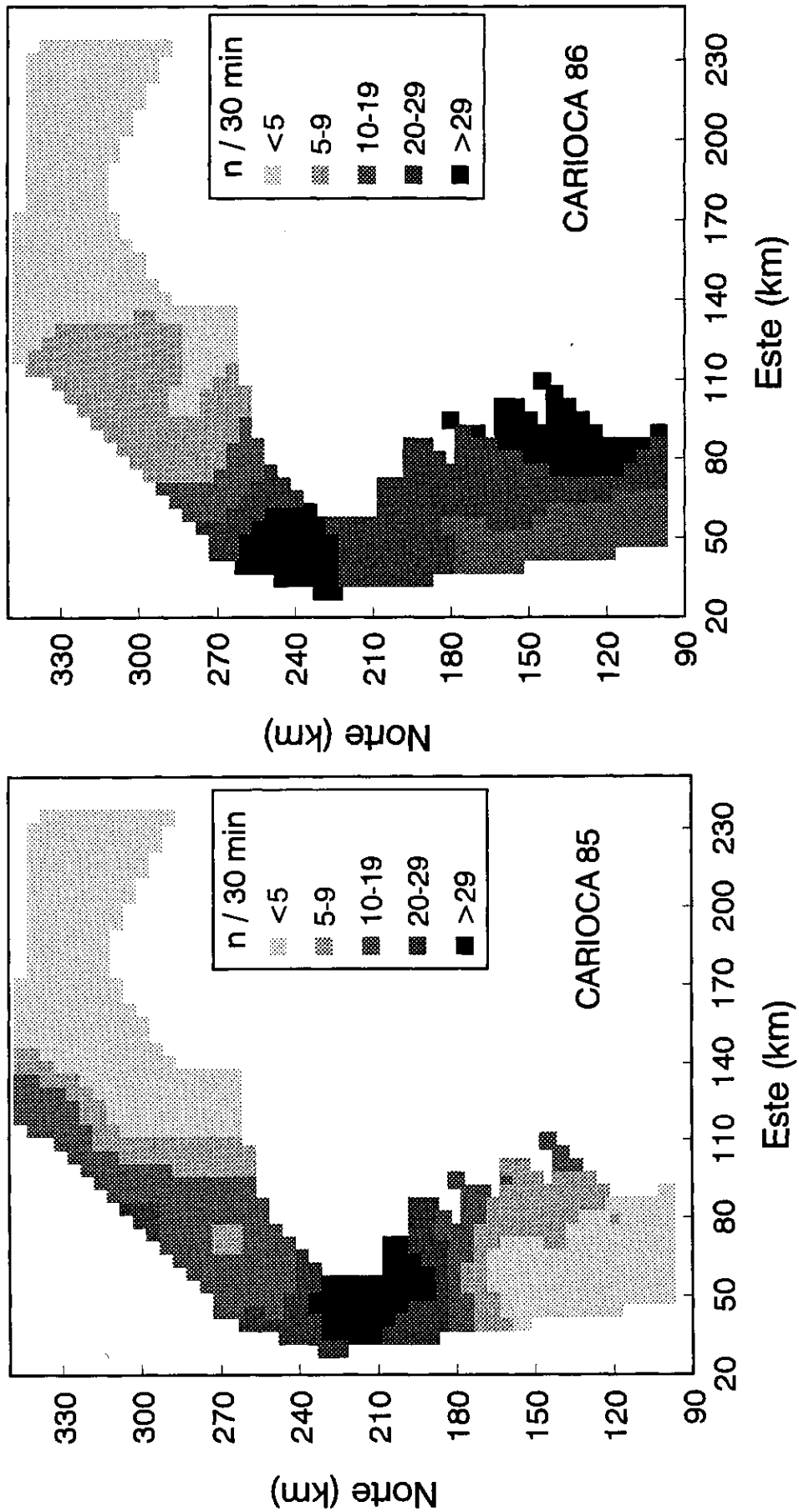


Figura 5.1.7 (continuación)

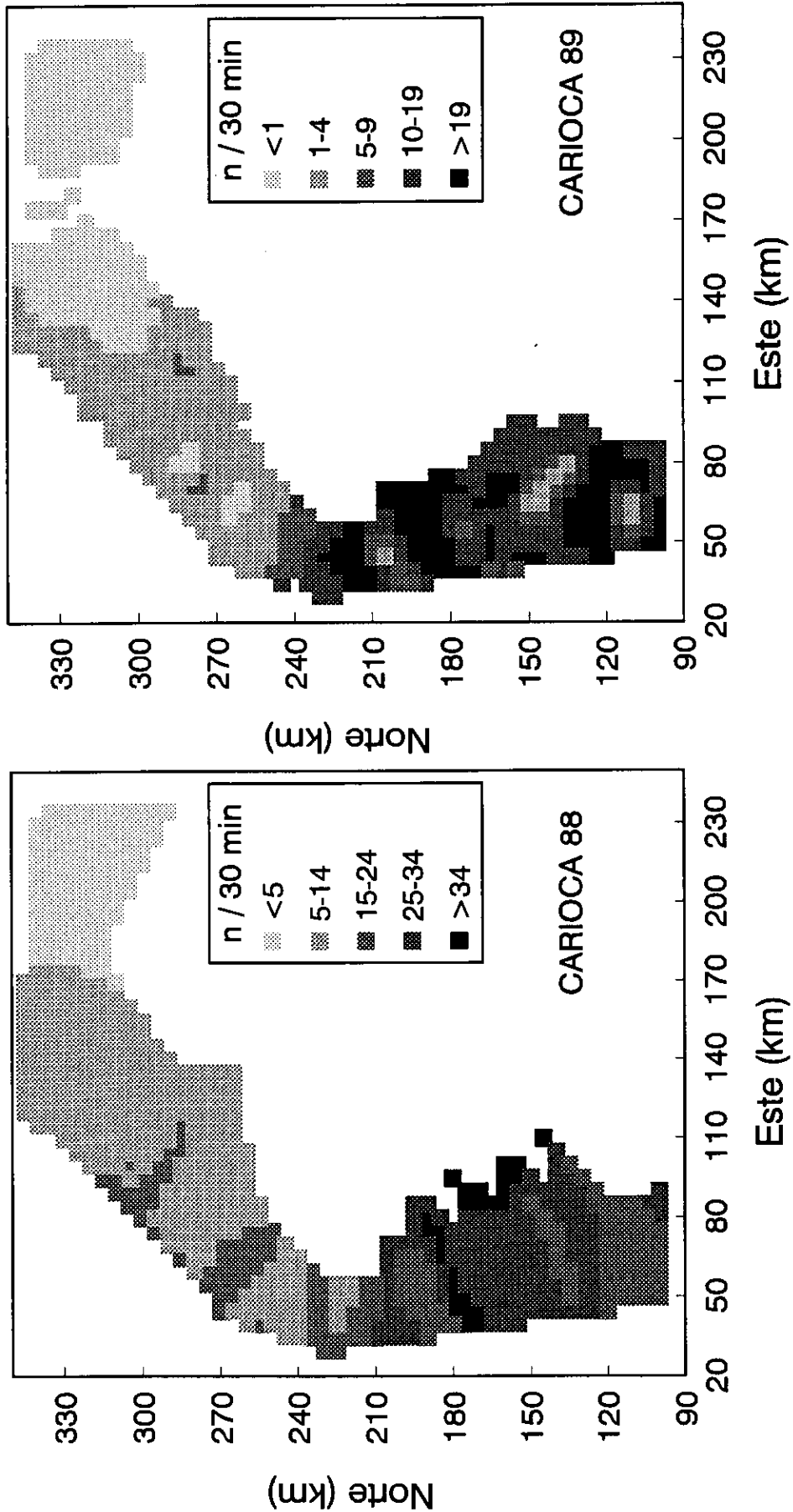


Figura 5.1.7 (continuación)

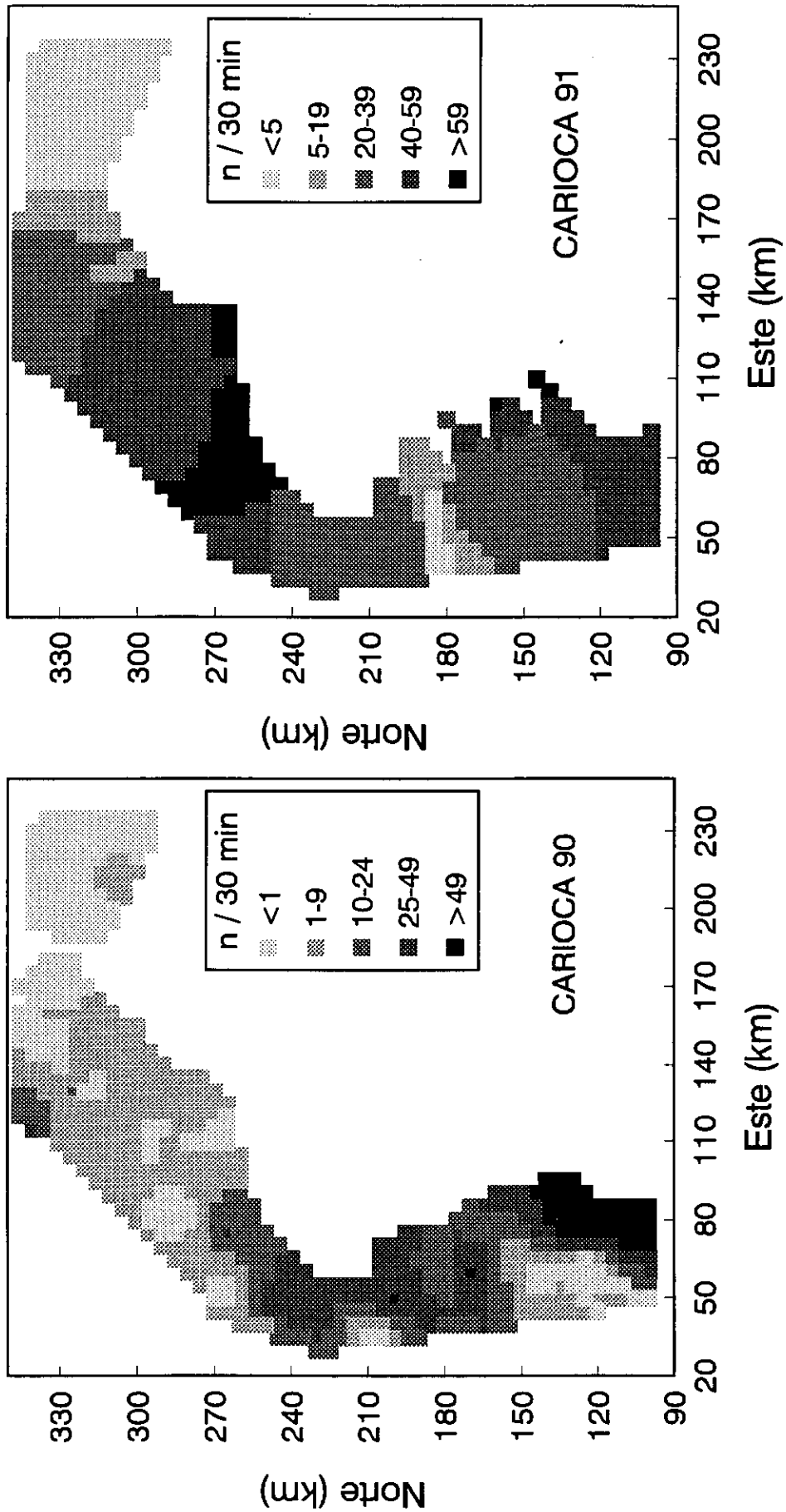


Figura 5.1.7 (continuación)

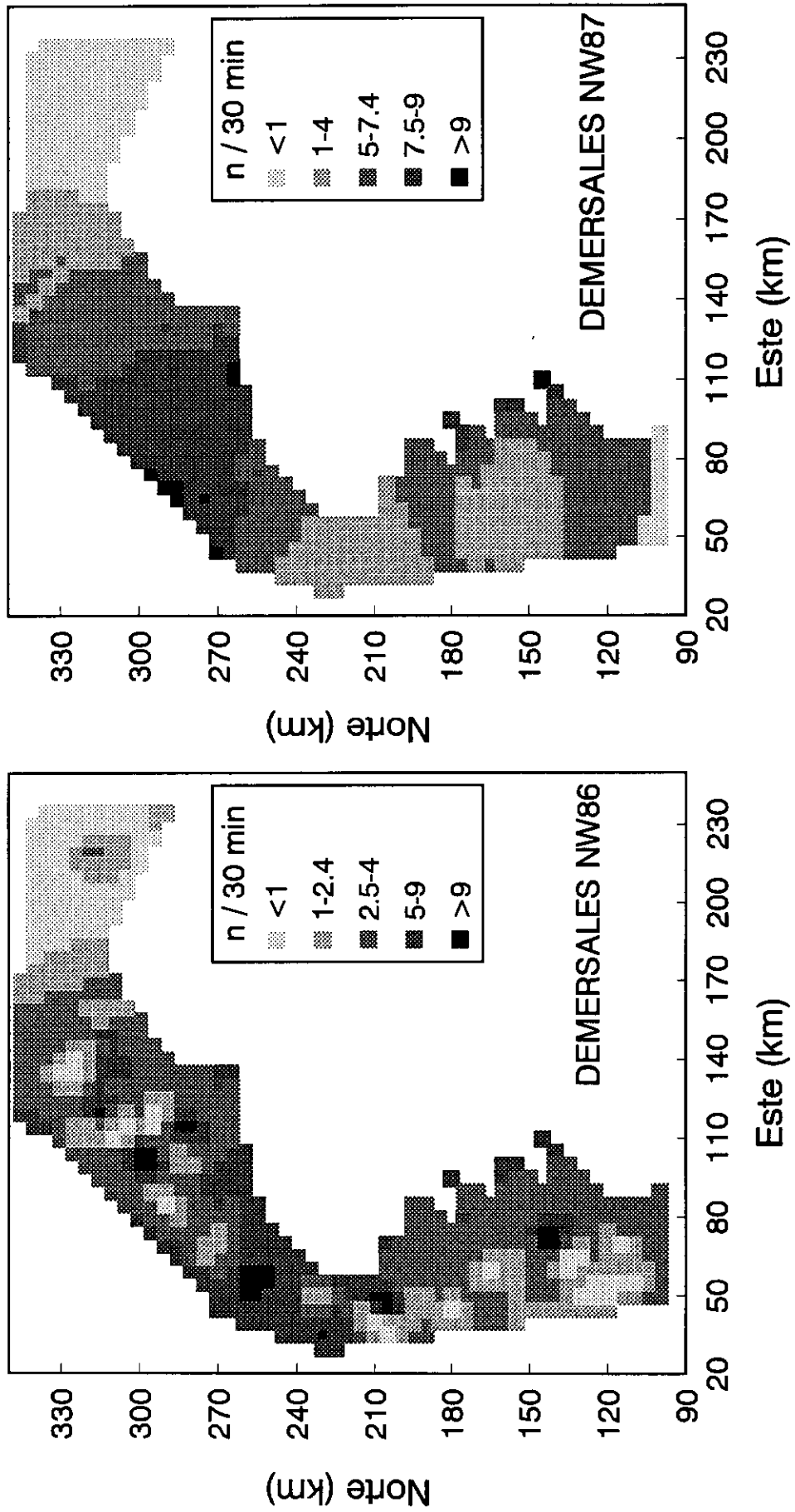


Figura 5.1.7 (continuación)

Tabla 5.1.2. Estimaciones de la abundancia global (número/lance, desviación típica -entre paréntesis-) de cigala obtenidas por los métodos de media aritmética, media estratificada y kriging. La duración de los lances fue de 60 min hasta G84 inclusive y de 30 min en las campañas siguientes. Se indica la diferencia porcentual entre la estimación por kriging y la media aritmética.

| Campaña         | Media aritmética (MA) | Media estratificada | Kriging (K)   | %(K-MA/MA) |
|-----------------|-----------------------|---------------------|---------------|------------|
| Carioca 80      | 24.25 (47.83)         | 13 (26.43)          | --            | --         |
| Carioca 81      | 35.64 (69.38)         | 23 (39.93)          | --            | --         |
| Carioca 82      | 30.41 (62.80)         | 5 (22.78)           | --            | --         |
| Carioca 83      | 14.36 (33.87)         | 15 (34.00)          | --            | --         |
| Carioca 84      | 23.95 (45.70)         | 25 (44.38)          | 24.01 (44.71) | -0.3       |
| Carioca 85      | 8.90 (15.50)          | 9 (15.38)           | 9.35 (13.23)  | 5.1        |
| Carioca 86      | 15.64 (32.03)         | 14 (28.99)          | 14.82 (29.78) | -5.2       |
| Carioca 88*     | 15.71 (30.87)         | 16 (29.07)          | 16.52 (31.83) | +5.2       |
| Carioca 89      | 8.38 (16.47)          | 8 (11.78)           | 9.24 (14.61)  | +10.3      |
| Carioca 90      | 10.93 (22.41)         | 11 (20.94)          | 14.68 (15.46) | +34.3      |
| Carioca 91*     | 33.90 (74.50)         | 33 (71.89)          | 33.51 (76.78) | -1.2       |
| Demersales NW87 | 3.86 (6.30)           | 4 (6.07)            | 3.72 (6.34)   | -3.6       |
| Demersales NW87 | 5.17 (11.82)          | 5 (11.20)           | 5.22 (12.18)  | +1.0       |

\*Modelo pepita de variograma

### 5.1.3.3. Relación de la abundancia de cigala con el sedimento

El contenido en partículas de diámetro menor que 62  $\mu\text{m}$  de las muestras de sedimento recogidas durante las campañas, varía entre 1 y 65 %. La distribución de la fracción fina tiene una organización espacial compleja en la que pueden ser identificadas dos amplias áreas (Fig. 5.1.8), caracterizadas por un contenido relativamente alto (>25 %) de fracción fina en el sedimento: el área de plataforma externa, al sur de Fisterra y a profundidad intermedia, que coincide con la boca de las Rías Baixas, y el área que abarca la zona más profunda de la plataforma externa y el talud superior, comprendida

entre las Islas Sisargas y el Cabo Prior (en el sector de Fisterra-Estaca). Ambas áreas muestran una distribución de la fracción fina en manchas de 10 a 20 km de diámetro. El sedimento del área Estaca-Ribadeo presenta bajos porcentajes de la fracción fina (menos del 20 %), con excepción de la zona situada más al este que presenta fondos más blandos (con un 20 - 30 % de fracción fina).

La cartografía de la fracción fina de las muestras recogidas con la draga "box corer" en un área más restringida (entre Miño y Cabo Prior) coincide en gran medida con la anterior (Fig. 5.1.9) y muestra una zona, situada al sur de Fisterra, entre 80 y 140 m de profundidad, con alta proporción (25 - 75 %) de dicha fracción, y varias zonas al norte de Fisterra conteniendo entre un 25 - 50 % de fracción fina en el sedimento. Aunque la distribución espacial obtenida por los dos métodos de muestreo es muy similar, en general, para una misma zona, los porcentajes de fracción fina

Tabla 5.1.3 . Validación cruzada de las estimaciones puntuales realizadas por kriging. Se indican la media, mediana, desviación típica (DT) y valor máximo (Máx) de los residuos estandarizados [ $Z^*(x_i) - Z(x_i) / \sigma^*(x_i)$ , donde  $\sigma^*(x_i)$  es la varianza de la estima obtenida por kriging] de las estimaciones de las capturas de cigala en cada punto de muestreo basadas en los datos de otras muestras y el modelo del variograma (esférico o efecto pepita).

| Campaña | Variograma esférico |         |       |       | Variograma efecto pepita |         |       |       |
|---------|---------------------|---------|-------|-------|--------------------------|---------|-------|-------|
|         | Media               | Mediana | DT    | Máx.  | Media                    | Mediana | DT    | Máx.  |
| G84     | -0.021              | 0.143   | 1.148 | -4.71 | -0.014                   | 0.209   | 0.875 | -3.98 |
| G85     | -0.001              | 0.087   | 1.137 | -5.59 | 0.001                    | 0.251   | 0.855 | -4.08 |
| G86     | -0.003              | 0.184   | 1.141 | -4.94 | -0.001                   | 0.145   | 0.925 | -4.17 |
| G88     | --                  | --      | --    | --    | 0.024                    | 0.150   | 1.006 | -5.06 |
| G89     | -0.029              | 0.000   | 1.297 | -5.32 | -0.009                   | 0.042   | 1.100 | -4.42 |
| G90     | -0.040              | 0.044   | 1.250 | -4.64 | -0.017                   | 0.122   | 0.990 | -5.01 |
| G91     | --                  | --      | --    | --    | -0.016                   | 0.287   | 1.018 | -5.87 |
| NW86    | -0.029              | 0.195   | 1.026 | -3.42 | -0.021                   | 0.205   | 0.995 | -3.46 |
| NW87    | --                  | --      | --    | --    | 0.026                    | 0.294   | 1.001 | -4.97 |

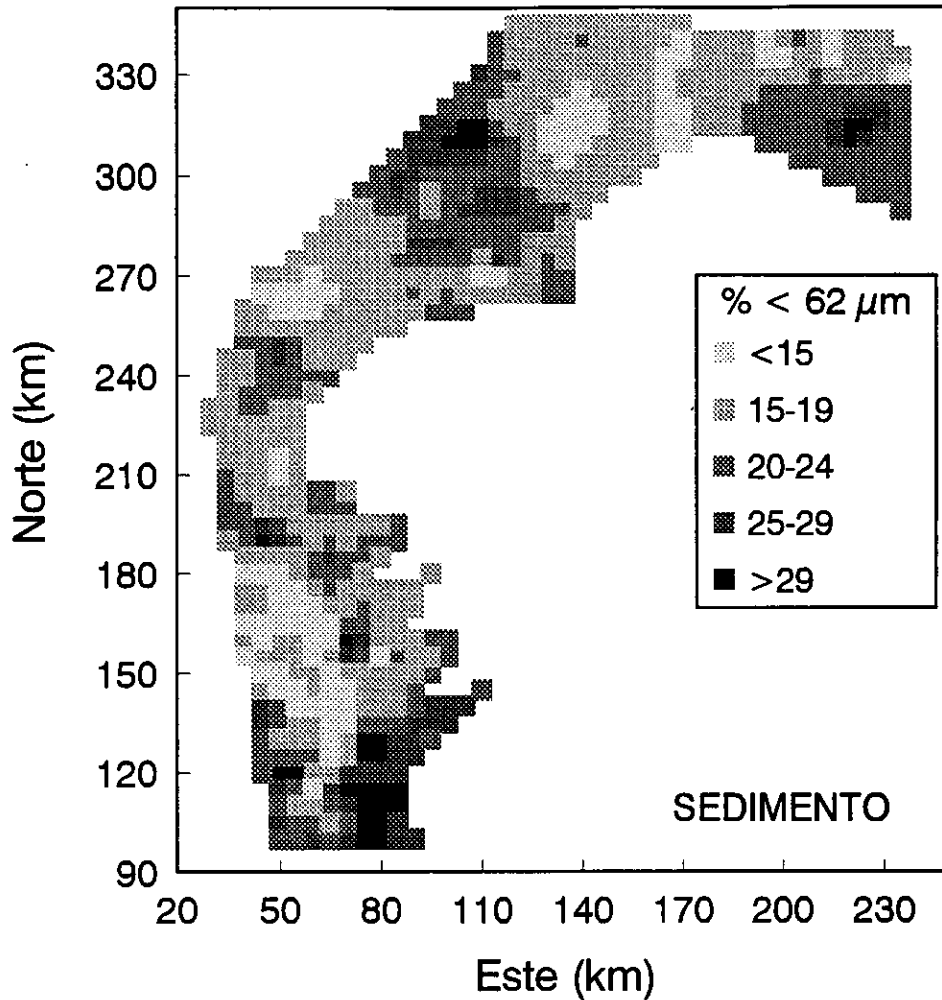


Figura 5.1.8. Cartografía del contenido en fracción fina (partículas de tamaño  $<62 \mu\text{m}$ ) del sedimento, en la plataforma y borde superior del talud de Galicia, obtenida por kriging puntual a partir de muestras recogidas con colector cilíndrico en las campañas de 1981 a 1987.

correspondientes a las muestras recogidas con colector cilíndrico son ligeramente inferiores a las de box corer, debido probablemente al lavado de la muestra durante el virado del lance.

La correlación entre la densidad de cigala (número de individuos por lance) y la fracción fina del sedimento correspondiente a la muestra obtenida con colector cilíndrico en dicho lance fue analizada separadamente para cada una de las campañas G81 a NW87 y no resultó significativa (coeficiente de correlación lineal de Pearson,



$P > 0.1$ ), con excepción de la campaña G81 ( $r = 0.52$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 5.1.10). Sin embargo, las zonas de distribución de cigala, en la plataforma y talud de Galicia, coinciden, a media escala, con las áreas que contienen entre un 20 - 65 % de partículas menores de  $62 \mu\text{m}$  en el sedimento.

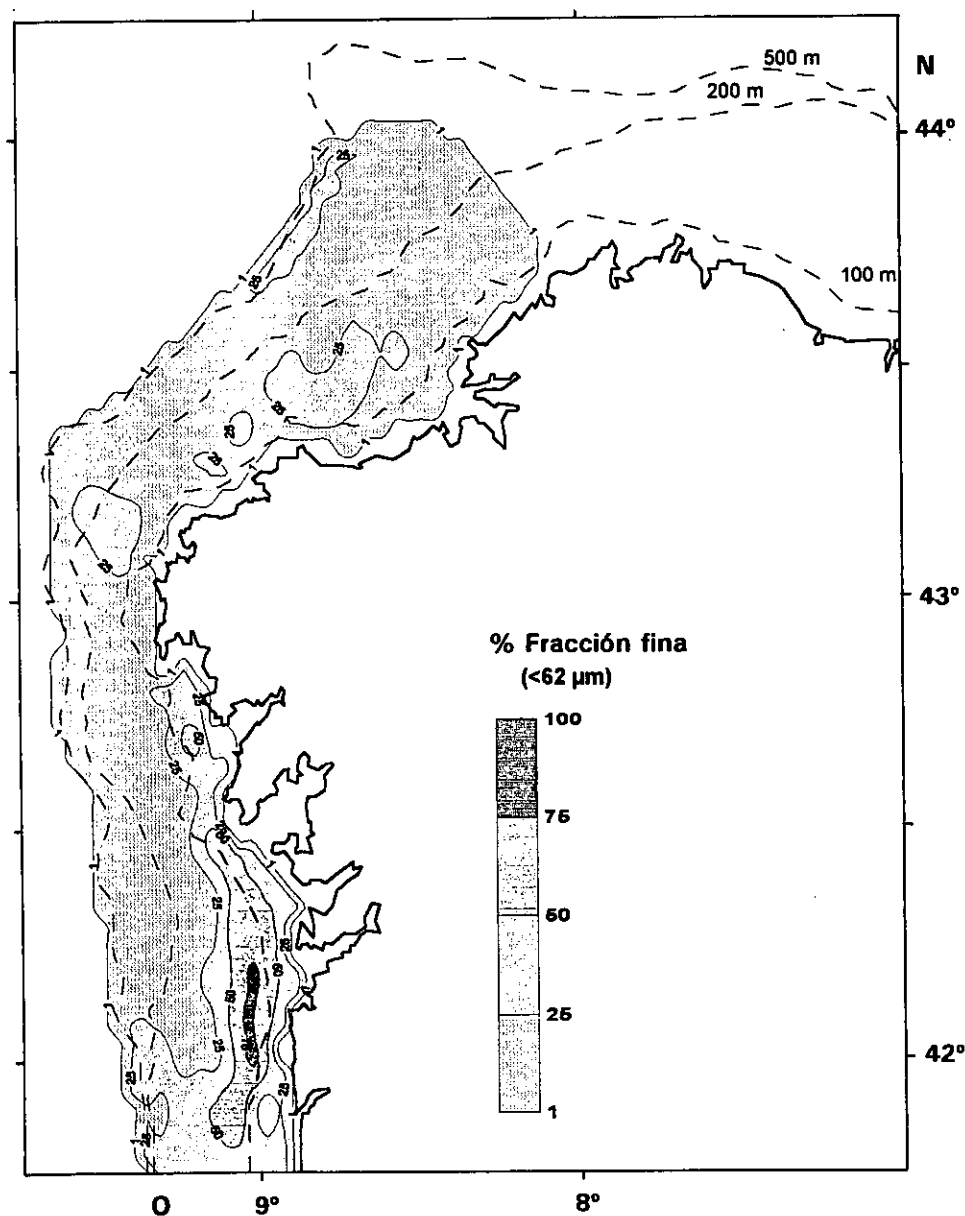


Figura 5.1.9. Cartografía del contenido en fracción fina (partículas de tamaño  $< 62 \mu\text{m}$ ) del sedimento, en el margen noroeste de Galicia, obtenida por kriging puntual a partir de muestras recogidas con una "box corer" tipo Bouma en 1984, 1985 y 1986 (Rey *et al.*, 1989; E. López-Jamar, comunicación personal).

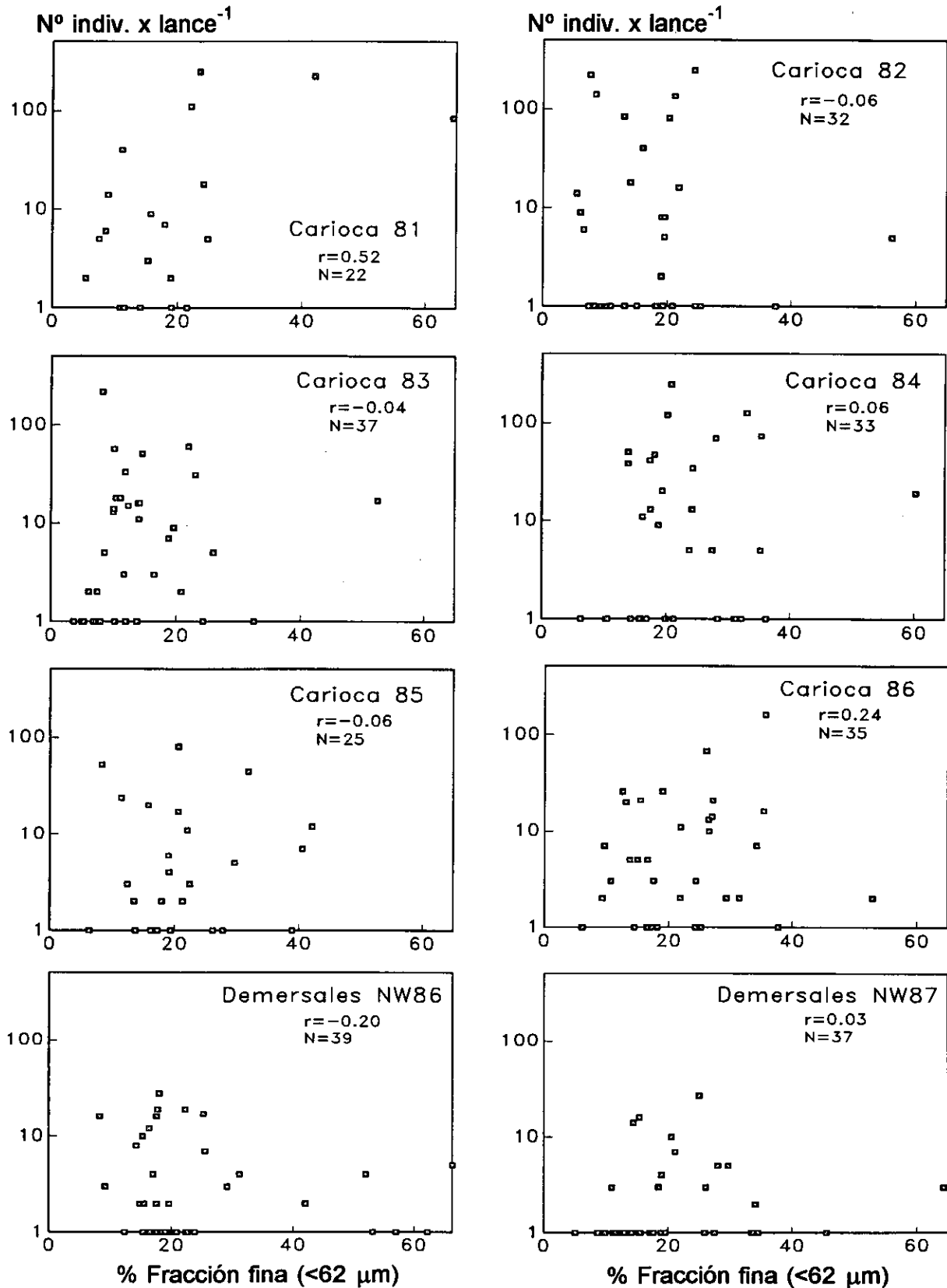


Figura 5.1.10. Relación entre la densidad de cigala [ $\log(\text{ind.}+1/\text{lance})$ ] y la fracción fina del sedimento para las campañas realizadas desde 1981 a 1987. Se indica el coeficiente de correlación ( $r$ ) para cada campaña ( $P > 0.1$  en todos los casos, excepto Carioca 81,  $P < 0.01$ ) y el número de lances en que se recogieron muestras de sedimento con colector cilíndrico ( $N$ ).

## 5.2. Reproducción

### 5.2.1. Introducción

La reproducción en los crustáceos es un proceso complejo y clave dentro de la estrategia biológica, que se interrelaciona con otros aspectos biológicos, como crecimiento, comportamiento y alimentación y depende de diversos factores ambientales (Aiken & Waddy, 1980; Sastry, 1983; Conan, 1985b). Existe una extensa literatura sobre los distintos aspectos biológicos de la reproducción de la cigala en diferentes áreas (véanse las revisiones de Figueiredo & Thomas, 1967a; Farmer, 1975 y Sardá, 1995), aunque los mecanismos fisiológicos y ambientales que regulan el ciclo reproductivo permanecen en su mayor parte desconocidos.

La cigala presenta dimorfismo sexual. Las diferencias entre los sexos se manifiestan externamente por la posición de las aberturas genitales (se sitúan en la base del quinto par de pereiópodos en el macho y en la base del tercero en la hembra), por la presencia de una espermateca en la hembra, y por la modificación de la forma del primer par de pleópodos que son apéndices rígidos en el macho y más finos y flexibles y provistos de sedas ovígeras en la hembra (Fig. 5.2.1).

La biología reproductiva de las hembras de cigala sigue un ciclo periódico que comprende los sucesos secuenciales de maduración gonadal, muda, copulación, fertilización, puesta e incubación de los huevos hasta la eclosión de las larvas. La reproducción en las hembras presenta una importante variabilidad a lo largo del amplio rango de distribución geográfica de la especie, que se manifiesta en la talla de madurez sexual, duración de la maduración gonadal, época de puesta y duración de la incubación (Figueiredo & Thomas, 1967b). Por el contrario, los machos no muestran un ciclo marcado y la espermatogénesis ocurre a lo largo de todo el año, aunque tienen un período de mayor actividad desde el final del otoño hasta el principio del verano (Figueiredo & Ferreira Barraca, 1963; Figueiredo & Thomas, 1967a; Farmer, 1974b).

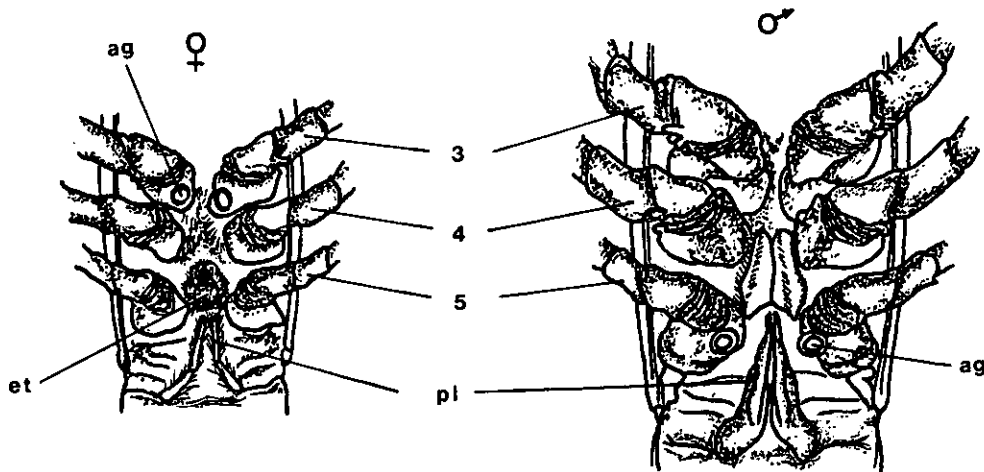


Figura 5.2.1. Diferencias sexuales externas de machos y hembras de cigala (ag: aberturas genitales; et: espermateca; pl: primer par de pleópodos; 3, 4, 5: tercer, cuarto y quinto par de pleópodos).

La madurez sexual de la cigala, como en otros decápodos, conlleva la existencia de procesos fisiológicos (capacidad de producción de gametos) y funcionales (capacidad de copulación e inseminación de las hembras) (Aiken & Waddy, 1980) que, como se ha demostrado en otras especies, pueden estar o no coordinados (Conan & Comeau, 1986; Dawe *et al.*, 1991; Comeau & Conan, 1992; González-Gurriarán & Freire, 1994). La estacionalidad y duración del desarrollo de la maduración de los ovarios presenta variabilidad geográfica. En este sentido, la flexibilidad del sincronismo de la maduración con los otros sucesos involucrados en el ciclo reproductivo, da lugar a ciclos de periodicidad anual o bienal (Farmer, 1975; Conan, 1978; Chapman, 1980; Redant, 1987; Briggs, 1988; Sardá 1991). Por otra parte, en algunas áreas, presenta gran importancia en la periodicidad reproductiva de la cigala, la reabsorción de ovocitos (Bailey, 1984), fenómeno ligado a la talla de los individuos (Morizur, 1981a; Figueiredo, 1982).

La copulación tiene lugar entre machos en intermuda y hembras que han mudado recientemente (Farmer, 1974b). La copulación y la puesta están separadas temporalmente, ya que los espermatozoides son almacenados por la hembra en un

receptáculo seminal, la espermateca (Tavares & Secretan, 1993), hasta el momento de la fertilización de los ovocitos, que sucede externamente, después de que éstos hayan pasado a través de los oviductos.

Las hembras maduras de cigala incuban los huevos bajo el abdomen por un período de varios meses, en el curso del cual pasan por distintas fases de desarrollo embrionario, que han sido descritos considerando el tamaño, color y apariencia del huevo y estado de desarrollo del embrión (Figueiredo & Ferreira Barraca, 1963; Dunthorn, 1967; Fontaine & Warluzel, 1969). El período de incubación varía en las distintas áreas geográficas, desde 6-7 meses en aguas del Adriático y Portugal (Karlovac, 1953; Figueiredo & Ferreira Barraca, 1963; Figueiredo, 1965) hasta 12-13 meses en aguas de Islandia y Faeroes (Andersen, 1962; Nicolajsen & Eiríksson, 1990; Eiríksson, 1993). La duración de la incubación condiciona, obviamente, la periodicidad del ciclo reproductivo y el intervalo entre puestas.

La fecundidad es la medida del potencial reproductivo de una especie en particular, y en este sentido es un término amplio que admite numerosas definiciones, en función de los objetivos propuestos y de las posibilidades de los métodos de investigación empleados (Kartas & Quignard, 1984). Así, se puede definir 1) la fecundidad individual (número de ovocitos maduros presentes en el ovario inmediatamente antes de la puesta o de embriones en una puesta), 2) la correspondiente a un período reproductivo (ya sea anual o bienal) y 3) la fecundidad absoluta (número de ovocitos o embriones que un individuo produce durante toda su vida). La determinación de la fecundidad es esencial en el estudio de la dinámica de poblaciones explotadas pues es el parámetro que enlaza la población y el reclutamiento.

Un método de determinación de la fecundidad consiste en la cuantificación de los productos sexuales (espermatozoides y ovocitos), pero su complejidad técnica restringe la aplicación de este método (Aboussouan & Lahaye, 1979). Por este motivo, la fecundidad suele determinarse con otros criterios. En el caso de la cigala, la

fecundidad se ha definido a partir del cómputo de los ovocitos en el ovario maduro (Thomas, 1964; Fontaine & Warluzel, 1969; Morizur & Rivoalen, 1982), del número de huevos fecundados o embriones (Eiriksson, 1970b; Farmer, 1974b; Chapman & Ballantyne, 1980) y del número de huevos que llegan a las fases de pre- o eclosión (Morizur *et al.*, 1981; Figueiredo *et al.*, 1982). La estimación de la fecundidad a partir del contenido de los ovarios y/o del número de huevos en distintos estadios permite evaluar la pérdida de huevos que tiene lugar durante la incubación (Figueiredo & Nunes, 1965; Morizur, 1981b; Morizur *et al.*, 1981; Figueiredo *et al.*, 1982).

### 5.2.2. Material y métodos

#### 5.2.2.1. Muestreos biológicos. Análisis de las muestras en laboratorio

Desde octubre de 1991 a noviembre de 1992 se realizaron mensualmente (excepto en marzo de 1992) muestreos biológicos de cigala (Tabla 5.2.1) con el fin de analizar la

Tabla 5.2.1. Número de machos y hembras de cigala, correspondientes a capturas comerciales desembarcadas por la flota de arrastre de A Coruña, muestreados biológicamente en el laboratorio desde octubre de 1991 a noviembre de 1992 (en marzo no se realizaron muestreos biológicos de cigala y en septiembre se incluyen los ejemplares muestreados durante la campaña de prospección pesquera Carioca 92).

| Mes    | Machos | Hembras |
|--------|--------|---------|
| Oct 91 | 77     | 45      |
| Nov    | 208    | 122     |
| Dic    | 328    | 211     |
| Ene 92 | 256    | 105     |
| Feb    | 171    | 73      |
| Mar    | --     | --      |
| Abr    | 229    | 192     |
| May    | 177    | 170     |
| Jun    | 173    | 145     |
| Jul    | 103    | 99      |
| Ago    | 129    | 174     |
| Sep    | 177    | 117     |
| Oct    | 124    | 85      |
| Nov    | 159    | 100     |
| Total  | 2311   | 1638    |

morfometría y la reproducción. Las muestras mensuales se obtuvieron de los desembarcos comerciales de la flota de arrastre de A Coruña y se trasladaron al laboratorio, donde se analizaron y diseccionaron en fresco. A pesar de las limitaciones intrínsecas del muestreo de capturas comerciales (tales como la no disponibilidad de determinadas tallas, elevados precios de las muestras, etc.) se pretendió en cada uno abarcar el mayor rango de tallas posible y tener una muestra amplia de hembras, para obtener datos sobre el ciclo reproductivo y la fecundidad. Se muestrearon un total de 3949 ejemplares (2311 machos y 1638 hembras), de los que se tomaron los datos que se citan a continuación (Fig. 5.2.2) (de los ejemplares dañados, con roturas o evidencia de regeneración de las quelas, sólo se tomaron los datos no afectados por dichas deficiencias). Los parámetros morfométricos se tomaron con un calibre digital (precisión 0.01 mm) y el peso húmedo con precisión 0.01 g.

-Sexo.

-Longitud del cefalotórax (LC), medida desde el margen posterior de la órbita del ojo hasta el borde posterior del cefalotórax.

-Longitud total (LT), medida desde el extremo del rostro hasta el borde del telson, excluyendo las sedas.

-Peso húmedo (PH).

-Anchura del 2º segmento abdominal (AABD) en las hembras.

-Longitud del primer pleópodo (LPLE) en los machos.

-Morfología de los quelípedos o quelas, distinguiendo, según la dentición del dactilo, la pinza fina o cortadora y la gruesa o trituradora.

-Longitud del propodio de los quelípedos izquierdo y derecho (LQI y LQD, respectivamente), desde el punto de articulación con el carpo hasta el extremo de la quela.

-Anchura del propodio de los quelípedos izquierdo y derecho (AQI y AQD, respectivamente), considerada perpendicularmente al eje longitudinal del propodio e inmediatamente anterior a la base de articulación del dactilo.

-Estado de intermuda (EI). Se determinó apreciando la dureza del caparazón. Se

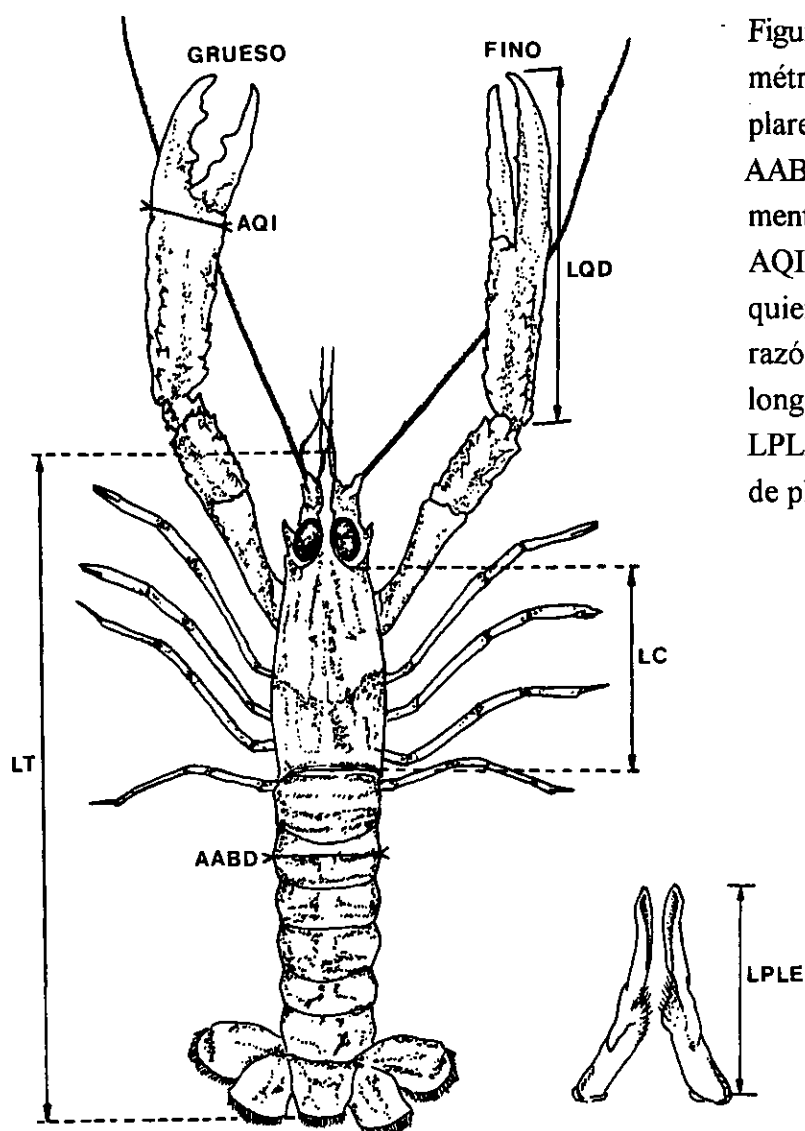


Figura 5.2.2. Parámetros morfológicos obtenidos de los ejemplares de cigala muestreados. AABD, anchura del segundo segmento abdominal en hembras; AQI, anchura del quelípedo izquierdo; LC, longitud del caparazón; LT, longitud total; LQD, longitud del quelípedo derecho; LPLE, longitud del primer par de pleópodos (en machos).

consideró una escala macroscópica de menor a mayor resistencia de las regiones laterales del caparazón a la presión ejercida por los dedos (EI 1: caparazón muy blando, EI 2: blando, EI 3: duro y EI 4: muy duro).

-Presencia de gastrolitos [estructuras calcificadas, localizadas a ambos lados de la parte anterior del estómago, que son utilizadas como reserva de calcio para la formación del nuevo exoesqueleto tras la ecdisis (Farmer, 1973; Phillips *et al.*, 1980; Sardá & Cros, 1984)], considerando los grados de calcificación:

0: Ausencia de gastrolitos calcificados.

1: dos placas calcáreas muy finas a ambos lados de la pared estomacal.



2: gastrolitos muy calcificados, aunque delgados y poco consistentes.

3: gastrolitos en forma de botones gruesos y consistentes.

-Estado de desarrollo de los ovarios (EM), según la siguiente escala macroscópica de maduración, basada en el color y la forma de las gónadas en fresco (adaptada de Thomas, 1964; Symonds, 1972 y Farmer, 1974b):

1: Inmaduro. Ovarios muy delgados, filiformes y de color blanco. Corresponde a aquellas hembras que aún no han alcanzado la madurez sexual.

2: Ovarios de color marfil a beige, con las prolongaciones anteriores poco desarrolladas.

3: Ovarios de color verde claro, cuyos lóbulos anteriores se extienden a cada lado del estómago.

4: Maduro. Ovarios de color verde oscuro a negro, muy desarrollados ocupando toda la cavidad del cefalotórax y parte del abdomen. Gónadas visibles a través del caparazón.

5: Postpuesta o reabsorción, en el caso de hembras ovadas o no ovadas, respectivamente. Gónadas de color beige moteadas de ovocitos verdes residuales.

-Presencia de huevos en el abdomen de las hembras (hembras ovadas). En este caso se determinó el estadio de desarrollo embrionario y la fecundidad, como se describe posteriormente.

-Presencia de espermátforo en la espermateca, que es fácilmente reconocible (sin medios ópticos especiales) mediante una incisión en la espermateca.

El criterio seguido para la estimación de la fecundidad de la cigala fue el de contabilizar el número total de huevos adheridos a los pleópodos, en distintas etapas del desarrollo embrionario. Se utilizaron las hembras ovadas de cigala procedentes de los muestros biológicos. Se separó el abdomen (con los huevos adheridos a los pleópodos) de aquellas que no presentaban daños, roturas ni pérdidas aparentes de huevos. Las muestras se fijaron individualmente en alcohol de 70°. Estas muestras se utilizaron para el cómputo del número de huevos y determinación del estadio de

incubación. En el caso de las hembras ovadas con aspecto de haber sufrido abrasión y pérdida de huevos se fijó (solamente en algunos casos) una submuestra de huevos para ser utilizada en la determinación del estadio de desarrollo embrionario. Se utilizaron en total 121 hembras para la estimación del número de huevos y 157 para determinación de estadios embrionarios. Antes de proceder al cómputo del número total de huevos, se realizó una cuidadosa separación de los huevos de los pleópodos y abdomen y se determinó el estadio de incubación.

Los huevos se depositaron, una vez separados de los pleópodos, en una placa Petri y se contaron sobre un fondo oscuro. El tamaño de los huevos (de aproximadamente 1 mm de diámetro) permite su manipulación a simple vista sin necesidad de lupa binocular. Se contaron todos los huevos de las muestras de hembras ovadas, sin realizar fracciones o submuestreos.

La determinación del estadio de desarrollo embrionario se efectuó con lupa binocular a 30 aumentos, basándose en el grado de desarrollo del embrión en el huevo. Con luz incidente el embrión aparece en la superficie del huevo con un aspecto blanquecino que contrasta con el amarillo del vitelo y se puede identificar fácilmente el estadio de desarrollo. Se adoptó una escala de cinco estadios de desarrollo embrionario, basándose en Fontaine & Warluzel (1969), agrupando cada uno fases graduales de desarrollo (Fig. 5.2.3).

-Estadio I: Comprende las fases que van desde un huevo ocupado totalmente por vitelo y el primer estadio embrionario visible, que es una placa germinativa, hasta el estadio nauplius y metanauplius.

-Estadio II: Embrión en estadio metanauplius desarrollado. Este estadio se caracteriza porque el extremo de la placa abdominal forma una furca que no supera los lóbulos ópticos. En la fase posterior de este estadio, tiene lugar la aparición de un débil arco pigmentario en la periferia de los lóbulos ópticos.

-Estadio III: Presencia de segmentación del abdomen, la extremidad de la furca

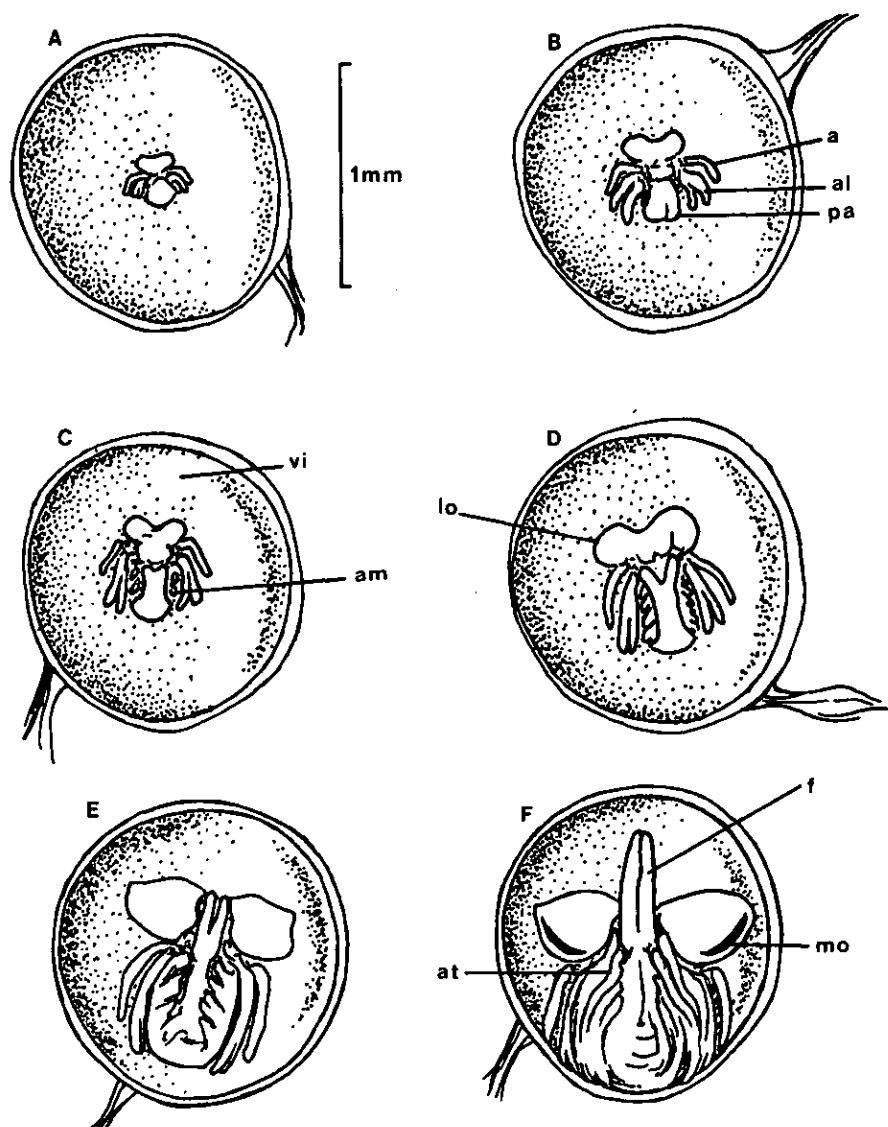


Figura 5.2.3. Estadios de desarrollo embrionario del huevo de cigala. A-D, estadio I; E, estadio II; F, estadio III; a, antena; al, anténula; am, apéndices metanauplius; at, apéndices torácicos; f, furca; lo, lóbulos ópticos; mo, mancha ocular; pa, placa abdominal; vi, vitelo.

sobrepasa ya los lóbulos ópticos, las manchas oculares están desarrolladas y los apéndices torácicos alcanzan la base de los lóbulos ópticos.

-Estadio IV: Corresponde a fases embrionarias con las características del estadio III mucho más desarrolladas. Así, los apéndices torácicos están muy desarrollados y recubren casi totalmente el abdomen y la furca sobrepasa la mitad del espacio vitelino intercalado entre los extremos del embrión.

-Estadio V: Estadio de preeclusión, en el que se aprecian los rasgos de la

primera fase larvaria de prezoa.

Para el análisis de la pérdida de huevos a lo largo de la incubación se agruparon las muestras de hembras ovadas en tres fases de desarrollo embrionario: I, II y III+. La fase III+ agrupa aquellas fases embrionarias con diverso grado de segmentación abdominal y torácica, pero en las que no se ha producido todavía eclosión de huevos (incluye a los estadios III y IV, etapa inmediatamente previa a la preeclosión). Los ejemplares con huevos en estadio V presentaban ya eclosión parcial, por lo que no fueron incluidos en los análisis de determinación de la fecundidad.

#### 5.2.2.2. Serie temporal de muestreos de capturas comerciales

Desde 1980 se viene desarrollando un programa regular de muestreo de tallas de cigala por sexo (con anotación en su caso de las hembras ovadas), en el puerto de A Coruña, con periodicidad mensual y siguiendo una metodología estratificada aleatoria (considerando como estratos las categorías comerciales, y siendo buques y fechas de muestreo aleatorios cada mes). La medida estándar de talla es la longitud de caparazón (LC) y se realiza con un calibre, al milímetro inferior. En la Tabla 5.2.2 se presenta el número de buques y ejemplares muestreados en el período 1981-1994.

Las muestras de las distintas categorías comerciales de cada buque se ponderaron a la captura en peso respectiva de dichas categorías, para obtener la distribución de tallas por sexo de la captura del buque muestreado. Para ello se empleó la relación talla-peso,  $\text{Peso} = 0.000428 \cdot \text{LC}^{3.1577}$  (Fariña, 1984). La distribución de tallas, obtenida de la suma de las distribuciones de los barcos muestreados durante un mes, se extrapola a los desembarcos totales en el área realizados en dicho mes, para obtener la distribución mensual de tallas por sexo. Finalmente, de la suma de éstas, se obtuvo la distribución de tallas por sexo de la captura anual. Los mismos pasos se siguieron para obtener la representación mensual y anual de las hembras ovadas. A partir de las citadas distribuciones se calcularon la proporción de sexos y hembras ovadas.

Tabla 5.2.2. Resumen anual del número de buques (unidades de muestreo) y ejemplares de cigala, machos y hembras, muestreados mensualmente en el puerto de A Coruña desde 1981 a 1994.

| Año  | Buques | Machos | Hembras |
|------|--------|--------|---------|
| 1981 | 45     | 2511   | 1193    |
| 82   | 62     | 3912   | 3133    |
| 83   | 40     | 3458   | 2367    |
| 84   | 13     | 1104   | 557     |
| 1985 | 13     | 918    | 606     |
| 86   | 35     | 1844   | 1303    |
| 87   | 24     | 772    | 588     |
| 88   | 37     | 1767   | 582     |
| 89   | 54     | 3321   | 2324    |
| 1990 | 70     | 3583   | 2952    |
| 91   | 73     | 4392   | 2979    |
| 92   | 73     | 4058   | 1863    |
| 93   | 73     | 3847   | 2016    |
| 94   | 99     | 7743   | 5146    |

Se analizaron las series temporales de las variables siguientes: 1) proporción de hembras ovadas para cada mes, sobre el total de hembras mayores de 25 mm de LC [en tallas menores, no aparecieron generalmente hembras ovadas en los desembarcos y la proporción de hembras menores de 25 mm de LC con respecto al total de hembras fue muy baja (en el período 1981-1994 fue menor que el 1 %, con excepción de 6 meses en los que dicha proporción representó entre 1 - 3 %)], y 2) proporción de hembras sobre el total de la población (la proporción de hembras es un indicador de su comportamiento y actividad fuera de las madrigueras y se halla estrechamente relacionada con el ciclo reproductivo, ya que durante la incubación las hembras tienden a permanecer en el interior de las madrigueras, mientras que los machos no presentan ritmos estacionales de actividad tan marcados).

Se consideró el período comprendido entre enero de 1981 y diciembre de 1991 (132 meses), en el que existían datos mensuales disponibles de las dos variables, recopilados durante los muestreos de tallas en puerto. Para aquellos meses en que se carecía de datos por falta de muestreos (23 casos), se realizó una interpolación entre

los valores adyacentes.

### 5.2.2.3. Análisis de datos

#### Talla de madurez sexual de hembras

La talla de madurez sexual se ha definido como la longitud de caparazón (LC) en la que el 50 % de las hembras alcanzan la madurez siguiendo un criterio determinado. Se aplicaron los siguientes indicadores de madurez a las hembras de cigala analizadas en los muestreos biológicos:

- Presencia de espermátforo en la espermateca.
- Presencia de huevos en el abdomen y condición de los ovarios en hembras no ovadas. Se han considerado hembras inmaduras a las hembras no ovadas con  $EM = 1$ , y hembras maduras a las hembras ovadas o las no ovadas con  $EM > 1$ .

Los datos morfométricos no se han utilizado en el estudio de la madurez sexual, ya que los ejemplares muestreados de tallas inferiores a la de madurez, obtenida con los criterios anteriores, resultaron insuficientemente representados.

La relación entre madurez sexual (empleando tanto el criterio de presencia de espermátforo como el de desarrollo gonadal y presencia de huevos) y talla se describió mediante una regresión logística:

$$\text{Probabilidad (Madurez)} = \exp (B_0+B_1 \cdot LC) / [1 + \exp (B_0+B_1 \cdot LC) ]$$

donde  $B_0$  y  $B_1$  son parámetros a estimar. La talla de madurez (correspondiente a  $\text{Prob (Madurez)} = 0.5$ ) se estima como:

$$LC (\text{Prob} = 0.5) = -B_0/B_1$$

El ajuste de la regresión logística se realizó por máxima verosimilitud empleando el algoritmo SIMPLEX.

### Análisis de la serie temporal de muestreos de capturas comerciales

Las variables obtenidas de los muestreos de capturas comerciales (proporción de hembras sobre el total de la población y proporción de hembras ovadas sobre el total de hembras maduras) se sometieron a diferentes métodos de análisis de series temporales. En primer lugar, se calculó la función de autocorrelación para cada una de las variables. Se realizó un análisis preliminar de las variables no transformadas para determinar la existencia de estacionalidad y un análisis posterior de las variables transformadas mediante un ajuste estacional aditivo de 12 meses, para determinar la existencia de ciclos multianuales (el análisis previo de las variables sin transformar indica la existencia de una periodicidad anual). En segundo lugar, se calculó la función de correlación cruzada entre ambas variables, sin transformar y transformadas.

### Fecundidad

La fecundidad ( $F$ , número de huevos) puede expresarse como una función alométrica de la talla corporal ( $LC$ , longitud del cefalotórax en mm), mediante el modelo  $F = a \cdot LC^b$ , donde  $a$  y  $b$  son la ordenada en el origen y pendiente, respectivamente (Somers, 1991). Aunque son varios los modelos de regresión utilizados de forma general para analizar la relación entre fecundidad y talla corporal en crustáceos y todos presentan una eficiencia similar, el modelo alométrico, empleado en este estudio, presenta la ventaja, sobre otros modelos de regresión, de que la transformación logarítmica de la ecuación alométrica ( $\log_{10}F = \log_{10}a + b \cdot \log_{10}LC$ ) estabiliza la varianza de la fecundidad a lo largo del rango de tallas y produce una pendiente independiente de la escala (Somers, 1991). La ecuación alométrica transformada logarítmicamente se ajustó por regresión lineal de mínimos cuadrados. Para cada fase de desarrollo embrionario (I, II y III+) se ajustó una ecuación entre la fecundidad y la talla.

Los parámetros de las ecuaciones ajustadas para cada una de las fases de desarrollo se compararon por medio de análisis de covarianza (ANCOVA, LC = covariable), testando previamente la homogeneidad de las varianzas de los grupos. En primer lugar, se compararon las pendientes y dado que no se detectaron diferencias significativas se estableció una pendiente común y se compararon las ordenadas en el origen. Se estimó una fecundidad media para cada grupo y se establecieron las diferencias porcentuales entre ellas, que representan la pérdida de huevos que tiene lugar entre cada estadio de incubación considerado.

### 5.2.3. Resultados

#### 5.2.3.1. Talla de madurez sexual

Las tallas de madurez sexual obtenidas, siguiendo los dos criterios de madurez establecidos en el análisis de hembras procedentes de muestreos biológicos, fueron muy similares. La relación entre la proporción de hembras con espermátforo y la talla (Fig. 5.2.4) indica que el 50 % de las hembras son maduras, según este criterio, a una talla de 26.3 mm de LC. De la misma manera y basándose en el criterio de maduración gonadal y presencia de huevos (Fig. 5.2.5), la talla de madurez obtenida fue de 28.3 mm.

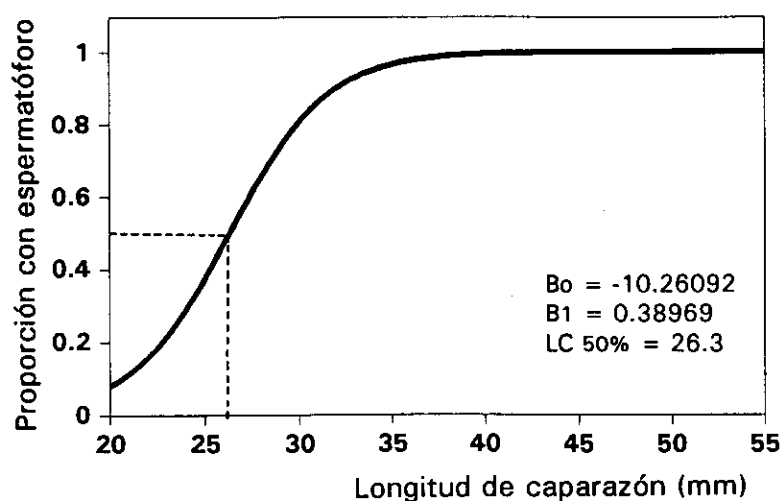


Figura 5.2.4. Regresión logística que relaciona la proporción de hembras que presentan espermátforo y la talla (LC). Se indican los parámetros de la regresión ajustada y la talla correspondiente al 50 % de madurez ( $\chi^2 = 349.74$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 1567$ ).



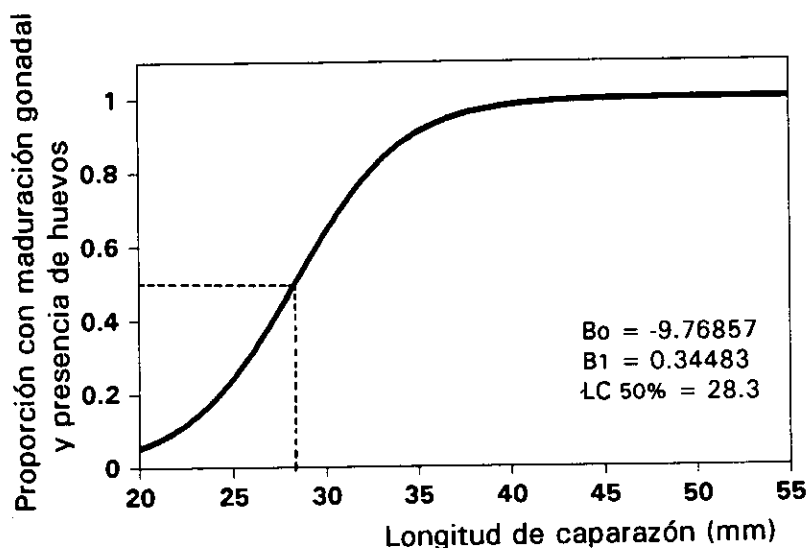


Figura 5.2.5. Relación entre la proporción de hembras maduras sexualmente siguiendo el criterio de maduración gonadal y presencia de huevos y la talla (LC). Se indican los parámetros de la regresión logística ajustada y la talla correspondiente al 50 % de madurez ( $\chi^2 = 446.21$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 1552$ ).

### 5.2.3.2. Ciclo de maduración gonadal y evolución temporal del estado de los receptáculos seminales

La evolución temporal de los estados de maduración gonadal de las muestras mensuales de hembras de cigala se representa en la Figura 5.2.6. En este análisis se incluyeron únicamente hembras consideradas maduras y se excluyeron los ejemplares que no seguían los criterios de madurez, es decir, aquellos ejemplares que no presentaban espermatozoides ni huevos en el abdomen, y en los que el ovario se encontraba en estado 1.

Los resultados obtenidos indican la existencia de una clara estacionalidad en el ciclo reproductivo de la cigala de Galicia. El 95.7 % de las hembras maduras no ovadas presentaron en enero un estado de madurez 2. En abril un 34.9 % y 38.9 % de las hembras alcanzaron los estados 2 y 3, respectivamente. En los meses de mayo a julio, inmediatamente anteriores a la puesta, la gran mayoría de las hembras (84.7 %)

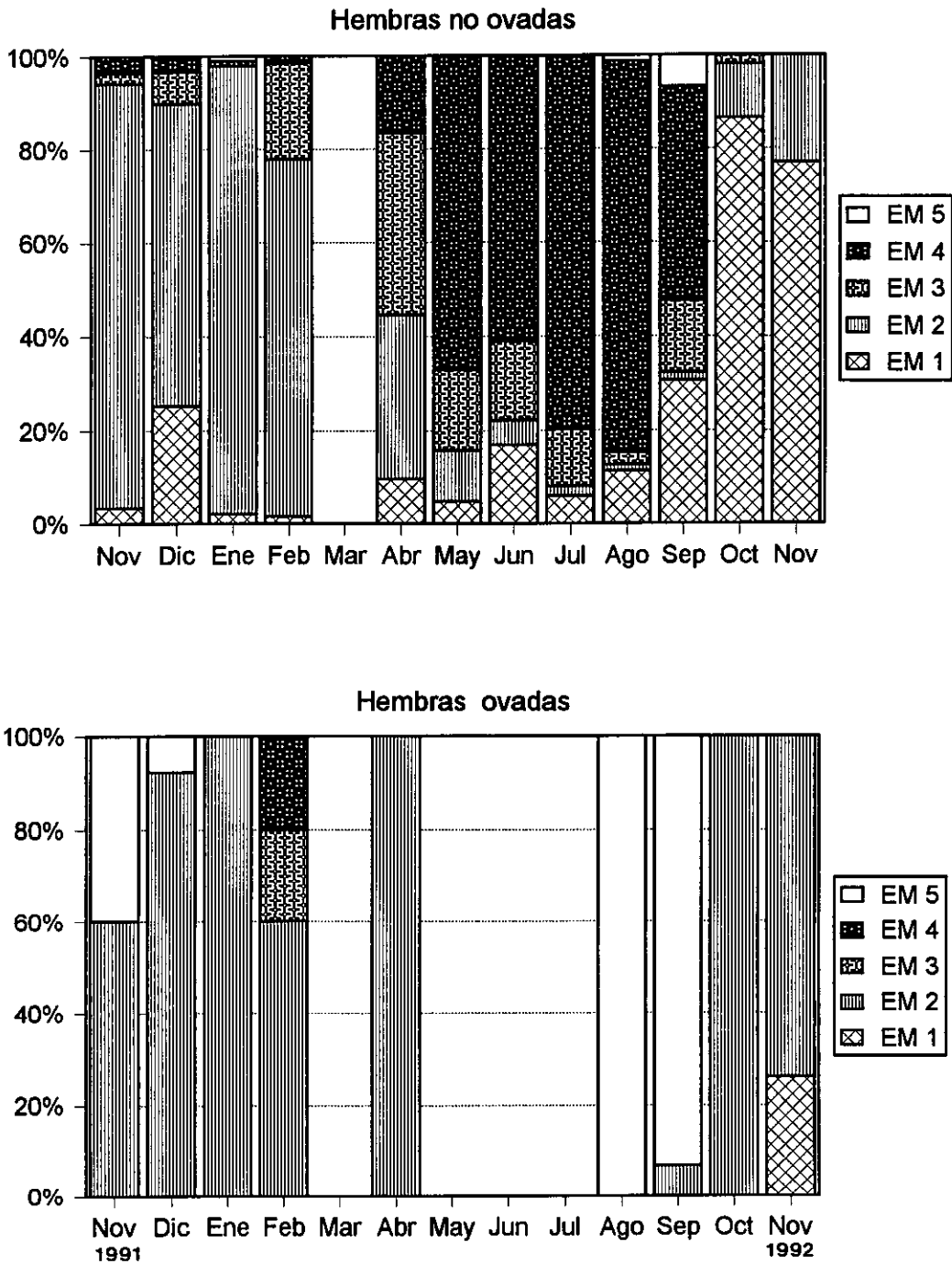


Figura 5.2.6. Evolución temporal de los estados de madurez gonadal (EM) en hembras no ovadas y ovadas de cigala, durante los muestreos biológicos realizados desde noviembre de 1991 a noviembre de 1992 (se excluyeron los datos de octubre de 1991 por el bajo número de individuos muestreados). En mayo, junio y julio no aparecieron hembras ovadas en las capturas y en marzo de 1992 no se realizaron muestreos biológicos.

presentaron las gónadas en estados de desarrollo 3 y 4. La puesta tiene lugar principalmente en los meses de agosto y septiembre. Durante la puesta (agosto y septiembre), las hembras no ovadas se encontraban mayoritariamente en estados 3 y 4 (8.0 % y 67.4 %, respectivamente). En este período apareció un reducido número de hembras no ovadas (0.4 %), con ovocitos de coloración verde, distribuidos sobre los ovarios de color beige, que se interpretan como individuos con gónadas en reabsorción. Esta baja tasa de reabsorción, indica que la casi totalidad de las hembras que de mayo a septiembre presentan estados gonadales 3 y 4, realizarán la puesta en los meses inmediatamente posteriores. Un reducido número de hembras maduras (15.3 %) probablemente no consigue completar la maduración de los ovarios entre mayo y julio y realizar la puesta anual, permaneciendo en estado de madurez 1 ó 2.

Se pueden distinguir dos grupos de hembras que no participan en el ciclo de cría. Por una parte, durante el período de incubación, desde octubre a diciembre, el 92.7 % de las hembras no ovadas maduras, presentaron estados gonadales 1 ó 2. Estas hembras, que presentaban espermátforo, probablemente alcanzaron la madurez sexual (y realizaron la cópula) tras la ecdisis de verano. Por otra parte, de todas las hembras no ovadas que desde junio a diciembre presentaron gónadas en estados 1 y 2, el 30.3 % no tenía espermátforo (cuando presentaron gónadas en estado 1 no fueron incluidas en los análisis anteriores). Estas hembras son funcionalmente inmaduras y alcanzarían la madurez y copularían tras la muda que sucede entre febrero y abril, del año siguiente. Ambos grupos realizarán su primera puesta en el siguiente ciclo anual.

Las hembras ovadas, en las fases iniciales del ciclo de incubación o de cría (agosto y septiembre), aparecieron en el 97.1 % de los casos con los ovarios en estado 5 (postpuesta), mientras que en los meses posteriores (de octubre a febrero) el 99.7 % presentaron las gónadas en estado 2. Las gónadas evolucionan, por tanto, lentamente hasta que eclosionan las larvas, lo cual, como veremos más adelante, se produce de enero a marzo. Desde este momento, la madurez de las gónadas de estas hembras, sigue el mismo curso que la de las hembras que no han realizado la puesta el año

anterior y que se han incorporado por primera vez a la población madura, pasando a los estados 3 y 4 entre los meses de abril a julio. A continuación, se produce la puesta en agosto, y comienza nuevamente el ciclo.

Del examen de la presencia de espermátforo en el receptáculo seminal se concluye que la proporción de hembras no ovadas que tienen espermátforo aumenta a medida que progresa el estado de madurez, mientras que prácticamente todas las hembras ovadas presentan espermátforo (Tabla 5.2.3).

Tabla 5.2.3. Proporción de hembras de cigala con espermátforo, según la condición (no ovadas y ovadas) y el estado de madurez gonadal (EM). (N: número de hembras).

|           | EM      | % Hembras<br>con espermátforo | N   |
|-----------|---------|-------------------------------|-----|
| Hembras   | 1       | 53.6                          | 388 |
| no ovadas | 2       | 89.7                          | 418 |
|           | 3       | 96.9                          | 165 |
|           | 4       | 99.2                          | 380 |
|           | 5       | 100                           | 5   |
|           | Hembras | 1                             | 100 |
| ovadas    | 2       | 98.4                          | 63  |
|           | 3       | 100                           | 1   |
|           | 4       | 100                           | 1   |
|           | 5       | 100                           | 108 |

Por otra parte, la proporción de hembras en estado de madurez 1 que presentan espermátforo disminuye durante los meses de febrero, junio y agosto (en enero y julio las proporciones son del 100 %, debido probablemente al bajo número de hembras con dichas características durante el muestreo) (Tabla 5.2.4). Esto indica la posibilidad de que durante el año existan dos épocas de muda y de cópula para la fracción juvenil de la población de hembras, una coincidente con la que realizan las hembras ovadas, después de liberar las larvas y realizar la muda y otra durante el verano.

Tabla 5.2.4. Proporción mensual de hembras de cigala con presencia de espermátforo con respecto al total de hembras no ovadas y al total de hembras no ovadas con estado de madurez gonadal 1 (N1: número de hembras no ovadas y N2: número de hembras no ovadas y en EM 1).

| Mes      | % Hembras con espermátforo | N1  | % Hembras con espermátforo y EM 1 | N2 |
|----------|----------------------------|-----|-----------------------------------|----|
| Nov 1991 | 72.5                       | 91  | 50.0                              | 6  |
| Dic      | 78.6                       | 173 | 57.8                              | 64 |
| Ene 1992 | 94.6                       | 93  | 100                               | 2  |
| Feb      | 94.1                       | 68  | 33.3                              | 3  |
| Mar      | --                         | --  | --                                | -- |
| Abr      | 91.9                       | 185 | 65.4                              | 26 |
| May      | 97.7                       | 170 | 88.9                              | 9  |
| Jun      | 66.0                       | 144 | 25.0                              | 64 |
| Jul      | 100                        | 99  | 100                               | 6  |
| Ago      | 69.3                       | 114 | 20.5                              | 44 |
| Sep      | 74.7                       | 71  | 56.3                              | 32 |
| Oct      | 65.8                       | 79  | 64.3                              | 70 |
| Nov      | 79.2                       | 77  | 74.6                              | 63 |

### 5.2.3.3. Ciclo de cría

Nuestros resultados indican que la duración del período de incubación en las hembras de cigala en aguas de Galicia es de 6-7 meses. La presencia de hembras ovadas en las capturas indica que la puesta tiene lugar principalmente en los meses de agosto y septiembre, aunque se inicia en los últimos días de julio, momento en el que aparecen las primeras hembras ovadas en los muestreos de los desembarcos. La proporción media mensual de hembras ovadas aumenta desde julio a septiembre, pasando de 4.1 %  $\pm$  3.9 a 18.3 %  $\pm$  10.5 (valor medio de los datos observados  $\pm$  desviación típica) (septiembre presenta el valor medio de la proporción de hembras ovadas más elevado, aunque con gran variabilidad interanual -valor máximo de 34.1 % en 1988 y mínimo de 6.6 % en 1985-) y no comienza a descender hasta enero, haciéndolo de forma progresiva hasta marzo (Figs. 5.2.7 y 5.2.8). Desde este momento y hasta que se

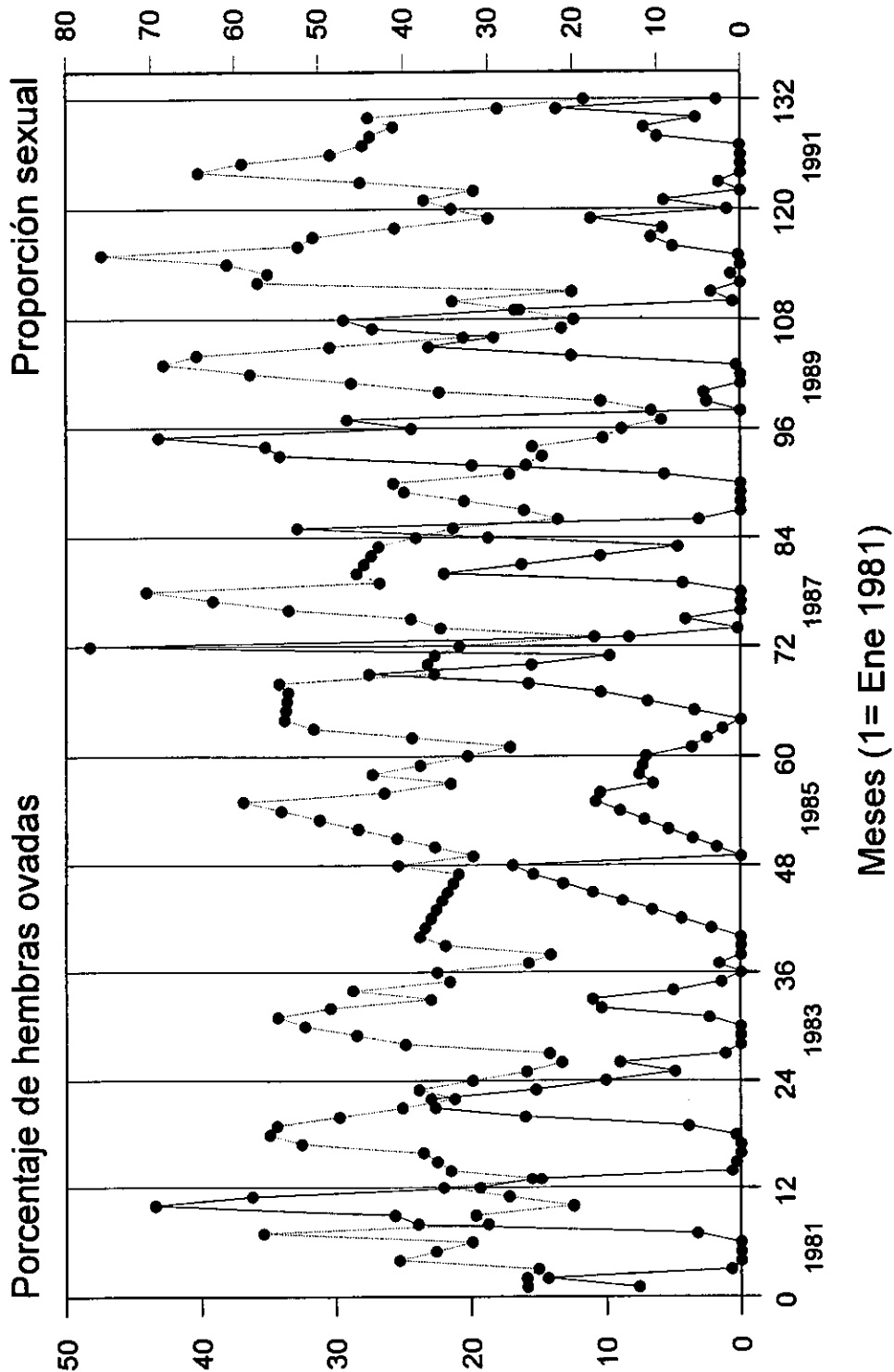


Figura 5.2.7. Serie temporal (enero 1981 a diciembre 1991) de la proporción de hembras ovadas de cigala sobre el total de hembras con LC >25 mm (línea continua) y proporción sexual de hembras sobre el total de capturas (línea discontinua), en los muestreos de los desembarcos en el puerto de A Coruña. Para los meses en que no se disponía de datos se interpolaron los valores más próximos.

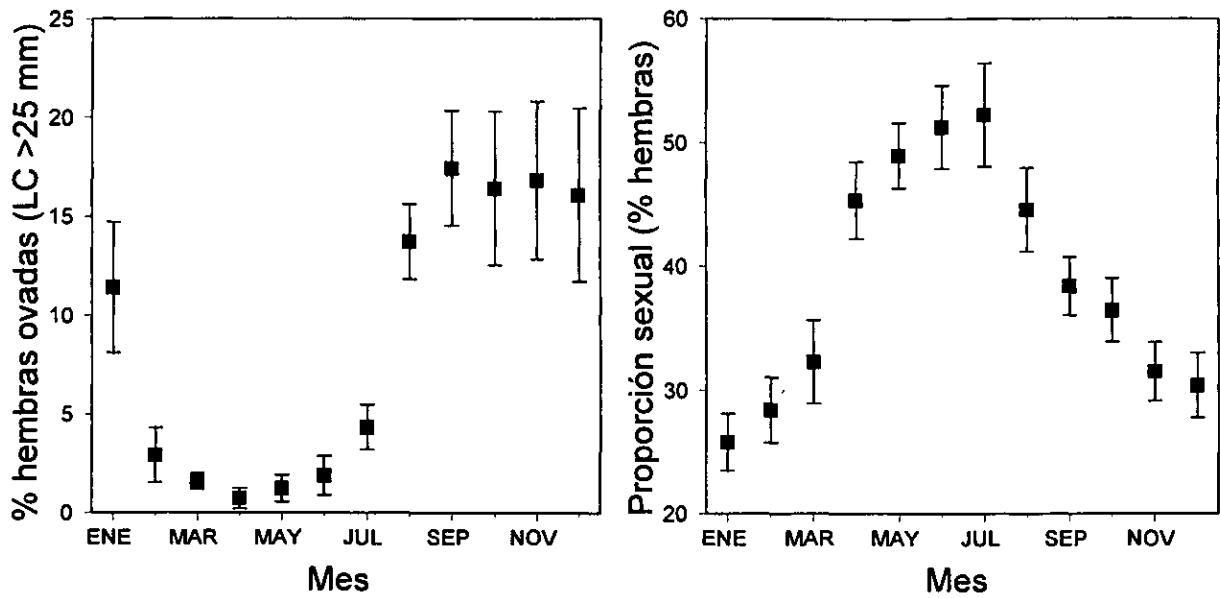


Figura 5.2.8. Valor medio mensual ( $\pm$  error estándar) para el período 1981-1991 del porcentaje de hembras ovadas de cigala (sobre el total de hembras con LC > 25 mm) y del porcentaje de hembras sobre el total de capturas, en los muestreos de los desembarcos en el puerto de A Coruña.

produzca una nueva puesta en los meses de verano, no aparecen prácticamente hembras ovadas en las capturas. Todo esto indica que la liberación de las larvas se produce en el período que va desde enero a marzo. En el muestreo biológico realizado la última semana de enero de 1992 se encontraron varias hembras en el momento de la eclosión de las larvas. La mayoría de las hembras en los muestreos de febrero ya no portaban huevos, aunque presentaban en el abdomen los residuos de los funículos (filamentos de unión de los huevos a los pleópodos), lo que evidenció que la liberación de las larvas había sido reciente.

Las proporciones mensuales de hembras ovadas sobre el total de hembras maduras (LC > 25 mm) que se capturan en Galicia Norte presentan gran variabilidad interanual (Fig. 5.2.7), pero siguen un claro ciclo estacional, con valores altos desde agosto a enero y valores muy bajos o nulos desde febrero a julio (Fig. 5.2.8). La evolución mensual de la proporción de hembras ovadas correspondiente a los muestreos biológicos sigue un

patrón semejante al de los muestreos de los desembarcos (Fig. 5.2.9).

La proporción sexual (que será analizada en detalle en el capítulo 5.5) presenta, al igual que el ciclo de cría, una estacionalidad marcada y una alta variabilidad interanual (Figs. 5.2.7 y 5.2.8). Su evolución estacional es inversa a la del ciclo de cría con máximos en el porcentaje de hembras que forman parte de las capturas entre abril y julio y mínimos de octubre a febrero.

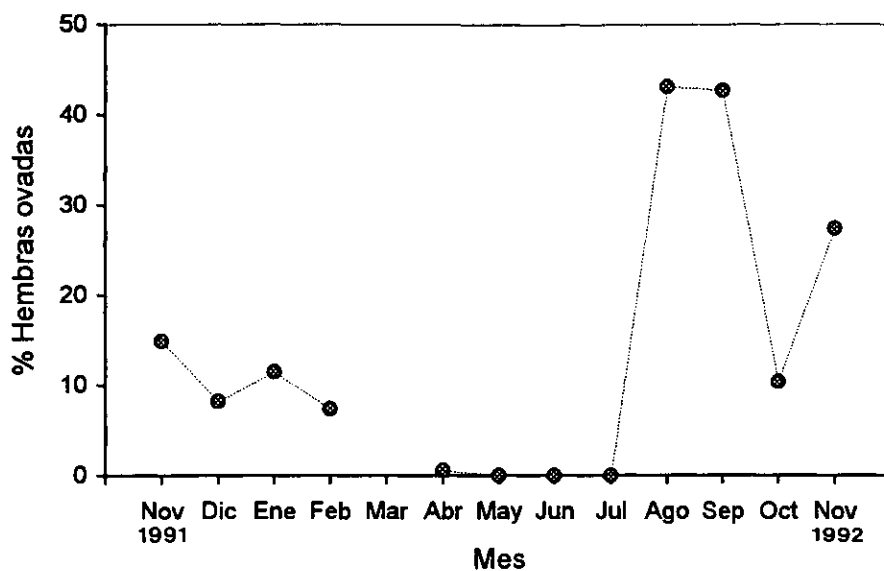


Figura 5.2.9. Proporción mensual de hembras ovadas sobre el total de hembras maduras (se excluyen aquellas hembras en estado de madurez gonadal 1 y sin espermatóforo) en los muestreos biológicos realizados entre noviembre de 1991 y noviembre de 1992 (no se representan los datos de octubre de 1991 por el bajo número de individuos muestreados).

El resultado de los análisis de autocorrelación realizados para la proporción sexual y para la proporción de hembras ovadas indica la existencia de un ciclo anual en el que las correlaciones positivas máximas se obtienen con un intervalo de 12 meses y las correlaciones negativas máximas con un intervalo de 6 meses (Fig. 5.2.10). El análisis de autocorrelación realizado tras un ajuste estacional de ambas variables muestra que la proporción sexual presenta una correlación máxima negativa cuando el intervalo es de aproximadamente dos años (22-30 meses) aunque no alcanza valores significativos,



mientras que el porcentaje de hembras ovadas presenta un pico de correlación positiva, que no alcanza valores significativos, con un intervalo de 12 meses, y una correlación negativa significativa entre valores separados 3 años (Fig. 5.2.11).

Los resultados del análisis de correlación cruzada entre las series temporales de proporción sexual y ciclo de cría indican que existe una correlación negativa significativa entre ambas variables empleando intervalos mínimos, repitiéndose estos picos con una periodicidad aproximadamente anual (Fig. 5.2.12). El máximo de correlación negativa se produce con un intervalo de dos meses, lo que indica que el porcentaje mínimo de hembras se produce dos meses después del pico máximo de ovadas. Por otra parte, existe una correlación positiva máxima entre ambas variables con un intervalo de unos 4 meses, lo que indica que el pico de la proporción de hembras en la población precede en 4 meses al pico de la proporción de hembras ovadas.

Los resultados de la correlación cruzada entre las dos variables ajustadas estacionalmente indican la existencia de una correlación negativa significativa con intervalo 0, al igual que en el caso de los análisis de las variables sin transformar (Fig. 5.2.12). Esto significa que, en aquellos años en que el máximo de la proporción de hembras ovadas presenta valores superiores a otros años, la proporción de hembras dentro de la población es relativamente menor, y viceversa. Por otra parte, se observan picos de correlación positiva significativa entre ambas variables con intervalos de -12 y 36 meses. Los resultados obtenidos se deben a la existencia de cuatro fases diferenciadas en la serie temporal de proporción sexual y del ciclo de cría (Fig. 5.2.7): en 1981 y de 1986 a 1989, se observaron picos elevados de hembras ovadas y valores máximos superiores al 30 %, coincidentes con valores bajos de la proporción sexual; mientras que de 1982 a 1985 y en 1990 y 1991, los porcentajes de hembras ovadas fueron bajos, con máximos que no alcanzan el 20 % (exceptuando 1982 con un máximo de 23 %), y la proporción sexual presentó picos relativamente altos.

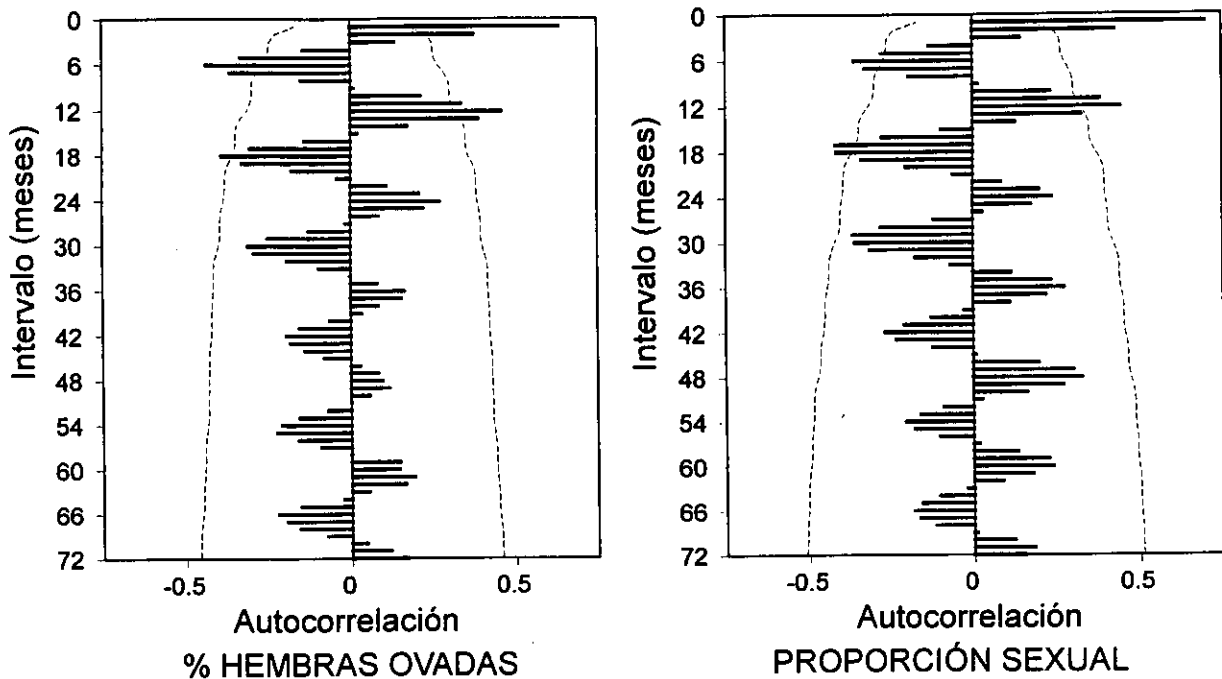


Figura 5.2.10. Autocorrelación del ciclo de cría (porcentaje de hembras ovadas sobre el total de hembras con LC >25 mm) y proporción sexual (porcentaje de hembras sobre el total de capturas) de la serie temporal de enero 1981 a diciembre 1991. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %.

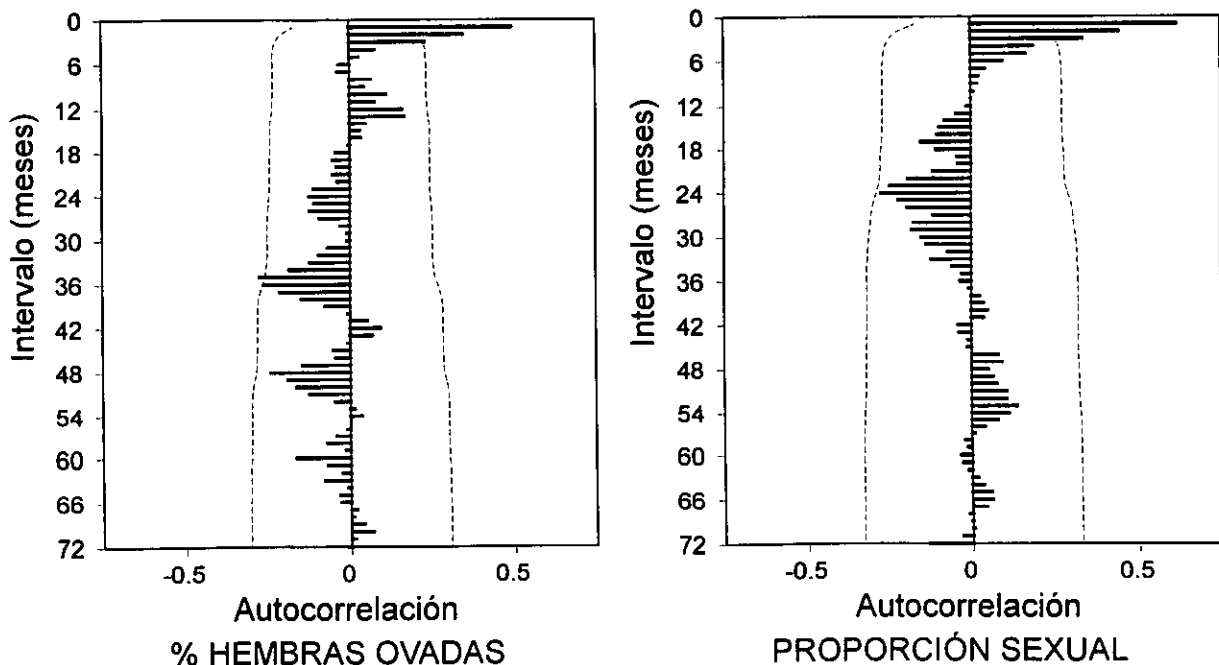


Figura 5.2.11. Autocorrelación del ciclo de cría (porcentaje de hembras ovadas sobre el total de hembras con LC >25 mm) y proporción sexual (porcentaje de hembras sobre el total de capturas) de la serie temporal de enero 1981 a diciembre 1991. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. Las series han sido ajustadas estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

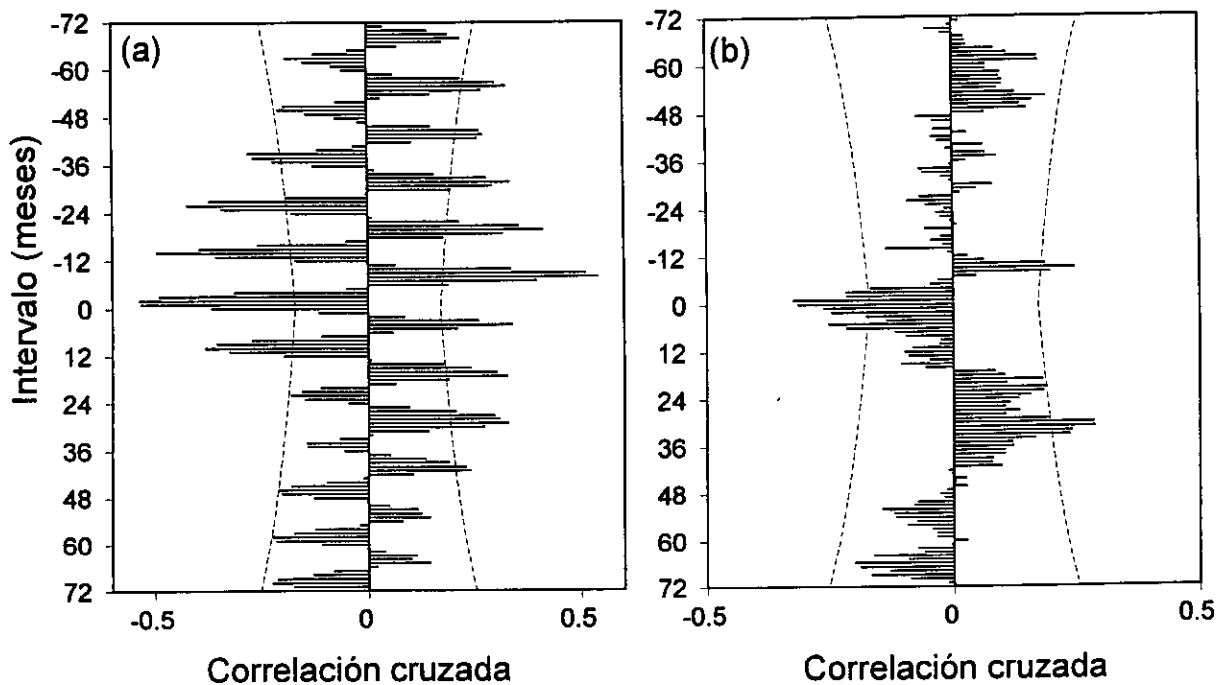


Fig. 5.2.12. Correlación cruzada del porcentaje de hembras ovadas sobre el total de hembras con  $LC > 25$  mm y de la proporción sexual (porcentaje de hembras sobre el total de capturas). Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. (a) Variables sin transformar y (b) ambas series ajustadas estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

Los resultados del análisis de los estadios de desarrollo embrionario de las hembras ovadas estudiadas en los muestreos biológicos mostraron que durante los dos primeros meses de la incubación -agosto y septiembre-, los huevos estaban en el estadio I de desarrollo embrionario (Fig. 5.2.13), aunque ya en septiembre apareció una reducida proporción (9 %) de huevos en estadio II, que aumentó en el mes siguiente al 80 %. De octubre a diciembre los estadios II y III representaron el 63 % de las muestras y ya en enero y febrero se sucedieron con bastante rapidez, los siguientes estadios IV y V, que dan paso a la eclosión o liberación de las larvas.

#### 5.2.3.4. Fecundidad y pérdida de huevos durante la incubación

La fecundidad o número de huevos adheridos a los pleópodos en las tres fases de incubación consideradas se relaciona significativamente con la talla (LC en mm) de

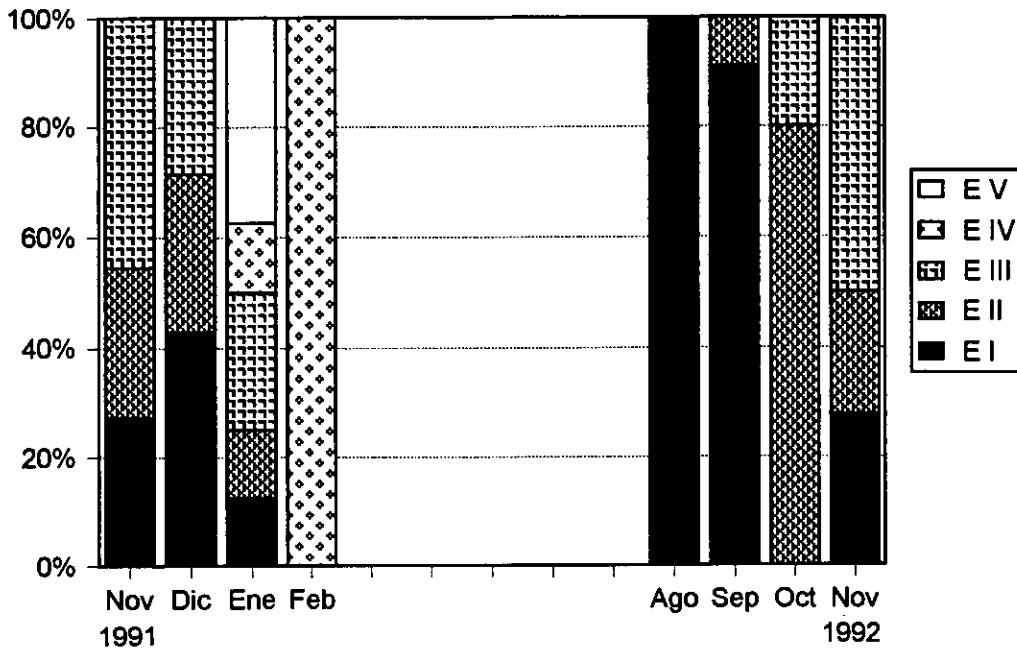


Figura 5.2.13. Proporción mensual de los estadios de desarrollo embrionario (E) correspondientes a las hembras ovadas de cigala, durante los muestreos biológicos realizados desde noviembre de 1991 a noviembre de 1992 (en marzo no se realizó muestreo biológico y de abril a julio el número de hembras ovadas analizadas fue muy bajo).

las hembras según las ecuaciones cuyos parámetros se muestran en la Tabla 5.2.5 y se representan en la Figura 5.2.14. La fecundidad en la fase I equivale a la fecundidad potencial, mientras que la fecundidad en la fase III+ representa la fecundidad efectiva.

Tabla 5.2.5. Parámetros de las ecuaciones de regresión y su error estándar (ES) que relacionan la fecundidad (F, número de huevos en cada estado de incubación I, II y III+) con la talla corporal (longitud de caparazón, LC) ( $\log_{10} F = \log_{10} a + b \cdot \log_{10} LC$ ). Se indica el número de individuos analizados (N), coeficiente de determinación ( $r^2$ ) y nivel de significación.

| Grupo | log a (ES)      | b (ES)        | N  | r <sup>2</sup> | P      |
|-------|-----------------|---------------|----|----------------|--------|
| I     | -1.3002 (0.121) | 2.957 (0.244) | 73 | 0.674          | <0.001 |
| II    | -3.2204 (0.150) | 4.073 (0.519) | 31 | 0.680          | <0.001 |
| III + | -2.6293 (0.142) | 3.680 (0.807) | 14 | 0.634          | <0.001 |

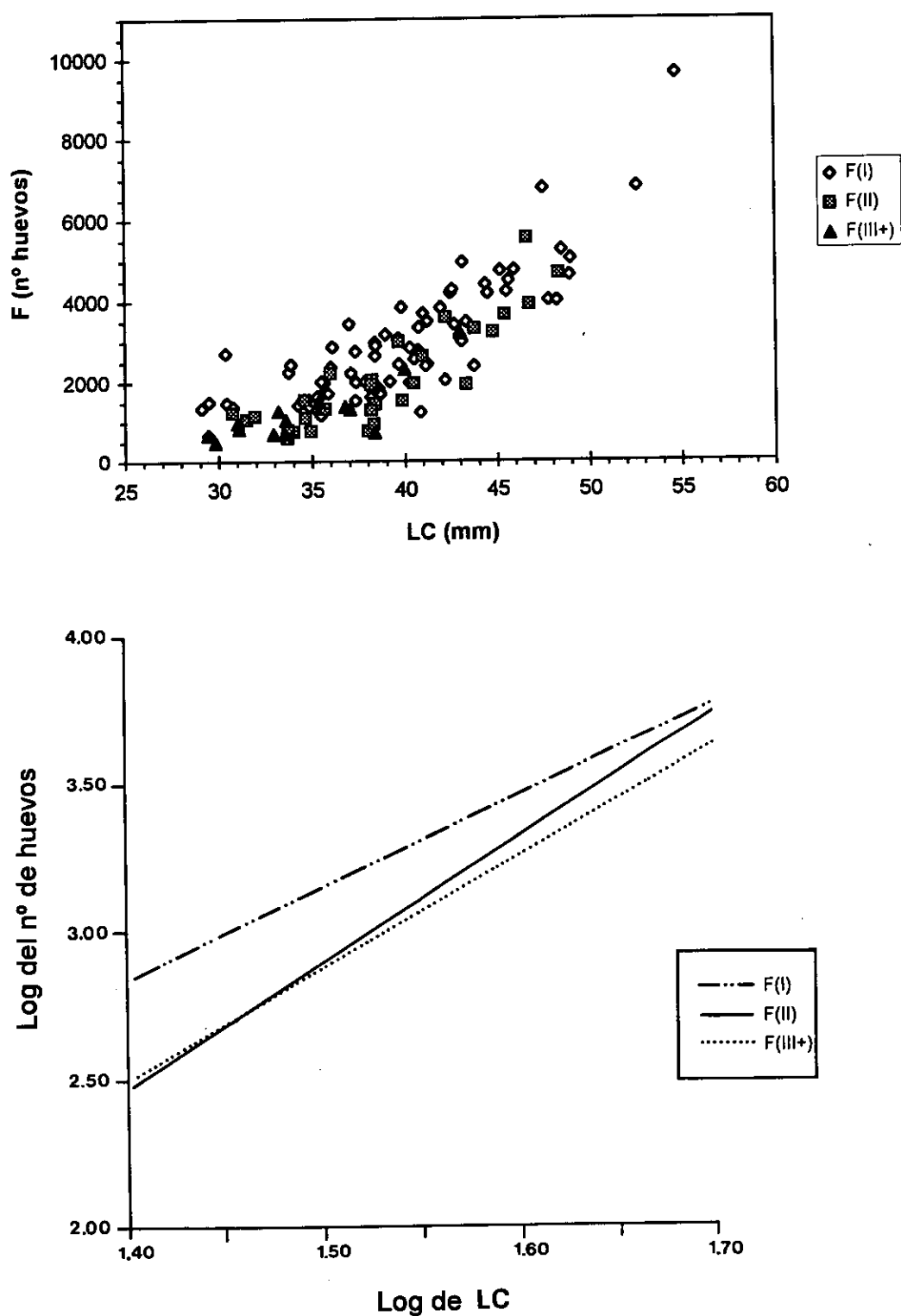


Figura 5.2.14. Relación entre la fecundidad (número de huevos adheridos a los pleópodos) y la longitud de caparazón (LC) en cada fase de incubación (I, II, III+) (arriba) y ecuaciones de regresión ajustadas por transformación logarítmica de las funciones alométricas correspondientes (abajo).

En lo referente al análisis de la estimación de la pérdida de huevos, los resultados del ANCOVA realizado (Tabla 5.2.6) indican que no existen diferencias significativas entre las pendientes de las ecuaciones ajustadas para cada fase de incubación, por lo que las ecuaciones transformadas logarítmicamente pueden considerarse paralelas (test de paralelismo, interacción grupo x LC,  $P = 0.095$ ). Por el contrario existen diferencias significativas entre las ordenadas en el origen ( $P < 0.01$ ) lo que indica que existe una pérdida de huevos a lo largo de la incubación, que es independiente de la talla corporal. La estimación de la pérdida de huevos resultante entre cada grupo fue del 34 % entre F(I) y F(II), 39 % entre F(II) y F(III+) y 60 % entre F(I) y F(III+). Si la pérdida de huevos se considerase constante durante el período de incubación (6-7 meses), la tasa mensual de pérdida de huevos resultaría entre el 8.6 y 10 %.

Tabla 5.2.6. Resultados del ANCOVA realizado para comparar las tres ecuaciones de regresión que expresan la fecundidad en función de la talla corporal (LC) para cada fase de incubación. Se indican los grados de libertad (gl), valores del estadístico F y nivel de significación para los factores analizados.

| Factor                                     | gl  | F      | P       |
|--|-----|--------|---------|
| Covariable (LC)                            | 1   | 218.95 | <0.0001 |
| Fase de incubación (ordenada en el origen) | 2   | 20.59  | <0.0001 |
| Interacción (pendiente)                    | 2   | 2.40   | 0.095   |
| Error                                      | 114 |        |         |

Test de homogeneidad de varianzas

F, fecundidad,  $P = 0.374$

LC, longitud del cefalotórax,  $P = 0.637$

### 5.3. Morfometría y crecimiento relativo

#### 5.3.1. Introducción

El crecimiento de las diferentes partes del cuerpo de un animal con respecto a la talla corporal u otra medida de referencia se conoce como crecimiento relativo o alométrico. Diferentes partes del cuerpo de los crustáceos (quelípedos, pleópodos, abdomen, etc.) presentan distintos tipos de crecimiento relativo, definidos como alometría positiva o negativa (tasa de crecimiento de la parte corporal estudiada mayor o menor que la tasa de crecimiento del tamaño corporal) e isometría (tasas de crecimiento similares de la parte estudiada y la talla corporal) (Huxley & Richards, 1931; Drach, 1933; Teissier, 1960; Hartnoll, 1974, 1978; Clayton, 1990).

Los trabajos previos de morfometría de cigala se han orientado principalmente a determinar los cambios alométricos con la madurez sexual y las diferencias entre sexos y poblaciones separadas geográficamente [véase Farmer (1975) para trabajos previos; Sardá *et al.*, 1981; Howard & Hall, 1983]. Un objetivo adicional de estos estudios fue obtener una relación entre la longitud total (LT) y la longitud de caparazón, ya que este último parámetro es más sencillo de medir y más preciso que LT, que era la medida habitual en los primeros estudios de cigala. En ciertas pesquerías de cigala (por ejemplo, las del Mar de Irlanda) solamente se utiliza comercialmente el abdomen y por esto, varios estudios han sido dirigidos a obtener diversas relaciones morfométricas para predecir los rendimientos de los procesamientos comerciales y las distribuciones de tallas y el peso de la captura original (Pope & Thomas, 1967; Bennett, 1983; Hillis & Carroll, 1987; Hossain *et al.*, 1987). Los datos previos sobre la morfometría de la cigala de Galicia se restringen a las relaciones de LC con LT y el peso corporal (Alonso-Allende, 1976, 1979; Fariña, 1984) y no muestran diferencias importantes entre ambos sexos. En este capítulo se aportan nuevos datos que amplían los citados en referencias previas sobre el crecimiento relativo de la cigala de Galicia, analizando un mayor número de variables morfométricas y prestando especial atención a las

diferencias entre sexos. Como se indicó en el capítulo 5.2, no se analizó el efecto de la madurez sexual en el crecimiento relativo debido a que la mayor parte de los ejemplares analizados presentaron tallas superiores a las de madurez sexual.

### 5.3.2. Material y métodos

Las definiciones de las variables morfométricas consideradas durante los muestreos biológicos de cigala, se han descrito en el capítulo anterior. Para facilitar la lectura y la comprensión de tablas y figuras las abreviaturas utilizadas se especifican a continuación:

|      |  |
|------|--|
| LC   | Longitud caparazón   |
| LT   | Longitud total   |
| PH   | Peso húmedo  |
| LQD  | Longitud del propodio del quelípedo derecho                                  |
| AQD  | Anchura del propodio del quelípedo derecho                                   |
| MQD  | Morfología del quelípedo derecho   |
| LQI  | Longitud del propodio del quelípedo izquierdo                                |
| AQI  | Anchura del propodio del quelípedo izquierdo                                 |
| MQI  | Morfología del quelípedo izquierdo   |
| AABD | Anchura del segundo segmento abdominal (en hembras)                          |
| LPLE | Longitud del primer par de pleópodos (en machos)                             |
| RLQ  | Relación entre las longitudes de los propodios de ambos quelípedos (LQD/LQI) |
| RAQ  | Relación entre las anchuras de los propodios de ambos quelípedos (AQD/AQI)   |

Tanto para machos como para hembras se realizaron análisis de componentes principales con la matriz de correlaciones de las variables morfométricas (LC, LT, LQD, LQI, AQD, AQI, LPLE -sólo en machos- y AABD -sólo en hembras-) transformadas logarítmicamente, para estudiar la relación entre las diferentes variables y los cambios alométricos existentes.

Para estudiar, en machos y hembras, el crecimiento relativo de las variables con relación a la talla corporal (LC) se utilizaron análisis de regresión. Se utilizó el modelo alométrico ( $Y = a \cdot LC^b$ ) ajustado mediante regresión de mínimos cuadrados de las variables transformadas logarítmicamente. Se analizó la existencia de alometría ( $b \neq 1$ )



mediante un test t y se compararon los parámetros de las ecuaciones entre machos y hembras mediante análisis de covarianza.

### 5.3.3. Resultados

#### 5.3.3.1. Análisis de componentes principales

Los análisis de componentes principales realizados mostraron resultados similares para machos y hembras (Figs. 5.3.1 y 5.3.2, Tabla 5.3.1). El eje I, que representa el tamaño corporal, mostró correlaciones positivas muy elevadas con todas las variables ( $r > 0.89$  en ambos sexos) y explica el 92.8 y 91.9 % de la varianza en machos y hembras, respectivamente.

El eje II se asocia con la morfometría de los quelípedos y explica el 4.6 y 5.0 % de la varianza en machos y hembras, respectivamente. Este eje representa la heteroquelia, diferenciando dos grupos de individuos: aquellos que tienen la quela derecha gruesa se distribuyen en la parte positiva del eje y los que tienen la quela derecha fina en la parte negativa. La heteroquelia se manifiesta fundamentalmente en la anchura de los quelípedos, ya que esta variable presenta correlaciones más elevadas con el eje II que la longitud. No existe una relación entre heteroquelia y talla corporal, como lo muestra el hecho de que, tanto en machos como en hembras, la correlación entre la longitud del caparazón y el eje II es muy baja.

El eje III explica solamente el 1.2 y 1.4 % de la varianza en machos y hembras respectivamente. En el caso de los machos, este eje opone las variables LC, LT y LPLE, que presentan correlación positiva, y el resto de variables con correlación negativa. Como se verá a continuación, tanto LT como LPLE presentan un crecimiento alométrico negativo, mientras que el resto de variables presentan alometría positiva. En las hembras, el eje III opone las variables LC, LT, y AABD (con correlación positiva) al resto de variables (con correlación negativa). Al contrario que en machos,

todas las variables analizadas en el caso de las hembras presentan una alometría positiva, aunque ésta presenta valores máximos en la variable AABD y mínimos en LT. Por tanto, el eje III parece diferenciar en ambos sexos variables con distinto tipo de crecimiento alométrico, no mostrando ninguna segregación entre grupos de individuos.

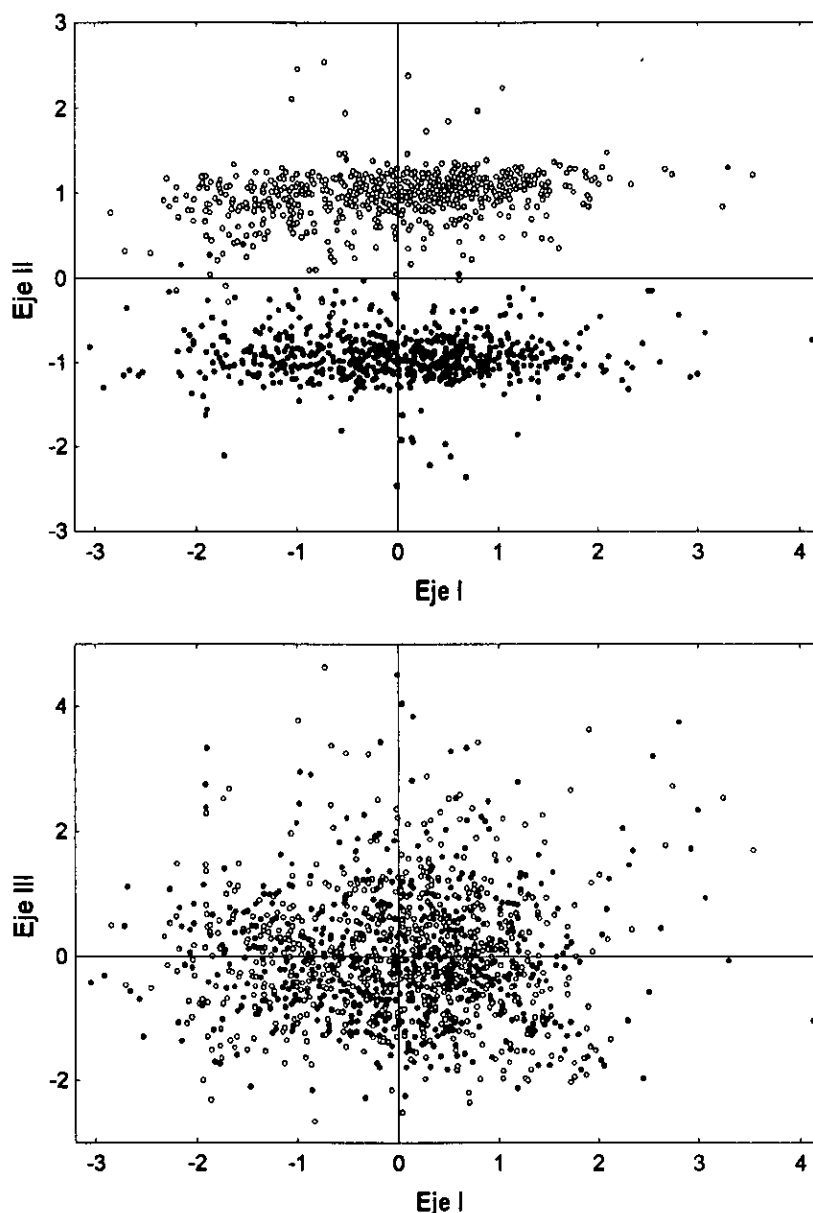


Figura 5.3.1. Ordenación de las observaciones sobre los planos formados por los ejes I/II y I/III resultantes del análisis de componentes principales de las variables morfométricas de machos de cigala (LC, LT, LQD, AQD, LQI, AQI y LPLE) transformadas logarítmicamente. Se indican los individuos con distinta heteroquelia: puntos negros, quela derecha fina y quela izquierda gruesa, y puntos blancos, quela derecha gruesa y quela izquierda fina.

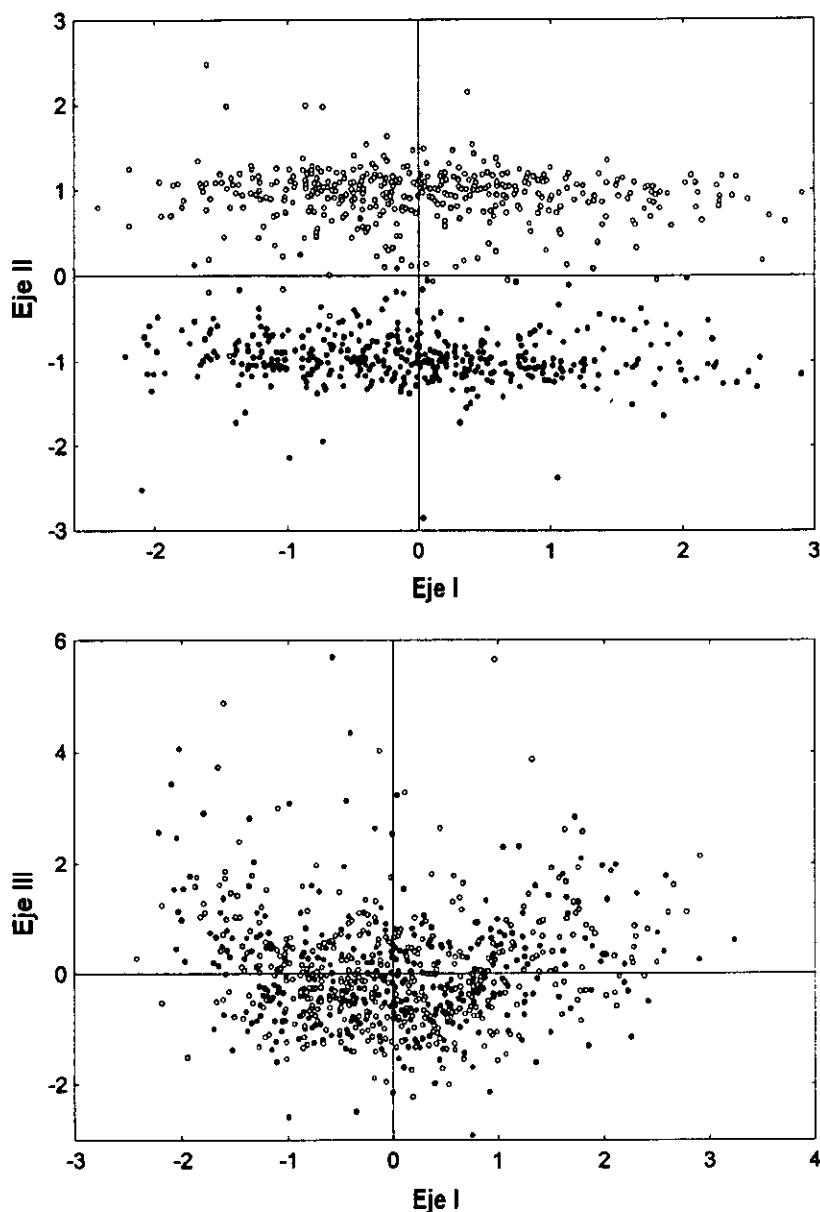


Figura 5.3.2. Ordenación de las observaciones sobre los planos formados por los ejes I/II y I/III resultantes del análisis de componentes principales de las variables morfométricas de hembras de cigala (LC, LT, LQD, AQD, LQI, AQI y AABD) transformadas logarítmicamente. Se indican los individuos con distinta heteroquia: puntos negros, quela derecha fina y quela izquierda gruesa, y puntos blancos, quela derecha gruesa y quela izquierda fina.

### 5.3.3.2. Heteroquia

Un elevado porcentaje de machos y hembras de cigala (95.8 y 96.3 %,

Tabla 5.3.1. Correlación entre las distintas variables morfométricas y los ejes de los análisis de componentes principales realizados para machos y hembras de cigala. Para cada eje se indica el valor propio (E) y el porcentaje de varianza explicada (Var).

| EJE       | Machos |        |        |       | Hembras |        |        |       |
|-----------|--------|--------|--------|-------|---------|--------|--------|-------|
|           | I      | II     | III    | IV    | I       | II     | III    | IV    |
| E         | 6.497  | 0.321  | 0.082  | 0.038 | 6.433   | 0.352  | 0.096  | 0.049 |
| Var       | 92.82  | 4.59   | 1.18   | 0.54  | 91.91   | 5.03   | 1.37   | 0.70  |
| Variables |        |        |        |       |         |        |        |       |
| LC        | 0.990  | -0.010 | 0.109  |       | 0.988   | -0.006 | 0.125  |       |
| LT        | 0.988  | -0.008 | 0.123  |       | 0.987   | 0.001  | 0.134  |       |
| LQD       | 0.983  | -0.051 | -0.067 |       | 0.978   | -0.032 | -0.084 |       |
| AQD       | 0.901  | 0.408  | -0.124 |       | 0.892   | 0.424  | -0.126 |       |
| LQI       | 0.985  | 0.046  | -0.053 |       | 0.982   | 0.032  | -0.073 |       |
| AQI       | 0.909  | -0.387 | -0.132 |       | 0.896   | -0.412 | -0.131 |       |
| LPLE      | 0.984  | -0.003 | 0.123  |       | -       | -      | -      |       |
| AABD      | -      | -      | -      |       | 0.982   | -0.004 | 0.129  |       |

respectivamente) presentaron heteroquelia, es decir, una quela fina o cortadora y otra gruesa o trituradora (Tabla 5.3.2). La proporción de machos que presentaron la quela derecha fina y la izquierda gruesa fue de un 48.8 %, frente al 47 % de machos con la morfología contraria (quela derecha gruesa y quela izquierda fina). Las hembras con distinta heteroquelia presentaron la misma proporción (48 %).

La proporción de individuos que presentaron las dos quelas semejantes (finas o gruesas) fue muy reducida (4.2 y 3.7 % en machos y hembras, respectivamente). Los individuos que presentaron las dos quelas finas (3.0 y 3.5 %) fueron más frecuentes que aquellos con las dos quelas gruesas (1.2 y 0.2 %).

La quela fina, sea la izquierda o la derecha, es más larga que la quela gruesa (2.8 % más en machos, 2.2 % en hembras). Cuando la morfología de la quela derecha es fina, es un 16 y 15 % (respectivamente en machos y hembras) más delgada que la gruesa,

mientras que si la quela izquierda es la fina, resulta un 20 y 19 % más delgada. Cuando las dos quelas son iguales (sean finas o gruesas), las longitudes y anchuras son muy similares.

Tabla 5.3.2. Heteroquelia en machos y hembras de cigala. Se indica el porcentaje de individuos de cada sexo con distintas morfologías de los quelípedos derecho e izquierdo, y la relación entre las longitudes y anchuras de ambos quelípedos. MQD: morfología del quelípedo derecho (F, fino; G, grueso), MQI: morfología del quelípedo izquierdo, RLQ = LQD/LQI, RAQ = AQD/AQI, DT: desviación típica, N: número de individuos analizados.

|         | MQD | MQI | N   | %    | RLQ   | (DT)    | RAQ   | (DT)    |
|---------|-----|-----|-----|------|-------|---------|-------|---------|
| Machos  | F   | G   | 821 | 48.8 | 1.028 | (0.047) | 0.841 | (0.058) |
|         | G   | F   | 791 | 47.0 | 0.975 | (0.050) | 1.201 | (0.073) |
|         | F   | F   | 50  | 3.0  | 0.997 | (0.166) | 1.010 | (0.158) |
|         | G   | G   | 20  | 1.2  | 0.996 | (0.054) | 1.038 | (0.203) |
| Hembras | F   | G   | 471 | 48.1 | 1.022 | (0.048) | 0.854 | (0.053) |
|         | G   | F   | 472 | 48.2 | 0.980 | (0.048) | 1.189 | (0.073) |
|         | F   | F   | 34  | 3.5  | 1.011 | (0.179) | 0.989 | (0.145) |
|         | G   | G   | 2   | 0.2  | 1.009 | (0.063) | 0.998 | (0.230) |

### 5.3.3.3. Crecimiento relativo: relaciones alométricas entre diferentes variables y la longitud de caparazón

Las relaciones alométricas entre las variables morfométricas y LC, para machos y hembras de cigala, se presentan en las Figuras 5.3.3 y 5.3.4 y la Tabla 5.3.3. Todas las variables, en el caso de las hembras, presentan alometría positiva (pendiente  $b > 1$ , test  $t$ ,  $P < 0.01$ ), y especialmente la anchura abdominal presenta mayor pendiente que el resto de las variables. Esto indica que la tasa de crecimiento de las distintas dimensiones morfométricas se incrementa con la longitud del caparazón, que representa la talla corporal. En el caso de los machos, las variables relativas al tamaño

de los quelípedos presentan también una alometría positiva significativa ( $b > 1$ ,  $P < 0.01$ ). Por el contrario, tanto la longitud total como la longitud del pleópodo presentan una alometría negativa significativa ( $b < 1$ ,  $P < 0.05$ ), aunque los valores de

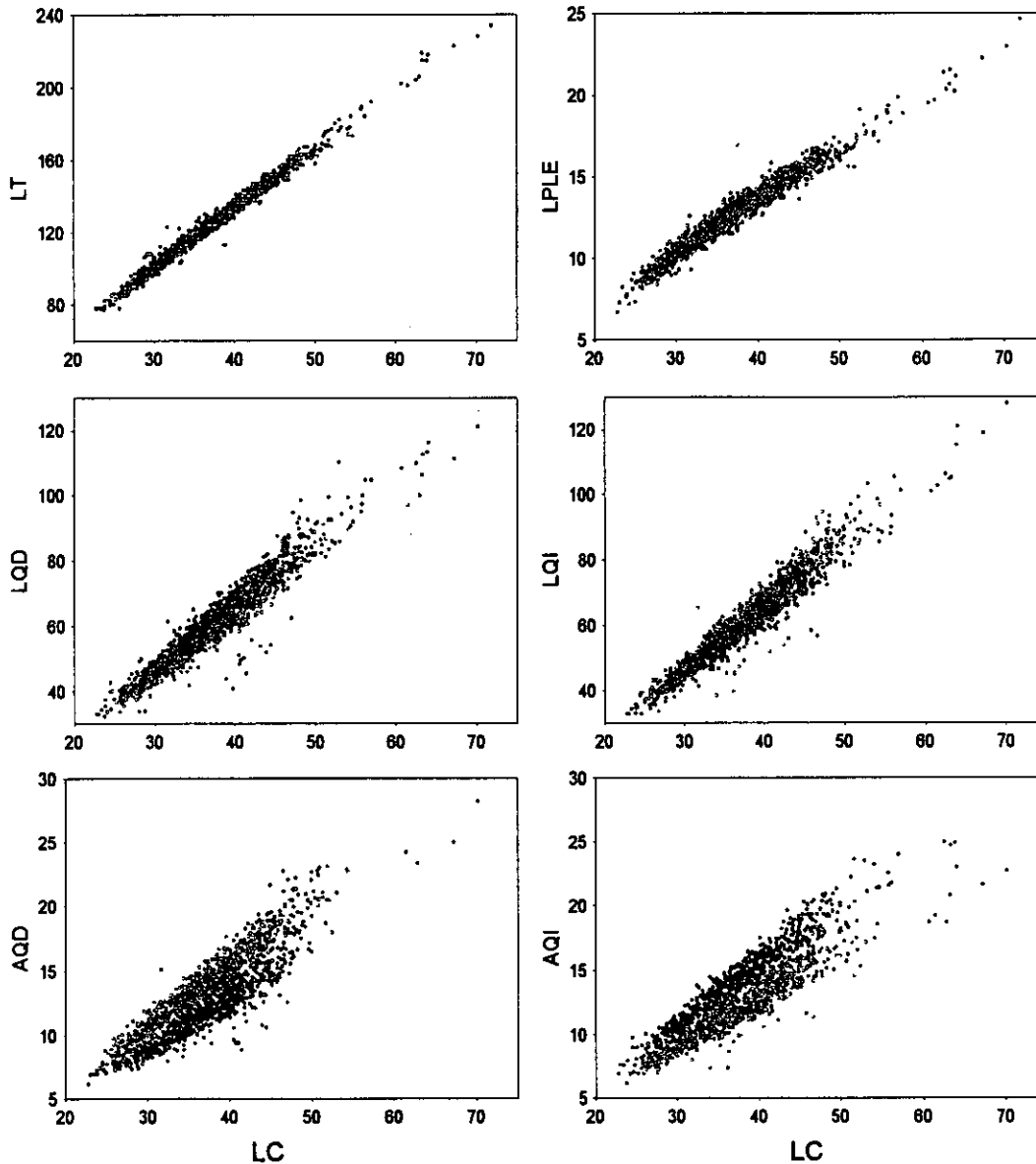


Figura 5.3.3. Relación entre la longitud de caparazón (LC, mm) y diferentes variables morfométricas en machos de cigala (LT: longitud total, LQD: longitud del propodio del quelípodo derecho, AQD: anchura del propodio del quelípodo derecho, LQI: longitud del propodio del quelípodo izquierdo, AQI: anchura del propodio del quelípodo izquierdo, LPLE: longitud del primer par de pleópodos). Se indican los individuos con distinta heteroquelia: puntos negros, quela derecha fina y quela izquierda gruesa, y puntos blancos, quela derecha gruesa y quela izquierda fina.

la pendiente son muy próximos a la unidad. La comparación de los parámetros de las ecuaciones alométricas entre machos y hembras indicó que en todos los casos existen diferencias significativas en los valores de las pendientes (ANCOVA,  $P < 0.01$ ). En los

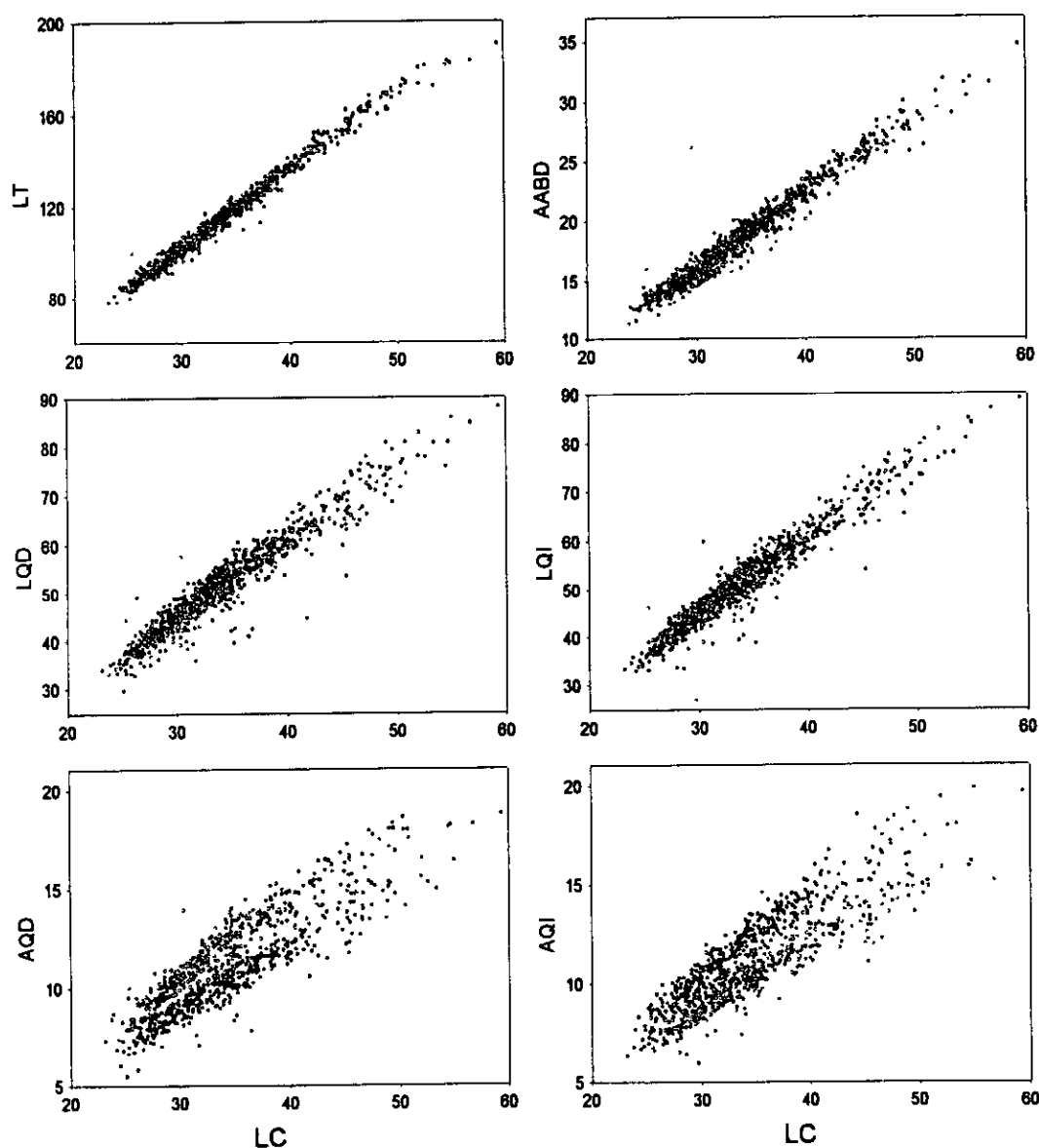


Figura 5.3.4. Relación entre la longitud de caparazón (LC, mm) y diferentes variables morfométricas en hembras de cigala (LT: longitud total, LQD: longitud del propodio del quelípodo derecho, AQD: anchura del propodio del quelípodo derecho, LQI: longitud del propodio del quelípodo izquierdo, AQI: anchura del propodio del quelípodo izquierdo, AABD: anchura del segundo segmento abdominal). Se indican los individuos con distinta heteroquelia: puntos negros, quela derecha fina y quela izquierda gruesa, y puntos blancos, quela derecha gruesa y quela izquierda fina.

machos las pendientes de las ecuaciones alométricas entre la longitud y anchura de ambos propodios y LC fueron superiores que en las hembras ( $b > 1.21$  en machos y  $b < 1.11$  en hembras), lo que significa que los quelípedos presentan un mayor tamaño relativo en machos que en hembras con la misma longitud de caparazón.

Tabla 5.3.3. Parámetros de las ecuaciones alométricas que relacionan la longitud de caparazón (LC) y distintas variables morfométricas (LT: longitud total, AAB: anchura del segundo segmento abdominal, LPLE: longitud del primer par de pleópodos, LQD: longitud del propodio del quelípedo derecho, AQD: anchura del propodio del quelípedo derecho, LQI: longitud del propodio del quelípedo izquierdo, AQI: anchura del propodio del quelípedo izquierdo) y el peso húmedo corporal (PH), para machos y hembras de cigala ( $\log_{10} Y = \log_{10} a + b \cdot \log_{10} LC$ ). En el caso de las dimensiones de los quelípedos se presentan las ecuaciones ajustadas para individuos con distinta heteroquelia. N: número de individuos analizados,  $r^2$ : coeficiente de determinación (en todos los casos,  $P < 0.01$ ).

| VARIABLE                                   | Machos        |       |       |      | Hembras       |       |       |      |
|--|---------------|-------|-------|------|---------------|-------|-------|------|
|  | $\log_{10} a$ | b     | $r^2$ | N    | $\log_{10} a$ | b     | $r^2$ | N    |
| LT   | 0.543         | 0.989 | 0.985 | 1501 | 0.507         | 1.016 | 0.983 | 1471 |
| PH   | -3.440        | 3.193 | 0.977 | 1501 | -3.354        | 3.132 | 0.980 | 967  |
| AABD                                       | -             | -     | -     | -    | -0.544        | 1.181 | 0.960 | 1576 |
| LPLE                                       | -0.433        | 0.979 | 0.961 | 1501 | -             | -     | -     | -    |
| Quela derecha gruesa, quela izquierda fina |               |       |       |      |               |       |       |      |
| LQD  | -0.139        | 1.216 | 0.941 | 789  | 0.056         | 1.082 | 0.891 | 475  |
| AQD  | -0.858        | 1.276 | 0.910 | 789  | -0.676        | 1.097 | 0.896 | 476  |
| LQI  | -0.129        | 1.217 | 0.925 | 789  | 0.071         | 1.066 | 0.937 | 471  |
| AQI  | -0.852        | 1.222 | 0.909 | 789  | -0.626        | 1.109 | 0.890 | 472  |
| Quela derecha fina, quela izquierda gruesa |               |       |       |      |               |       |       |      |
| LQD  | -0.144        | 1.227 | 0.919 | 820  | 0.105         | 1.044 | 0.933 | 474  |
| AQD  | -0.861        | 1.228 | 0.908 | 820  | -0.546        | 1.060 | 0.869 | 474  |
| LQI  | -0.159        | 1.230 | 0.950 | 820  | 0.086         | 1.063 | 0.902 | 479  |
| AQI  | -0.827        | 1.255 | 0.908 | 820  | -0.649        | 1.078 | 0.882 | 478  |



#### 5.3.3.4. Relación entre peso húmedo y longitud de caparazón

La relación entre peso húmedo y longitud de caparazón presenta en ambos sexos pendientes significativamente superiores a 3 (Fig. 5.3.5, Tabla 5.3.3), considerándose este valor indicativo de un crecimiento isométrico en este tipo de relaciones. Este patrón es debido fundamentalmente a la alometría positiva en el crecimiento de los quelípedos, que determina un mayor aumento relativo del peso corporal al incrementarse la talla corporal.

Por otra parte, existen diferencias significativas en el valor de la pendiente de las ecuaciones ajustadas para machos y hembras ( $P < 0.01$ ), aunque las diferencias son cuantitativamente muy pequeñas.

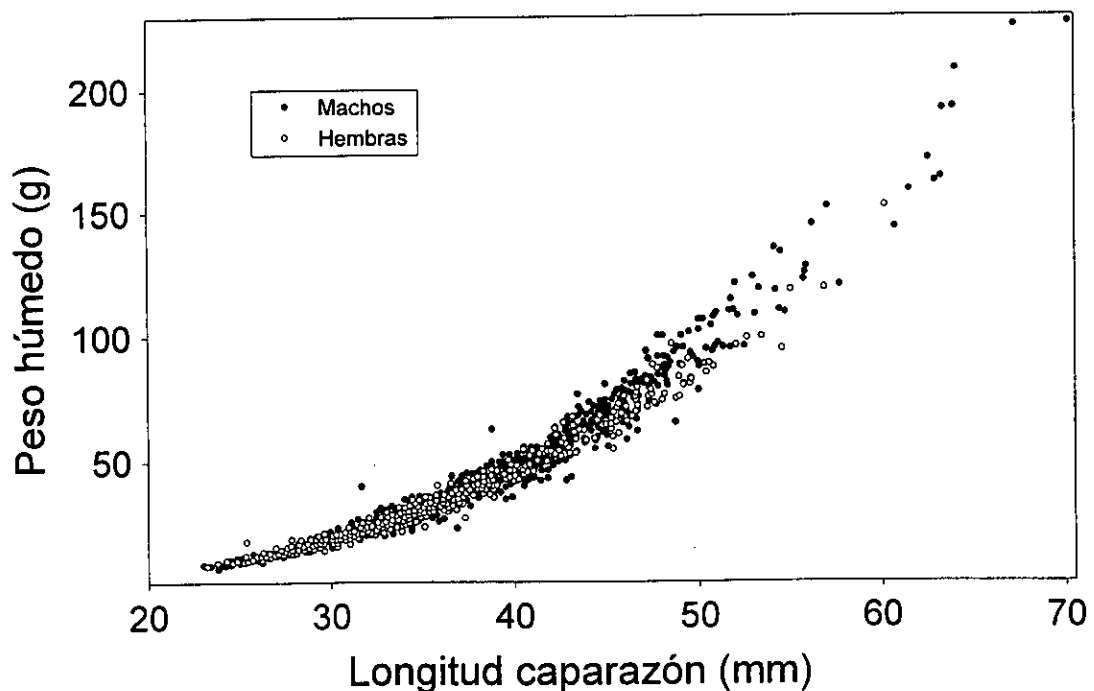


Fig. 5.3.5. Relación entre el peso húmedo corporal y longitud de caparazón en machos y hembras de cigala.

## 5.4. Crecimiento y ciclo de muda

### 5.4.1. Introducción

El crecimiento de la cigala, como el de los crustáceos en general, es un proceso discontinuo consistente en una sucesión de mudas o ecdisis. Este tipo de crecimiento presenta dos componentes (Hartnoll, 1982; Botsford, 1985): el incremento de talla en la muda (IM) y el intervalo de tiempo entre sucesivas ecdisis o período de intermuda (DI). El crecimiento de la cigala es indeterminado y continúa tras la madurez sexual, sin que exista una muda terminal (Farmer, 1973).

La cigala tiene un elevado interés pesquero en el Atlántico Nordeste y Mediterráneo, y el modelado del crecimiento y la obtención de una correspondencia entre talla y edad resultan esenciales para la evaluación de sus pesquerías (Anónimo, 1994, 1995). La pérdida de todas las estructuras duras durante la muda impide la determinación de la edad por examen de estructuras calcificadas permanentes, tal como se realiza en otros organismos marinos. Una alternativa a este problema es la realización de experiencias de laboratorio o en medio natural con animales vivos. Diversos métodos han sido utilizados con la cigala por distintos autores: cultivo en laboratorio de fases larvarias (Anger & Püschel, 1986; Thompson & Ayers, 1989), mantenimiento en cautividad de juveniles y adultos (Thomas, 1965; Farmer, 1973; Charuau & Conan, 1977; Figueiredo, 1979; Sardá, 1985), mantenimiento en jaulas en medio natural de ejemplares próximos a la muda y previamente capturados (Charuau, 1977), experiencias de marcado y recaptura (Andersen, 1962; Chapman, 1982; Eiríksson, 1982; Figueiredo, 1989a; Chapman *et al.*, 1989) o combinaciones de estos métodos (Charuau & Conan, 1977; Hillis, 1979; Bailey & Chapman, 1983). El análisis de distribuciones de frecuencias de tallas de poblaciones naturales es otra alternativa (Conan, 1975a,b, 1978; Tully *et al.*, 1989; Castro, 1992; Mytilineou & Sardá, 1995), aunque en la cigala presenta dificultades por su baja tasa de crecimiento y el solapamiento de grupos modales.

Los resultados de los estudios de crecimiento en la muda basados en animales vivos, junto con la información suministrada por metodologías de aplicación más reciente, tales como la datación de caparazones por radioisótopos (Latrouite *et al.*, 1991; Talidec & Reys, 1993) o estimación de la edad por la acumulación de pigmentos de envejecimiento o lipofuscina (Sheehy, 1990a,b; Tully, 1993; Belchier *et al.*, 1994), se pueden utilizar para validar otros métodos y modelos basados en el análisis de distribuciones de frecuencias de tallas (Castro, 1995).

El incremento de talla en la muda en crustáceos es a menudo definido por el diagrama de Hiatt, que representa la relación entre la talla corporal en postmuda y premuda (Gray & Newcombe, 1938; Hiatt, 1948; Kurata, 1962; Mauchline, 1976; Somerton, 1980). A este modelo se le han puesto objeciones, en particular por asumir una tasa de crecimiento constante para mudas sucesivas (Easton & Misra, 1988) y no describir adecuadamente la variabilidad en el incremento de talla en función del tamaño corporal (Wainwright & Armstrong, 1993; Castro, 1995). La relación entre el incremento absoluto de talla en la muda y la talla de premuda proporciona, junto con la frecuencia o duración del período de intermuda, una mejor descripción del crecimiento y su variabilidad (Botsford, 1985), de aplicación potencial a los análisis de frecuencias de tallas (Caddy, 1987; Castro 1992). En el caso de la cigala, excepto Farmer (1973) y Charuau & Conan (1977) que utilizaron el diagrama de Hiatt, y Charuau (1975) que empleó la relación entre la talla de postmuda y el número de estadios postlarvarios, los distintos autores modelizaron el crecimiento en la muda con la relación entre IM o el porcentaje de incremento de talla en la muda (PIM) y la talla de premuda (Castro, 1992 y referencias antes citadas). La duración de la intermuda es un parámetro del que existe menos información ya que precisa experiencias de laboratorio en que se controlen para cada individuo al menos dos ecdisis sucesivas (ver Castro, 1992 para una revisión).

En este capítulo se estudia el crecimiento en laboratorio de la cigala procedente de Galicia y se analiza la relación de los componentes del crecimiento (incremento de

talla en la muda, y duración de la intermuda) con la talla de premuda, las diferencias entre sexos, el efecto de las condiciones experimentales y la estacionalidad de la muda. Esta información se complementa con el estudio del ciclo de muda en medio natural, basado en criterios macroscópicos del estado de intermuda y frecuencia de aparición de gastrolitos.

## **5.4.2. Material y métodos**

### **5.4.2.1. Crecimiento en condiciones experimentales**

#### **5.4.2.1.1. Ejemplares y condiciones experimentales**

Para estudiar el crecimiento en cautividad de la cigala se utilizaron 325 individuos (194 machos y 131 hembras) capturados vivos (sin roturas de apéndices ni daños aparentes) en la plataforma continental de Galicia durante las campañas de prospección pesquera realizadas en septiembre de 1982 y 1983 y mayo de 1984. Se realizaron tres experiencias, identificadas según el año de captura (1982, 1983 y 1984), que finalizaron el 31 de julio de 1984.

Los animales fueron mantenidos a bordo en cestas plásticas y botes de 0.5 l con aberturas para circulación de agua, dentro de un tanque de 1000 l, y transportados al Centro Oceanográfico del I.E.O. en A Coruña, donde se instalaron individualmente en dos tipos de tanque: cubetas plásticas de 20 l de capacidad dispuestas en bancales, y cestas apilables de rejilla plástica suspendidas en un depósito de agua de 3000 l. Las cubetas disponían de una separación media, consistente en una malla plástica, para mantener dos animales por cubeta, conteniendo cada sección un segmento de un tubo cilíndrico de PVC donde el animal podía esconderse. Cada cesta (40 cm de diámetro por 10 cm de altura) consta de cuatro sectores en los que se estabularon un máximo de un animal por sector. En la Tabla 5.4.1 se aporta información detallada sobre el número de ejemplares de cada sexo empleados en cada experiencia y tipo de tanque

de estabulación.

Las cubetas y el depósito se mantuvieron en circuito abierto de agua. Para reducir la luminosidad diurna, las cubetas se cubrieron con un plástico negro, mientras que la situación del depósito y disposición de las cestas ofrecían ya condiciones propias de luminosidad escasa. Se registró la temperatura y salinidad 2 ó 3 veces por semana. La temperatura del agua osciló a lo largo de las experiencias entre 13.3 y 16.4 °C (valor medio: 14.6 °C) y la salinidad entre 33.28 y 35.82 ‰ (media: 34.55 ‰), siguiendo las variaciones estacionales del área litoral de bombeo, próxima al laboratorio. Se suministró mejillón fresco o congelado y peces (peón y jurel) como alimento. En los casos de muda, la exuvia se dejaba en el tanque para permitir su consumo, como fuente adicional de calcio.

Los ejemplares fueron medidos (LC, longitud de caparazón al 0.1 mm más próximo) y sexados durante su instalación en laboratorio. Se comprobaron al menos 3 veces por semana para su alimentación y para la verificación de ecdisis. En los ejemplares que

Tabla 5.4.1. Número de ejemplares (machos y hembras) empleados en cada experiencia (1982, 1983 y 1984) y tipo de tanque ("cestas" y "cubetas"). Se indica entre paréntesis el número de animales que realizaron ecdisis en laboratorio.

| Experiencia | Inicio - Fin | Tanque    | Machos   | Hembras  | Total     |
|-------------|--------------|-----------|----------|----------|-----------|
| 1982        | 21/09/82     | 'Cestas'  | 72 (30)  | 26 (11)  | 98 (41)   |
|             | 31/07/84     | 'Cubetas' | 33 (25)  | 10 (9)   | 43 (34)   |
|             |              | Total     | 105 (55) | 36 (20)  | 141 (75)  |
| 1983        | 10/09/83     | 'Cestas'  | 55 (30)  | 29 (19)  | 84 (49)   |
|             | 31/07/84     |           |          |          |           |
| 1984        | 15/05/84     | 'Cestas'  | 22 (7)   | 42 (8)   | 64 (15)   |
|             | 31/07/84     | 'Cubetas' | 12 (1)   | 24 (1)   | 36 (2)    |
|             |              | Total     | 34 (8)   | 66 (9)   | 100 (17)  |
| Total       |              |           | 194 (93) | 131 (48) | 325 (141) |

mudaron, se midió la LC algunos días después de la ecdisis, cuando el caparazón comenzaba a endurecerse (en 10 ocasiones no se pudo medir la LC post-ecdisis, a causa de la muerte del animal y fragmentación del caparazón después de la muda).

En el período de tiempo que duraron las experiencias murieron 74 cigalas (52 machos y 22 hembras) por causas accidentales (manipulación, limpieza de tanques, averías técnicas en las instalaciones, etc.) mientras que 130 (86 y 44) murieron de forma aparentemente natural antes de finalizar las experiencias. Solamente los ejemplares que no murieron por causas accidentales se tuvieron en cuenta en la determinación de la supervivencia en laboratorio.

#### 5.4.2.1.2. Análisis de datos

El crecimiento en la muda se estimó para cada sexo a partir del incremento de talla en la muda ( $IM = LC \text{ post-ecdisis} - LC \text{ pre-ecdisis}$ ) y el porcentaje de incremento de talla en la muda ( $PIM = IM \times 100/LC \text{ pre-ecdisis}$ ). Para cada sexo se ajustaron modelos de regresión lineal por mínimos cuadrados, para relacionar el crecimiento de talla en la muda ( $IM$  y  $\ln PIM$ ) y la duración del período de intermuda ( $DI$  y  $\ln DI$ ) con la LC pre-ecdisis (Mauchline, 1977; Somerton, 1980; Botsford, 1985; Wainwright & Armstrong, 1993):

$$Y = a + b \cdot LC \text{ pre-ecdisis}$$

donde  $Y$  representa  $IM$ ,  $\ln PIM$ ,  $DI$  o  $\ln DI$ .

Se examinaron los residuales del  $IM$  (diferencia entre el  $IM$  observado y el predicho por la regresión) para cada sexo en función del tiempo de permanencia en laboratorio hasta el momento de la ecdisis ( $T_{lab}$ , días). El análisis de los residuales indica que esta variable debe ser incluida en el modelo, por lo que se ajustó la ecuación de regresión (Thomas, 1965):

$$IM = a + b \cdot LC \text{ pre-ecdysis} + c \cdot T_{lab}$$

No se analizó la posible existencia de cambios en el crecimiento con la madurez sexual, debido al reducido número de juveniles estabulados (menores de 25 mm de LC; rango de tallas de individuos estabulados: 21 - 54 mm, Fig. 5.4.1).

Para comparar el ajuste de distintos modelos que relacionan el crecimiento en la muda (en función de IM o ln PIM) o la duración de la intermuda (DI o ln DI) con LC pre-ecdysis, se calculó el coeficiente de variación residual (CV) de cada regresión (Somerton, 1980; Wainwright & Armstrong, 1993). Se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando la LC en pre-ecdysis como covariable, para comparar el crecimiento en la muda y la duración del período de intermuda entre sexos y tipos de tanque (cestas y cubetas).

#### 5.4.2.2. Ciclo de muda en medio natural

Para el estudio del ciclo de muda de cigala en el medio natural se utilizó información sobre la presencia de gastrolitos (que indica la proximidad temporal de la ecdysis) y el estado de intermuda, basado en criterios macroscópicos. Estos datos fueron obtenidos en los muestreos biológicos mensuales que se realizaron desde octubre de 1991 a noviembre de 1992 y que se describen en el capítulo 5.2. El ciclo de muda se analizó en función del sexo, estado de madurez y ciclo de cría (en hembras), y talla corporal.

El número de individuos que presentaron gastrolitos fue muy bajo (6.1 y 11.5 % en machos y hembras respectivamente) por lo que los distintos grados de calcificación considerados (1, 2 y 3) se agruparon en uno solo definido como presencia de gastrolitos. Del mismo modo y debido al bajo número de individuos en estado de intermuda 1 (caparazón muy blando en postmuda muy reciente) (0.2 y 0.6 % en machos y hembras respectivamente), se agruparon los estados de intermuda 1 y 2 en

un único estado de intermuda 1+2.

La relación entre la presencia de gastrolitos y la talla se describió para machos, hembras no ovadas y total de hembras mediante una regresión logística que se ajustó por máxima verosimilitud, siguiendo la metodología descrita anteriormente para el ajuste de los datos de madurez sexual (capítulo 5.2).

### 5.4.3. Resultados

#### 5.4.3.1. Crecimiento en condiciones experimentales

##### 5.4.3.1.1. Observaciones generales: distribución de frecuencias de tallas, número de mudas en el laboratorio y supervivencia.

La distribución inicial de frecuencias de tallas de las cigalas estabuladas en el laboratorio y de las que mudaron al menos una vez se representa en la Figura 5.4.1. Machos y hembras de todo el rango de tallas realizaron ecdisis en las experiencias de 1982 y 1983, que tuvieron una duración total de 679 y 325 días, respectivamente. La corta duración de la experiencia de 1984 (77 días) fue la causa de que, durante la misma, sólo un reducido número de machos y hembras realizaran una primera muda en laboratorio. Tuvieron lugar en el laboratorio un total de 141 ecdisis (93 de machos y 48 de hembras), de las que 101 (70 y 31) fueron primeras ecdisis desde la estabulación, 31 (16 y 15) segundas ecdisis y 8 (6 y 2) terceras. Un individuo macho capturado en 1982, de 33 mm de LC, llegó a realizar cuatro ecdisis en cautividad.

La supervivencia en laboratorio de machos y hembras fue similar, aunque en las experiencias de 1982 y 1983 fue ligeramente superior la de hembras. A pesar de la corta duración de la experiencia de 1984, la tendencia de la supervivencia fue similar a la de anteriores experiencias, aunque superior en machos (Fig. 5.4.2). En la experiencia de 1982, sobrevivieron, después de 679 días en cautividad, el 15.8 y 18.8



% (N = 9 y 3) de machos y hembras, respectivamente, y en la de 1983, tras 325 días, el 29.4 y el 33.3 % (N = 15 y 9) (porcentajes calculados excluyendo animales muertos por causas accidentales).

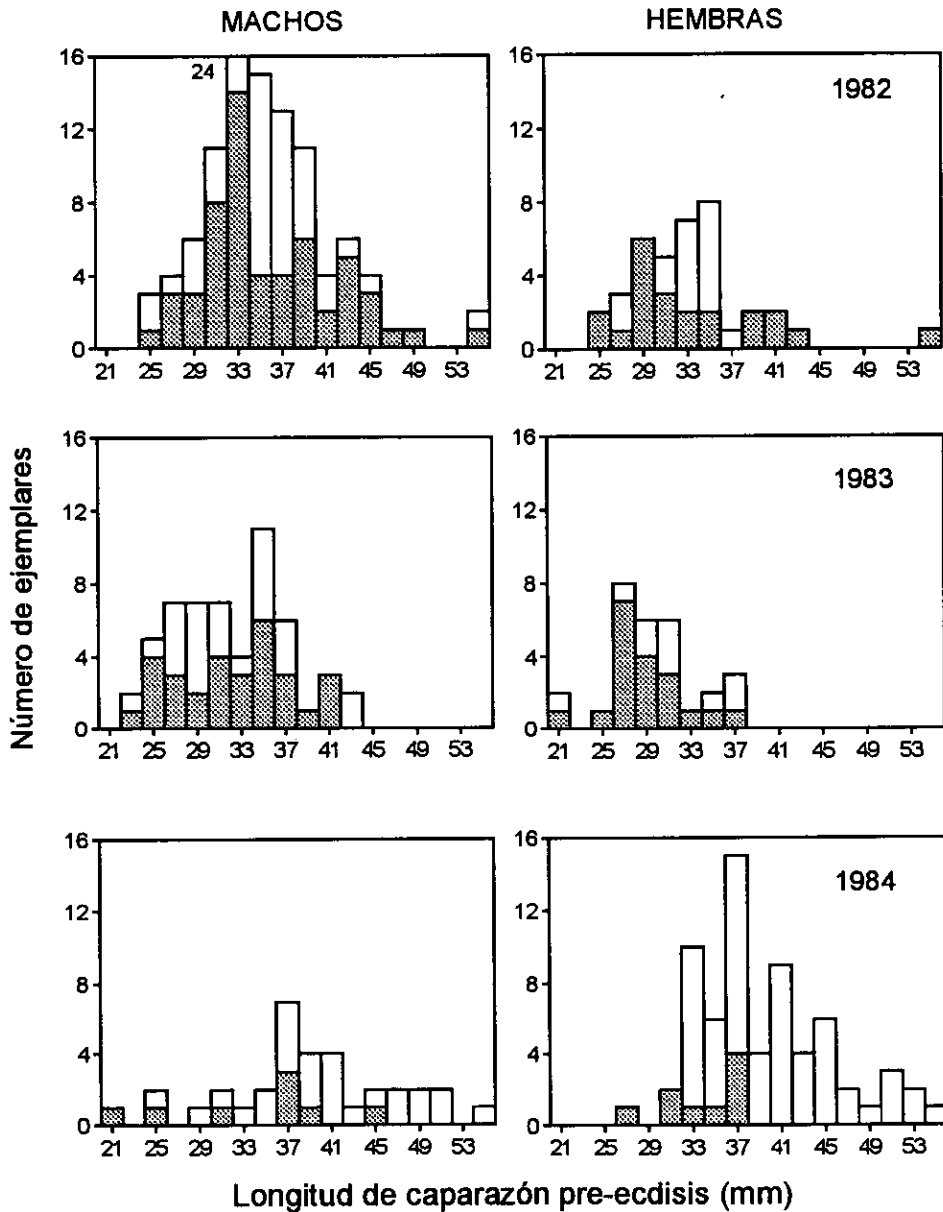


Figura 5.4.1. Distribución de frecuencias de tallas (longitud de caparazón, mm) de machos y hembras de cigala al inicio de las distintas experiencias. Se indican en blanco los animales que no realizaron ecdisis en el laboratorio, y en sombreado aquellos que mudaron al menos una vez.

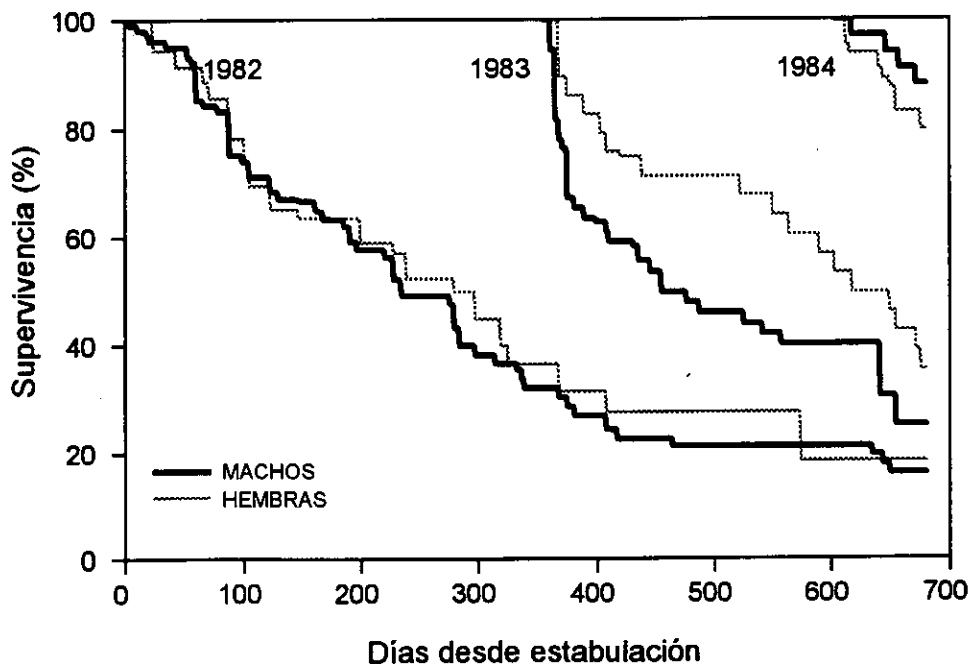


Figura 5.4.2. Supervivencia (% sobre el número inicial de animales estabulados) de machos y hembras a lo largo del período de duración de cada experiencia (día 0 = 21 Septiembre 1982, fecha de inicio de la primera experiencia).

#### 5.4.3.1.2. Crecimiento en la muda

El IM medio que se obtuvo en el conjunto de las experiencias (correspondiente a ejemplares de talla media de 35 mm LC, similar en ambos sexos) fue de 2.10 mm (DT = 1.08) en los machos y 1.70 mm  $\pm$  0.74 en las hembras, y los valores medios del porcentaje de incremento de talla en la muda fueron 6.17 %  $\pm$  2.68 y 5.52 %  $\pm$  2.64, respectivamente (Tabla 5.4.2).

Las ecuaciones de crecimiento que relacionan IM y PIM con LC en pre-ecdisis muestran importantes diferencias según el sexo (Fig. 5.4.3, Tabla 5.4.3) (ANCOVA,  $P < 0.05$ , en la comparación de pendientes entre machos y hembras para ambas ecuaciones, Tabla 5.4.4). El CV de las regresiones indica que tanto para machos como para hembras el modelo basado en PIM proporciona un mejor ajuste, aunque ambos modelos aportan información importante y complementaria.

Tabla 5.4.2. Talla (longitud de caparazón en pre-ecdysis, LC, mm), incremento absoluto de talla en la muda (IM, mm), porcentaje de incremento en la muda (PIM) y duración del período de intermuda (DI, días) para cada sexo, tipo de tanque, experiencia, y estado de crecimiento (número de mudas realizadas previamente por cada animal desde su estabulación en laboratorio: 0: ninguna ecdysis previa, 1: 1, 2 ó 3 ecdysis previas en laboratorio). Se indica en cada caso el valor medio, desviación típica (DT, entre paréntesis) y número de casos (N).

| Sexo      | Tanque     | Experiencia | Estado   | LC         |     | IM          |     | PIM         |     | DI          |    |
|-----------|------------|-------------|----------|------------|-----|-------------|-----|-------------|-----|-------------|----|
|           |            |             |          | Media (DT) | N   | Media (DT)  | N   | Media (DT)  | N   | Media (DT)  | N  |
| Machos    | 'Cestas'   | 1982        | 0        | 33.2 (4.0) | 72  | 1.83 (0.73) | 28  | 5.79 (2.33) | 28  |             |    |
|           |            |             | 1        | 34.2 (2.8) | 14  | 1.56 (0.59) | 12  | 4.69 (1.98) | 12  | 192 (80)    | 14 |
|           |            | 1983        | 0        | 31.9 (5.2) | 55  | 1.90 (0.53) | 26  | 6.14 (2.00) | 26  |             |    |
|           |            |             | 1        | 28.2 (4.3) | 9   | 1.59 (0.75) | 9   | 5.69 (2.90) | 9   | 151 (48)    | 9  |
|           |            | 1984        | 0        | 34.6 (5.4) | 22  | 1.94 (0.62) | 7   | 6.07 (1.84) | 7   |             |    |
|           |            | Total       |          | 32.8 (4.7) | 172 | 1.80 (0.64) | 82  | 5.75 (2.21) | 82  | 176 (71)    | 23 |
|           | 'Cubetas'  | 1982        | 0        | 39.2 (6.5) | 32  | 3.05 (1.55) | 24  | 7.73 (3.41) | 24  |             |    |
|           |            |             | 1        | 40.4 (6.1) | 8   | 2.29 (1.41) | 7   | 5.73 (3.59) | 7   | 191 (105)   | 8  |
|           |            | 1984        | 0        | 47.2 (4.1) | 12  | 2.90        | 1   | 6.43        | 1   |             |    |
|           |            | Total       |          | 41.2 (6.8) | 52  | 2.88 (1.51) | 32  | 7.25 (3.44) | 32  | 191 (105)   | 8  |
|           |            | Total       |          | 34.8 (6.3) | 224 | 2.10 (1.08) | 114 | 6.17 (2.68) | 114 | 180 (80)    | 31 |
|           |            | Hembras     | 'Cestas' | 1982       | 0   | 31.8 (3.8)  | 26  | 1.36 (0.69) | 10  | 4.69 (2.96) | 10 |
| 1         | 35.3 (4.7) |             |          |            | 6   | 1.55 (0.92) | 6   | 4.46 (2.92) | 6   | 160 (67)    | 6  |
| 1983      | 0          |             |          | 29.5 (4.0) | 29  | 1.76 (0.56) | 19  | 6.26 (2.31) | 19  |             |    |
|           | 1          |             |          | 31.0 (2.4) | 8   | 1.64 (0.56) | 8   | 5.29 (1.85) | 8   | 149 (32)    | 8  |
| 1984      | 0          |             |          | 35.9 (3.4) | 42  | 2.10 (0.82) | 6   | 6.37 (2.70) | 6   |             |    |
| Total     |            |             |          | 32.9 (4.5) | 111 | 1.67 (0.68) | 49  | 5.57 (2.53) | 49  | 154 (48)    | 14 |
| 'Cubetas' | 1982       |             | 0        | 34.3 (8.5) | 10  | 1.98 (1.12) | 9   | 5.99 (3.55) | 9   |             |    |
|           |            |             | 1        | 36.8 (4.2) | 5   | 1.48 (0.58) | 5   | 4.11 (1.86) | 5   | 232 (76)    | 5  |
|           | 1984       |             | 0        | 45.4 (4.8) | 24  |             |     |             |     |             |    |
|           | Total      |             |          | 41.5 (7.7) | 39  | 1.80 (0.96) | 14  | 5.32 (3.11) | 14  | 232 (72)    | 5  |
|           | Total      |             |          | 35.1 (6.7) | 150 | 1.70 (0.74) | 63  | 5.52 (2.64) | 63  | 174 (65)    | 19 |

La relación entre IM y LC pre-ecdysis en el caso de los machos es significativa ( $P < 0.001$ ) y presenta pendiente positiva, lo que indica que el incremento absoluto de talla en la muda aumenta con la talla. Por el contrario, en hembras la pendiente es negativa, aunque la regresión no es significativa ( $P > 0.1$ ). Para individuos de 25 y 45

mm de LC el incremento de talla en la muda sería, respectivamente, de 1.48 y 2.88 mm en machos y 1.84 y 1.48 mm en hembras.

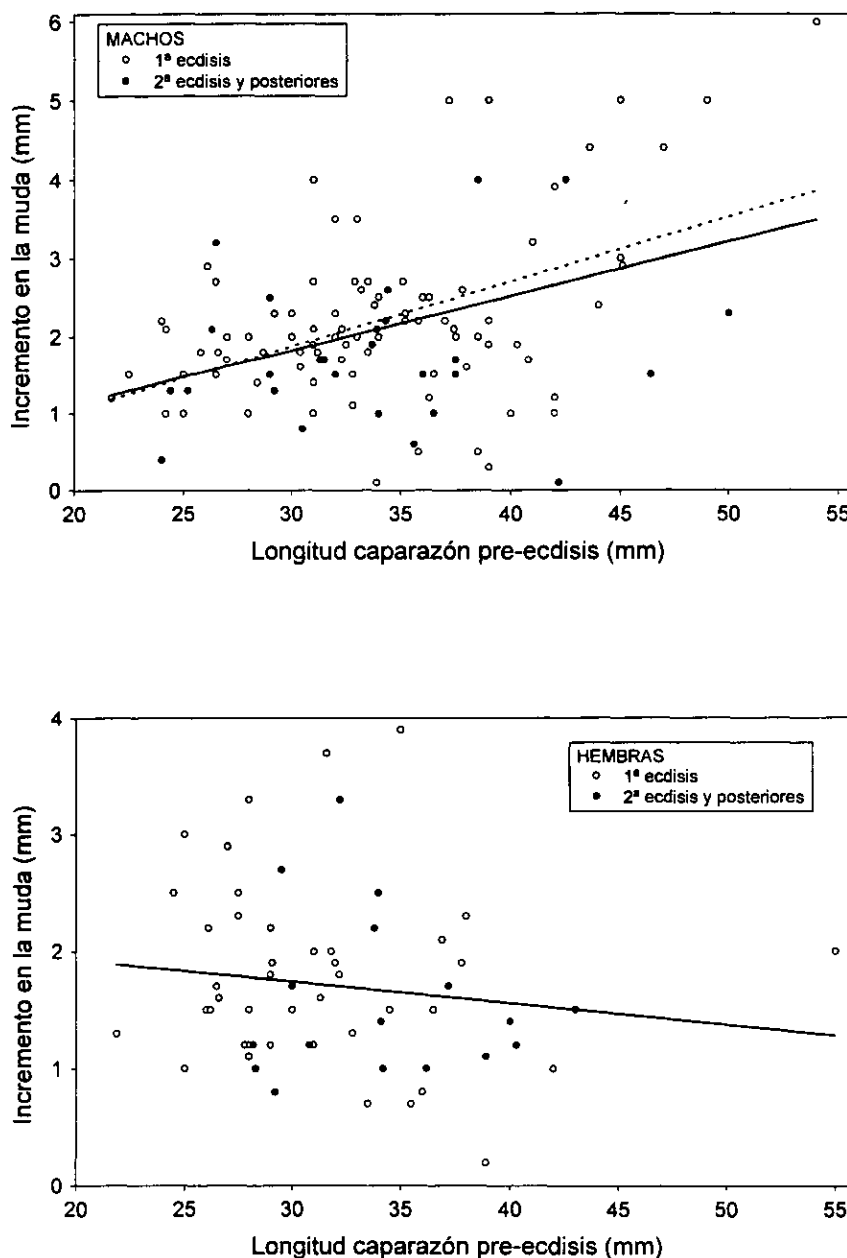


Figura 5.4.3. Relación entre el incremento de talla en la muda (IM) y el porcentaje de incremento de talla en la muda (PIM) y la longitud de caparazón en pre-ecdisis en machos y hembras. Se diferencian las primeras ecdisis realizadas en laboratorio por cada animal de las realizadas posteriormente. En el caso de IM se representa la regresión lineal para la totalidad de los datos (línea continua) y para las primeras ecdisis en machos (línea discontinua). En el caso de PIM se representa la regresión logarítmica.

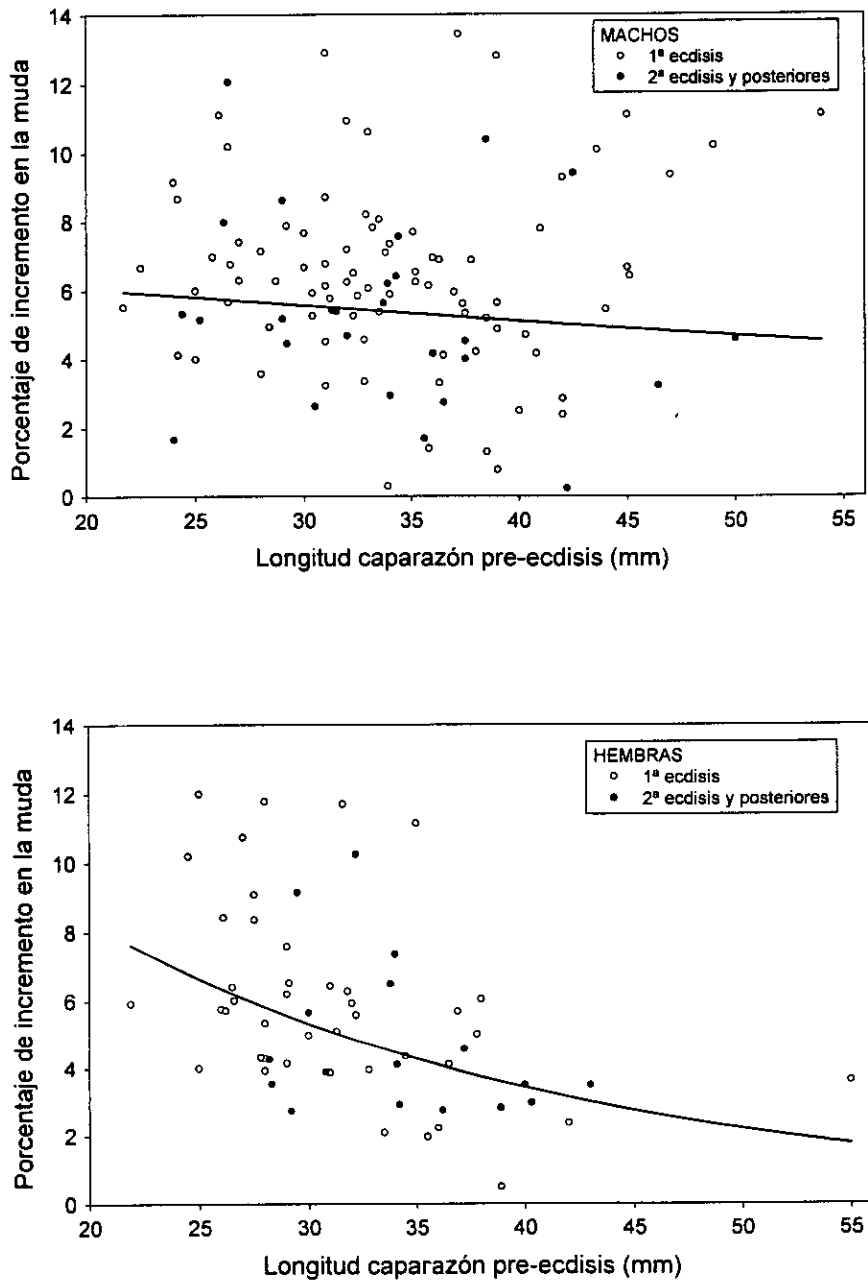


Figura 5.4.3 (continuación)

La regresión entre ln PIM y LC pre-ecdisis presentó una pendiente negativa en ambos sexos, aunque en los machos fue menor y no alcanzó un valor significativo ( $P > 0.1$ ). Esto indica que en los machos el PIM se mantiene prácticamente constante a lo largo del rango de tallas analizado, mientras que en las hembras el PIM decrece con la talla. Así, a individuos de 25 y 45 mm de LC les correspondería, respectivamente, un PIM de 5.7 y 4.8 % en machos y 6.7 y 2.8 % en hembras.

Tabla 5.4.3. Parámetros de las ecuaciones de regresión que relacionan el crecimiento en la muda (incremento en la muda, IM, mm; porcentaje de incremento en la muda, PIM), duración del período de intermuda (DI, días) y tiempo de permanencia en laboratorio (Tlab) con la longitud de caparazón en pre-ecdisis (LC, mm), para cada sexo, tanque o estado de crecimiento (considerando sólo la primera ecdisis en laboratorio de cada animal). Se indica el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) y su significación (P), así como el coeficiente de variación (CV) de cada regresión. En el caso de las regresiones que relacionan IM con LC y Tlab, se indica la significación de la inclusión de esta última variable (Pc).

|                                   | N   | a (ES)         | b (ES)         | $r^2$            | P     | CV     |       |       |  |
|-----------------------------------|-----|----------------|----------------|------------------|-------|--------|-------|-------|--|
| <b>IM = a + b · LC</b>            |     |                |                |                  |       |        |       |       |  |
| Machos                            | 114 | -0.270 (0.509) | 0.070 (0.015)  | 0.167            | 0.000 | 0.470  |       |       |  |
| 1ª ecdisis en laboratorio         | 84  | -0.607 (0.581) | 0.083 (0.017)  | 0.225            | 0.000 | 0.446  |       |       |  |
| 'Cestas'                          | 82  | 1.853 (0.477)  | -0.002 (0.015) | 0.0002           | 0.905 | 0.360  |       |       |  |
| 'Cubetas'                         | 32  | -1.088 (1.522) | 0.101 (0.038)  | 0.189            | 0.013 | 0.479  |       |       |  |
| Hembras                           | 63  | 2.291 (0.557)  | -0.018 (0.017) | 0.019            | 0.288 | 0.437  |       |       |  |
| <b>ln PIM = a + b · LC</b>        |     |                |                |                  |       |        |       |       |  |
| Machos                            | 114 | 1.971 (0.326)  | -0.009 (0.009) | 0.007            | 0.371 | 0.376  |       |       |  |
| Hembras                           | 63  | 3.000 (0.356)  | -0.044 (0.011) | 0.210            | 0.000 | 0.299  |       |       |  |
| <b>DI = a + b · LC</b>            |     |                |                |                  |       |        |       |       |  |
| Machos                            | 31  | 1.44 (75.94)   | 5.232 (2.195)  | 0.164            | 0.024 | 0.0040 |       |       |  |
| Hembras                           | 19  | 28.31 (117.74) | 4.309 (3.447)  | 0.084            | 0.228 | 0.0021 |       |       |  |
| Machos + Hembras                  | 50  | 6.85 (61.77)   | 5.024 (1.794)  | 0.141            | 0.007 | 0.0034 |       |       |  |
| <b>ln DI = a + b · LC</b>         |     |                |                |                  |       |        |       |       |  |
| Machos                            | 31  | 4.29 (0.37)    | 0.024 (0.011)  | 0.149            | 0.032 | 0.141  |       |       |  |
| Hembras                           | 19  | 4.39 (0.02)    | 0.614 (0.018)  | 0.075            | 0.255 | 0.073  |       |       |  |
| Machos + Hembras                  | 50  | 4.31 (0.31)    | 0.023 (0.009)  | 0.125            | 0.012 | 0.118  |       |       |  |
|                                   | N   | a (ES)         | b (ES)         | c (ES)           | Pc    | $r^2$  | P     | CV    |  |
| <b>IM = a + b · LC + c · Tlab</b> |     |                |                |                  |       |        |       |       |  |
| Machos                            | 112 | -0.278 (0.506) | 0.077 (0.015)  | -0.0016 (0.0007) | 0.027 | 0.203  | 0.000 | 0.466 |  |
| 1ª ecdisis en laboratorio         | 84  | -0.596 (0.595) | 0.082 (0.018)  | 0.00005 (0.0016) | 0.977 | 0.224  | 0.000 | 0.449 |  |
| Hembras                           | 63  | 2.182 (0.553)  | -0.008 (0.018) | -0.0013 (0.0008) | 0.097 | 0.063  | 0.143 | 0.430 |  |
| 1ª ecdisis en laboratorio         | 44  | 2.435 (0.662)  | -0.013 (0.021) | -0.0025 (0.0018) | 0.161 | 0.060  | 0.283 | 0.438 |  |

#### 5.4.3.1.3. Efecto de las condiciones experimentales (tiempo de permanencia en laboratorio y tipo de tanque) en el crecimiento en la muda

En ambos sexos y en las distintas experiencias, los valores medios del IM y PIM de las primeras ecdisis fueron, en general, ligeramente mayores que los correspondientes a ecdisis posteriores (Tabla 5.4.2, Fig. 5.4.3). La regresión de los residuales del IM con respecto al tiempo de permanencia en el laboratorio hasta el momento de la ecdisis presenta en machos y hembras una pendiente negativa (Tabla 5.4.3, Fig. 5.4.4), si bien solamente en machos la relación es significativa. De hecho, el CV de las regresiones

incluyendo el tiempo de permanencia en laboratorio es ligeramente inferior al de las ecuaciones basadas únicamente en LC pre-ecdisis. Los residuales del IM de las segundas ecdisis o posteriores, en los machos con elevados tiempos de permanencia

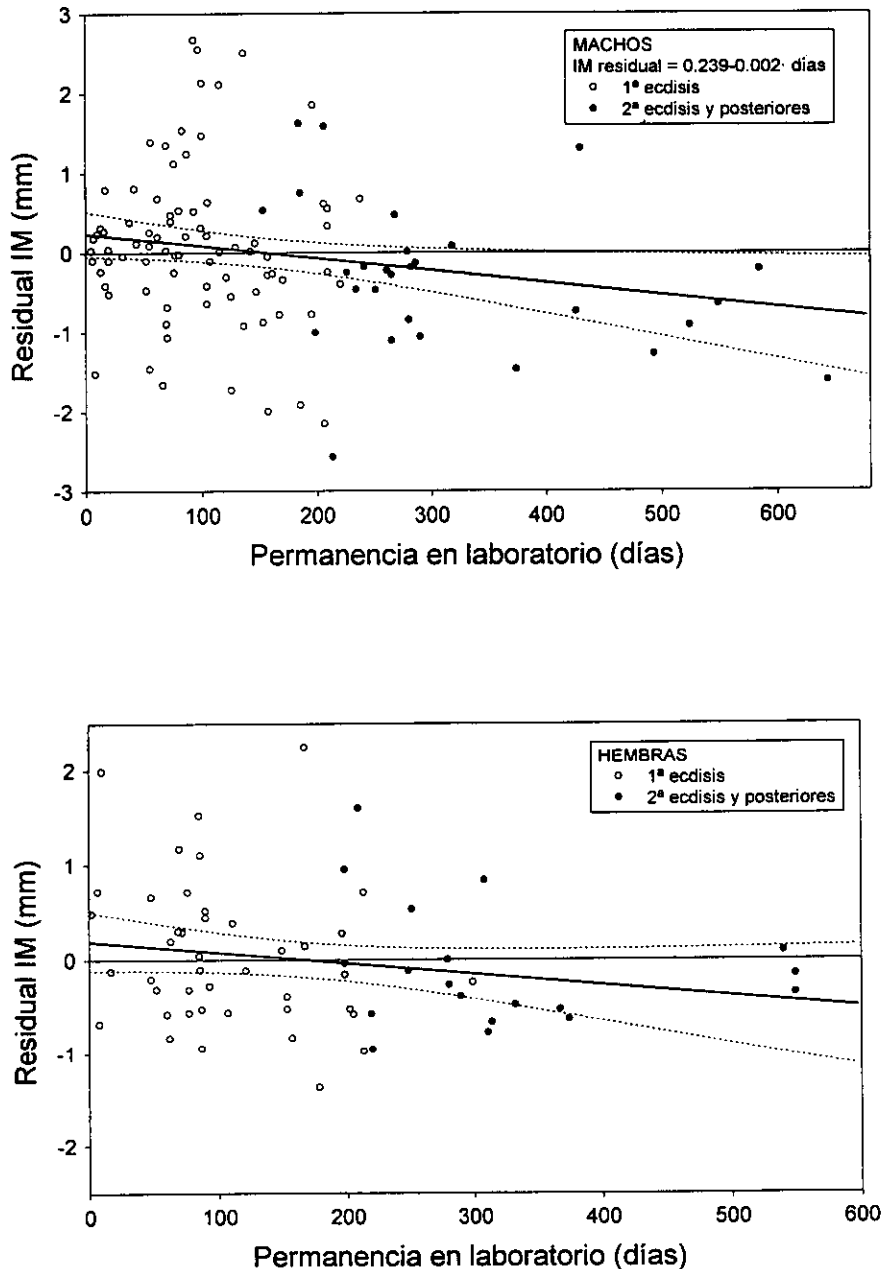


Figura 5.4.4. Relación entre los residuales del incremento de talla en la muda (IM) y el tiempo de permanencia en laboratorio hasta el momento de la ecdisis en machos y hembras. Se diferencian las primeras ecdisis realizadas en laboratorio por cada animal de las realizadas posteriormente. Se representa la regresión lineal (línea continua) y el intervalo de confianza del 95 % (líneas discontinuas).

en el laboratorio (>1 año), presentan en su mayoría valores negativos, lo que significa que el tiempo de permanencia en laboratorio causa una reducción del incremento de talla en la muda. En las hembras, este efecto no es significativo, probablemente debido al bajo número de ejemplares que realizaron una segunda o tercera muda después de un año de permanencia en laboratorio.

El IM medio de los machos estabulados en cestas ( $1.80 \text{ mm} \pm 0.64$  en animales con LC pre-ecdisis media de  $32.8 \text{ mm}$ ) fue inferior al de los estabulados en cubetas ( $2.88 \text{ mm} \pm 1.08$ , LC =  $41.2 \text{ mm}$ ) (Tabla 5.4.4, Fig. 5.4.5, ANCOVA: diferencias de pendiente,  $P < 0.05$ ). En las hembras, el IM medio fue muy similar,  $1.67 \text{ mm} \pm 0.68$  en cestas y  $1.80 \text{ mm} \pm 0.96$  en cubetas, a pesar de las diferencias existentes en la talla de los ejemplares (LC media =  $32.9$  y  $41.5 \text{ mm}$ , respectivamente) (Tablas 5.4.2 y 5.4.4;  $P > 0.1$ ).

Tabla 5.4.4. Resultados de los análisis de covarianza realizados para comparar los parámetros (pendiente y ordenada en el origen, LC: efecto de la covariable) de las regresiones que relacionan el crecimiento en la muda (incremento en la muda, IM; porcentaje de incremento en la muda, PIM) y duración del período de intermuda (DI) con la longitud de caparazón en pre-ecdisis (LC) entre sexos y tanques ('cestas' / 'cubetas'). Se indica el valor del estadístico F y su nivel de significación P (entre paréntesis).

| Ecuación            | Comparación | N   | LC            | Pendiente     | Ordenada      |
|---------------------|-------------|-----|---------------|---------------|---------------|
| IM = a + b · LC     |             |     |               |               |               |
|                     | Sexo        | 177 | 13.88 (0.000) | 12.42 (0.001) |               |
| Machos              | Tanque      | 114 | 5.74 (0.018)  | 9.93 (0.002)  |               |
| Machos, 30-42 mm L  | Tanque      | 75  | 0.04 (0.838)  | 6.26 (0.015)  |               |
| Hembras             | Tanque      | 63  | 1.79 (0.186)  | 0.43 (0.513)  | 0.96 (0.332)  |
| ln PIM = a + b · LC |             |     |               |               |               |
|                     | Sexo        | 177 | 6.62 (0.011)  | 4.99 (0.027)  |               |
| Machos              | Tanque      | 114 | 2.38 (0.126)  | 4.38 (0.039)  |               |
| Hembras             | Tanque      | 63  | 15.03 (0.000) | 0.62 (0.434)  | 0.10 (0.750)  |
| DI = a + b · LC     |             |     |               |               |               |
|                     | Sexo        | 50  | 7.67 (0.008)  | 0.05 (0.833)  | 0.05 (0.827)  |
| ln DI = a + b · LC  |             |     |               |               |               |
|                     | Sexo        | 50  | 6.73 (0.013)  | 0.02 (0.891)  | 0.003 (0.954) |



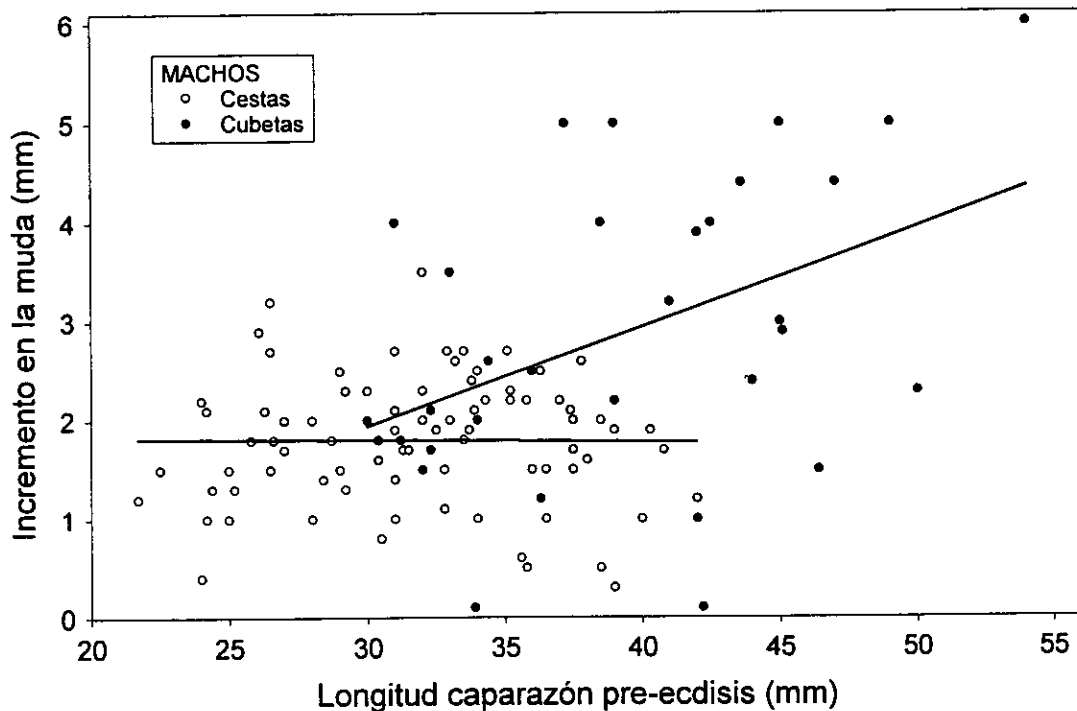


Figura 5.4.5. Relación entre el incremento de talla en la muda (IM) y la longitud de caparazón en pre-ecdysis en machos mantenidos en cestas y en cubetas. Se representa la regresión lineal para los datos correspondientes a cada uno de los tanques.

La regresión entre IM y LC para machos estabulados en cestas presenta una pendiente ligeramente negativa, aunque no significativa, mientras que en el caso de las cubetas la pendiente es positiva y significativa (Tabla 5.4.3, Fig. 5.4.5). Las diferencias entre tipos de tanques se mantienen cuando se analizan únicamente datos de machos comprendidos entre 30 y 42 mm de LC, correspondiente al rango de tallas en que están representados individuos en los dos tipos de tanques.

#### 5.4.3.1.4. Duración del período de intermuda

La duración media del período de intermuda, en las experiencias de crecimiento en laboratorio, fue de  $180 \pm 80$  días en machos y  $174 \pm 65$  días en hembras (Tabla 5.4.2). La duración del período de intermuda, no presentó diferencias significativas entre sexos ni entre el primer y sucesivos períodos de intermuda en laboratorio (Tabla 5.4.4,

ANCOVA,  $P > 0.5$  en todos los casos). Existe una correlación positiva entre DI y LC preecdisis y la regresión basada en DI proporciona un mejor ajuste que la basada en  $\ln$  DI (Tabla 5.4.4, Fig. 5.4.6). Según las ecuaciones obtenidas, el DI es de unos 150 días en las cigalas de 25-30 mm de LC y superior a los 200 días en las mayores de 40 mm de LC. Por otra parte, la permanencia en laboratorio desde la estabulación hasta la primera ecdisis, es en general, menor que el período de intermuda (Fig. 5.4.6). Los ejemplares que no realizaron ecdisis antes de su muerte, en laboratorio o del fin de las experiencias permanecieron en intermuda, en su mayor parte, un período inferior al estimado por la ecuación entre DI y LC. Sin embargo, algunos de ellos, sobrepasaron este tiempo (Fig. 5.4.6), y en algunos casos se mantuvieron desde el inicio hasta el final de las experiencias (679 días) sin realizar ninguna ecdisis. Esto, unido a que la DI de un individuo de 50 mm de LC fue superior a un año, indica que ejemplares de gran talla pueden perder la periodicidad anual de la muda.

#### 5.4.3.1.5. Estacionalidad de la muda

Durante las experiencias, ambos sexos presentaron ecdisis a lo largo de todo el año, sin una estacionalidad marcada en el ciclo de muda (Fig. 5.4.7). En los machos, se distingue un amplio período donde se incrementa la frecuencia de mudas, desde final de otoño a inicio de primavera, mientras que en las hembras los máximos porcentajes de ecdisis coinciden con el final del otoño (diciembre), principio de primavera (marzo-abril) y verano (julio y agosto). Por otra parte, los individuos que realizaron dos o más ecdisis en laboratorio, indican la existencia de dos períodos principales de muda, realizando una primera ecdisis en laboratorio en otoño-invierno y la segunda en primavera-verano (Fig. 5.4.8).

#### 5.4.3.2. Ciclo de muda en medio natural

Relación entre la presencia de gastrolitos y estado de intermuda en machos y hembras.  
Efecto del ciclo de cría en las hembras

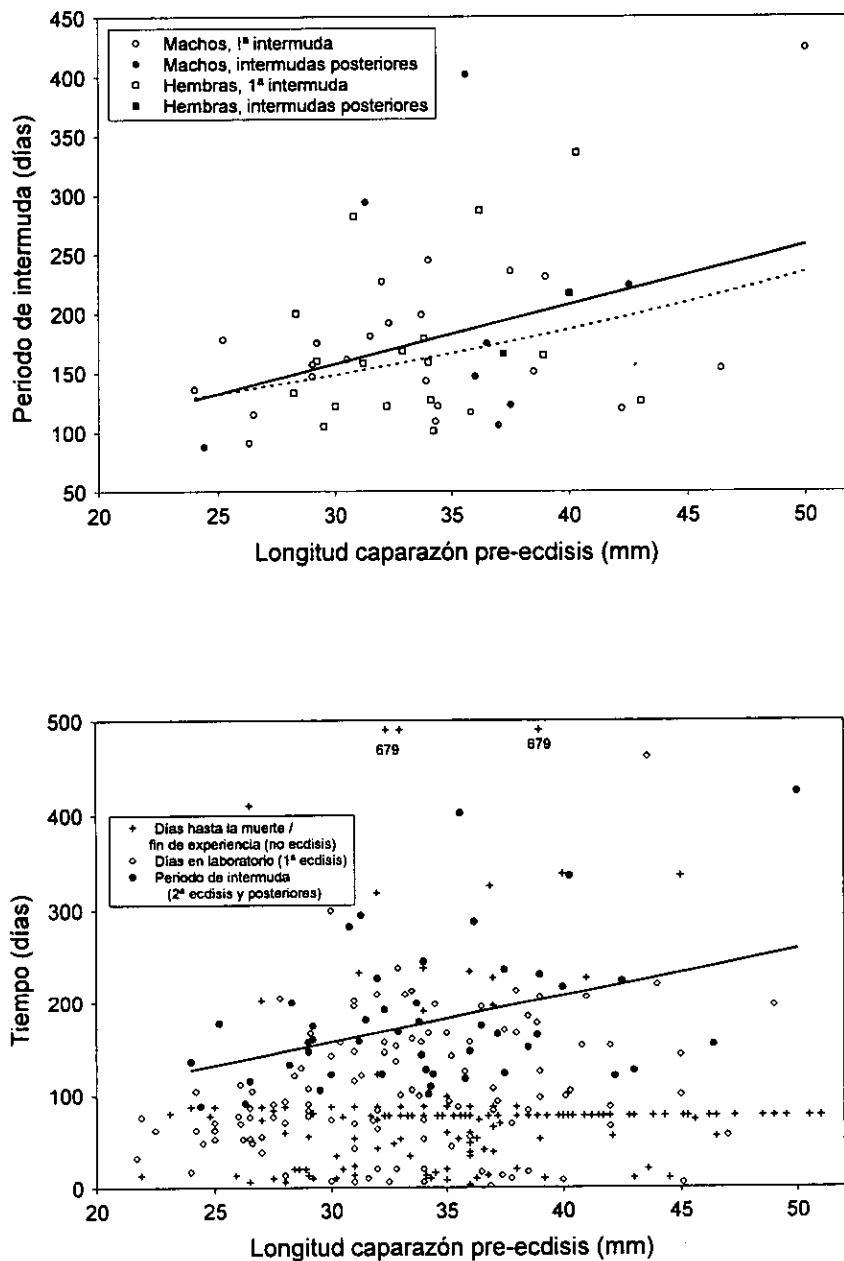


Figura 5.4.6. Relación entre la duración del período de intermuda (DI) y la longitud de caparazón en pre-ecdisis en machos y hembras. Se diferencian los períodos de intermuda tras la primera ecdisis realizada en laboratorio por cada animal de los correspondientes a ecdisis posteriores. Se representa la regresión lineal (línea continua) y logarítmica (línea discontinua) para la totalidad de los datos, ya que no existen diferencias significativas entre sexos (ANCOVA,  $P > 0.1$ ). En la figura inferior se compara DI (se representa la regresión lineal entre DI y LC) con el período de permanencia en laboratorio de animales que no realizaron ninguna ecdisis y el período de estabulación hasta la primera ecdisis en laboratorio.

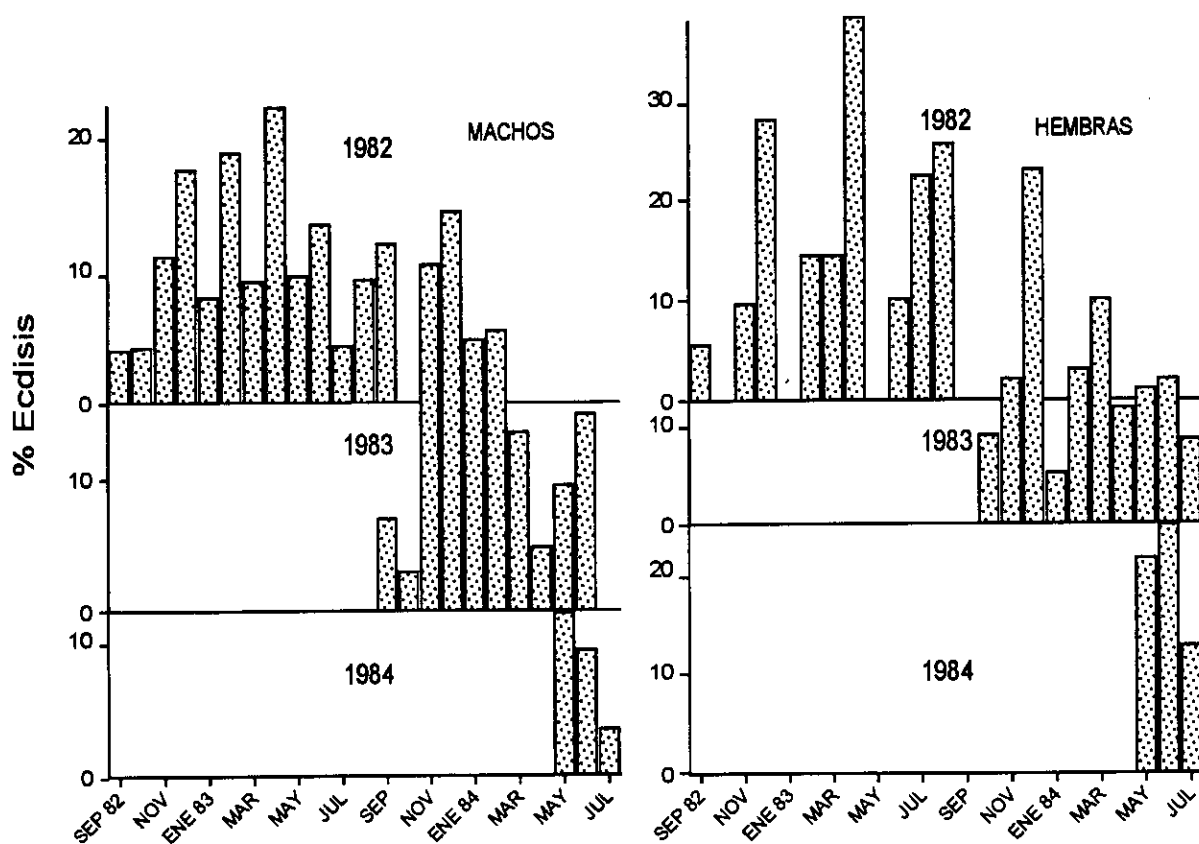


Figura 5.4.7. Estacionalidad del ciclo de muda. Se representa para cada sexo y experiencia el porcentaje de ecdisis sobre el total de individuos vivos en cada mes.

Tanto las hembras no ovadas como los machos aparecieron en todos los estados de intermuda, representando los individuos en postmuda reciente (EI 1+2) el 14.5 y 11.2 %, respectivamente. Por el contrario, las hembras ovadas aparecieron casi exclusivamente en estados de intermuda 3 y 4 (99.4 % del total de hembras ovadas analizadas), lo que indica que no realizan ecdisis durante la incubación. La mayoría de individuos analizados no presentaron gastrolitos desarrollados aunque la frecuencia de aparición de gastrolitos fue superior en machos y hembras no ovadas (6.1 y 8.9 %, respectivamente) que en hembras ovadas (0.6 %; sólo una hembra ovada de las 181 analizadas presentó gastrolitos) (Tabla 5.4.5).

La frecuencia de aparición de gastrolitos tanto en machos como en hembras no ovadas,

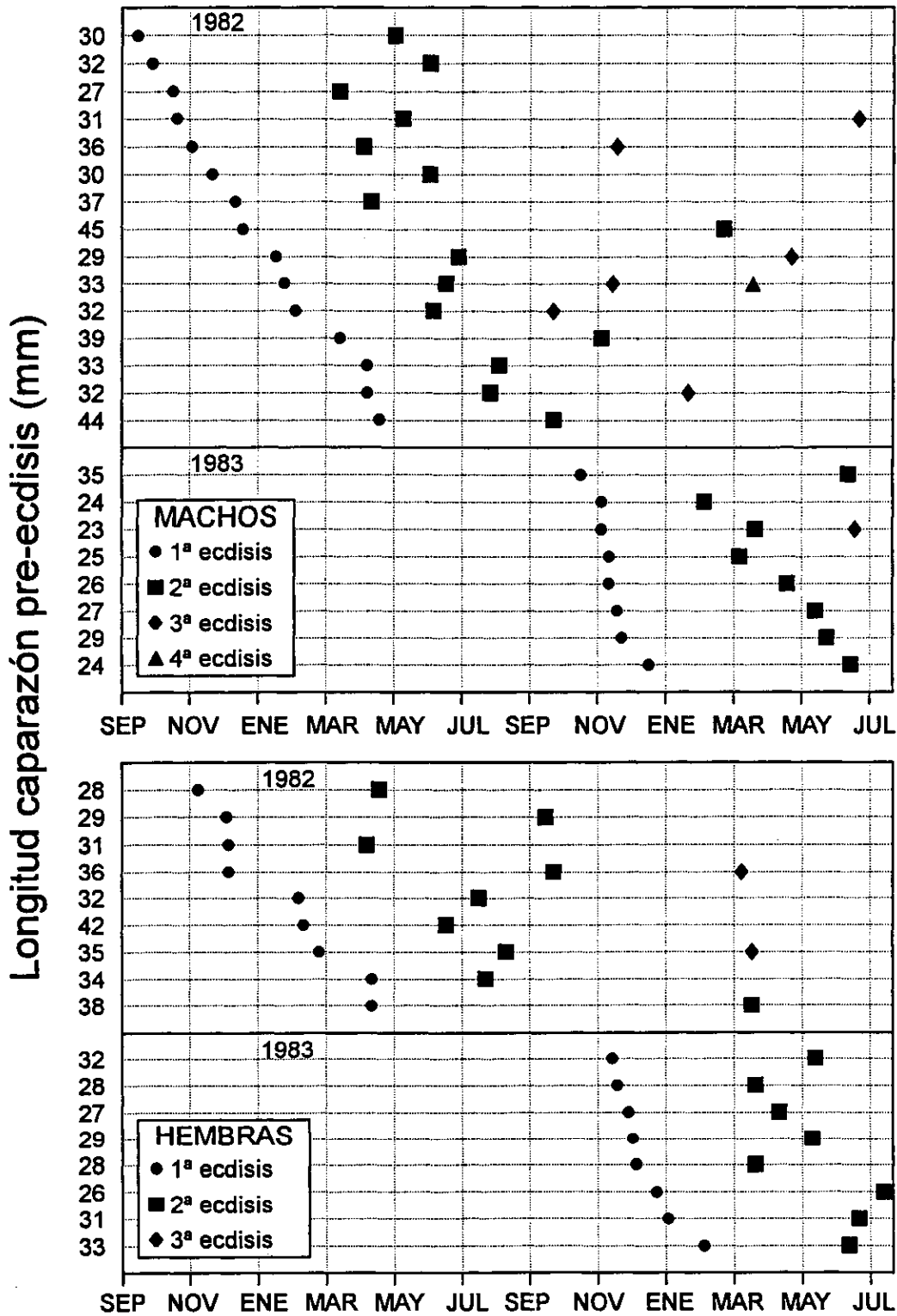


Figura 5.4.8. Estacionalidad y duración del período de intermuda en machos y hembras correspondientes a las experiencias de 1982 y 1983 que realizaron más de una ecdisis en laboratorio. Cada animal está representado por una línea discontinua horizontal en la que se indican las fechas de las sucesivas ecdisis. Para cada sexo, los animales se ordenan en función de la fecha de la primera ecdisis.

Tabla 5.4.5. Proporción de machos y hembras de cigala no ovadas y ovadas en cada estado de intermuda y estado de desarrollo de los gastrolitos, durante los muestreos biológicos realizados desde octubre de 1991 a noviembre de 1992. N: número total de individuos analizados.

| Estado de intermuda              | Machos      | Hembras no ovadas | Hembras ovadas |
|----------------------------------|-------------|-------------------|----------------|
| 1                                | 0.2         | 0.7               | 0.0            |
| 2                                | 11.0        | 13.8              | 0.6            |
| 3                                | 79.9        | 77.8              | 86.7           |
| 4                                | 8.9         | 7.7               | 12.7           |
| <b>Desarrollo de gastrolitos</b> |             |                   |                |
| 0                                | 93.9        | 91.1              | 99.4           |
| 1                                | 3.0         | 4.0               | 0.6            |
| 2                                | 2.1         | 2.9               | 0.0            |
| 3                                | 1.0         | 2.0               | 0.0            |
| <b>N</b>                         | <b>2194</b> | <b>1398</b>       | <b>181</b>     |

aumentó desde el estado de intermuda 1+2 al 4, pasando del 3.6 al 8.3 % en machos y del 7.0 al 12.0 % en hembras no ovadas (Tabla 5.4.6). Esto indica que los gastrolitos se utilizan de forma inmediata después de la muda en la calcificación del nuevo exoesqueleto. La frecuencia de aparición de gastrolitos en las hembras no ovadas fue máxima en los estados de madurez gonadal 2 y 3 (12.4 y 22.4 %, respectivamente), mientras que solamente presentaron gastrolitos el 6.4 y 1.8 % de las hembras con ovarios inmaduros o próximos a la puesta (estados gonadales 1 y 2), respectivamente.

#### Evolución temporal de la presencia de gastrolitos y del estado de intermuda

La evolución temporal de la presencia de gastrolitos en machos de cigala muestra dos máximos anuales, uno en abril y otro en octubre-noviembre (representando entre el 10.5 y el 14 % de los individuos analizados). Las hembras no ovadas presentan una estacionalidad mucho más marcada con un máximo en abril (33.0 %) (Fig. 5.4.9), aunque en noviembre de 1991 apareció un segundo pico de menor importancia (10.8 %).

Tabla 5.4.6. Frecuencia de los distintos estados de desarrollo de los gastrolitos considerados en este estudio, para cada estado de intermuda (EI), en machos y hembras no ovadas de cigala, correspondientes a los muestreos biológicos realizados desde octubre de 1991 a noviembre de 1992. N: número de individuos analizados para cada estado de intermuda.

|                   | EI  | Desarrollo de gastrolitos |     |     |     | N    |
|-------------------|-----|---------------------------|-----|-----|-----|------|
|                   |     | 0                         | 1   | 2   | 3   |      |
| Machos            | 1+2 | 96.4                      | 0.8 | 1.2 | 1.6 | 247  |
|                   | 3   | 93.8                      | 3.3 | 2.0 | 0.9 | 1754 |
|                   | 4   | 91.7                      | 3.1 | 3.6 | 1.6 | 193  |
| Hembras no ovadas | 1+2 | 93.0                      | 2.5 | 2.0 | 2.5 | 203  |
|                   | 3   | 91.1                      | 3.6 | 3.2 | 2.1 | 1073 |
|                   | 4   | 88.0                      | 9.3 | 1.8 | 0.9 | 108  |

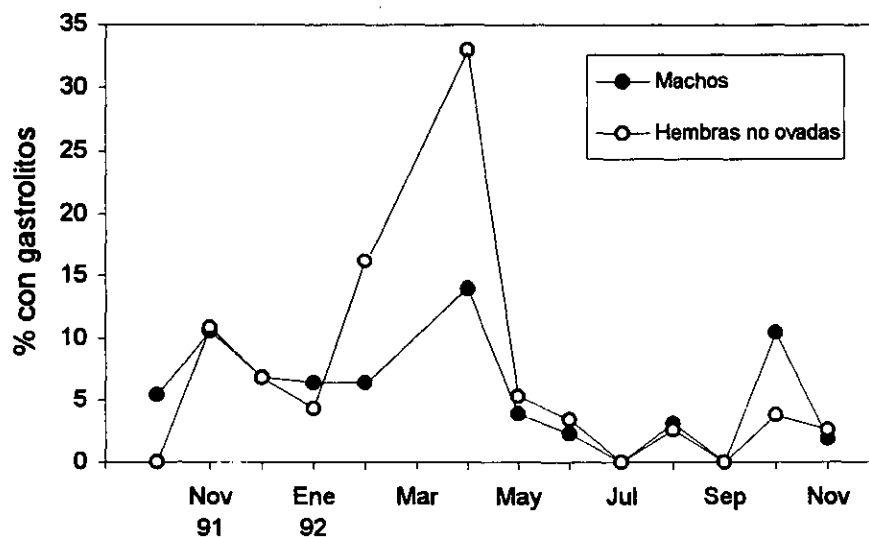


Figura 5.4.9. Evolución temporal de la frecuencia de aparición de gastrolitos en machos y hembras no ovadas de cigala, durante los muestreos biológicos realizados desde octubre de 1991 a noviembre de 1992. En marzo de 1992 no se realizaron muestreos biológicos.

La evolución temporal de los estados de intermuda en machos y hembras mostró que la mayor proporción de individuos en postmuda reciente (EI 1+2) tuvo lugar en mayo (25.0 y 46.5 %, respectivamente), es decir, un mes después del máximo de frecuencia de aparición de gastrolitos. Un segundo pico de menor importancia se detectó entre

octubre y diciembre en ambos sexos (Fig. 5.4.10). En los meses anteriores al máximo de aparición de individuos "blandos" (EI 1+2), que tuvo lugar en mayo, la frecuencia de aparición del estado de intermuda 4 fue máxima (individuos con caparazón muy duro, que realizarán una próxima ecdisis), mientras que en las muestras correspondientes al pico de individuos en postmuda reciente no se detectaron ejemplares en estado de intermuda 4.

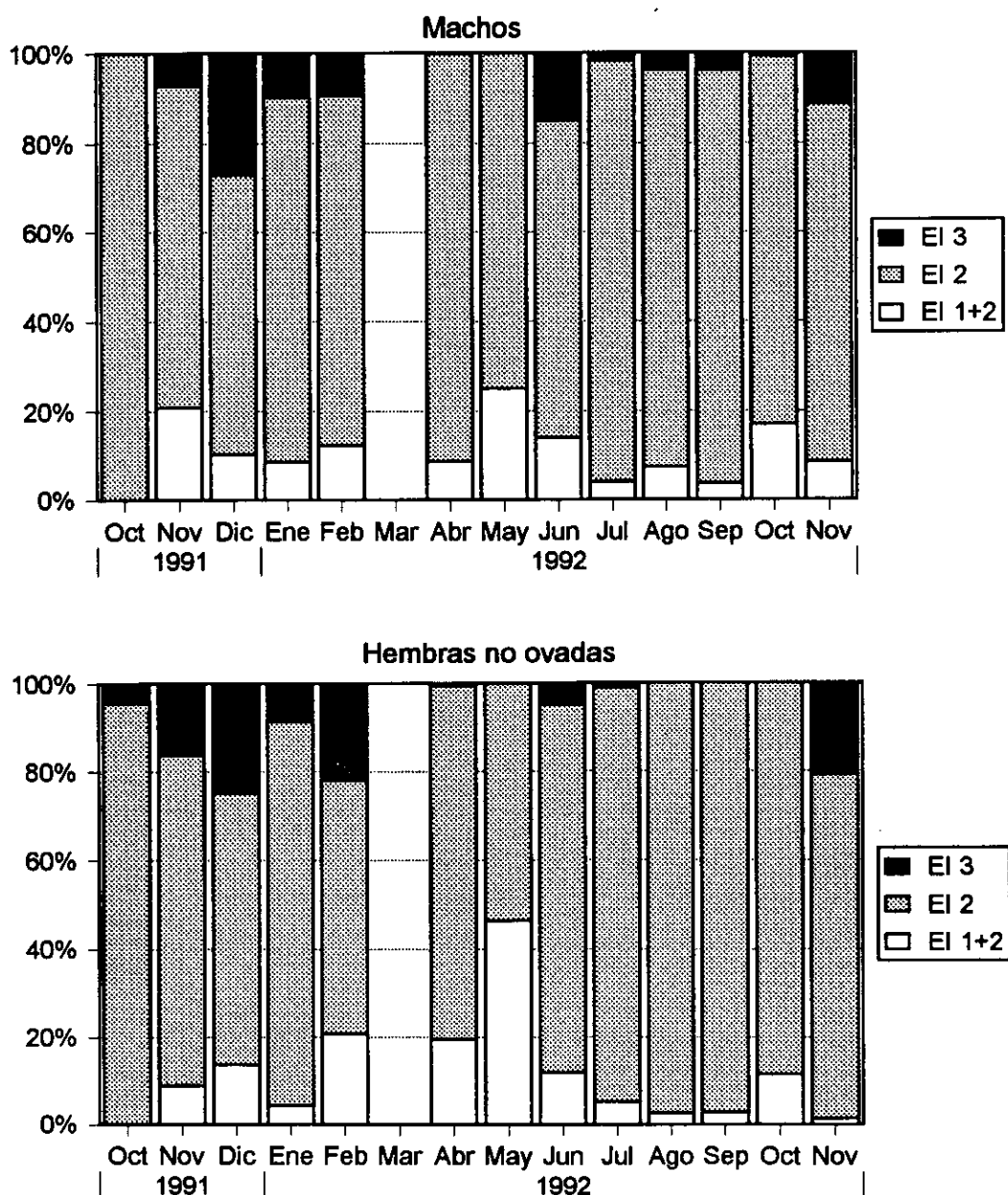


Figura 5.4.10. Evolución temporal del estado de intermuda en machos y hembras no ovadas de cigala, durante los muestreos biológicos realizados desde octubre de 1991 a noviembre de 1992. En marzo de 1992 no se realizaron muestreos biológicos.



### Efecto de la talla corporal en el ciclo de muda

La frecuencia de aparición de gastrolitos descende con la talla corporal, lo que indica una disminución de la frecuencia de muda con la talla (Fig. 5.4.11). Según las regresiones logísticas ajustadas, el 19.9 % de machos y 25.4 % de hembras no ovadas de 20 mm de longitud de caparazón presentan gastrolitos, reduciéndose a 9.3 y 10.4 %, respectivamente, en individuos de 30 mm. La presencia de gastrolitos en tallas superiores a 40 mm de LC es muy escasa (< 4.0 %), lo que indica que la frecuencia de ecdisis en estos individuos, se reduce considerablemente.

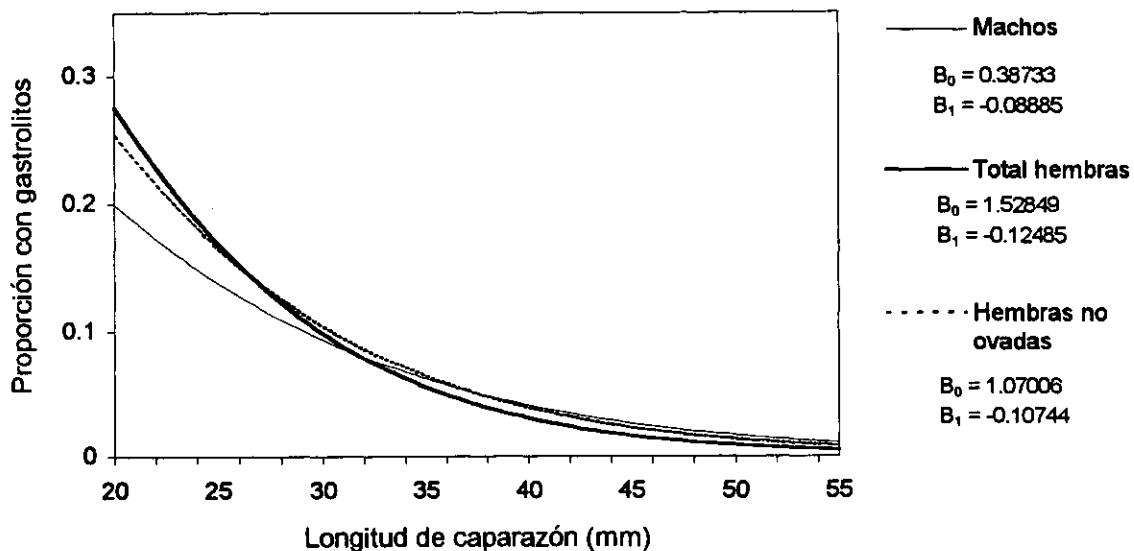


Figura 5.4.11. Regresiones logísticas que relacionan la presencia de gastrolitos y la talla (longitud de caparazón) en machos, hembras no ovadas y total de hembras de cigala. Se indican los parámetros de la regresión ajustada en cada caso (machos:  $\chi^2 = 34.01$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 2195$ ; hembras no ovadas:  $\chi^2 = 27.68$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 1486$ ; total hembras:  $\chi^2 = 40.08$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 1580$ ).

## 5.5. Dinámica de la población explotada

### 5.5.1. Introducción

Uno de los objetivos de la dinámica de poblaciones es predecir las variaciones de los ciclos de abundancia en las poblaciones naturales. En el caso de poblaciones de especies marinas explotadas, la actividad pesquera puede interferir en las fluctuaciones naturales de abundancia y revelar mecanismos de reacción de la población dependientes de la densidad. Las capturas realizadas en una determinada pesquería, reflejan los cambios en la abundancia que sufren las poblaciones que son explotadas, aunque la captura no puede considerarse un índice de abundancia si varían parámetros tales como el esfuerzo de pesca y la capturabilidad. Por ello, la captura por unidad de esfuerzo ha sido utilizada tradicionalmente como un índice del tamaño o abundancia de la población (Fogarty, 1989; Anónimo, 1994, 1995). Sin embargo, para la interpretación de la evolución de estos índices a largo plazo o la gestión de la pesquería, deben tenerse en cuenta, además de la información de la pesquería (capturas y esfuerzo de pesca), la información biológica (ciclo reproductivo, reclutamiento, tasa de crecimiento, mortalidad, tamaño, estructura y distribución de la población) de la especie que es objeto de explotación.

Para todas las áreas de distribución de la cigala existen múltiples datos de distribuciones de frecuencias de tallas, capturas y esfuerzo de pesca (Farmer, 1975; Anónimo, 1995). Frente a la dificultad y elevados costes de los métodos experimentales para el estudio de determinados aspectos biológicos, o de los métodos de evaluación directa de la abundancia con TV submarina (Bailey *et al.*, 1993), la recogida de información sobre capturas, esfuerzo y composición de tallas de las capturas comerciales de cigala mediante muestreos regulares de los desembarcos en puerto o en buques comerciales, es sencilla y no presenta problemas metodológicos. Esta información permite aplicar diversas metodologías y técnicas estadísticas para diferenciar los componentes de las distribuciones polimodales de frecuencias de tallas

(Farmer, 1973; Charuau, 1975; Conan, 1975a,b, 1978; Alonso-Allende, 1979; Nicholson, 1979; Figueiredo, 1984; Tully *et al.*, 1989; Tully & Hillis, 1995; Castro, 1995; Mytilineou & Sardá, 1995), y se ha utilizado en el modelado del crecimiento (Tully *et al.*, 1989; Tully & Hillis, 1995; Castro, 1995), el modelado de la interacción de la cigala con otros recursos simultáneamente explotados (Brander, 1983; Brander & Bennett, 1989), y en la evaluación de las distintas pesquerías en el Atlántico Nordeste (Anónimo, 1993, 1995; Shanks *et al.*, 1994).

Las tendencias de los rendimientos comerciales de las pesquerías de cigala, han sido asociados con tendencias de determinadas variables ambientales, como la iluminación o temperatura (Simpson, 1965; Hillis, 1971b; Chapman, 1980), pero las relaciones son de difícil interpretación sin un conocimiento adicional de la biología de la especie. Por otra parte, la información sobre los mecanismos de regulación de las poblaciones de cigala es muy escasa, en particular en lo referente a los procesos dependientes de la densidad. La aplicación de determinados modelos a las series temporales de datos puede contribuir a comprender las oscilaciones de abundancia y las causas que las generan (Saila & Marchesseault, 1980; Fogarty, 1989).

El propósito de este capítulo es describir la pesquería de cigala de Galicia, las tendencias de las series temporales de variables descriptoras de la pesquería y de la estructura de la población, y plantear hipótesis sobre los mecanismos de regulación poblacional e interacciones causa-efecto que intervienen en su dinámica.

### **5.5.2. Material y métodos**

#### **5.5.2.1. Información de la pesquería de cigala de Galicia (capturas, esfuerzo y estructura de la población)**

Para el área de Galicia Norte se dispone de datos mensuales de esfuerzo de pesca y de capturas de cigala por sexo en número y biomasa de la flota de arrastre de A Coruña,

desde 1982 hasta 1994 (para 1980 y 1981 solamente se dispone de datos trimestrales y anuales). Las cifras de capturas se determinaron mediante el procesamiento de las hojas diarias de venta de los desembarcos (fuente: Autoridad Portuaria -antigua Junta del Puerto-). Los términos *capturas* y *desembarcos* se emplean de forma indistinta en el caso de la cigala, pues los descartes que realiza la flota son escasos (se estiman menores del 2 % en peso). Por otra parte, aunque se dispone de información de desembarcos en los puertos de Galicia Oeste (Muros, Riveira, Marín y Vigo), se carece de series temporales de esfuerzo y de distribuciones de frecuencias de tallas de las flotas de Marín y Vigo, por lo que no se analizan las series temporales para este área. Las tendencias estacionales de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de cigala se analizaron para aquellas flotas de las que se dispone de información de capturas y esfuerzo (A Coruña, Riveira y Muros).

Se utilizaron dos índices de esfuerzo (f):

-Número de mareas (equivalente a número de desembarcos) realizadas por la flota de arrastre operativa. Una marea comprende el viaje de un buque hacia el caladero, el tiempo que transcurre pescando y el regreso para desembarcar las capturas efectuadas. En la flota de arrastre operando en aguas de Galicia una marea tiene un día de duración por término medio.

-Número de mareas realizadas por la flota pesquera operativa, ponderadas por la potencia de cada buque:

$$f = \sum_{i=1,n} N^{\circ} \text{mareas}_i \cdot CV^* / 100$$

donde  $CV^* = \sum_{i=1,n} (CV_i \cdot N^{\circ} \text{mareas}_i) / \sum_{i=1,n} N^{\circ} \text{mareas}_i$ , siendo  $CV_i$  = potencia de cada buque.

Los datos disponibles de distribuciones de frecuencias de tallas (DFT, clases de 1 mm

de LC) por sexo y mes comprenden desde enero de 1981 a diciembre de 1994. Las DFT representan el número total de ejemplares capturados por mes para cada clase de talla en Galicia Norte, estimado a partir de los datos de capturas en el área y de los muestreos de tallas de los desembarcos en la lonja de A Coruña. La metodología del muestreo de tallas de las capturas comerciales de cigala se ha expuesto con detalle en el capítulo 5.2.

Para la descripción de la estructura de la población de cigala, basada en datos de capturas comerciales, se incluye, a nivel comparativo, información obtenida en las campañas de prospección pesquera en la plataforma y talud superior de Galicia (campañas realizadas en otoño, G80 a G91, y en primavera, NW84, NW86 y NW87).

#### 5.5.2.2. Análisis de datos

En la primera parte de los resultados de este capítulo se realiza una descripción de la evolución temporal de la pesquería de cigala en la costa de Galicia, analizando la información de capturas y esfuerzo de pesca. En segundo término, se estudia la dinámica a largo plazo de la población empleando los datos de las capturas comerciales, que se han sometido a análisis multivariantes y de series temporales.

#### Análisis multivariante de las distribuciones de frecuencias de tallas (DFT)

Se realizaron análisis multivariantes para identificar los patrones de variabilidad de las DFT de cigala. Para ello, las DFT de cada sexo y mes se ponderaron, estandarizando el total de ejemplares capturados para todas las clases de tallas a 100 (para dar el mismo peso a todas las muestras mensuales). Se realizaron análisis separados para machos y hembras, a causa de las diferencias en el comportamiento y la tasa de crecimiento entre sexos (capítulos 5.2 y 5.4). La muestra de febrero de 1993 se eliminó del análisis debido al elevado porcentaje de machos de pequeña talla (19 - 22 mm de LC), que representaron el 28 % del total de individuos de la muestra, mientras que la

proporción de los individuos de este rango de tallas fue siempre menor que un 3 % en los demás meses.

En los análisis multivariantes realizados, se consideraron las variables las clases de tallas de 2 mm de LC (20: 19-20 mm; 22: 21-22 mm, etc.), y los casos, el número de individuos correspondientes a cada clase de talla. En las distribuciones de machos se creó una última clase de talla, >80 mm LC, que agrupa ejemplares de tallas superiores a 80 mm de LC, y de forma análoga en las distribuciones de hembras se creó una última clase de talla >60 mm de LC.

Se aplicaron de forma preliminar distintos métodos de análisis multivariante (análisis de correspondencias, análisis de correspondencias con eliminación de la tendencia [detrended] y análisis de componentes principales). Los tres métodos aplicados mostraron resultados muy similares, en particular, en lo que respecta al primer eje extraído (las series temporales de las cargas sobre este eje fueron prácticamente idénticas). El primer eje representó la mayor parte de la variabilidad de las DFT y fue el único eje que se sometió a posteriores análisis. Debido a la similaridad entre los distintos métodos, y que el análisis de correspondencias es el más apropiado estadísticamente por la naturaleza de los datos, se ha optado por este método para los análisis de las DFT de cada sexo que se presentan a continuación.

#### Análisis de series temporales de la estructura de población

Con el fin de analizar la evolución temporal a largo plazo de la población de cigala se realizó un conjunto de análisis de series temporales sobre distintas variables, que resumen la información mensual referente a la estructura y abundancia de la población y a su pesquería. El objetivo de estos análisis fue determinar la existencia de fluctuaciones periódicas (estacionales) en distintos parámetros poblacionales y su interrelación, lo que podría indicar la estacionalidad en los eventos que se suceden a lo largo del ciclo biológico de la cigala, y su efecto en la abundancia y capturabilidad.

Por otra parte, se trató de comprobar la existencia de fluctuaciones a largo plazo (interanuales), planteándose hipótesis sobre sus posibles causas. Las variables analizadas fueron las siguientes:

- Esfuerzo de pesca, utilizando el índice número de mareas/mes (análisis previos indicaron una correlación elevada entre los dos índices de esfuerzo descritos anteriormente).
- Captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de machos en número de ejemplares/marea.
- CPUE de hembras en número de ejemplares/marea.
- CPUE de machos en biomasa (kg/marea).
- CPUE de hembras en biomasa.
- Cargas sobre el eje 1 extraído del análisis de correspondencias de las DFT de machos.
- Cargas sobre el eje 1 extraído del análisis de correspondencias de las DFT de hembras.
- Proporción de hembras ovadas sobre el total de hembras mayores de 25 mm de LC.

Las series de CPUE comprenden el período de 1982 a 1994, las resultantes del análisis multivariante de las DFT de 1981 a 1994, y las de ciclo de cría y proporción sexual de 1981 a 1991. Los valores no disponibles de cada serie se estimaron por interpolación entre datos adyacentes.

Para cada variable se comprobó en primer lugar la existencia de una tendencia temporal mediante el coeficiente de correlación de Pearson, y su patrón estacional, obteniendo los valores medios para cada mes a lo largo de la serie temporal. Se calculó la función de autocorrelación de cada variable empleando intervalos de 0 a 72 meses (la longitud de las series temporales abarca para las distintas variables entre 132 y 156 meses). En todos los casos se estimó para cada intervalo el error estándar y el intervalo de confianza del coeficiente de correlación ( $\pm 1.96 \times ES$ ), para comprobar la significación de la correlación. El análisis de autocorrelación se realizó para las variables no transformadas, con el fin de determinar su estacionalidad, y para las

variables transformadas mediante un ajuste estacional aditivo de intervalo = 12 meses, para determinar la existencia de ciclos interanuales.

La asociación entre las diferentes variables se analizó mediante análisis de correlación cruzada, empleando variables ajustadas previamente con un modelo estacional aditivo de 12 meses. Los análisis de correlación cruzada realizados tuvieron como objetivo analizar las siguientes hipótesis:

-Existencia de una relación entre esfuerzo reproductivo y abundancia de la población: relación entre la proporción de hembras ovadas y la CPUE de machos y hembras en número. Se emplearon intervalos de -72 a +72 meses.

-Existencia de una relación entre abundancia de la población y/o esfuerzo reproductivo y reclutamiento: relación entre el porcentaje de hembras ovadas y las cargas sobre el eje 1 de las DFT de machos y hembras (que representan un índice de reclutamiento). Se emplearon intervalos de 0 a +72 meses.

-Existencia de una relación entre reclutamiento y abundancia de la población: relación entre las cargas sobre el eje 1 de las DFT y la CPUE en número para ambos sexos. Se emplearon intervalos de 0 a +72 meses.

Dada la alta correlación entre la CPUE en número y biomasa, sólo se empleó la primera en los análisis de correlación cruzada. Por otra parte, se realizó un análisis de autocorrelación y correlación cruzada del ciclo de cría y de la proporción sexual, cuyos resultados ya han sido descritos anteriormente en el capítulo 5.2, por lo que no se incluyen en el presente capítulo.

### **5.5.3. Resultados**

#### **5.5.3.1. Descripción de la pesquería de cigala de Galicia**



### Capturas y puertos de desembarco

La cigala en aguas de Galicia es capturada exclusivamente por las flotas de arrastre de fondo (bacas) que explotan la pesquería multiespecífica demersal de la plataforma y talud superior. El principal puerto de desembarco para los arrastreros que operan asiduamente al norte de Fisterra (Galicia Norte) es A Coruña. Desde 1983, se producen también desembarcos en otros puertos (principalmente Muxía, Corme, Laxe, Cariño y Ribadeo). Las cantidades de cigala desembarcadas en los puertos de Celeiro y Burela, que tienen flota de arrastre operando en aguas de Galicia son poco importantes. En los años recientes, el 80 % de las mareas realizadas en Galicia Norte se vienen desembarcando en A Coruña y el 20 % restante en el conjunto de los otros puertos citados. Los desembarcos de la cigala capturada al sur de Fisterra (Galicia Oeste) se realizan en los puertos de Vigo, Marín, Riveira y Muros. Las bacas de estos dos últimos puertos faenan principalmente en las áreas de la plataforma situada frente a las Rías Baixas, mientras que las de Vigo y Marín, dependiendo de diversos factores (meteorología, rendimientos, precios, etc.) operan, incluso en la misma marea, indistintamente sobre variados caladeros tanto de la costa gallega como portuguesa y no realizan separación de capturas según el área de pesca, por lo que la procedencia de las mismas no se puede discernir en los desembarcos en puerto. En la Tabla 5.5.1 se indican los desembarcos por puerto de la cigala capturada en aguas de Galicia.

### Flotas y esfuerzo de pesca

Las bacas de los puertos de A Coruña, Muros y Riveira que operan en la pesquería demersal de Galicia constituyen flotas bastante homogéneas, aunque la flota de A Coruña tiene mayor potencia y tonelaje (TRB) (Tabla 5.5.2). La antigüedad de la mayoría de las unidades es de unos 30 años.

Los dos índices de esfuerzo de pesca considerados (número de mareas y número mareas · CV\*/100) muestran fluctuaciones similares durante el período 1980-1994, por

Tabla 5.5.1. Desembarcos de cigala (en t) realizados en los puertos de Galicia (1980-1994).

| Año  | Galicia Norte |               | Galicia Oeste |         |        |       |
|------|---------------|---------------|---------------|---------|--------|-------|
|      | A Coruña      | Otros puertos | Muros         | Riveira | Marín* | Vigo* |
| 1980 | 531.5         | -             | 72.1          | 100.3   | 601.7  | -     |
| 1981 | 317.7         | -             | 47.9          | 145.8   | 574.6  | -     |
| 1982 | 431.1         | -             | 80.5          | 184.7   | 624.7  | -     |
| 1983 | 417.3         | 15.7          | 79.2          | 149.1   | 527.5  | -     |
| 1984 | 484.4         | 30.6          | 70.8          | 109.1   | 423.2  | -     |
| 1985 | 431.3         | 45.7          | 110.8         | 117.9   | 502.2  | -     |
| 1986 | 301.6         | 62.4          | 83.2          | 116.2   | 455.8  | -     |
| 1987 | 356.2         | 55.8          | 71.2          | 137.2   | 461.7  | -     |
| 1988 | 370.1         | 74.9          | 53.7          | 140.3   | 437.0  | -     |
| 1989 | 297.5         | 78.5          | 41.7          | 153.9   | 381.7  | 42.7  |
| 1990 | 199.0         | 86.0          | 36.5          | 92.2    | 273.1  | -     |
| 1991 | 334.4         | 118.6         | 56.6          | 123.4   | 335.3  | 33.5  |
| 1992 | 351.3         | 76.7          | 63.3          | 136.0   | 349.4  | 35.0  |
| 1993 | 228.6         | 45.4          | 35.4          | 126.2   | 237.8  | 72.6  |
| 1994 | 206.6         | 38.4          | 28.2          | 91.6    | 234.2  | 71.9  |

\* incluyen capturas realizadas en la costa de Portugal

Tabla 5.2.2. Características de las flotas de arrastre (bacas) de los puertos de A Coruña, Muros y Riveira operando en la pesquería demersal de Galicia. Se indica para cada flota el valor medio (DT, desviación típica) del número de unidades, eslora, potencia (en caballos de vapor) y tonelaje (TRB) para el período de referencia, y el año en que cada flota alcanzó el menor y mayor número de unidades operativas.

|          | Núm buques |              |           | Eslora | Potencia (DT) | TRB (DT) | Período ref. |
|----------|------------|--------------|-----------|--------|---------------|----------|--------------|
|          | Media (DT) | Mín (año)    | Máx (año) |        |               |          |              |
| A Coruña | 61 (13)    | 40 (1987)    | 83 (1984) | 30     | 522 (14)      | 156*     | 1982-1994    |
| Muros    | 17 (2)     | 30 (1990)    | 56 (1983) | 26     | 449 (19)      | 132 (4)  | 1980-1993    |
| Riveira  | 43 (8)     | 14 (1990-93) | 20 (1980) | 26     | 378 (19)      | 130 (5)  | 1980-1993    |

\*Período considerado 1990-1993

lo que ambos se pueden utilizar indistintamente (Fig. 5.5.1,  $r = 0.98, 0.99$  y  $0.99$ , basados en datos de esfuerzo anual de las bacas de A Coruña, Muros y Riveira, respectivamente). El esfuerzo de pesca de la flota de A Coruña muestra una ligera tendencia descendente de 1980 a 1987 (de un valor máximo de 7147 mareas en 1982, descendiendo a 4266 mareas en 1987, valor mínimo de la serie) y a continuación se mantiene estabilizado, alrededor de las 5400 mareas anuales. El esfuerzo de pesca de la flota de bacas de Muros se mantiene relativamente estable hasta 1988 (en torno a las 3200 mareas anuales), iniciando a continuación una acusada tendencia descendente (de 3260 mareas realizadas en 1988 baja a 1590 en 1994). El patrón que sigue la evolución del esfuerzo de la flota de Riveira es parecido al de la flota de A Coruña: una tendencia descendente hasta 1986 (de 7207 mareas en 1980 baja a 3900) y seguidamente un período en el que fluctúa alrededor de unas 5150 mareas.

No existen diferencias estacionales importantes en el esfuerzo de pesca en ninguno de los tres puertos analizados, aunque en general existe un máximo en el primer trimestre del año, mucho más acusado en el puerto de Riveira (Fig. 5.5.2).

En el caso de la flota de A Coruña se dispone de valores mensuales de esfuerzo, que muestran una tendencia decreciente de enero a diciembre, con un máximo en enero y valores mínimos en septiembre y diciembre (Fig. 5.5.3). Esta tendencia responde probablemente al cambio de arte que realiza un cierto número de bacas a partir del segundo trimestre del año (se transforman a parejas debido a que obtienen mejores rendimientos de merluza).

#### 5.5.3.2. Descripción de la evolución temporal de la estructura de población de cigala

Las distribuciones de frecuencias de tallas anuales en el período 1981-1994 (Fig. 5.5.4) muestran que más del 90 % de la fracción explotada de la población de cigala se encuentra entre los 24 y 50 mm de LC. Las distribuciones de tallas anuales son, en general, unimodales, situándose las modas entre 30 y 36 mm de LC en machos, y entre

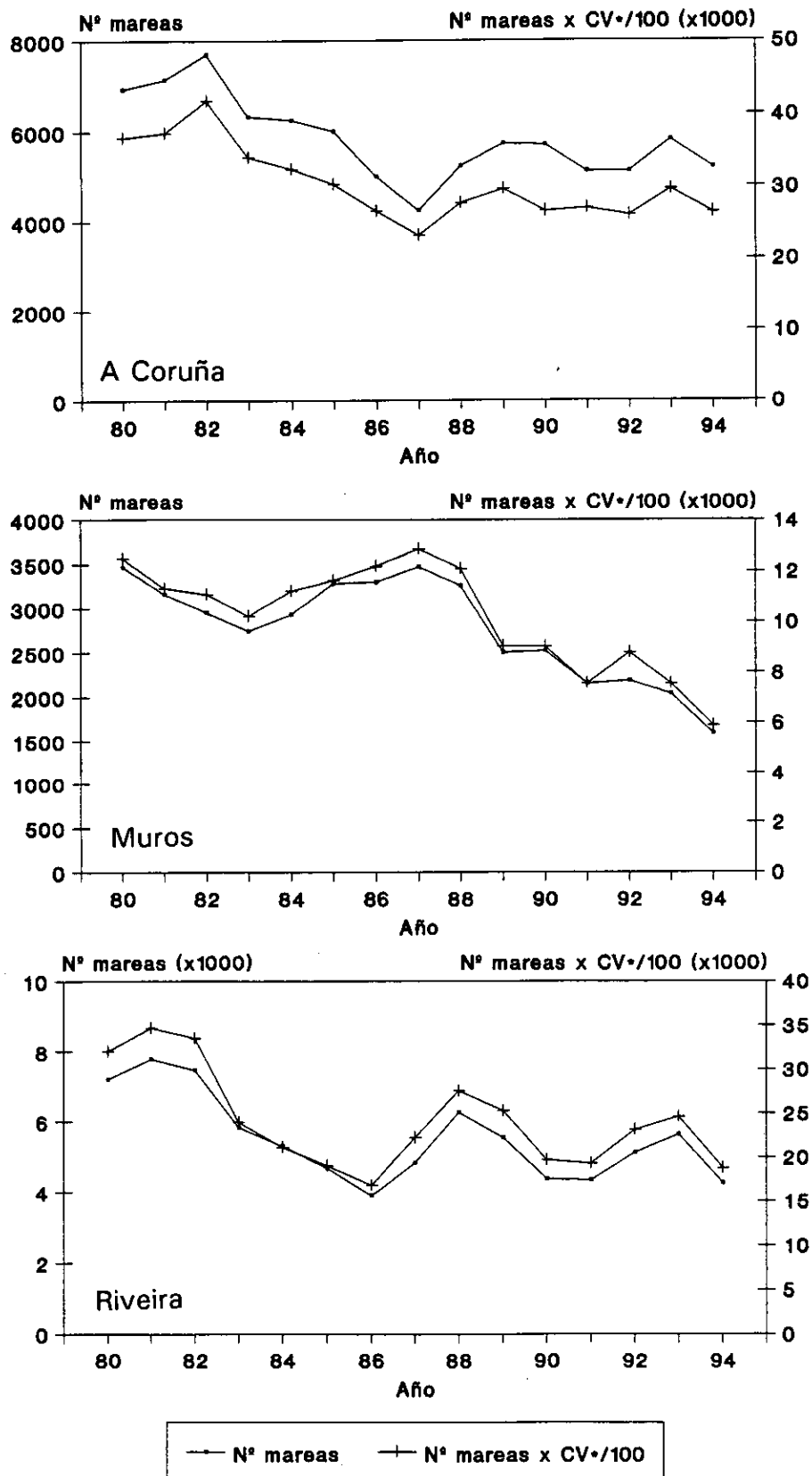


Figura 5.5.1. Evolución del esfuerzo de pesca anual de las bacas de A Coruña, Muros y Riveira en el período 1980-1994. Se representan dos índices de esfuerzo (número de mareas y número de mareas · CV\*/100).

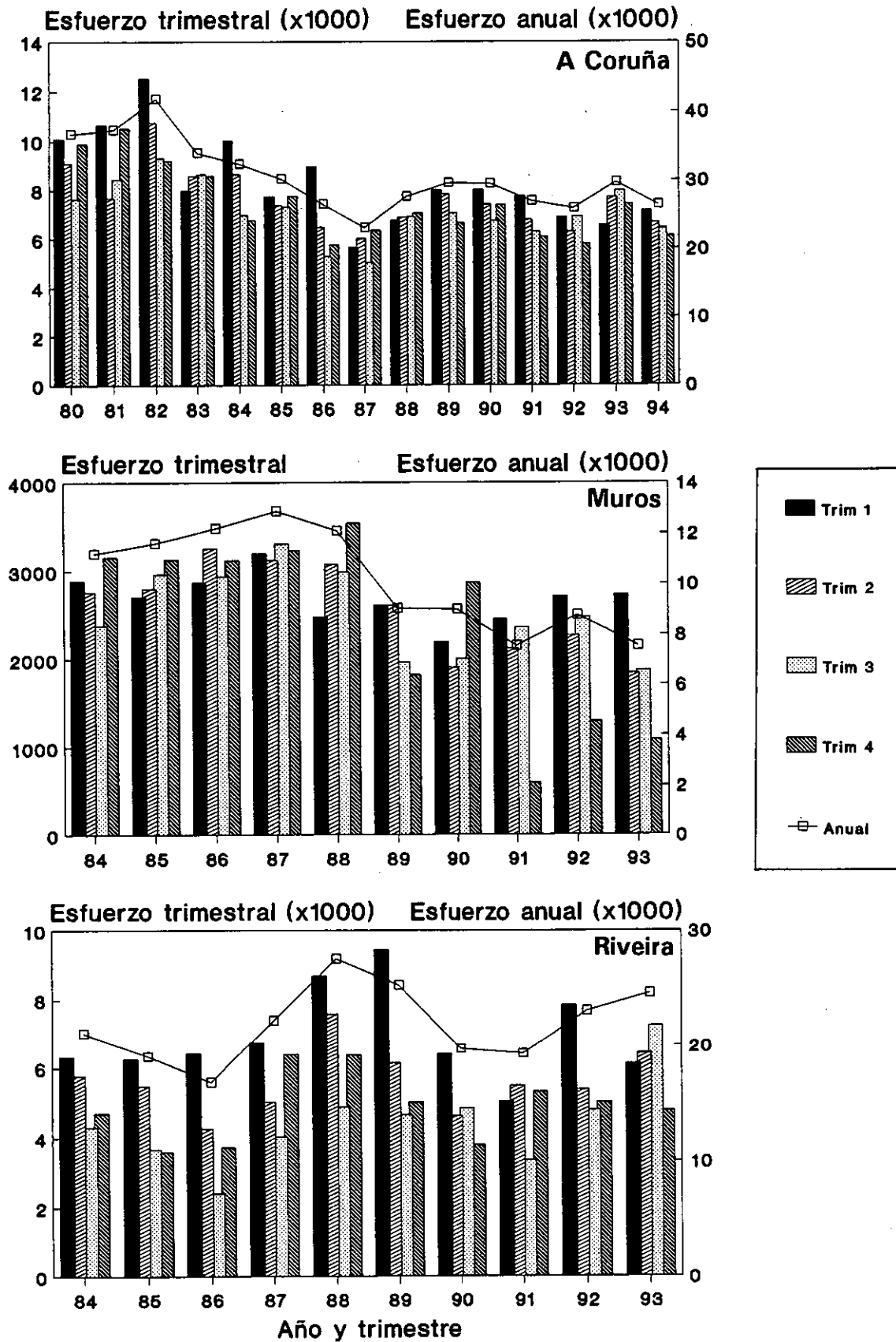


Figura 5.5.2. Evolución por trimestre del esfuerzo de pesca de las bacas de A Coruña, Muros y Riveira, empleando el índice número de mareas · CV\*/100.

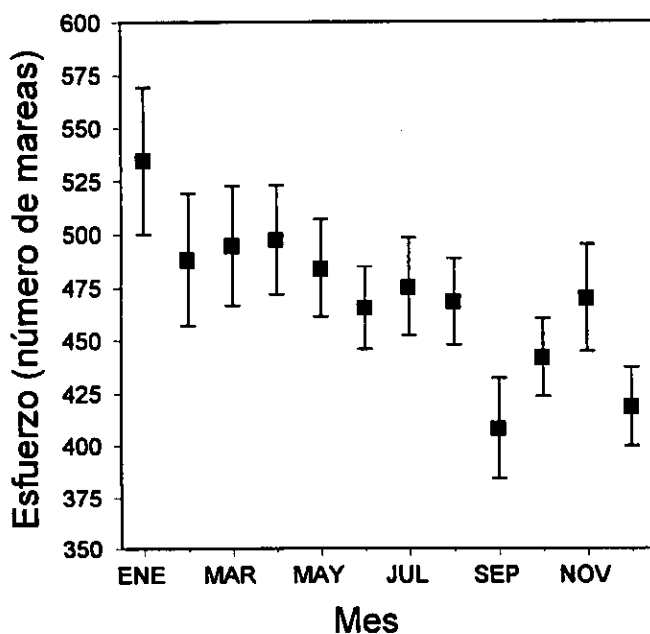
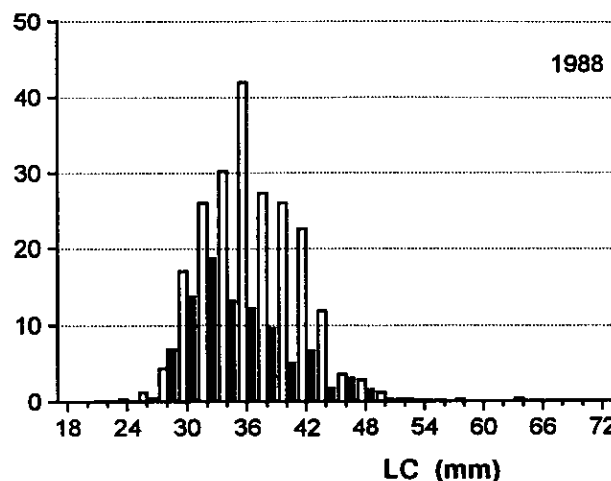
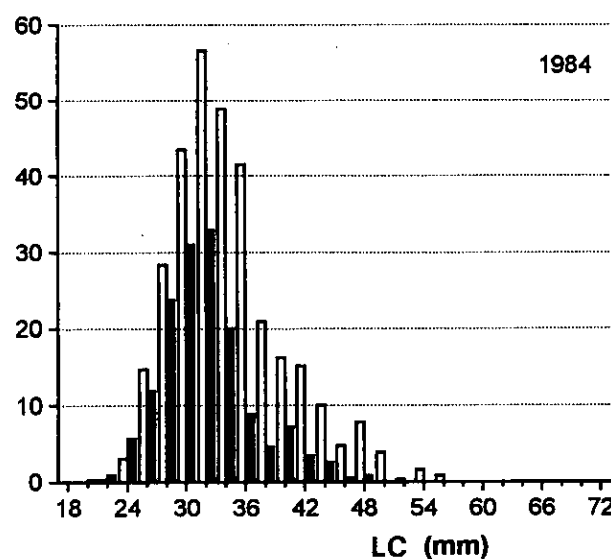
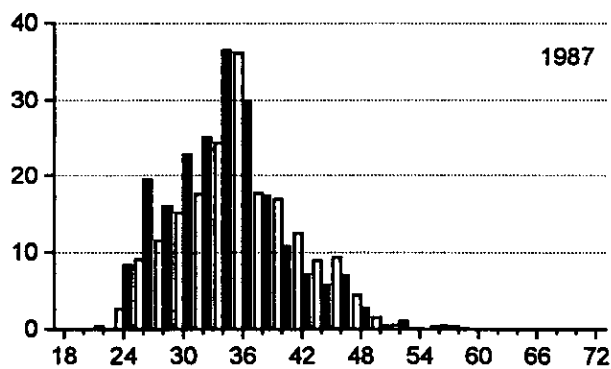
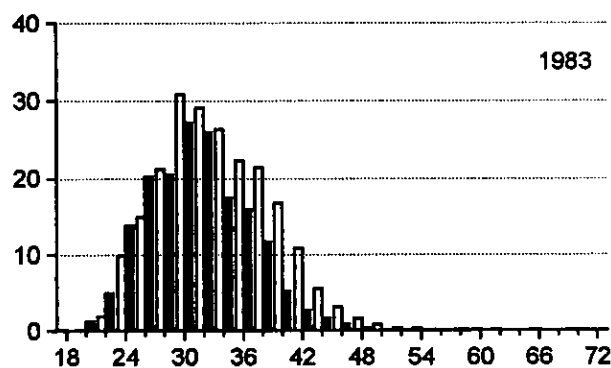
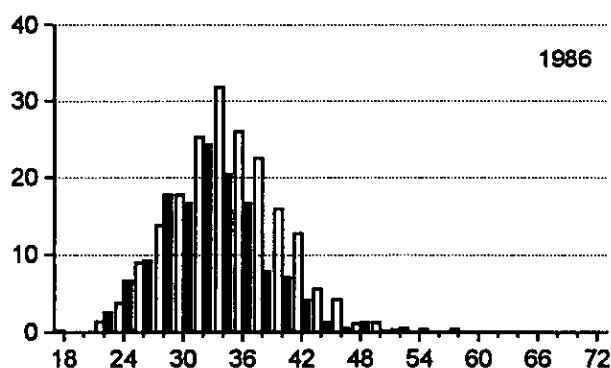
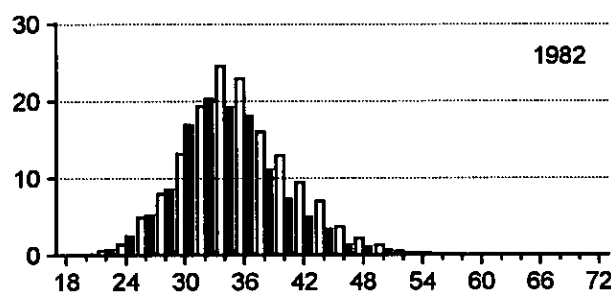
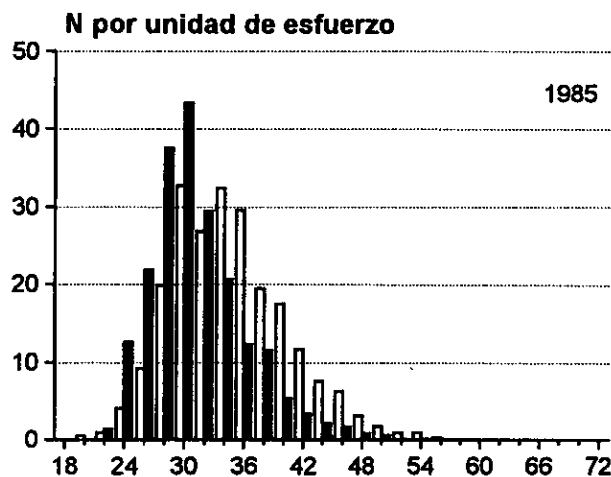
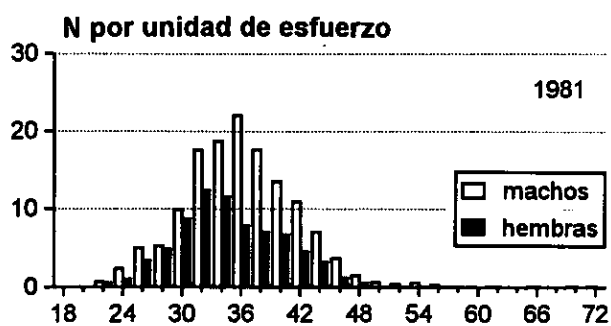


Figura 5.5.3. Valor medio mensual ( $\pm$  error estándar) del esfuerzo de pesca (número de mareas) de las bacas de A Coruña para el período 1980 - 1994.

30 y 34 mm en hembras (excepto las de 1989, situadas en las clases de 40 y 38 mm, respectivamente). Las máximas tallas muestreadas de machos y hembras fueron 85 y 67 mm de LC, respectivamente.

Las distribuciones de tallas de las capturas de cigala realizadas durante las campañas de prospección pesquera (Figs. 5.5.5 y 5.5.6) muestran rangos de tallas similares a las correspondientes a los desembarcos comerciales. Por otra parte, las modas dominantes de las distribuciones se sitúan en las mismas tallas en ambos tipos de muestras, aunque la variabilidad es superior en las campañas de prospección, debido probablemente al menor tamaño de muestra. La mayor diferencia entre ambas distribuciones se debe a la aparición esporádica de individuos juveniles menores de 20 mm de LC en las campañas (por ejemplo, en el sector Fisterra-Estaca en la campaña G86 aparece en las hembras una clase modal en 16 mm de LC), que son capturados por usar un paño de menor luz de malla recubriendo interiormente el copo. Esto indica que el arte empleado en las campañas de prospección pesquera presenta una selectividad similar a la de los artes comerciales.



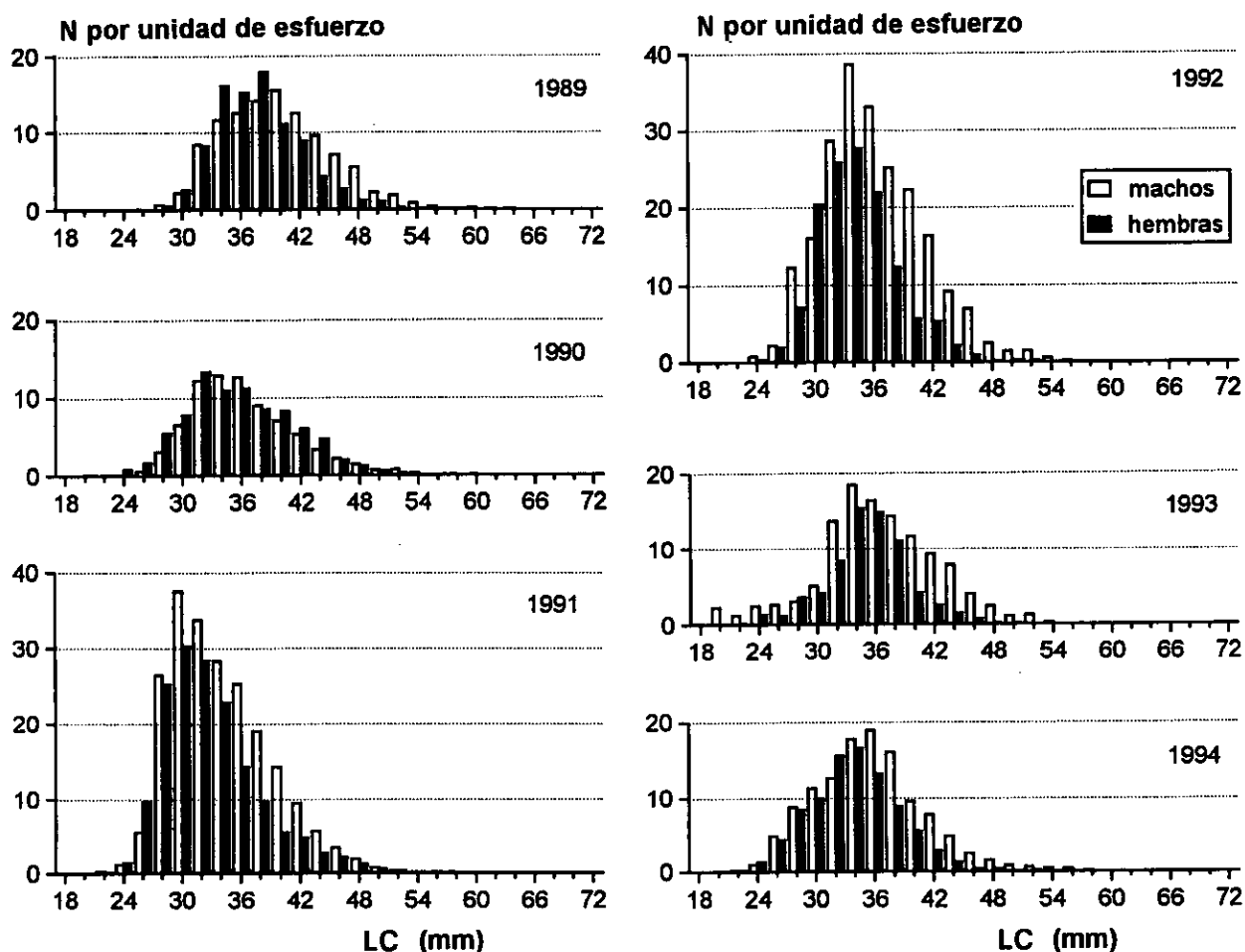


Figura 5.5.4. Distribuciones de frecuencias de tallas anuales de machos y hembras de cigala para el período 1981-1994. Se representa el número de individuos por unidad de esfuerzo, basado en la actividad de la flota de arrastre de baca de A Coruña en Galicia Norte. Los datos originales se agruparon en clases de tallas de 2 mm de LC.

Las tallas medias anuales de cigala en los desembarcos en la lonja de A Coruña fluctuaron entre 34.7 y 40.9 mm de LC en machos y 32.0 y 39.4 mm en hembras durante el período 1980-1994, pero sin mostrar una clara tendencia (Fig. 5.5.7). El valor máximo de la LC media de machos tuvo lugar en 1989 y el de las hembras en 1990. La talla media anual de los machos fue siempre superior a la de las hembras (exceptuando en el año 1990).

La información procedente de las campañas de prospección permitió analizar la



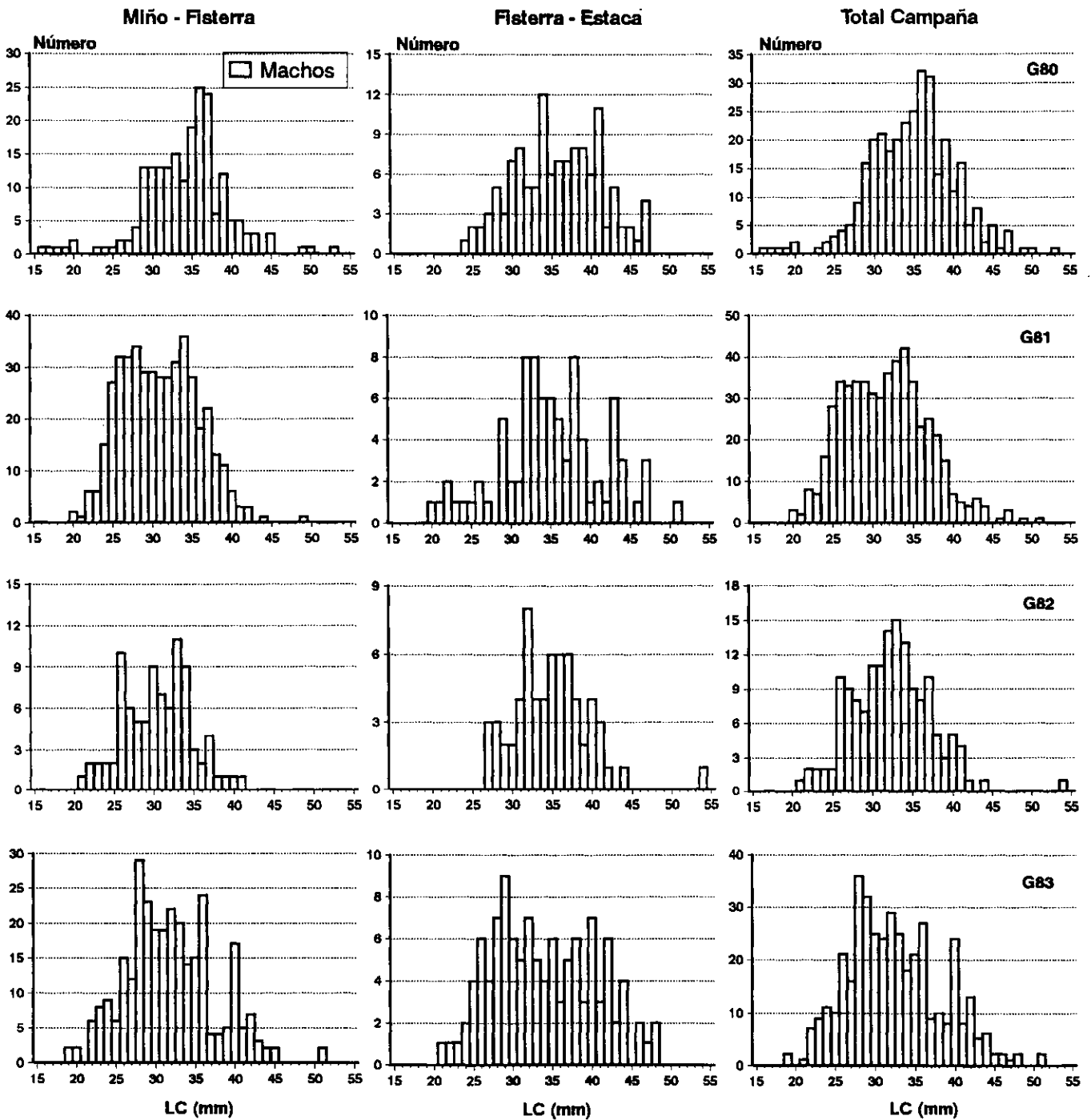


Figura 5.5.5. Distribuciones de frecuencias de tallas de machos de cigala capturados en las campañas de prospección pesquera realizadas entre 1980 y 1991 (ver capítulo 3). G80 a G91 representan las campañas realizadas en otoño, y NW84, NW86 y NW87 las de primavera. Se representa el número de individuos capturados en todos los lances realizados en cada sector geográfico (Miño-Fisterra, Fisterra-Estaca, -no se representa el sector Estaca-Ribadeo debido al bajo número de ejemplares capturados-) y para el área total (Miño-Ribadeo) en cada campaña por clase de talla de 1 mm de LC.

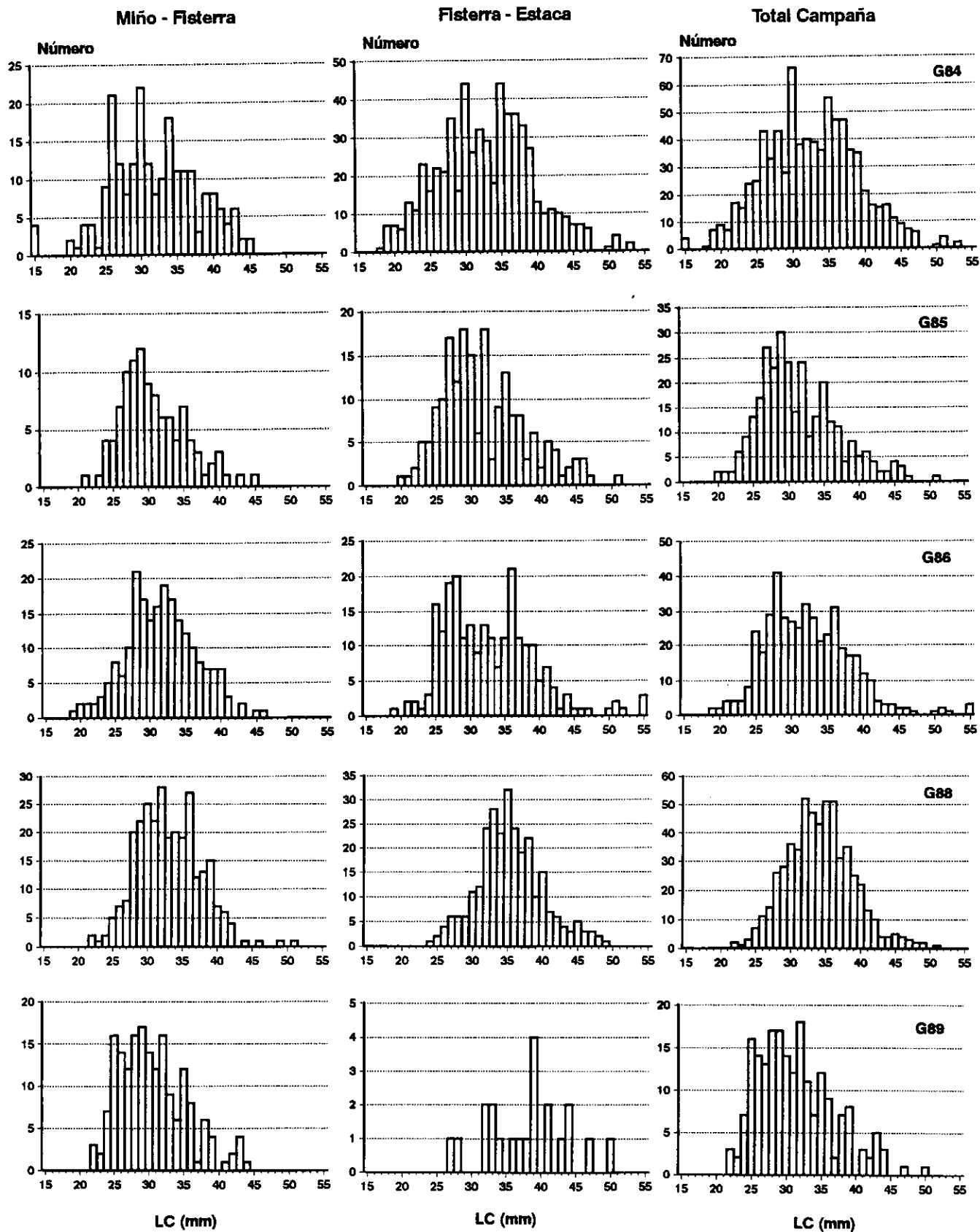


Figura 5.5.5 (continuación)

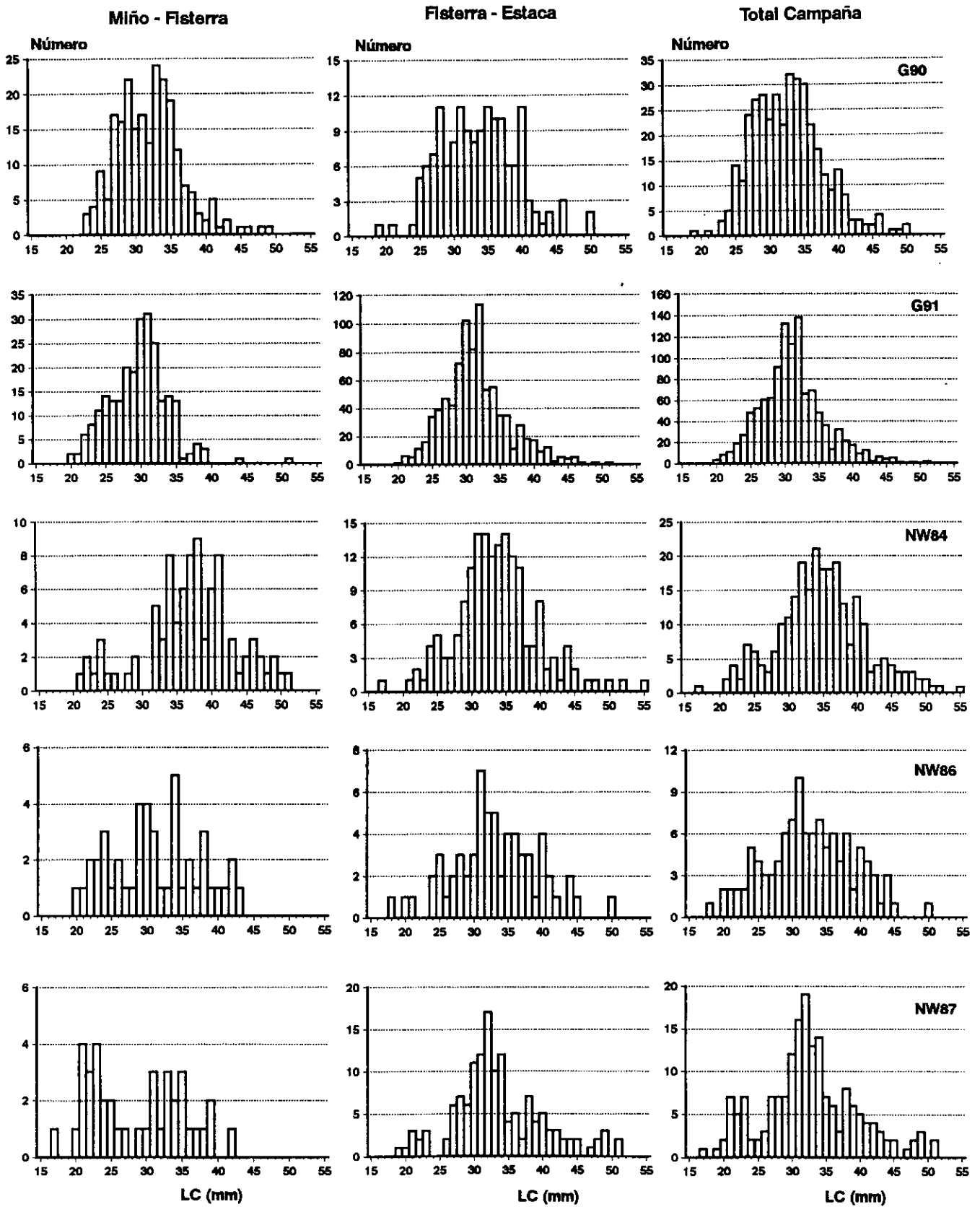


Figura 5.5.5 (continuación)

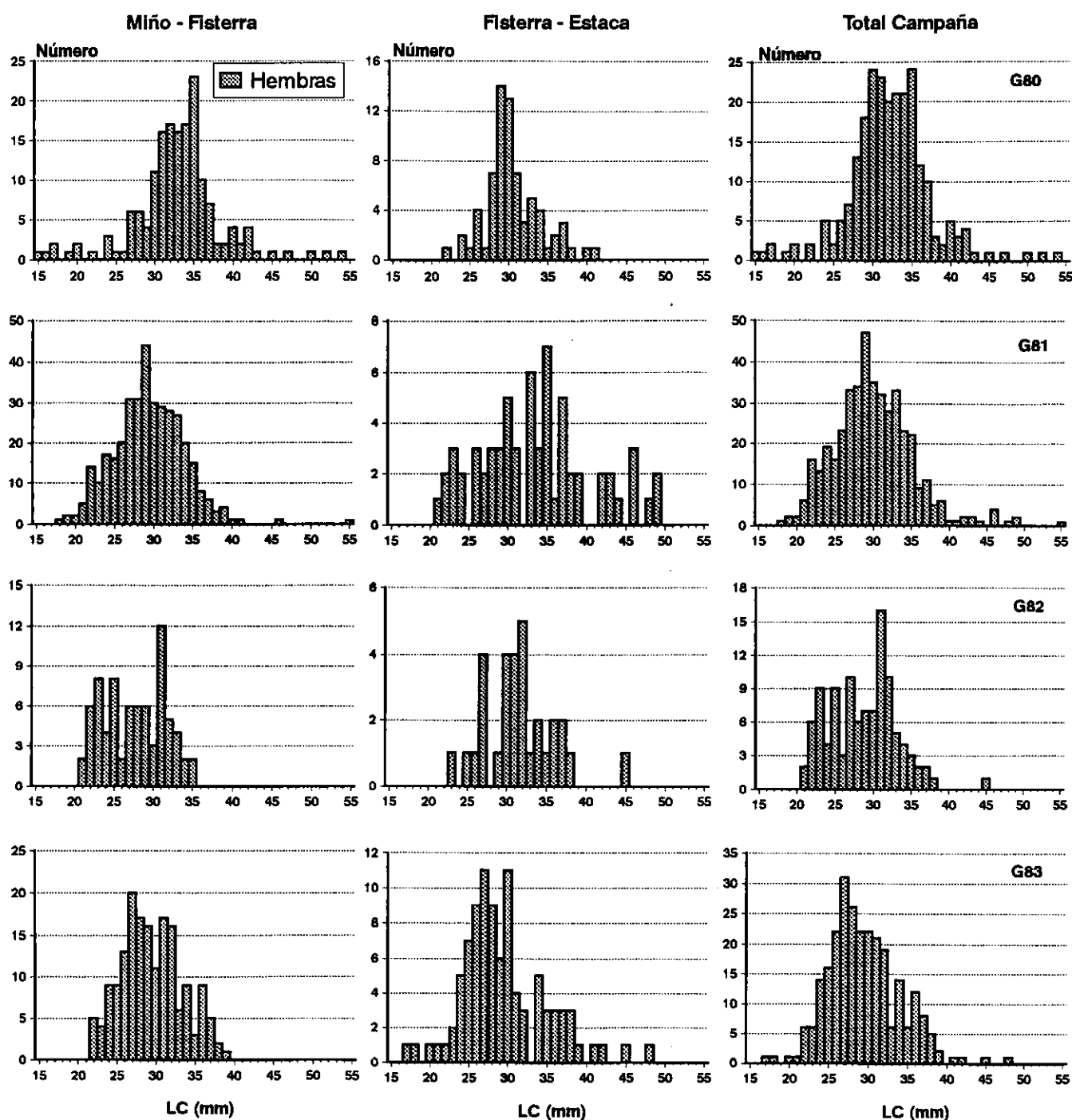


Figura 5.5.6. Distribuciones de frecuencias de tallas de hembras de cigala capturadas en las campañas de prospección pesquera realizadas entre 1980 y 1991 (ver capítulo 3). G80 a G91 representan las campañas realizadas en otoño, y NW84, NW86 y NW87 las de primavera. Se representa el número de individuos capturados en todos los lances realizados en cada sector geográfico (Miño-Fisterra, Fisterra-Estaca, -no se representa el sector Estaca-Ribadeo debido al bajo número de ejemplares capturados-) y para el área total (Miño-Ribadeo) en cada campaña por clase de talla de 1 mm de LC.

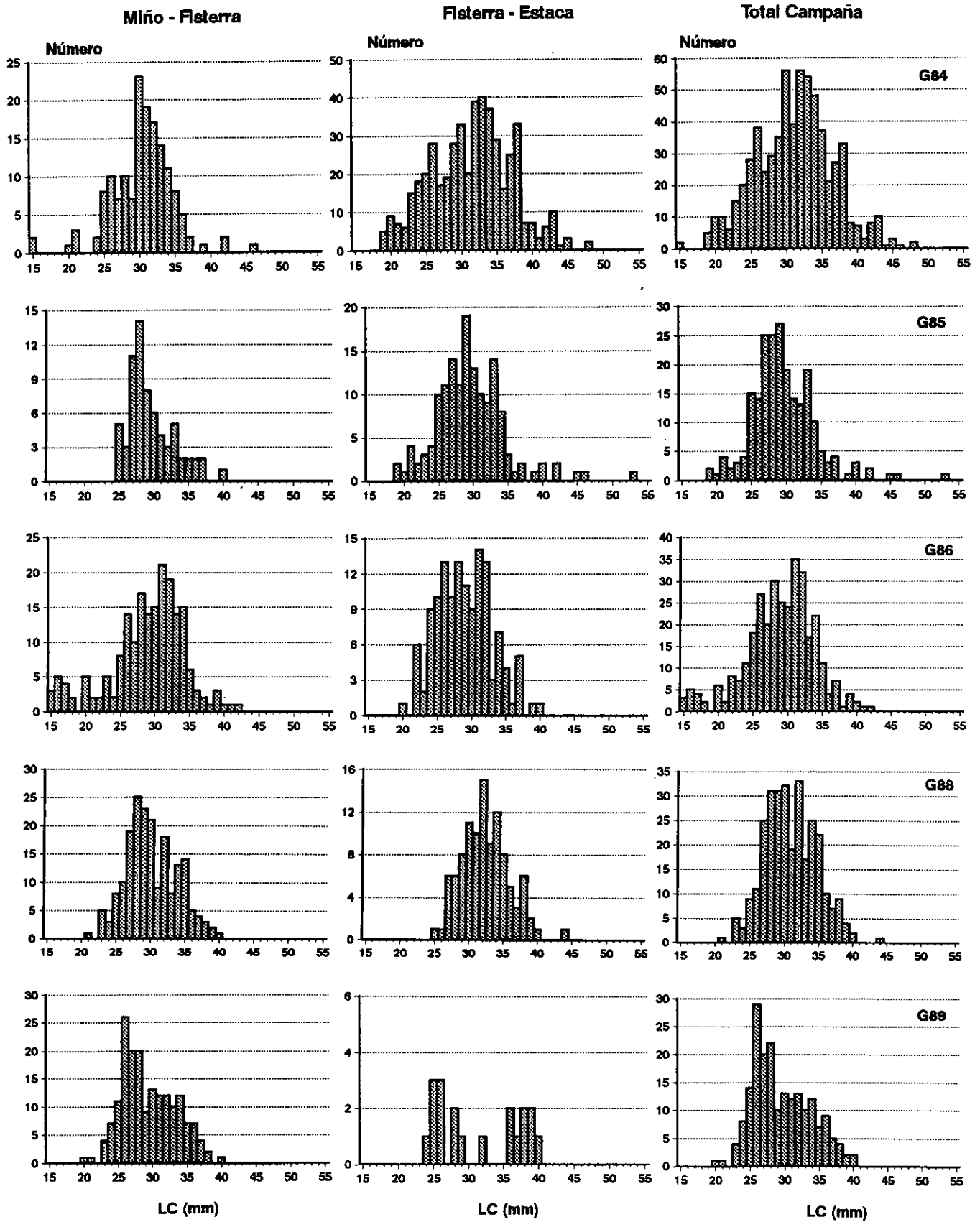


Figura 5.5.6 (continuación)

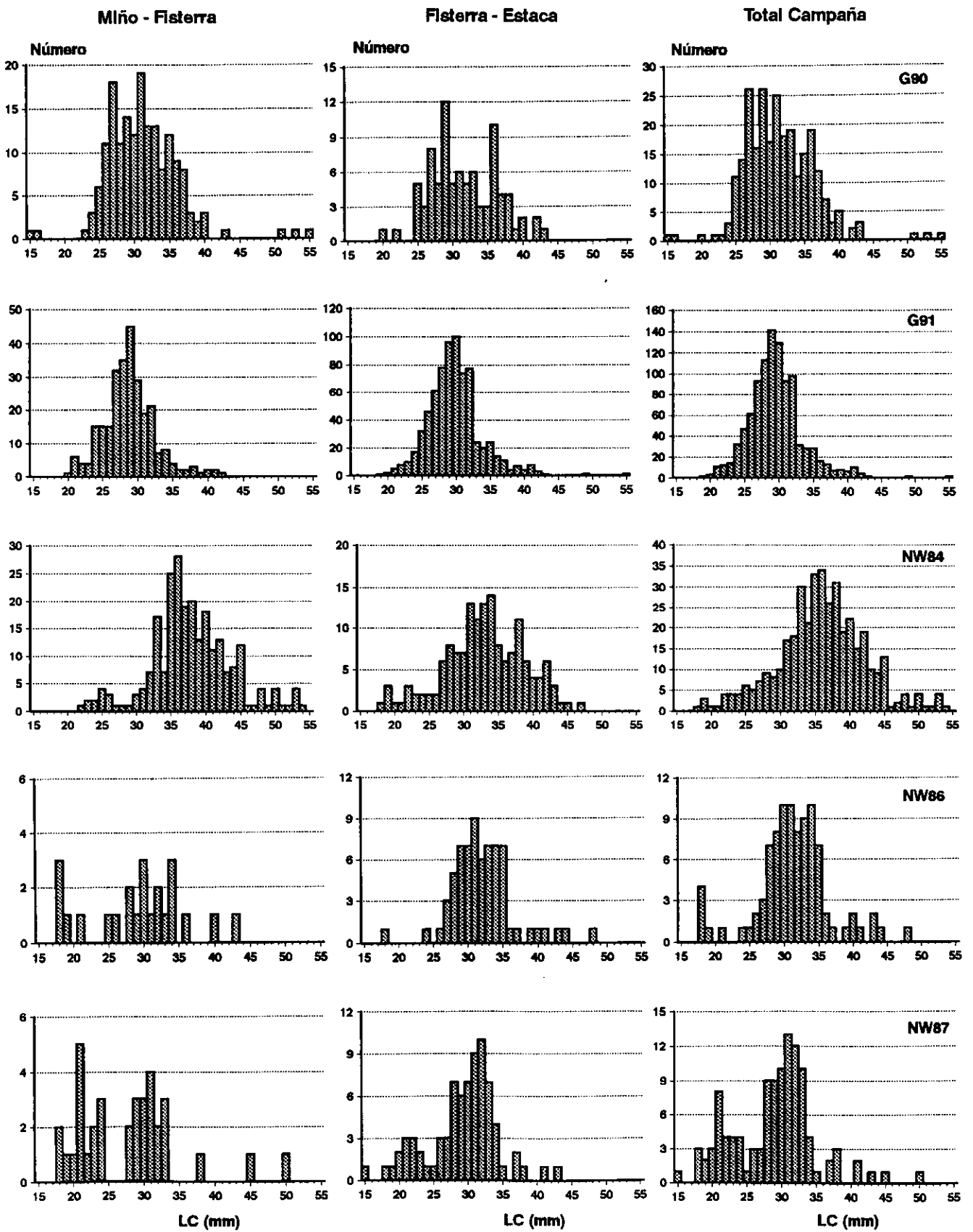


Figura 5.5.6 (continuación)

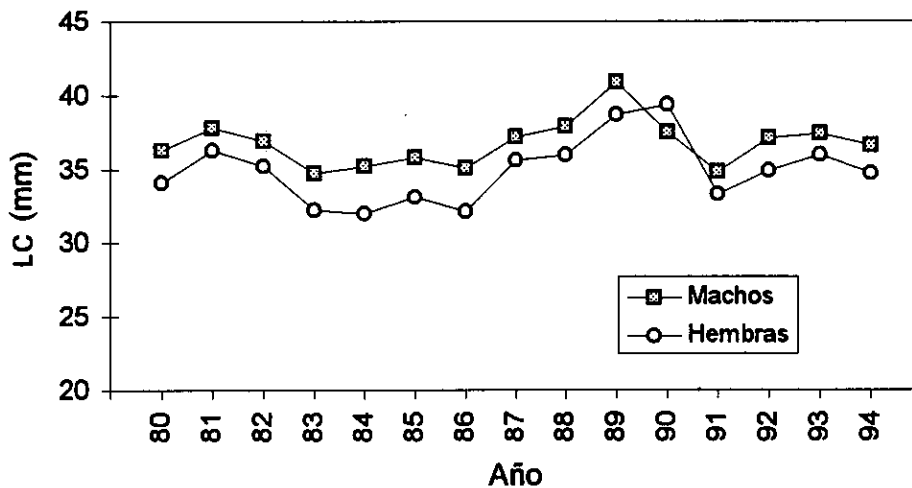


Figura 5.5.7. Talla media anual (LC, mm) de machos y hembras de cigala en los desembarcos en A Coruña de las capturas comerciales realizadas en Galicia Norte en el período 1990-1994.

variabilidad en las tallas de cigala entre sectores geográficos y estratos de profundidad. La evolución temporal de las tallas medias de los machos y hembras capturados en las campañas no mostró tendencias evidentes, aunque las fluctuaciones fueron más marcadas que las de capturas comerciales (Fig. 5.5.8). La talla media de los machos fue superior a la de hembras en los dos sectores geográficos y estratos de profundidad, y tanto las tallas medias de machos como de hembras fueron mayores en Galicia Norte (Fisterra-Estaca) que en Galicia Oeste (Miño-Fisterra), mientras que las diferencias entre los estratos de profundidad fueron de menor importancia (Fig. 5.5.9).

La proporción de machos en las capturas desembarcadas de cigala desde 1980 a 1994 representó entre el 52.4 y 69.9 % de los individuos, excepto en 1987 y 1990, en que la proporción de hembras (52.7 y 51.5 %, respectivamente) superó ligeramente a la de machos (Fig. 5.5.10).

Como se analizó previamente (capítulo 5.2. Reproducción), la proporción sexual siguió un ciclo anual, en relación directa con los períodos de actividad de las hembras fuera de las madrigueras y de confinamiento en las mismas durante la incubación

(Figs. 5.2.7 y 5.2.8). La proporción de hembras fue baja durante los tres primeros meses del año (valores medios para el período 1981-1994 de un 30 %), aumentó a continuación en junio-julio superando ligeramente el 50 %, para descender posteriormente hasta un 27 % en diciembre.

La proporción de hembras por clase de talla mostró una mayor variabilidad interanual en las tallas menores de 28 mm y mayores de 48 mm de LC (Fig. 5.5.11). Entre 24 y

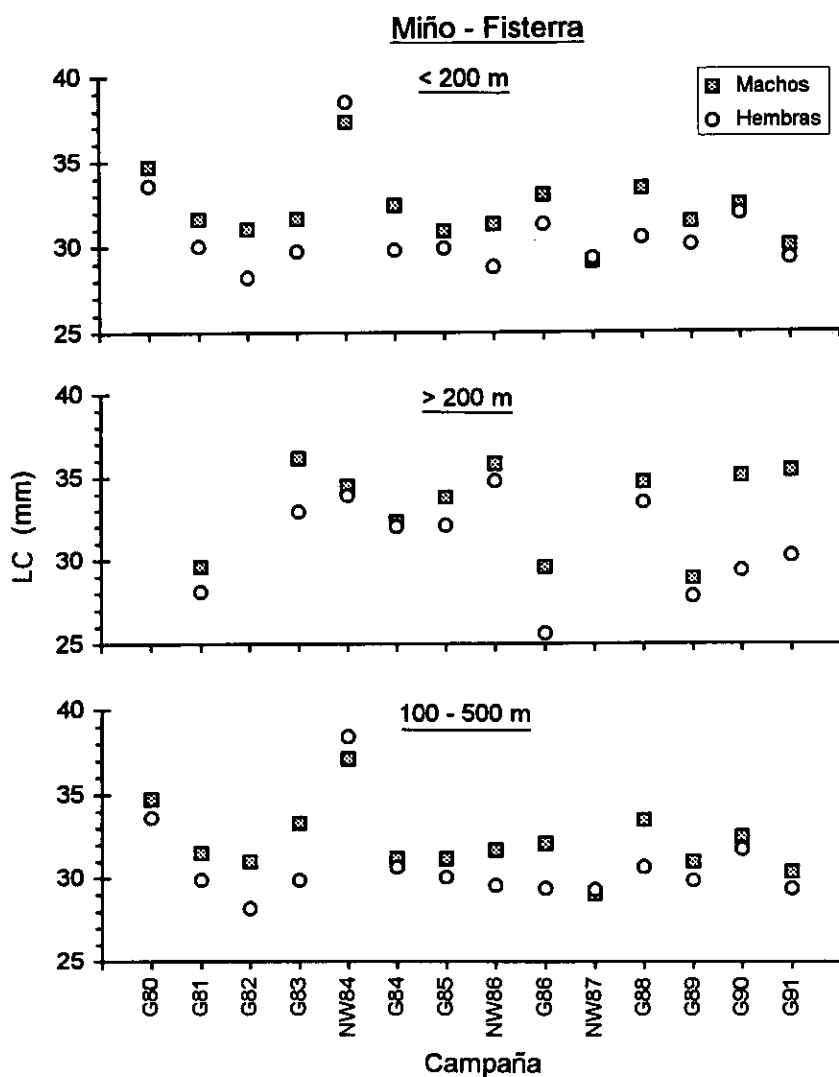


Figura 5.5.8. Talla media de machos y hembras de cigala capturados en las campañas de prospección pesquera realizadas entre 1980 y 1991. Se representan los valores obtenidos para los sectores geográficos Miño-Fisterra y Fisterra-Estaca y para los estratos de profundidad (<200 y >200 m).



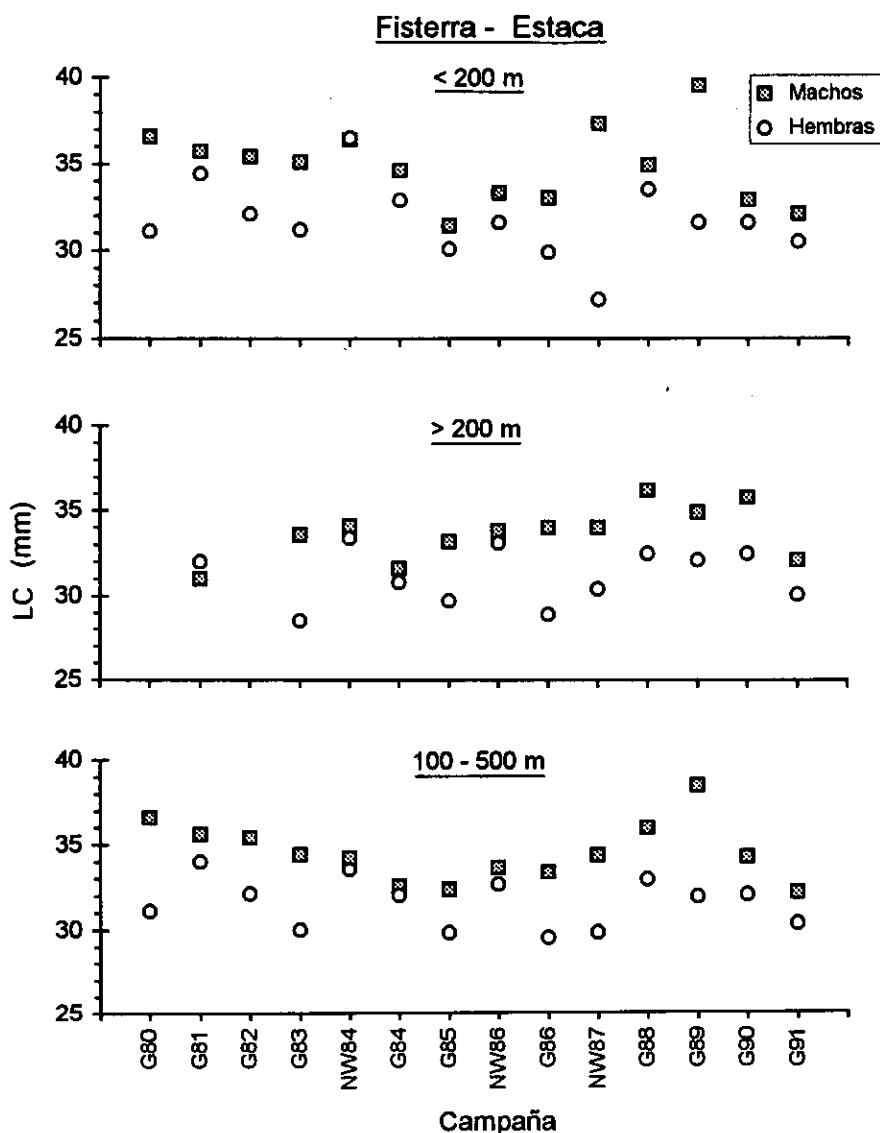


Figura 5.5.8 (continuación)

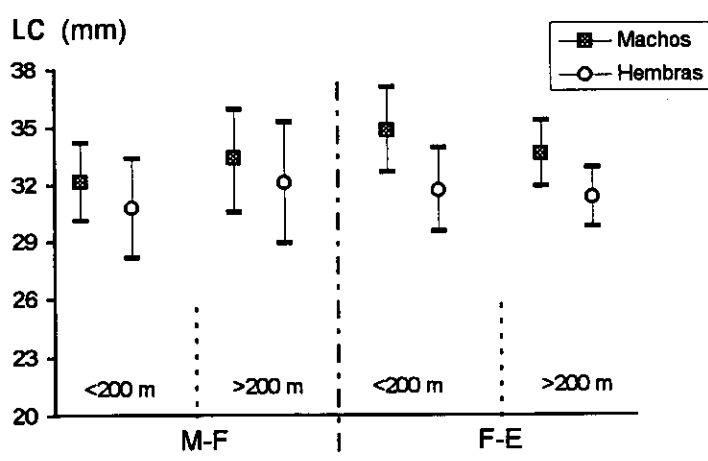


Figura 5.5.9. Talla media de machos y hembras de cigala capturados en las campañas de prospección pesquera para cada sector geográfico (M-F: Miño-Fistera, F-E: Fistera-Estaca) y estrato de profundidad. Se representa el valor medio  $\pm$  desviación típica de las tallas medias obtenidas para cada campaña realizada entre 1980 y 1991.

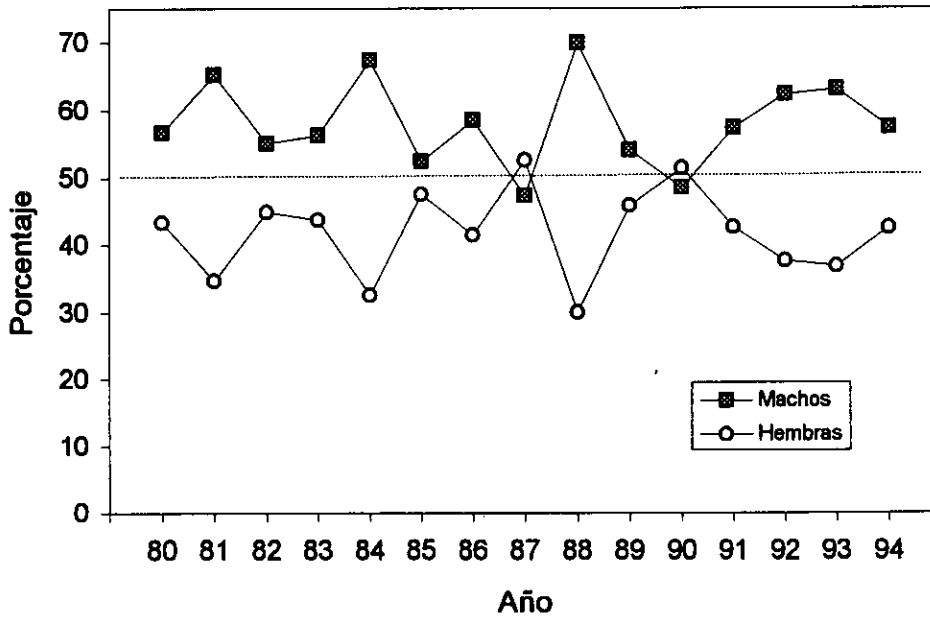


Figura 5.5.10. Proporción anual de machos y hembras de cigala en las capturas de Galicia Norte (desembarcos en A Coruña en el período 1980-1994).

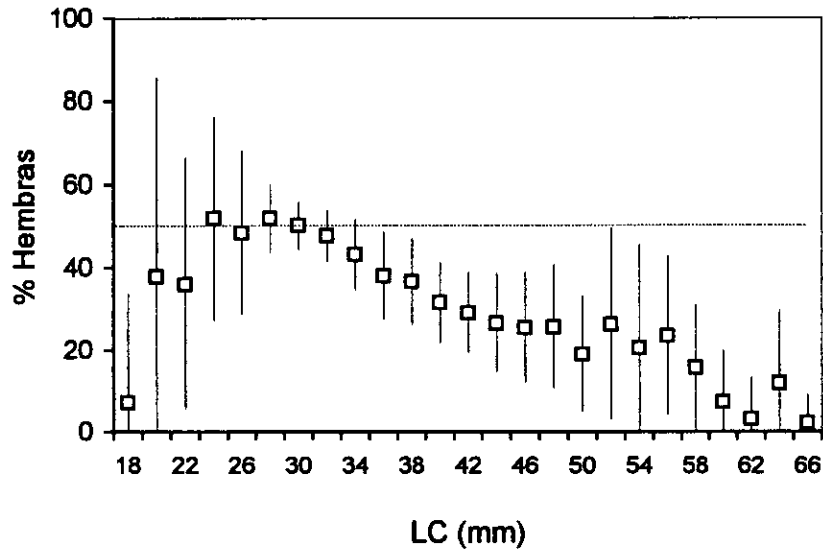


Figura 5.5.11. Proporción de hembras sobre el total de las capturas de Galicia Norte (desembarcos en A Coruña en el período 1980-1994) para cada clase de talla (LC, mm). Se representa la media  $\pm$  desviación típica para cada talla de los valores obtenidos cada año.

30 mm de LC la proporción de hembras fue aproximadamente un 50 % en los años considerados. En tallas superiores a 30 mm de LC se produjo un descenso en la

proporción de hembras, alcanzando valores mínimos (<20 %) a partir de 50 mm de LC.

En la Figura 5.5.12 se presenta la proporción sexual obtenida en las campañas de prospección pesquera en las que se observa que las capturas de hembras son en general inferiores a las de machos en ambos sectores geográficos y estratos de profundidad.

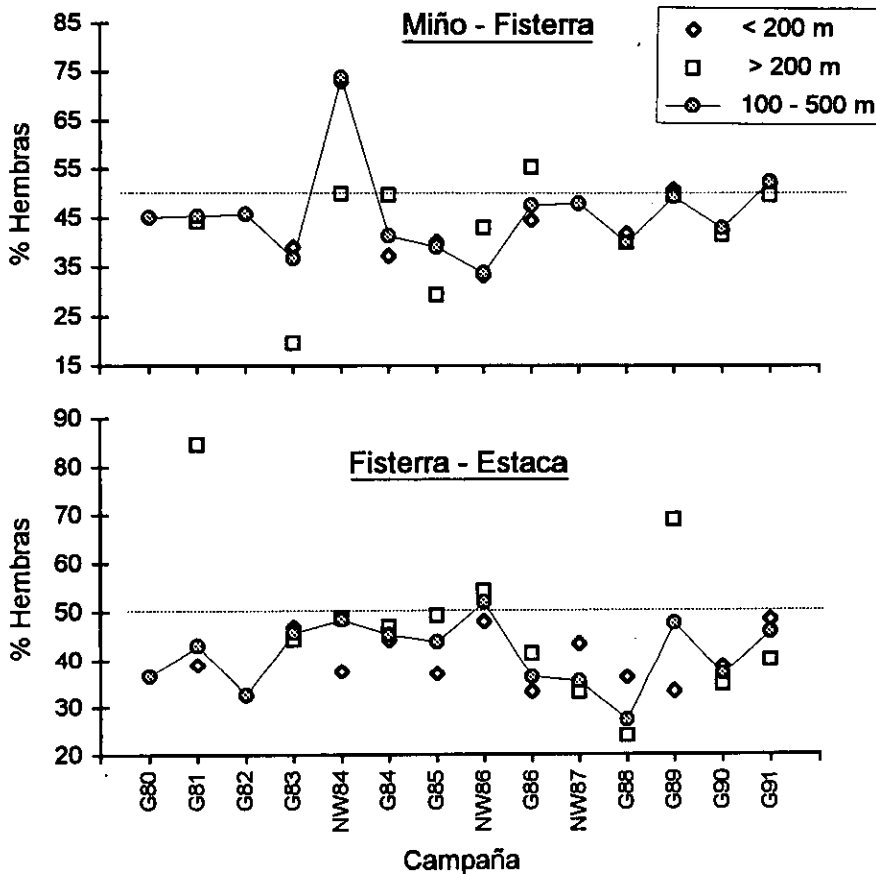


Figura 5.5.12. Proporción sexual de cigala en las campañas de prospección pesquera realizadas entre 1980-1991. Se representa el porcentaje de hembras sobre el total de capturas en los sectores geográficos Miño-Fisterra y Fisterra-Estaca y en los estratos de profundidad (100-200m, 200-500m).

### 5.5.3.3. Dinámica de la población de cigala: análisis de series temporales

#### Análisis multivariante de la serie temporal de las distribuciones de frecuencias de tallas

Los resultados del análisis de correspondencias de las series temporales de

distribuciones de frecuencias de tallas de machos y hembras muestran una segregación de las variables (clases de tallas) en el plano formado por los ejes 1 y 2, lo que indica la existencia de cambios temporales en la estructura de la población. El eje 1 explica el 33.7 y 40.7 % de la varianza en machos y hembras, respectivamente (Tabla 5.5.3), diferenciando las clases de tallas menores de 36 mm de LC en machos y menores de 34 mm en hembras, que se distribuyen en la parte positiva, del resto de tallas, que se distribuyen en la parte negativa del eje (Figs. 5.5.13 y 5.5.14). El eje 2 explica el 14.8 y 15.2 % de la varianza en machos y hembras, respectivamente, y opone las clases de tallas intermedias más abundantes en las capturas, con cargas negativas, a las clases de tallas extremas que presentan cargas positivas. La disposición de las variables en el plano formado por los ejes 1 y 2 muestra una estructura en arco, lo que significa que el eje 2 no es independiente del eje 1, sino una función cuadrática, y no debe ser interpretado independientemente. Siguiendo las consideraciones anteriores, el eje 1 se puede considerar como un índice de reclutamiento a la pesquería, presentando las muestras mensuales, en que la contribución de nuevos reclutas es más importante,

Tabla 5.5.3. Resultados de los análisis de correspondencias de las series temporales de distribuciones de frecuencias de tallas (datos mensuales de enero 1981 a diciembre 1994) de machos y hembras de cigala. Para cada eje extraído se indica su valor propio y el porcentaje de la varianza explicada.

|                            | Eje   |       |       |       | Suma de valores propios | Nº clases de talla | Nº meses |
|----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------------------------|--------------------|----------|
|                            | 1     | 2     | 3     | 4     |                         |                    |          |
| <b>Machos</b>              |       |       |       |       |                         |                    |          |
| Valor propio               | 0.183 | 0.080 | 0.062 | 0.040 | 0.543                   | 32                 | 145      |
| % Var. explicada           | 33.7  | 14.8  | 11.4  | 7.5   |                         |                    |          |
| % Var. explicada acumulada | 33.7  | 48.5  | 59.9  | 67.4  |                         |                    |          |
| <b>Hembras</b>             |       |       |       |       |                         |                    |          |
| Valor propio               | 0.311 | 0.118 | 0.057 | 0.047 | 0.773                   | 22                 | 145      |
| % Var. explicada           | 40.3  | 15.2  | 7.4   | 6.1   |                         |                    |          |
| % Var. explicada acumulada | 40.3  | 55.5  | 62.9  | 69.0  |                         |                    |          |

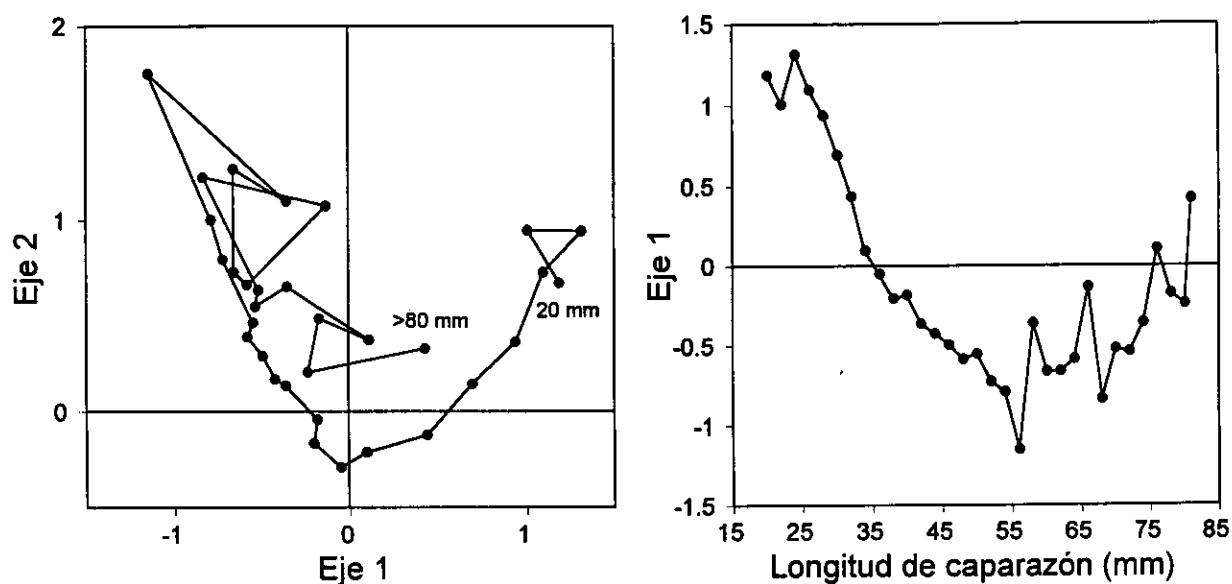


Figura 5.5.13. Cargas de las variables (clases de tallas) en los ejes 1 y 2, y distribución de las cargas del eje 1 a lo largo de las distintas clases de tallas obtenidas del análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas (clases de talla de 2 mm LC) de machos de cigala.

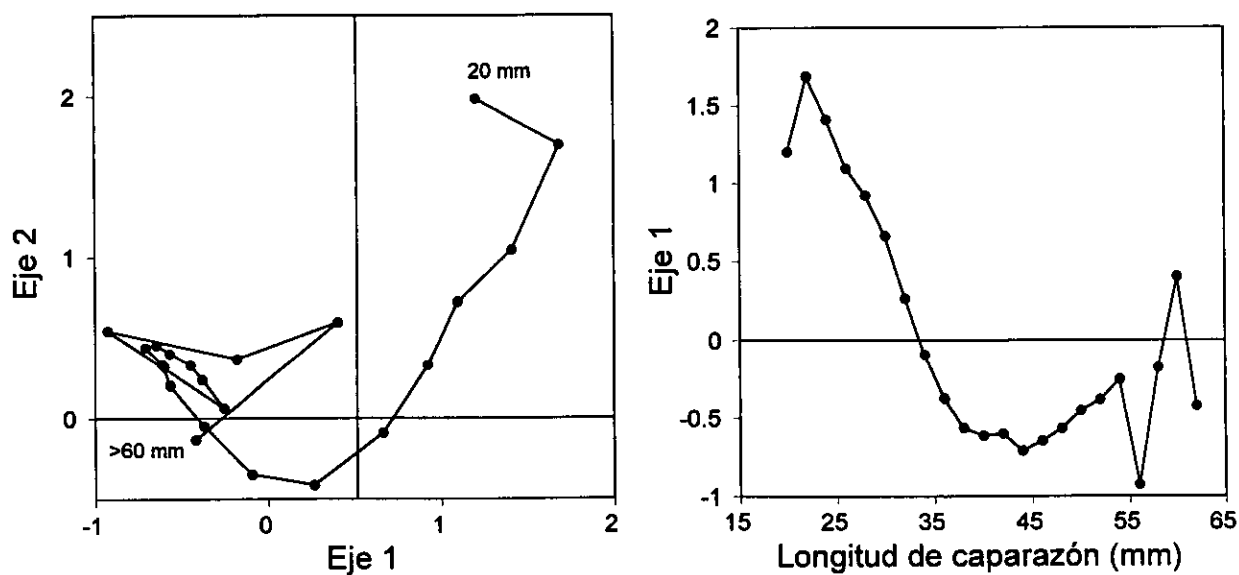


Figura 5.5.14. Cargas de las variables (clases de tallas) en los ejes 1 y 2, y distribución de las cargas del eje 1 a lo largo de las distintas clases de tallas obtenidas del análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas (clases de talla de 2 mm LC) de hembras de cigala.

cargas positivas mayores sobre este eje. En conjunto, ambos ejes muestran una mayor diferenciación de los individuos de pequeña talla, mientras que las clases de talla mayores de 35 mm de LC se sitúan próximas entre sí. Esto indica que la aparición de individuos de pequeña talla ( $LC < 35$  mm, reclutamiento a la pesquería), supone el principal factor de variabilidad temporal en la estructura de la población en ambos sexos.

La evolución temporal para machos y hembras de las cargas en el eje 1 del análisis de correspondencias de las DFT mensuales de las series temporales muestran tres períodos a largo plazo, ya que las cargas de las muestras de 1982 a 1986 se sitúan principalmente en la parte positiva, las de 1987 a 1990 en la parte negativa y las de 1991 a 1994 fluctúan a niveles intermedios (Fig. 5.5.15 y 5.5.16). Estas fluctuaciones

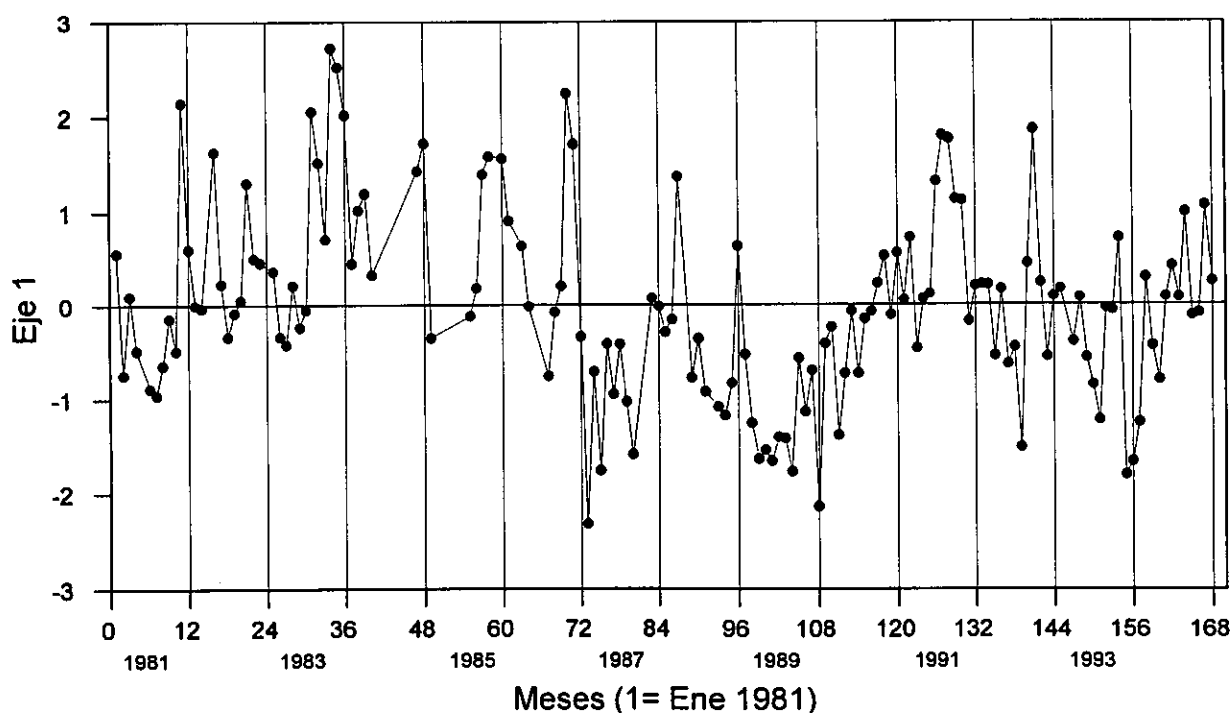


Figura 5.5.15. Serie temporal de las cargas de las muestras mensuales en el eje 1, que se puede considerar un índice de reclutamiento, extraída del análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas (clases de talla de 2 mm LC) de machos de cigala. Las muestras mensuales, en que la contribución de individuos de menor talla tiene mayor importancia, presentan valores positivos.

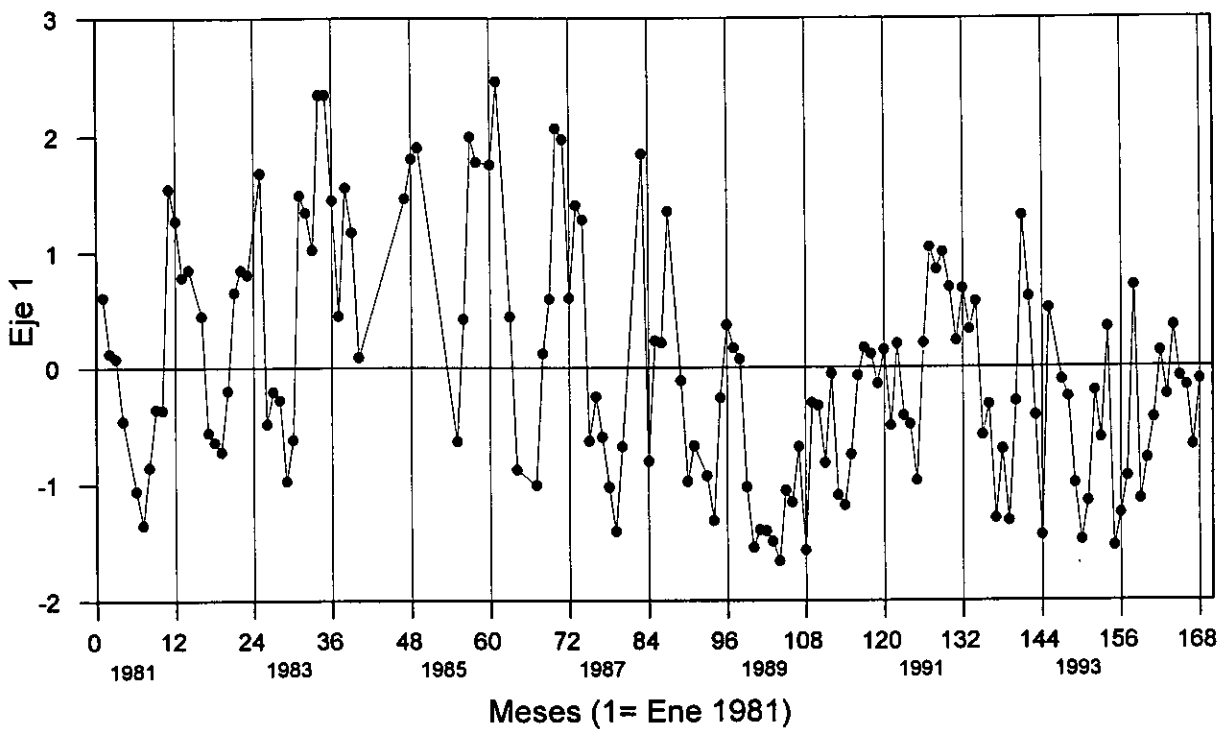


Figura 5.5.16. Serie temporal de las cargas de las muestras mensuales en el eje 1, que se puede considerar un índice de reclutamiento, extraída del análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas (clases de talla de 2 mm LC) de hembras de cigala. Las muestras mensuales, en que la contribución de individuos de menor talla tiene mayor importancia, presentan valores positivos.

indicarían, a lo largo del período considerado (1981 - 1994), la existencia de tres fases diferenciadas en la contribución del reclutamiento a la abundancia y estructura de población.

Por otra parte, existen importantes fluctuaciones estacionales en las cargas del eje 1. El valor medio mensual de las cargas de este eje es positivo de agosto a diciembre en machos y de septiembre a febrero en hembras (Fig. 5.5.17). Estos períodos señalan la época en que se produce el reclutamiento, e indican que el de las hembras se retrasa 1 mes y prolonga 2 meses con respecto al período de reclutamiento de los machos. El período de reclutamiento al arte coincide, por tanto, con el período de incubación de las hembras ovadas que tiene lugar durante el ciclo de cría anual desde agosto hasta

enero, lo que significa que la importancia de los nuevos reclutamientos en la población no se debe únicamente a su abundancia, sino también al descenso en la capturabilidad de las hembras ovadas, debido a su comportamiento durante el período de incubación.

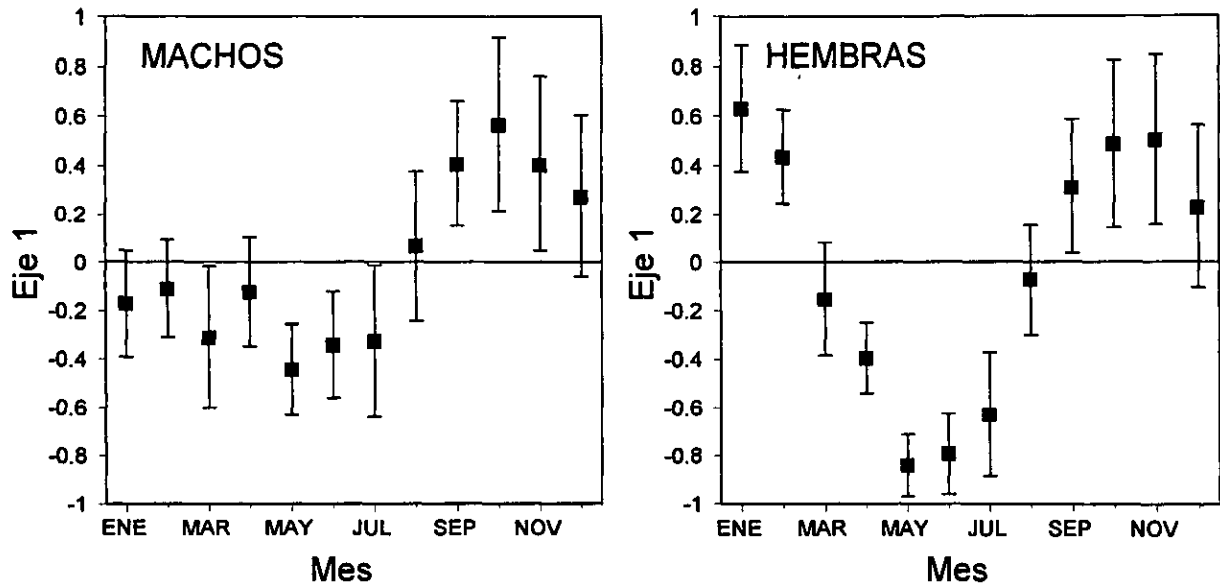


Figura 5.5.17. Valor medio mensual ( $\pm$  error estándar) de las cargas en el eje 1 extraído de los análisis de correspondencias de la series temporales (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas de machos y hembras de cigala. El eje 1 se puede considerar un índice de reclutamiento.

La función de autocorrelación de las cargas del eje 1 resultante del análisis de las DFT de las hembras muestra la existencia de una estacionalidad con un período de 12 meses. En machos no se observa una estacionalidad tan marcada, aunque la correlación correspondiente a un intervalo de 12 meses fue marginalmente significativa (Fig. 5.5.18).

Cuando se elimina la estacionalidad de las series, mediante un ajuste con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses (Fig. 5.5.19), se mantiene, en el caso de las hembras, la correlación positiva significativa entre muestras separadas de 9 a 14



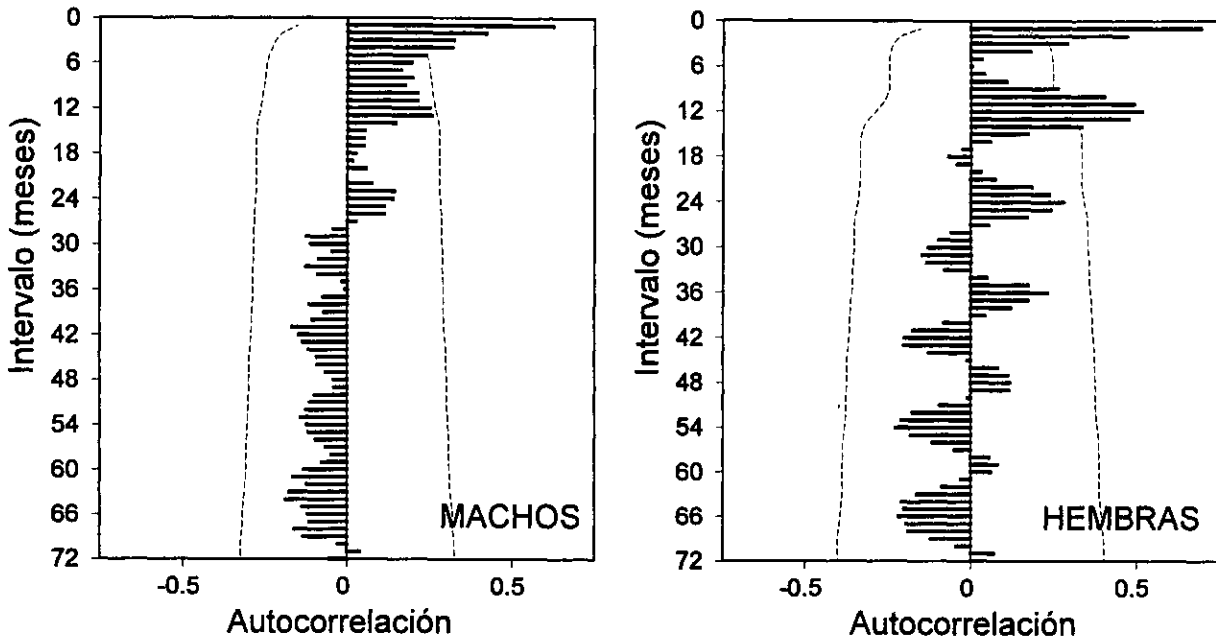


Figura 5.5.18. Autocorrelación de las cargas del eje 1 de los análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas para machos y hembras de cigala. El eje 1 se puede considerar un índice de reclutamiento. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %.

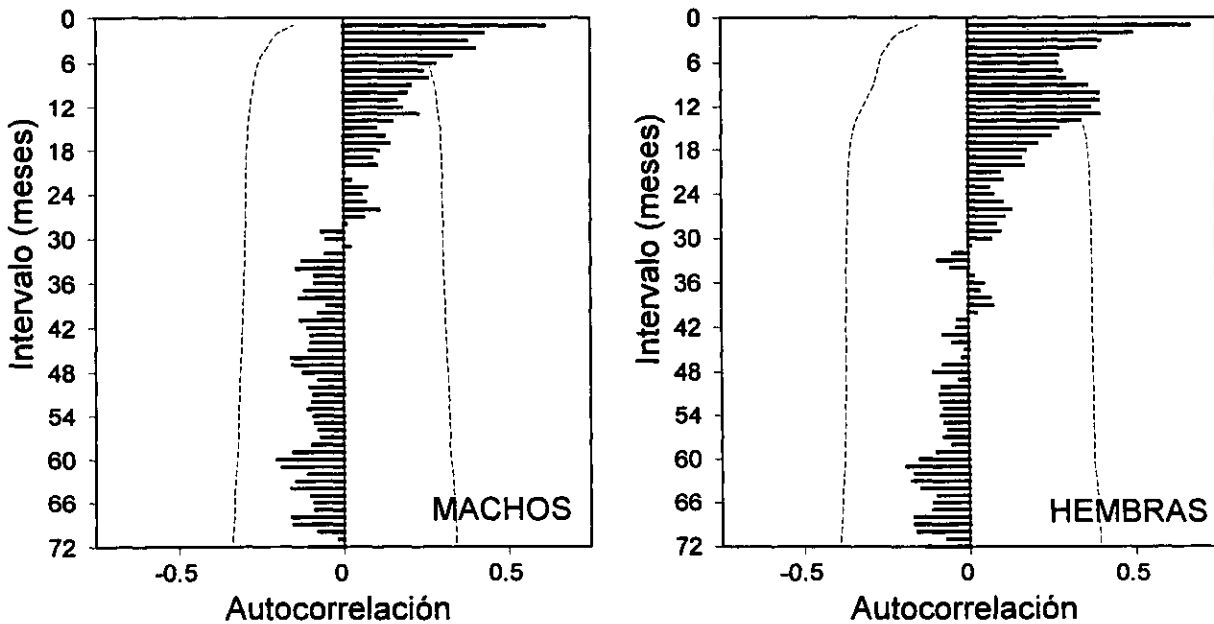


Figura 5.5.19. Autocorrelación de las cargas del eje 1 de los análisis de correspondencias de la serie temporal (enero 1981 - diciembre 1994) de distribuciones de frecuencias de tallas (clases de talla de 2 mm LC) para machos y hembras de cigala. El eje 1 se puede considerar un índice de reclutamiento. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. La serie se ajustó estacionalmente previamente con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

meses. En ambos sexos se observan correlaciones positivas en los primeros 30 meses aproximadamente y negativas a continuación. Estas funciones de autocorrelación señalarían la existencia de períodos multianuales con distinta intensidad de reclutamiento.

#### Series temporales de captura por unidad de esfuerzo de cigala

Durante el período 1980-1994 la CPUE anual de machos fue superior a la de hembras (exceptuando 1990, en que fue similar en ambos sexos). En machos el valor máximo se alcanzó en 1984 con 57.3 kg/marea y el mínimo en 1990 con 17.7, y en hembras 40.5 kg/marea en 1987 y 15.6 en 1993, respectivamente (Figs. 5.5.20 y 5.5.21).

La CPUE de machos y hembras, tanto en número como en biomasa, muestra un ciclo estacional (Figs. 5.5.22 y 5.5.23). Los rendimientos medios mensuales más elevados (tanto en número como en biomasa) tienen lugar entre mayo y agosto, con un máximo en julio de  $1607 \pm 256$  individuos/marea (media  $\pm$  error estándar, 1982-1994) y  $60.7 \pm 6.5$  kg/marea en machos, y  $1740 \pm 205$  ind./marea y  $54.5 \pm 5.1$  kg/marea en hembras. En dicho período la CPUE en número resultó bastante similar en ambos sexos, pero en biomasa fue inferior en las hembras. El resto de los meses, la CPUE media presentó valores muy inferiores en la hembras con respecto a los machos, presentando éstos el mínimo rendimiento en abril ( $594 \pm 127$  ind./marea y  $22.9 \pm 4.1$  kg/marea) y las hembras en enero ( $258 \pm 30$  ind./marea y  $6.3 \pm 0.6$  kg/marea).

Para las bacas de los puertos de Muros y Riveira, que faenan en Galicia Oeste (al sur de Fisterra), se dispone de series temporales trimestrales de capturas de cigala (sin diferenciar sexos) para el período 1984-1991. En ambas series, apareció una importante variación interanual aunque sin una tendencia definida (entre 4.1 - 9.6 kg/número de mareas  $\cdot$  CV\*/100 en Muros y 4.7 - 7.2 en Riveira) (Fig. 5.5.24). En ambos puertos, la CPUE sigue un patrón estacional similar al de Galicia Norte, mostrando, en general, los rendimientos más elevados en el segundo y tercer trimestre

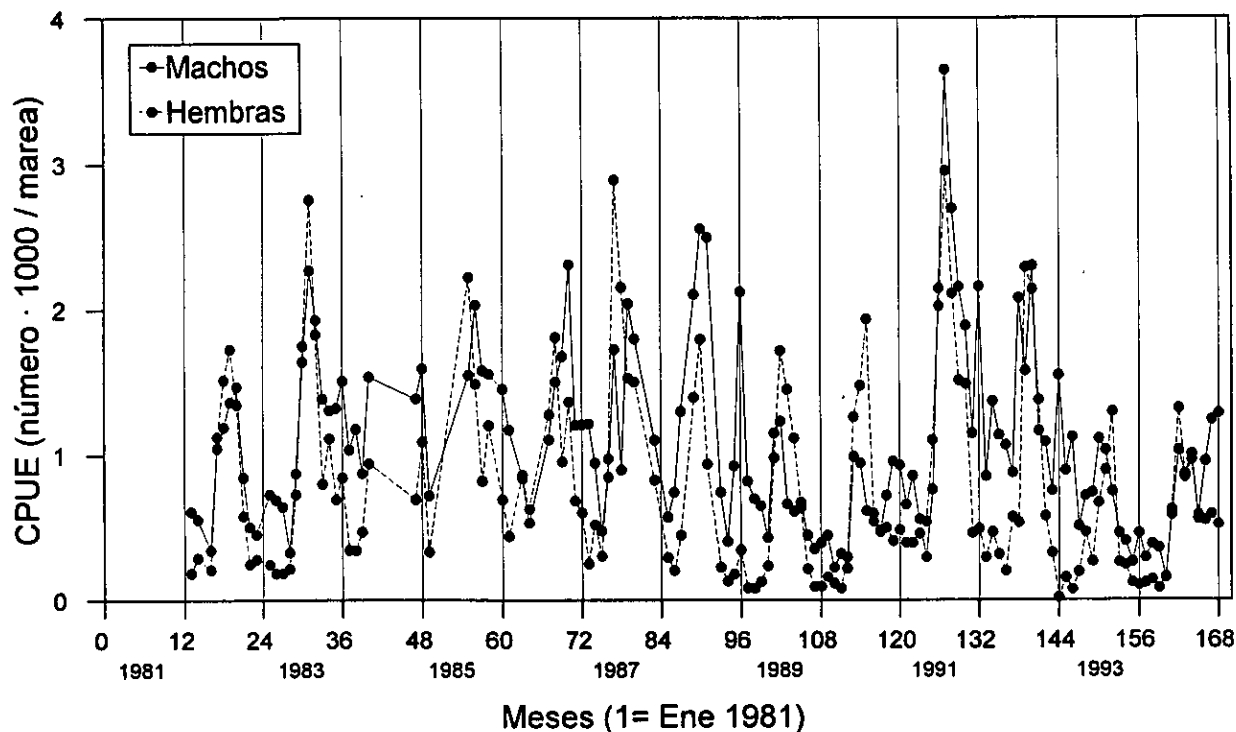


Figura 5.5.20. Serie mensual de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en número de individuos /marea para machos y hembras de cigala correspondiente al período enero 1982 - diciembre 1994.

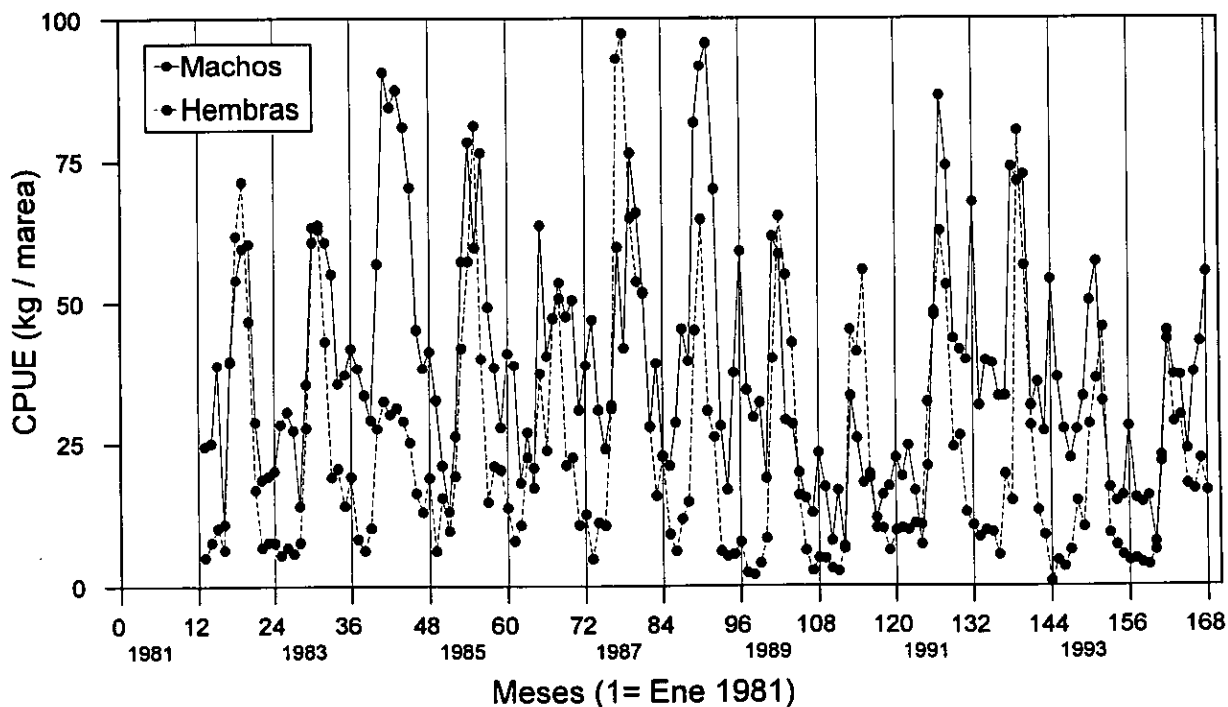


Figura 5.5.21. Serie mensual de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en biomasa (kg/marea) para machos y hembras de cigala correspondiente al período enero 1982 - diciembre 1994.

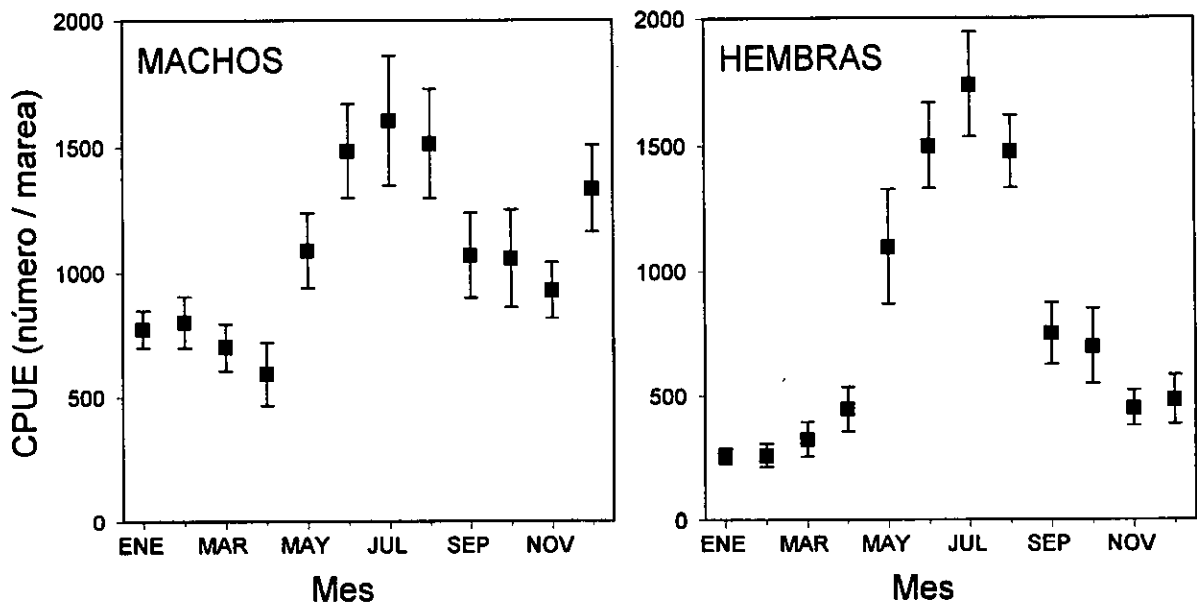


Figura 5.5.22. Valor medio mensual ( $\pm$  error estándar) para machos y hembras de cigala de la captura por unidad de esfuerzo (número de individuos/marea) para el período 1982 - 1984.

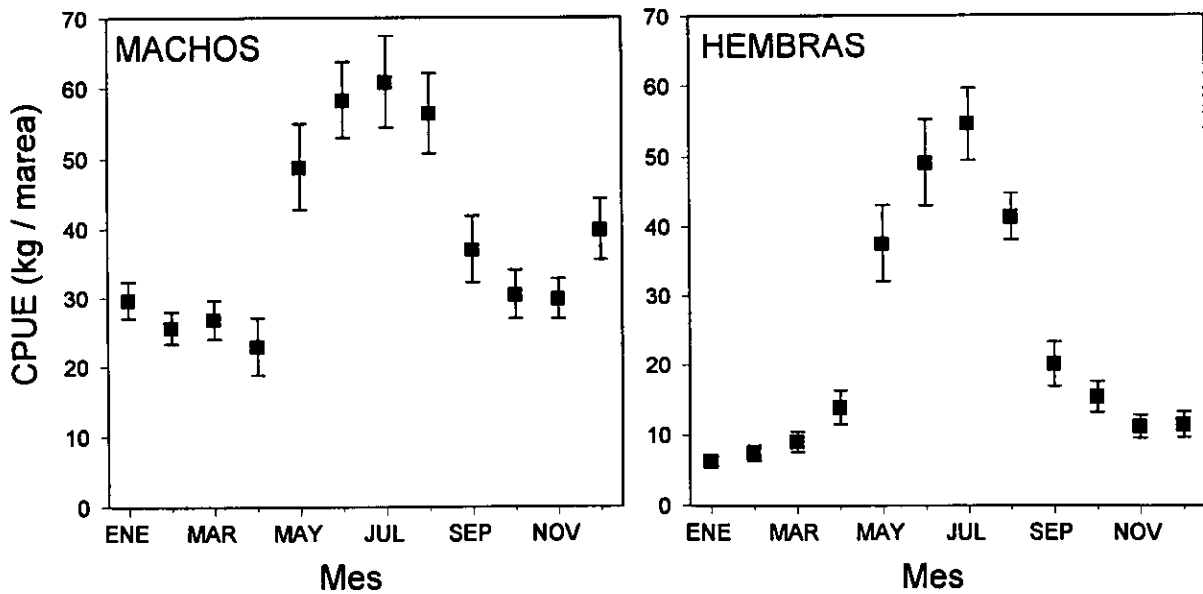


Figura 5.5.23. Valor medio mensual ( $\pm$  error estándar) para machos y hembras de cigala de la captura por unidad de esfuerzo en biomasa (kg/marea) para el período 1982 - 1984.

(primavera y verano) y los más bajos en el primero y cuarto (otoño e invierno) y localizándose el máximo anual casi siempre en el verano.

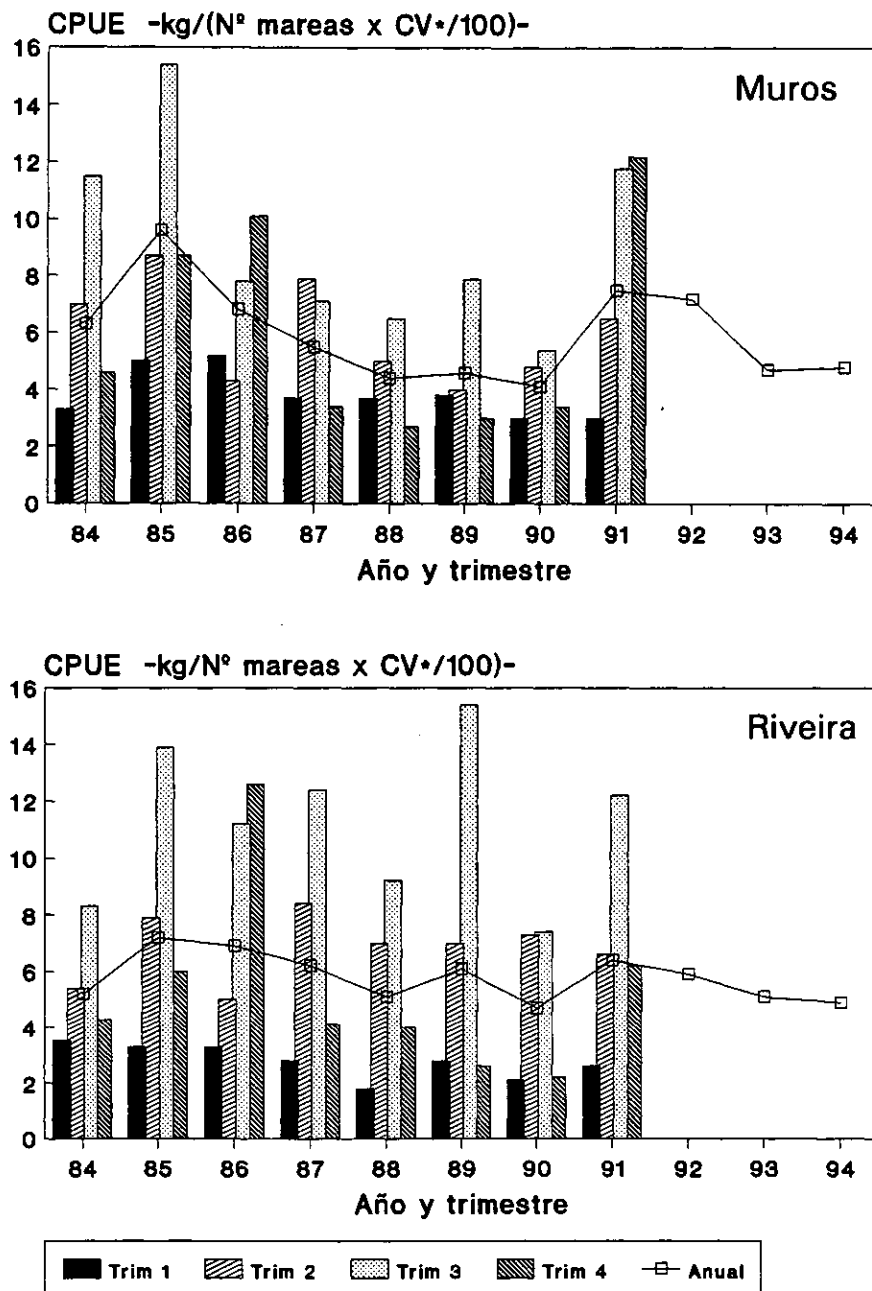


Figura 5.5.24. Serie trimestral (para el período 1984 - 1991) y anual (1984 - 1994) de captura de cigala por unidad de esfuerzo (CPUE) en biomasa (kg/número de mareas · CV\*/100) correspondiente a las bacas de Muros y Riveira.

Ya que las series temporales de CPUE en número y biomasa presentan patrones muy similares ( $r = 0.90$  en machos y  $r = 0.93$  en hembras), y que los resultados de los análisis de autocorrelación para ambas series son semejantes, se presentan solamente los que se refieren a datos en número. En el caso de los machos no se detectan

correlaciones significativas en los intervalos analizados, aunque existe una cierta estacionalidad, ya que la correlación para un intervalo de 12 meses es marginalmente significativa (Fig. 5.5.25). Sin embargo, en las hembras existe una estacionalidad evidente, con correlaciones positivas significativas a los 12 y 24 meses y negativas a los 6 y 18 meses.

El análisis de la CPUE ajustada estacionalmente indica la existencia de ciclos interanuales (Fig. 5.5.26). La CPUE de machos presenta un máximo de correlación negativa significativa a los 24 meses y la de hembras una correlación negativa significativa a los 36 meses aproximadamente, lo que indica la existencia de ciclos de abundancia de 2 y 3 años en machos y hembras, respectivamente. Esta diferencia entre sexos está probablemente relacionada con la menor tasa de crecimiento de las hembras.

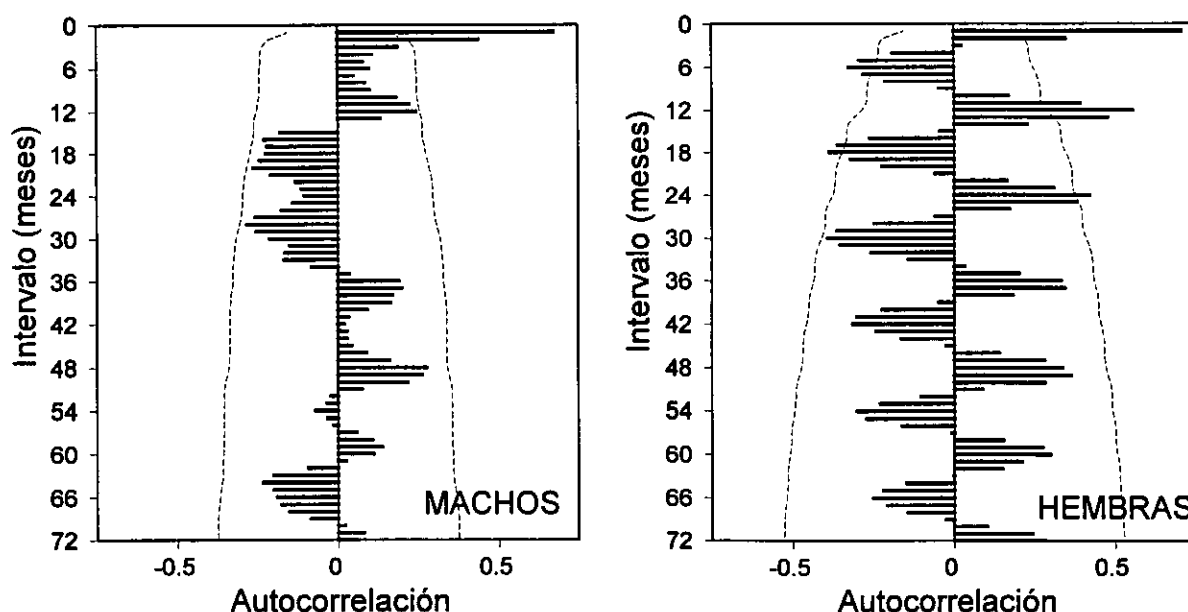


Figura 5.5.25. Autocorrelación para machos y hembras de la captura por unidad de esfuerzo (número/marea) de la serie temporal enero 1982 - diciembre 1994. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %.

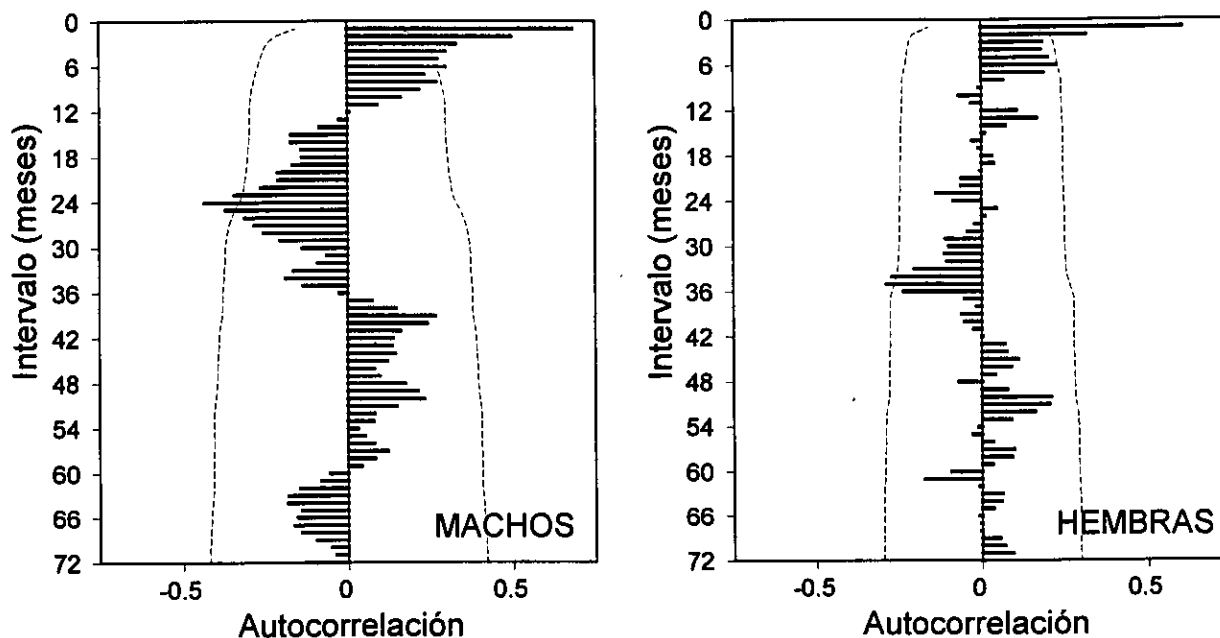


Figura 5.5.26. Autocorrelación para machos y hembras de la captura por unidad de esfuerzo (número/marea) de la serie temporal enero 1982 - diciembre 1994. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. Las series se ajustaron estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

#### Dinámica a largo plazo de la población explotada de cigala: relación entre reclutamiento, captura por unidad de esfuerzo y ciclo de cría

La asociación temporal entre las distintas variables indicativas de la estructura poblacional de la cigala (CPUE en número, índice de reclutamiento basado en los resultados de los análisis multivariantes y ciclo de cría) se analizó mediante funciones de correlación cruzada, tratando de comprobar las hipótesis planteadas anteriormente.

La función de correlación cruzada del porcentaje de hembras ovadas con la CPUE en número, muestra una tendencia similar para machos y hembras (Fig. 5.5.27). La proporción de hembras ovadas presentó una correlación negativa significativa con la CPUE correspondiente al mismo mes, y a un intervalo de 8 a 14 meses precedentes, mientras que un valor elevado de porcentaje de hembras ovadas se asoció con un incremento de capturas de 12 a 18 meses más tarde. Aunque en el caso de las hembras

este patrón podría estar causado por los cambios de capturabilidad debidos al ciclo de cría, el hecho de que los machos presenten el mismo patrón indica que otros factores afectan a la asociación de estas dos variables.

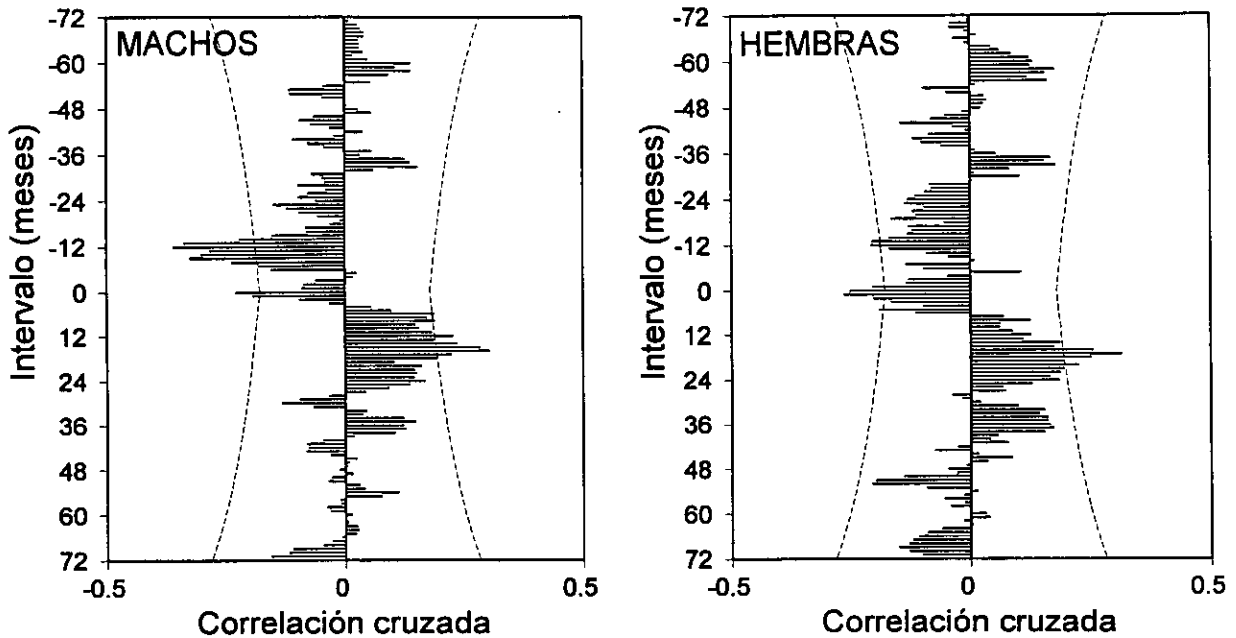


Figura 5.5.27. Correlación cruzada del porcentaje de hembras ovadas (sobre el total de hembras de LC >25 mm) con la captura por unidad de esfuerzo de machos y hembras (número de ind./marea) para la serie temporal de enero 1982 a diciembre 1994. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. Ambas series se ajustaron estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

El porcentaje de hembras ovadas presenta correlaciones significativas positivas con los índices de reclutamiento de machos y hembras (cargas del eje 1 del análisis de correspondencias de la serie temporal de DFT para cada sexo) (Fig. 5.5.28), es positiva y significativa para intervalos de 3 y 4 años en machos, y 2, 3 y 4 años en hembras. Teniendo en cuenta que las clases de edad de 2, 3 y 4 años representan la mayor parte de las capturas de ambos sexos, el incremento del esfuerzo reproductivo (aumento del porcentaje de hembras ovadas durante un ciclo anual) determina un incremento en la intensidad del reclutamiento que se observa en las capturas de los 2-4 años posteriores.



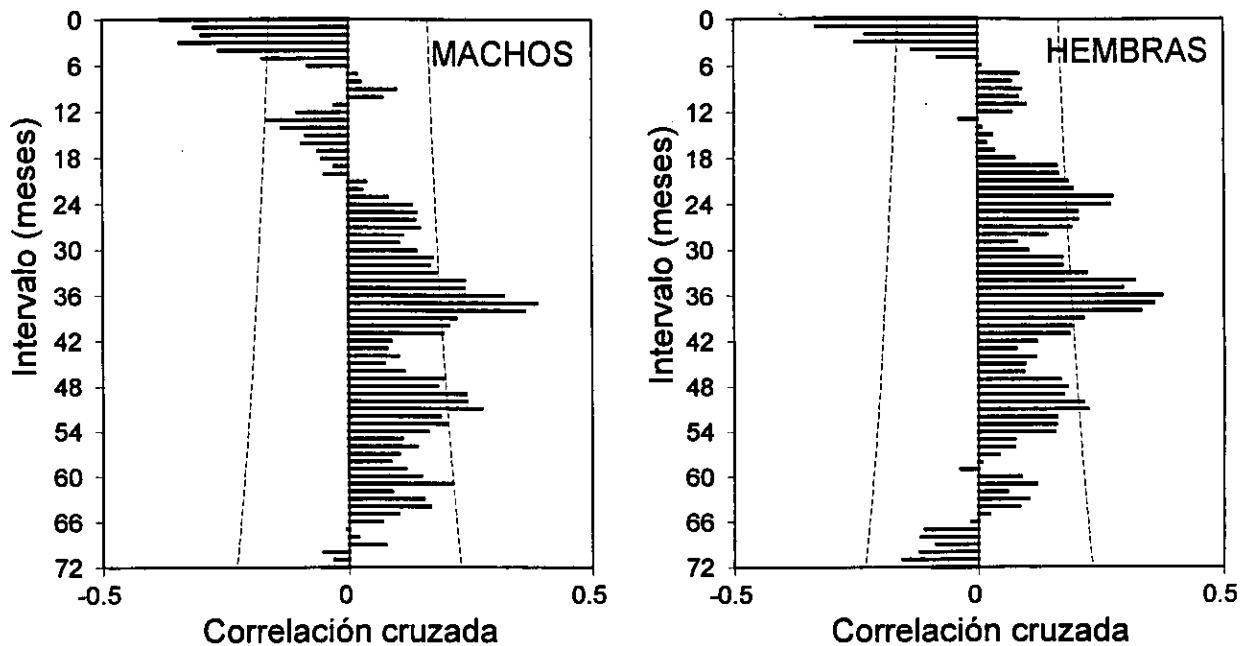


Figura 5.5.28. Correlación cruzada del porcentaje de hembras ovadas (sobre el total de hembras de LC >25 mm) con las cargas del eje 1 de los análisis de correspondencias de las distribuciones de frecuencias de tallas para la series temporales (enero 1981 - diciembre 1994) de machos y hembras de cigala. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. Ambas series se ajustaron estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

El incremento en el reclutamiento de ambos sexos produce un incremento en la CPUE en los meses inmediatamente posteriores, sobre todo en las hembras (Fig. 5.5.29), aunque en intervalos de tiempo mayores ambas series muestran correlaciones negativas significativas (machos: 10 a 26 meses, hembras: 24 a 30 meses).

Los resultados obtenidos anteriormente indican que el reclutamiento es el principal factor de variabilidad temporal, tanto estacional como interanual, en la estructura de la población de cigala, y por otra parte, que el ciclo de cría y el reclutamiento causan modificaciones en el comportamiento de las hembras y en la abundancia (por tanto en la capturabilidad) y presentan ciclos estacionales bien marcados, determinando, como consecuencia, ciclos estacionales en la densidad de población (indicada por la CPUE).

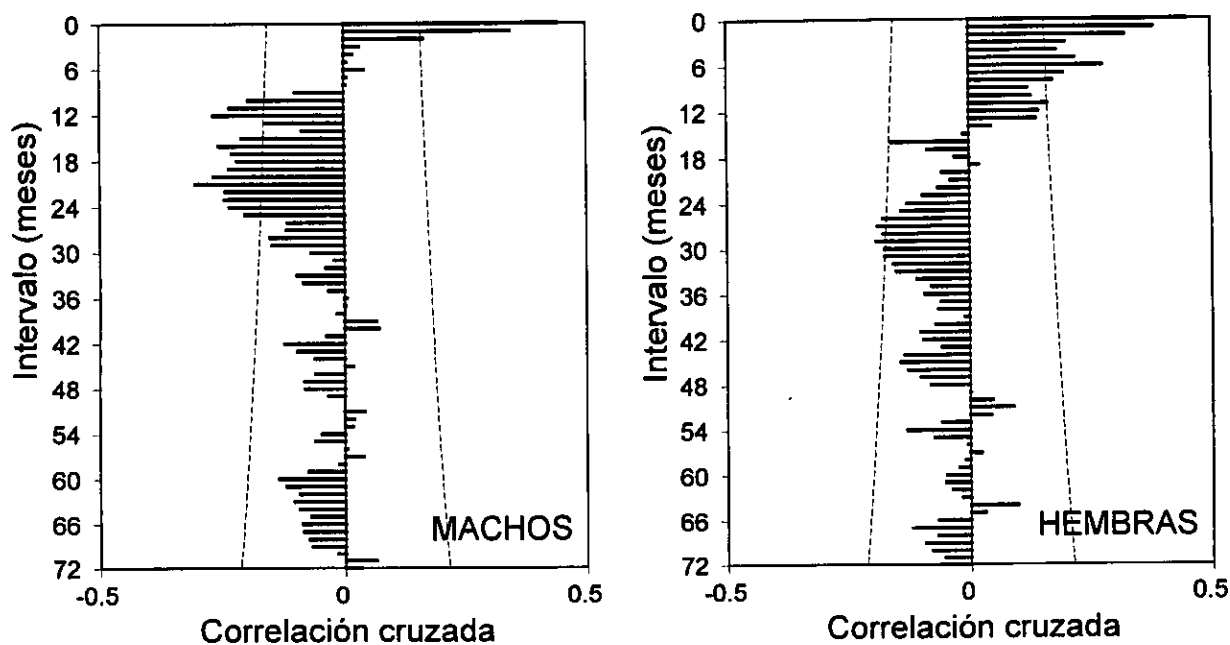


Figura 5.5.29. Correlación cruzada de las cargas del eje 1 de los análisis de correspondencias de las series temporales de las distribuciones de frecuencias de tallas con la captura por unidad de esfuerzo (número de ind./marea) para cada sexo. Se representa con línea discontinua el intervalo de confianza del 95 %. Ambas series se ajustaron estacionalmente previamente, con un modelo estacional aditivo de intervalo = 12 meses.

Además los análisis de series temporales muestran que 1) existen variaciones interanuales en la proporción de hembras que se reproducen, que están relacionadas negativamente con la proporción de hembras en las capturas, 2) existe una asociación entre porcentaje de hembras ovadas e intensidad de reclutamiento, 3) un elevado índice de reclutamiento se asocia con una disminución de la CPUE unos dos años más tarde (aunque genera un aumento inmediato de CPUE), y 4) existe una relación negativa entre el índice de abundancia (CPUE) y la proporción de hembras ovadas del mismo año y del previo, y positiva a los 2 - 3 años. Todas estas interrelaciones avalan la hipótesis de que existen fluctuaciones interanuales en la abundancia y estructura de la población de cigala que están determinadas por el esfuerzo reproductivo de las hembras y los factores dependientes de la densidad.

Como consecuencia, la dinámica de la población explotada está caracterizada por la

existencia de dos tipos de ciclos sucesivos, de 2 - 3 años de duración cada uno y que actúan como mecanismos reguladores de la abundancia y estructura de la población. El primero se caracteriza por presentar una baja densidad de población (baja CPUE) y un elevado esfuerzo reproductivo, es decir, una baja intensidad de reclutamiento y proporción elevada de hembras ovadas. El segundo ciclo se caracteriza por presentar una elevada densidad de población (alta CPUE) y un descenso del esfuerzo reproductivo, es decir, un aumento del índice de reclutamiento y una disminución de la proporción de hembras ovadas. Estos ciclos se suceden de forma consecutiva: la población tiende a compensar las pérdidas que se producen con el incremento de capturas que suceden a un elevado reclutamiento, con un aumento del esfuerzo reproductivo, generado, a su vez, por un descenso en la densidad de población indicado por una disminución de la CPUE. El aumento del esfuerzo reproductivo produce elevados reclutamientos que se observan por un aumento de las capturas en los 2-4 años posteriores, y así sucesivamente.

## 5.6. Discusión

### 5.6.1. Abundancia y distribución

La cigala en el Atlántico Nordeste en general, y en aguas de Galicia en particular, se distribuye en manchas o agregados a diferentes escalas espaciales, existiendo áreas con densidades relativamente elevadas y otras en las que su presencia no se detecta. Las áreas que tienen las mayores densidades de cigala en Galicia están localizadas en la zona de Miño-Fisterra frente a las Rías Baixas, principalmente a menos de 200 m de profundidad y en la zona de Fisterra-Estaca a más de 200 m. En esta última y extensa zona se distinguen claramente dos amplias áreas: al oeste de Cabo Prior y entre Fisterra y Cabo Vilano, que coinciden con las áreas de distribución descritas previamente en la literatura (Fernández, 1976; Alonso-Allende, 1980, 1982).

La profundidad no parece determinar gradientes de abundancia en la distribución de cigala en la plataforma y borde superior del talud. Los rangos batimétricos de presencia y de altas densidades de cigala son variables en las diferentes áreas geográficas, así por ejemplo, Chapman & Rice (1971) en Escocia y Hillis (1988) en el Mar de Irlanda citan altas densidades a menos de 100 m, Figueiredo (1989b) y Figueiredo & Viriato (1989) en el suroeste de Portugal localizan los principales caladeros a más de 300 m y Abelló *et al.* (1988), Conan *et al.* (1992) y Orsi-Relini & Relini (1989) en el Mediterráneo señalan las máximas capturas entre 200 y 600 m. Esta variación de la distribución con la profundidad puede estar ligada a otros factores que cambian con la profundidad, tales como la granulometría del sedimento y la intensidad de luz (Chapman *et al.*, 1972). El límite de los muestreos en el talud de Galicia hasta los 500 m no excluye la distribución de esta especie en mayores profundidades, y de hecho, ejemplares de gran tamaño fueron capturados en fondos localizados a más de 600 m (datos no publicados). Aunque existen referencias de factores físicos y químicos (salinidad, temperatura, oxígeno disuelto) condicionantes de la distribución (Jensen, 1965; Eiríksson, 1970a; Bagge & Münch-Petersen, 1979), las variaciones de estos factores parecen tener mayor

repercusión en los procesos de mantenimiento del equilibrio iónico y estado osmótico (Robertson, 1989), fisiología sanguínea, comportamiento alimentario (Baden *et al.*, 1990; Hosie *et al.*, 1991) y capturabilidad de la cigala (Chapman, 1980) que en su distribución.

La cigala está distribuida a lo largo de la costa gallega en agregados de distinto tamaño, variando entre 20 y 117 km en las diferentes campañas. La estructura de los agregados de cigala es más compleja en Galicia Oeste, donde la cigala forma manchas de tamaño más pequeño (entre 20 y 40 km) con localización variable. Los variogramas obtenidos muestran, en general, un importante efecto pepita, probablemente debido a la existencia de una estructura espacial a microescala (menos de 10 km) como la descrita en el Mediterráneo (Conan *et al.*, 1992; Maynou *et al.*, 1996). Los juveniles se establecen en el sustrato formando madrigueras en el interior de las de los adultos, que, con el crecimiento de los juveniles, se extienden en complejidad hasta formar sistemas anexos al original (Tuck *et al.*, 1994). En este sentido, el efecto de la pesca y la mortalidad natural sobre los individuos adultos y la variabilidad espacial de los sucesivos reclutamientos anuales podrían afectar la distribución espacial de los agregados. Sin embargo, la existencia de una distribución estable en el tiempo, a mesoescala, sugiere que depende en gran parte de factores físicos, entre los que destacan la influencia del aporte orgánico de las Rías Baixas, y el afloramiento en áreas situadas al oeste de Cabo Prior (Tenore *et al.*, 1984; González-Gurriarán & Olaso, 1987).

La naturaleza estructural de los depósitos sedimentarios y sus características (contenido en materia orgánica, origen mineral, tamaño medio del grano, etc.) determinan la plasticidad para la construcción y mantenimiento del sistema de túneles y madrigueras en los que vive la cigala, y por tanto pueden afectar a su distribución (Chapman, 1980; Bailey *et al.*, 1986). Algunos autores indicaron para determinadas áreas geográficas, que los sedimentos de los fondos habitados por la cigala contienen una elevada proporción de fango y arcilla (Rice & Chapman, 1971; Farmer, 1975; Fernández & Fariña, 1984; Chapman & Bailey, 1987). Sin embargo, otros autores

encontraron una correlación negativa entre el porcentaje de arcilla y la densidad de individuos de cigala (Chapman, 1980; Hillis, 1988; Chapman & Howard, 1988), mientras que otros estudios (Briggs, 1989; los presentes resultados) no hallan una correlación significativa entre los dos parámetros, como ya fue apuntado previamente para las aguas de Galicia (Fariña & Fernández, 1984; Fariña & Pereiro, 1995). Los valores de la fracción fina del sedimento obtenidos en la plataforma y borde superior del talud de Galicia (generalmente entre 3 y 40 %, y no superior al 65 %) son más bajos que los citados para otras áreas (generalmente 50-85 % en los fondos típicos de cigala; Chapman, 1980). Las causas de los cambios en densidad relacionados con el sedimento no son conocidas. Mientras que en algunas áreas (oeste de Escocia) elevadas densidades de juveniles se concentran sobre áreas de altas densidades de adultos (Tuck *et al.*, 1994), en otras (Mar de Irlanda) se encuentran en la periferia de la población adulta (White *et al.*, 1988). Se ha sugerido que las áreas con sedimento fino tienen, durante una determinada época del año, condiciones hidrográficas caracterizadas por mínimos movimientos y elevada estratificación, que resultarían desfavorables para la dispersión larvaria. Esto podría interpretarse como un mecanismo de retención larvaria con el fin de mantener el reclutamiento en el área que disponga de un sustrato adecuado y consecuentemente favorecer el asentamiento de las larvas o la supervivencia juvenil (Chapman & Howard, 1988; Bailey *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1995). Por otra parte, un sedimento muy arenoso y con un contenido en fracción fina menor de un 20 % impide la consolidación de las madrigueras de cigala (Chapman, 1980; Bailey *et al.*, 1986) y limita su distribución.

Aunque el número y localización de los lances realizados en las campañas no permite un análisis de la distribución a una escala menor de 10-20 km, se aprecia que, en la plataforma de Galicia, las áreas de distribución de la cigala coinciden a mesoescala con las zonas de sedimento fino. De hecho, en la zona norte (Estaca-Ribadeo), y en gran parte de una franja situada alrededor de los 150 m de profundidad inmediatamente al sur de Fisterra, donde el sedimento tiene una elevada proporción de la fracción arena (>80 %), la cigala no fue prácticamente capturada. La distribución de la cigala está por

lo tanto, restringida a los fondos entre Miño y Estaca que tienen sedimentos que contienen entre 20 y 65 % de la fracción fina. Aunque en esta área el cartografiado realizado señala la existencia de dos amplias zonas de distribución diferenciadas (al norte y sur de Fisterra), el conocimiento del grado de intercambio entre las poblaciones de ambas áreas precisaría de un profundo estudio, en la época de eclosión y dispersión larvaria, de la hidrografía del área, asentamiento de larvas y supervivencia de juveniles.

Los cambios en la capturabilidad de la cigala resultantes de su comportamiento, pasando la mayor parte del tiempo en el interior de madrigueras, sobre todo las hembras durante el período de incubación (Thomas & Figueiredo, 1965; Figueiredo & Thomas, 1967a; Redant, 1987), limitan la validez de las estimaciones de densidad obtenidas en las campañas de prospección (Chapman, 1980). Aún así, esta metodología permite evaluar la fracción explotable de la población (Conan *et al.*, 1992; Maynou, 1995). Los modelos estadísticos y la estrategia de muestreo utilizada pueden inducir importantes errores en la estimación de abundancia de especies que, como la cigala, presentan autocorrelación espacial. Los resultados de la validación cruzada sugieren que los métodos geoestadísticos reducen el sesgo en las estimaciones globales de abundancia de cigala, mostrando diferencias de hasta un 30 % en comparación con otros métodos de utilización más extendida como la media aritmética y la media estratificada.

#### 5.6.2. Reproducción

##### Relación entre proporción sexual y comportamiento reproductivo en las hembras

Las capturas totales anuales de machos de cigala en aguas de Galicia son superiores a las de hembras. Sin embargo, la proporción mensual de machos es inferior al 50 % entre mayo y agosto, período en el que las hembras dominan en las capturas. Esta variación estacional de la proporción de sexos está directamente relacionada con el ciclo reproductivo y de cría de las hembras (Thomas & Figueiredo, 1965; Chapman,

1980). Durante el período de incubación de los huevos, las hembras ovadas pasan la mayor parte del tiempo en el interior de sus madrigueras, resultando ser menos accesibles al arrastre, y como consecuencia disminuye la proporción de hembras en las capturas. Este tipo de comportamiento de las hembras ovadas es más pronunciado que el de las hembras no ovadas y los machos (Figueiredo & Thomas, 1967b). Finalizada la incubación y después de la eclosión de las larvas, las hembras realizan la muda y la copulación, y en relación directa con estos procesos y con un incremento en la tasa de alimentación (para acumular reservas energéticas para los meses de incubación) desarrollan una mayor actividad fuera de sus madrigueras (Vives & Suau, 1963; Chapman *et al.*, 1989). Esto hace a las hembras más vulnerables a la pesca y causa un aumento de la proporción de hembras en las capturas, en una época que coincide con las fases finales de maduración de los ovarios. Aunque la capturabilidad de machos se considera relativamente constante estacionalmente, no puede descartarse que simultáneamente al aumento de capturabilidad de las hembras, suceda una variación complementaria y opuesta en la capturabilidad de los machos, como se ha propuesto en Islandia (Eiríksson, 1993). Por tanto, la variabilidad estacional de la proporción sexual resulta probablemente de una combinación de la variación estacional del comportamiento de las hembras y de la capturabilidad de machos y no de diferencias en el nacimiento en la proporción de sexos. De hecho, la proporción de sexos obtenida en los muestreos de las capturas comerciales en las clases de talla que constituyen el reclutamiento es de un 50 %, disminuyendo progresivamente conforme aumenta la talla.

La variabilidad estacional de la proporción de sexos se cumple también en la mayoría de las áreas de distribución de la cigala, aunque varía el rango temporal en función de la duración del período de incubación en cada una de ellas. Prácticamente en todas las áreas, la proporción anual de machos en las capturas es superior a la de hembras. Los valores extremos se observan en las áreas consideradas como los límites geográficos de la distribución de la especie: en Islandia, la proporción de hembras es comparativamente menor que en otras áreas de Atlántico, consecuencia principalmente



del largo período de incubación que tienen las hembras en estas aguas (Eiríksson, 1979, 1993), y en el Mediterráneo, donde el período de incubación es más corto (4 - 6 meses) (Orsi-Relini & Relini, 1989; Sardá, 1991), y aunque la proporción de machos aumenta entre agosto y diciembre, el balance anual está próximo al 50 % (Sardá, 1991).

### Madurez

Distintos autores han utilizado diferentes criterios para determinar la madurez sexual de hembras de cigala, como la presencia de huevos en el abdomen, la condición y desarrollo de los ovarios (forma, color, volumen y peso, y tamaño de los ovocitos), la presencia de espermátforo en la espermateca, cambios morfométricos y presencia de caracteres sexuales secundarios (Thomas, 1964; Figueiredo & Thomas, 1967b; Eiríksson, 1970b; Arrobas, 1982; Farmer, 1974c; Bailey, 1984; Briggs, 1988; Morizur, 1981a, 1983; Orsi-Relini & Relini, 1989; Sardá, 1991; Redant, 1994). A lo largo del rango geográfico de distribución de la cigala se citan importantes variaciones en la talla de madurez, tanto en estudios que siguen diferentes criterios de determinación como en los que aplican la misma metodología (Tabla 5.6.1), e incluso se citan ligeras variaciones interanuales en la misma área (Morizur, 1983; Hillis & Tully, 1993).

Una hembra puede realizar la fecundación y puesta si presenta espermato almacenado en la espermateca y sus gónadas están maduras. Los métodos basados en los criterios de madurez gonadal y condición ovada proporcionan una mejor aproximación de la talla de madurez, dado que la proporción de hembras con espermátforo puede presentar una mayor variabilidad espacial y temporal debida a otros factores. De hecho, otros autores indican que el criterio basado solamente en la presencia de espermátforo determina una talla de madurez menor (Morizur, 1983; Bailey, 1984). Como hemos visto, esto sucede en nuestro estudio, y es debido a la existencia de un importante porcentaje de hembras con espermátforo que no realizan la puesta ese mismo año. Por el contrario, el criterio basado en la condición de hembras ovadas sobrestima la talla

Tabla 5.6.1. Talla de madurez sexual (LC mad en mm), época de puesta y eclosión, y duración de la incubación de las hembras de cigala, determinadas en diferentes áreas geográficas. Se indica el método utilizado en la determinación de la madurez, la edad correspondiente a la talla de madurez estimada, el carácter de la puesta (anual, bienal, en algunos casos se indica el porcentaje de la población que realiza la puesta anual) y si se ha comprobado la existencia de reabsorción de ovocitos.

| ÁREA                | AUTOR                                      | LC mad  | MÉTODO            | EDAD | PUESTA     | REABS. | ÉPOCA PUESTA | ÉPOCA ECLOSIÓN | INCUB. (meses) |
|---------------------|--|---------|-------------------|------|------------|--------|--------------|----------------|----------------|
| <b>ATLÁNTICO</b>    |  |         |                   |      |            |        |              |                |                |
| Islandia            | Eiríksson (en Briggs, 1988)                | 25      |                   |      |            |        |              |                |                |
| "                   | Eiríksson (1993)                           |         |                   |      | 2          | 1-6%   | May          | May-Jun        | 12-13          |
| Faeroes             | Nicolajsen & Eiríksson (1990)              |         |                   |      | 2          |        | Jun          | May-Jun        | 11             |
| Moray Firth         | Figueiredo & Thomas (1967b)                | 22      | HO                |      | 1 (90%)    |        | Sep          | May            | 9              |
| Clyde               | Bailey (1984); Bailey <i>et al.</i> (1986) | 27      | EMO               | 3    | 1-2        | Si     | Ago-Sep      | Abr-Jun        | 8-9            |
| Clyde               | Tuck (en Redant, 1994)                     | 23-30   | EMO               |      |            |        |              |                |                |
| Sound of Jura       | Bailey (1984)                              | 23      | EMO               | 3    |            |        |              |                |                |
| Norte Escocia       | Thomas (1964)                              | 23      |                   |      | 1          |        | Sep          | Abr-May        |                |
| Mar del Norte       | Redant (1987)                              |         |                   |      | 1-2        |        | Sep-Oct      | Abr-Jun        | 9              |
| "                   | Redant (1994)                              | 27.5    | EMO+HO            |      |            |        |              |                |                |
| Mar de Irlanda      | Farmer (1974b)                             |         |                   |      | 2          |        | Ago-Sep      | Abr-Jun        | 8              |
| "                   | Farmer (1974c)                             | 20      | EMO+Esp           |      |            |        |              |                |                |
| Mar de Irlanda      | Hillis (1979)                              | 25-26   | EMO+HO            | 3    |            |        |              |                |                |
| Mar de Irlanda      | Briggs (1988)                              | 23.5    | EMO+HO            |      |            |        |              |                |                |
| Sur Bretaña         | Morizur (1983)                             | 22-23.5 | Esp               |      |            |        |              |                |                |
| "                   | "  | 23-24   | EMO               | 2-3  |            |        |              |                |                |
| "                   | "  | 23-24   | EMO+Esp           |      |            |        |              |                |                |
| Golfo de Vizcaya    | Fontaine & Wariuzel (1969)                 | 24-25   | EMO               |      |            |        | Sep-Oct      | Mar-Jun        | 7              |
| Norte Galicia       | Fariña (1989)                              |         | HO                |      |            |        | Jul-Ago      |                | 8              |
| Galicia             | Alonso-Allende (1979)                      | 31.25   |                   |      |            |        | Ago-Sep      |                | 9              |
| Galicia             | Este estudio                               | 26.3    | Esp               |      |            |        |              |                |                |
| "                   | "  | 28.3    | EMO+HO            | 3    | 1 (85%)    |        | Ago          | Ene-Feb        | 6-7            |
| Portugal            | Figueiredo & Ferreira Barraca (1963)       |         |                   |      |            |        | Ago-Sep      | Feb-Mar        | 6-7            |
| "                   | "  |         |                   |      |            |        | ** Feb-Mar   | Ago-Sep        | 6-7            |
| Portugal            | Figueiredo (1965)                          |         |                   |      |            |        | Ago-Sep      | Mar            | 7              |
| Portugal            | Figueiredo & Thomas (1967b)                | 33      |                   |      |            |        |              |                |                |
| Suroeste Portugal   | Figueiredo (en Redant, 1994)               | 30      | EMO+HO            |      |            |        |              |                |                |
| Alentejo            | Figueiredo (1982)                          | 31.06   | EMO               |      |            | Si     |              |                |                |
| Algarve             | Figueiredo (1982)                          | 28.97   | EMO+ Reabs.       |      |            |        |              |                |                |
| "                   | "  | 22.15   | EMO               |      |            |        |              |                |                |
| Algarve             | Arrobas (1982)                             | 29.68   | HO                |      |            |        | Jun-Jul      | Feb-Mar        | 9              |
| <b>MEDITERRÁNEO</b> |  |         |                   |      |            |        |              |                |                |
| Occidental          | Vives & Suau (1963)                        |         |                   |      |            |        | Jul-Oct      |                |                |
| Noroccidental       | Sardá (1991)                               | 30-31   | EMO               |      |            |        |              |                |                |
| "                   | "  | 32-33   | HO                |      | 1 (80-90%) |        | Ago          | Ene            | 5-6            |
| Liguria             | Orsi-Relini & Relini (1989)                | 31.5    | EMO+HO            |      | 1 (46.5%)  |        | Ago-Nov      | Dic-Mar        | 4              |
| "                   | "  | 32.5    | Sin EMO iniciales |      |            |        |              |                |                |
| Adriático           | Karlovac (1953)                            | 27      |                   |      | 1 (84%)    |        | Jun-Jul      | Ene            |                |
| Egeo                | Mytilineou <i>et al.</i> (1995)            | 34      |                   |      |            |        |              |                |                |

HO: hembras ovadas, EMO: estado madurez ovarios; Esp: espermátforo; Reabs.: reabsorción

Puesta: 1: anual; 2: bienal

\*\*posible segunda puesta anual

de madurez, debido a que las hembras de menor talla realizan la puesta en el período inicial del rango temporal de puesta, y se hacen menos accesibles a la captura antes que

las de mayor talla (Redant, 1994).

La talla de madurez sexual de hembras de cigala estimada para las distintas regiones geográficas se halla entre 22 y 33 mm de longitud de caparazón. Parece existir un gradiente latitudinal con valores en áreas atlánticas situadas al norte relativamente más bajos que los aportados para el sur de Portugal y el Mediterráneo. Sin embargo, la talla de madurez presenta variaciones considerables a pequeña escala geográfica (Briggs, 1988; Tuck *et al.*, en Anónimo, 1994). Morizur (1983) cita para la cigala del Golfo de Vizcaya una edad de primera madurez variable interanualmente entre 2 y 3 años y Bailey (1984) encuentra marcadas diferencias entre dos áreas de Escocia de aproximadamente la misma latitud y sugiere que la madurez es una función de la edad más que de la talla. La talla de madurez sexual para las hembras de cigala de Galicia fue estimada en 28.3 mm de longitud de caparazón (siguiendo el criterio de madurez gonadal y condición ovada), y es intermedia entre los valores citados para las áreas más próximas [30 mm de LC en el suroeste de Portugal (Figueiredo, en Redant, 1994) y 22-24 mm en el Golfo de Vizcaya (Morizur, 1983)]. En algunas especies próximas de decápodos (de los géneros *Homarus* y *Jasus*) se ha sugerido una relación directa entre la talla de madurez y la temperatura del agua (Aiken & Waddy, 1980; Pollock, 1991). Sin embargo, en el caso de la cigala, la talla de madurez depende probablemente más de la tasa de crecimiento (interrelacionada, a su vez, con el reclutamiento, densidad, alimentación, etc.) que de parámetros ambientales tales como la temperatura.

### Ciclo reproductivo

La asociación entre el porcentaje de hembras en las capturas y el porcentaje de hembras ovadas sobre el total de hembras permite inferir que las diferencias interanuales en la proporción de hembras ovadas son reales (fluctuando entre el 10 y 50 % en el pico máximo anual), ya que a lo largo del tiempo la capturabilidad de las hembras ovadas no varía de forma importante. La capturabilidad de machos es relativamente constante estacionalmente en comparación a la de hembras, como se

discutió anteriormente, y por tanto, la proporción sexual indica el comportamiento reproductivo de las hembras. Por otra parte, la capturabilidad de las hembras ovadas es menor que la de las hembras no ovadas (pues las hembras ovadas permanecen en sus madrigueras durante la incubación) y por eso el porcentaje de hembras ovadas en las capturas es inferior al porcentaje de hembras ovadas en la población. Las diferencias interanuales en la proporción de hembras ovadas podrían tener dos causas posibles: cambios de la capturabilidad de las hembras ovadas, o variabilidad de la proporción de hembras que se reproducen cada año. La existencia de una correlación negativa entre la proporción de hembras ovadas y la proporción sexual, cuando se eliminó la estacionalidad, indica que las diferencias temporales en el porcentaje de ovadas se deben a cambios en el porcentaje de hembras que se reproducen cada año y no a cambios interanuales en la capturabilidad de las hembras ovadas (dado que en los años en que el porcentaje de ovadas es mayor, la proporción de hembras es menor).

En la duración del período de incubación de las hembras de cigala se observa un gradiente geográfico (Tabla 5.6.1) que varía desde 11 - 13 meses en las latitudes más septentrionales (Andersen, 1962; Nicolajsen & Eiríksson, 1990; Eiríksson, 1993) hasta 6 - 7 meses en áreas del sur de Portugal y Galicia (Figueiredo & Ferreira Barraca, 1963; este trabajo). Los resultados del presente estudio indican un período de incubación de 6 - 7 meses en aguas de Galicia, y al tener en cuenta los estadios de desarrollo embrionario, delimitan mejor en el tiempo el período de incubación, en comparación con ciclos de incubación más largos citados previamente para estas aguas y determinados considerando la presencia de hembras ovadas en las capturas comerciales [9 y 8 meses -Alonso-Allende (1979) y Fariña (1989), respectivamente-]. Las aguas más próximas a Galicia para las que existen referencias de la duración de la incubación, son Portugal y Golfo de Vizcaya, con períodos de 6 - 7 meses (Figueiredo & Barraca, 1963; Figueiredo, 1965) y 7 meses (Fontaine & Warluzel, 1969), respectivamente. En áreas más alejadas hacia el norte (Escocia y Mar del Norte) la duración de la incubación aumenta hasta 8 - 9 meses (Figueiredo & Thomas, 1967b; Farmer, 1974b; Bailey, 1984; Bailey *et al.*, 1986; Redant, 1987), mientras que se

reduce a 5 - 6 meses en el Mediterráneo Noroeste (Sardá, 1991) y a 4 en el Mar de Liguria (Orsi-Relini & Relini, 1989). En condiciones experimentales se ha demostrado un aumento del período de incubación con el descenso de la temperatura (Dunthorn, 1967; Figueiredo, 1971; Farmer, 1974b), por lo que uno de los factores apuntados para explicar estas variaciones latitudinales en la duración de la incubación ha sido la temperatura del agua (Figueiredo & Thomas, 1967a; Farmer, 1975; Chapman, 1980).

En consonancia con la duración sucesiva de los distintos procesos reproductivos y fundamentalmente del período de incubación, el ciclo reproductivo de la cigala puede tener una periodicidad anual o bienal. Existen grandes controversias en la determinación definitiva de la duración del ciclo reproductivo, aunque parece que ambos tipos tienen lugar en el rango de distribución geográfica de la especie. En las latitudes septentrionales (Faeroes, Islandia), los 11 - 13 meses que dura la incubación impide desarrollar todos los procesos reproductivos (muda, copulación, maduración de los ovarios, incubación, eclosión) durante un ciclo anual (Nicolajsen & Eiríksson, 1990; Eiríksson, 1993). En otras áreas, algunos autores se basan en la proporción de hembras que no llegan a realizar completamente la maduración de los ovarios, o en la proporción de hembras que sufren un proceso de reabsorción de los mismos al final del período de maduración, para explicar que una fracción más o menos importante de la población de hembras no realiza la puesta anual. Así, Bailey *et al.* (1986) (en Clyde, oeste de Escocia) sugieren que las hembras de mayor talla ( $LC > 50$  mm) tienen tendencia a reducir la frecuencia de puesta, en función del retraso que van acumulando en la maduración de los ovarios con la edad, y tienden hacia una puesta bienal, o al menos a una mayor alternancia de puesta anual y bienal. Esta relación de la talla con el aumento del intervalo de puesta fue evidenciada también en el Mar del Norte (Redant, 1987; Sterck & Redant, 1989) y Mar de Irlanda (Briggs, 1988), y quizá sea lo que haya llevado a Figueiredo (1965) a postular lo que denomina puesta de primavera, que esta autora considera una segunda puesta en el ciclo reproductivo anual realizada por las hembras de mayor talla en enero-febrero. Esta puesta podría explicarse en realidad por el desfase en el ciclo reproductivo de las hembras de mayor

talla cuando pasan de un período anual a bienal. En distintas áreas del Mediterráneo, la proporción de hembras que no realiza la puesta anual varía desde aproximadamente un 20 % (Karlovac, 1953; Sardá, 1991) hasta más de un 50 % (Orsi-Relini & Relini, 1989). Sardá (1991) atribuye el carácter bienal de la puesta a la desincronización con el ciclo de muda que sufren las hembras que reabsorben los ovocitos al final del período de maduración. El número de hembras de gran talla que se capturan en Galicia y el de las analizadas en este estudio fue muy bajo, lo que impidió analizar la posibilidad de un cambio de ciclo anual a bienal en estos individuos.

Debido a la prácticamente nula proporción de hembras con reabsorción de ovocitos por nosotros encontrado y a la duración de la incubación, se puede decir que en Galicia el ciclo reproductivo de la cigala tiene un carácter anual. Un reducido porcentaje de hembras (15 %) no consigue completar la maduración de los ovarios y realizar la puesta anual. Esto parece afectar a hembras que realizan su primer ciclo reproductivo tras la madurez sexual y que han realizado la muda pubertal al final del verano. Este proceso no constituye un ciclo bienal, sino un retraso en el inicio del primer ciclo de cría en parte de la población. Estas hembras tendrán probablemente una mayor capturabilidad que las hembras ovadas y formarán parte de manera importante de las capturas de hembras no ovadas durante el otoño e invierno (época del ciclo de incubación siguiente).

### Fecundidad

El método seguido en este trabajo para la determinación de los estadios de incubación (según la fase de desarrollo embrionario) se puede considerar más objetivo que el uso de una escala de coloración del huevo y la relación entre material de reserva y volumen del huevo (Figueiredo & Ferreira Barraca, 1963; Figueiredo, 1971) en la que se han basado muchos autores para la determinación de los estadios de incubación de la cigala de diferentes áreas geográficas y su respectiva fecundidad. Sin embargo, independientemente de la escala utilizada, se puede comparar, entre las distintas áreas,

la fecundidad correspondiente a las distintas etapas de la incubación (así, son comparables los estadios A y D de los citados autores con los estadios I y III+ de este estudio). La reducción del número de estadios en la escala utilizada en este estudio, con respecto a la escala de 7 estadios de Fontaine & Warluzel (1969) se basó en el hecho de que aparecieron en la misma hembra huevos con embriones en distinto grado de desarrollo dentro de un mismo estadio.

En las diferentes áreas geográficas, diversos autores ajustaron ecuaciones que relacionan la fecundidad de cigala con la longitud de caparazón, a partir del recuento de ovocitos (fecundidad potencial) o huevos en distintas fases de desarrollo (fecundidad real -o inicial- y efectiva) (Tabla 5.6.2). El conjunto de esta información indica una gran variabilidad geográfica de la fecundidad. Así por ejemplo, Thomas (1964) y Chapman & Ballantyne (1980) encontraron una gran variabilidad en la fecundidad de la cigala en distintas áreas localizadas en aguas de Escocia, mientras que Abelló & Sardá (1982) compararon la fecundidad de la cigala de tres áreas diferentes (Bretaña -siguiendo los resultados de Morizur *et al.* (1981)-, oeste de Portugal y costa de Cataluña) sin encontrar diferencias significativas entre ellas, aunque sí una gran variabilidad en cada zona.

Los parámetros de las ecuaciones que relacionan la fecundidad y la talla corporal en distintas áreas geográficas (Tabla 5.6.2) tienen una difícil interpretación comparativa. Por ello, se optó por estimar, a partir de las ecuaciones, la fecundidad para hembras de 35 y 40 mm de LC (valores arbitrarios correspondientes a hembras adultas dominantes en las capturas de las distintas áreas) a lo largo de un gradiente geográfico latitudinal en el Atlántico Nordeste (Fig. 5.6.1). Estas estimaciones permiten comparar los valores de fecundidad real (estimada con el número de huevos recién puestos) y efectiva (estimada con el número de huevos en estadio final de incubación). Destaca en primer lugar, la gran variabilidad de la fecundidad que se observa entre las poblaciones aisladas de cigala que se distribuyen en aguas de Escocia. Especialmente en una de ellas, las características morfogeográficas, sedimentarias y biológicas del área (Clyde)

Tabla 5.6.2. Parámetros de las ecuaciones alométricas o lineales que relacionan la fecundidad (número de huevos en diversas fases de incubación) con la talla (LC en mm) de cigala obtenidos en diferentes áreas geográficas. Se indica el número de hembras analizadas (N) y la fecundidad (F) estimada a partir de las ecuaciones para hembras de 35 y 40 mm de LC. (Los estadios A-D de desarrollo embrionario de la escala de Figueiredo & Barraca (1963) se corresponden con los estadios I-III+ de la escala utilizada en el presente estudio).

| MATERIAL                        | AUTOR                           | ÁREA                 | PARÁMETROS*  |           | N   | F (LC=35 mm) | F (LC=40 mm) |
|---------------------------------|---------------------------------|----------------------|--------------|-----------|-----|--------------|--------------|
|                                 |                                 |                      | a            | b         |     |              |              |
| <b>Ovocitos</b>                 |                                 |                      |              |           |     |              |              |
|                                 | Eiríksson (1970b)               | Islandia             | -            | -         | -   | 1500         | -            |
|                                 | Thomas (1964)                   | Escocia              | 0.526        | 2.350     | -   | 2236         | 3061         |
|                                 | Morizur & Rivoalen (1982)       | Mar Céltico          | 0.196        | 2.576     | 58  | 1861         | 2625         |
|                                 | Morizur <i>et al.</i> (1981)    | Golfo de Vizcaya     | 0.133        | 2.700     | 79  | 1963         | 2815         |
|                                 | Fontaine & Warluzel (1969)      | Golfo de Vizcaya     | 0.108        | 2.797     | 53  | 2250         | 3293         |
|                                 | Figueiredo <i>et al.</i> (1982) | Oeste Portugal       | 0.323        | 2.504     | 47  | 2382         | 3327         |
|                                 | Figueiredo & Nunes (1965)       | Portugal             | 0.0425       | 3.056     | -   | 2221         | 3340         |
|                                 | Gramitto & Frogliá (1980)       | Adriático            | 0.0575       | 2.942     | 85  | 2005         | 2970         |
| <b>Huevos en estadio A/I</b>    |                                 |                      |              |           |     |              |              |
|                                 | Eiríksson (1970b)               | Islandia             | -            | -         | -   | 1000         | -            |
|                                 | Chapman & Ballantyne (1980)     | Loch Torridon        | -3888.9 **   | 148.15 ** | 81  | 1296         | 2037         |
|                                 | Chapman & Ballantyne (1980)     | Clyde                | -1261 **     | 81.25 **  | 33  | 1583         | 1989         |
|                                 | Chapman & Ballantyne (1980)     | Moray Firth          | -1918.9 **   | 118.11 ** | 15  | 2215         | 2806         |
|                                 | Chapman & Ballantyne (1980)     | West Kintyre         | -2520.8 **   | 129.66 ** | 69  | 2017         | 2666         |
|                                 | Farmer (1974b)                  | Mar de Irlanda       | -1376.421 ** | 78.204 ** | 60  | 1361         | 1752         |
|                                 | Nichols <i>et al.</i> (1987)    | Oeste Mar de Irlanda | 0.797        | 2.86      | -   | 2076         | 3041         |
|                                 | Presente trabajo                | Galicia              | 0.0501       | 2.957     | 73  | 1844         | 2737         |
|                                 | Alonso-Allende (1979)           | Galicia              | 1.20         | 2.11      | 110 | 2174         | 2881         |
|                                 | Abelló & Sardá (1982)           | Norte Portugal       | 0.0246       | 3.125     | 76  | 1645         | 2497         |
|                                 | Figueiredo <i>et al.</i> (1982) | Oeste Portugal       | 0.0563       | 2.892     | 79  | 1647         | 2423         |
|                                 | Abelló & Sardá (1982)           | Costa Cataluña       | 0.2103       | 2.488     | 62  | 1460         | 2036         |
|                                 | Gramitto & Frogliá (1980)       | Adriático            | 0.0187       | 3.145     | 160 | 1341         | 2041         |
| <b>Huevos en estadio A+B</b>    |                                 |                      |              |           |     |              |              |
|                                 | Figueiredo & Nunes (1965)       | Portugal             | 0.0229       | 3.056     | -   | 1197         | 1800         |
| <b>Huevos en estadio C/II</b>   |                                 |                      |              |           |     |              |              |
|                                 | Presente trabajo                | Galicia              | 0.0006       | 4.073     | 31  | 1172         | 2019         |
|                                 | Figueiredo <i>et al.</i> (1982) | Oeste Portugal       | 0.1947       | 2.459     | 73  | 1218         | 1691         |
|                                 | Figueiredo & Nunes (1965)       | Portugal             | 0.0196       | 3.056     | -   | 1024         | 1541         |
|                                 | Gramitto & Frogliá (1980)       | Adriático            | 0.0831       | 2.672     | 91  | 1108         | 1583         |
| <b>Huevos en estadio D/III+</b> |                                 |                      |              |           |     |              |              |
|                                 | Morizur <i>et al.</i> (1981)    | Golfo de Vizcaya     | 0.016        | 3.194     | 101 | 1387         | 2095         |
|                                 | Presente trabajo                | Galicia              | 0.0023       | 3.680     | 14  | 1130         | 1847         |
|                                 | Figueiredo <i>et al.</i> (1982) | Oeste Portugal       | 0.0434       | 2.821     | 52  | 963          | 1433         |
|                                 | Figueiredo <i>et al.</i> (1982) | Oeste Portugal       | 0.0647       | 2.622     | 53  | 722          | 1025         |
|                                 | Figueiredo & Nunes (1965)       | Portugal             | 0.0151       | 3.056     | -   | 789          | 1187         |
|                                 | Orsi-Relini & Relini (1989)     | Liguria              | 0.0461       | 2.686     | 34  | 646          | 925          |
|                                 | Gramitto & Frogliá (1980)       | Adriático            | 0.0332       | 2.806     | 28  | 714          | 1038         |

\*Parámetros a y b del modelo alométrico o lineal ( $F=a+b \cdot LC$ )

\*\*Modelo lineal



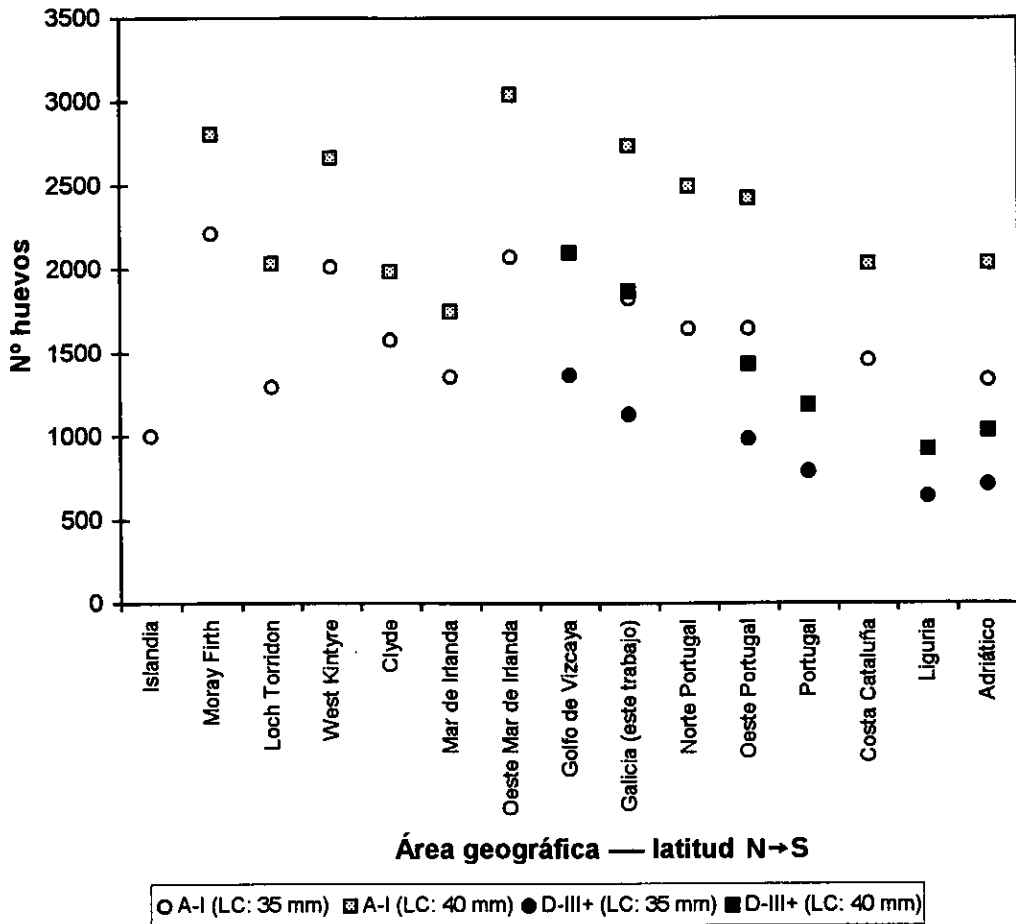


Figura 5.6.1. Fecundidad (número de huevos) de hembras de cigala de 35 y 40 mm de LC en estadio inicial y final de la incubación, según un gradiente geográfico latitudinal, obtenida a partir de las ecuaciones ajustadas por los diferentes autores para las respectivas áreas geográficas (Tabla 5.6.2).

determinan parámetros biológicos muy diferentes de otras poblaciones de zonas próximas (C.J. Chapman, N. Bailey, M. Afonso-Dias, comunicación personal). En segundo lugar, se puede observar una disminución de la fecundidad con el gradiente latitudinal, desde el oeste del Mar de Irlanda y Golfo de Vizcaya hasta el sur de Portugal. Los valores de fecundidad obtenidos en este trabajo se sitúan en una posición intermedia entre los de las regiones más próximas para las que existen referencias (Golfo de Vizcaya y Portugal). Por otra parte, los valores de fecundidad aportados para la cigala en aguas de Islandia son muy bajos, pero los datos son muy limitados [de hecho, Eiríksson (1970b) no cita una ecuación, sino solamente la fecundidad para una

talla determinada]. La fecundidad más baja que se conoce para la especie corresponde a las poblaciones mediterráneas del Mar de Liguria (Orsi-Relini & Relini, 1989) y Mar Adriático (Gramitto & Frogliá, 1980).

De los estudios de fecundidad de cigala (Tabla 5.6.2) se deduce que el número de óvulos en el ovario maduro resulta siempre superior al número de huevos en estados avanzados de desarrollo o recién puestos. Durante la secuencia reproductiva que va desde la ovoposición hasta la eclosión actúan numerosos mecanismos que causan mortalidad de huevos: retención de ovocitos en los ovarios y posterior reabsorción, pérdidas de huevos no fecundados o por no adherirse a los pleópodos durante la ovoposición, aborto de huevos infértiles, abrasión por acciones mecánicas, predación, parasitismo, etc. (Farmer, 1974b; Kuris, 1991). Durante la incubación existe una continua pérdida de huevos, de modo que solamente una fracción del número original de huevos fecundados permanece unida a los pleópodos en los momentos previos a la eclosión. En la costa oeste de Portugal, Figueiredo & Nunes (1965) estimaron unas pérdidas totales del 75 % de huevos durante la incubación y Figueiredo *et al.* (1982) estimaron en un 68 % estas pérdidas. En el Golfo de Vizcaya (región sur de Bretaña) Morizur (1981b) las cifró en un 45 - 50 % y en aguas de Escocia, Chapman & Ballantyne (1980) han sugerido un rango similar a éste. Nuestros resultados para la cigala de Galicia indican una relativamente elevada proporción de pérdidas de huevos (60 %) durante la incubación, aunque intermedia entre los correspondientes a las dos áreas vecinas citadas. Aún siendo reducido el número de referencias sobre pérdidas de huevos, los datos disponibles apuntan hacia un descenso del porcentaje de pérdidas hacia la latitud Norte, a pesar de que el período de incubación es más prolongado en esta dirección.

### 5.6.3. Morfometría y crecimiento relativo

Los individuos de cigala en Galicia presentan heteroquelia, con la quela gruesa o fina indistintamente a uno u otro lado. Solamente en machos se observa una muy débil

inclinación a presentar la pinza fina o cortadora en el lado derecho. Esta tendencia fue hallada también en el Mediterráneo por Sardá *et al.* (1981), mientras que en aguas de Escocia, Farmer (1974d) encuentra mayor proporción de machos y hembras con la quela cortadora en el lado izquierdo. Al igual que los resultados obtenidos en el presente trabajo, los citados autores encuentran bajos porcentajes de individuos con las dos quelas iguales, si bien entre estos individuos siempre es mayor la proporción con las dos quelas finas (en nuestro caso las proporciones son similares), probablemente debido a que la regeneración de un quelípedo, después de su pérdida o autotomía, produce siempre una pinza fina (Sardá, 1983). La asimetría de las pinzas aparece ya en el estado postlarvario y no parece que haya, durante la vida del animal, reversión en la simetría de las quelas (Farmer, 1974d).

Las ecuaciones morfométricas que han sido analizadas por diversos autores para la cigala de distintas áreas muestran resultados diferentes en relación con la existencia o no de diferencias significativas entre machos y hembras. Así, mientras que Pope & Thomas (1967), Farmer (1974d), Bennett (1983) y Hossain *et al.* (1987), no hallan diferencias entre sexos en la relación entre longitud de caparazón y longitud total o entre longitud de caparazón y longitud del abdomen, Howard & Hall (1983) encuentran diferencias entre sexos e individuos de distintas áreas de Escocia. Por otra parte, Farmer (1974d) no encuentra diferencias entre sexos en la relación entre longitud de caparazón y peso total, aunque otros autores encuentran que los machos presentan mayor peso a una talla dada que las hembras (Pope & Thomas, 1967; Symonds, 1972; Conan, 1978; Howard & Hall, 1983; Hossain *et al.*, 1987). En nuestro estudio todas las ecuaciones morfométricas presentaron diferencias significativas entre sexos. Sin embargo, las diferencias son en la mayoría de los casos poco importantes cuantitativamente para ser consideradas en la práctica.

#### 5.6.4. Crecimiento y ciclo de muda

La extrapolación de los resultados de los estudios de crecimiento en laboratorio, a las

poblaciones naturales suscitan incertidumbres relativas al efecto de las diferentes condiciones de cautividad (factores físicos, alimentación, etc.) con respecto a las del medio natural, además de que la propia captura y manipulación pueden causar modificaciones en el crecimiento o alteraciones fisiológicas responsables de la periodicidad de la muda. Cuestiones similares se presentan también en los estudios de marcado-recaptura. A pesar de los problemas de este tipo de estudios, resultan de gran utilidad y a menudo son los únicos recursos metodológicos para comprender y validar el crecimiento de las poblaciones naturales de crustáceos decápodos.

El espacio disponible en el tanque de estabulación resultó un factor condicionante del incremento de talla en la muda. Se observaron importantes diferencias en el crecimiento de machos estabulados en cestas y cubetas, incrementándose la tasa de crecimiento con el aumento de volumen del tanque, como se ha descrito en otros crustáceos (Wilber & Wilber, 1989). Paralelamente, este efecto podría tener su correspondencia en el medio natural, ya que la tasa de crecimiento se reduce en áreas de elevada densidad de madrigueras y población adulta (Chapman, 1980; Bailey & Chapman, 1983).

Los daños sufridos por los animales durante la captura, incluyendo los efectos fisiológicos negativos de la emersión (Spicer *et al.*, 1990), son probablemente la principal causa de mortalidad de cigala algunos días más tarde, tanto en animales estabulados en laboratorio (Evans *et al.*, 1994) como en los depositados en jaulas submarinas (Symonds & Simpson, 1971; Guéguen & Charuau, 1975; Morizur *et al.*, 1982). En este sentido, la elevada mortalidad en machos que se observa en la experiencia de 1983 en los días inmediatamente posteriores a la estabulación, podría ser consecuencia de daños no aparentes durante la captura y estabulación inmediata en laboratorio, que en este caso se efectuó al día siguiente de su captura (en 1982 las cigalas permanecieron, después de su captura, varios días estabuladas a bordo, y durante este tiempo tuvo lugar una aclimatación y selección previa de ejemplares en mejores condiciones).

En general, las ecuaciones que relacionan el incremento de talla en la muda con la talla en pre-ecdisis, obtenidas por distintos autores en diferentes áreas geográficas, muestran una gran variabilidad (Fig. 5.6.2). Los machos presentan una pendiente positiva, aunque en muchos casos la relación no es significativa (Tabla 5.6.3). En los estudios realizados en medio natural (marcado-recaptura y jaulas submarinas) el crecimiento de machos de cigala es mayor en Clyde (oeste de Escocia), lo que podría relacionarse con la elevada disponibilidad de alimento del área (Bailey & Chapman, 1983). Los resultados obtenidos para aguas de Islandia y Portugal indican incrementos de talla en la muda relativamente altos y similares en el rango de tallas analizado (Eiriksson, 1982; Figueiredo, 1989a). El crecimiento es menor en las experiencias de cautividad que en las realizadas en medio natural, y estas diferencias se mantienen también al aplicar distintas metodologías en el mismo área, como indican los resultados en laboratorio de Thomas (1965) y de marcado-recaptura de Chapman (1982) en aguas de Escocia. Comparando solamente los estudios de cautividad, se observan tasas de crecimiento similares en los distintos estudios, exceptuando el de Hillis (1979) en Irlanda, debido probablemente a que este autor empleó un reducido número de ejemplares de pequeña talla. Los resultados obtenidos en Galicia indican una pendiente mayor que la obtenida en Escocia por Thomas (1965) y en Isla de Man por Farmer (1973), y un mayor crecimiento a lo largo de todo el rango de tallas que en el Mediterráneo (Sardá, 1985).

Los resultados relativos a hembras son muy variables entre las distintas áreas, en especial en la pendiente de la ecuación (Fig. 5.6.2, Tabla 5.6.3), pero en todos los casos presentan menor crecimiento que los machos. No existe un patrón evidente de variabilidad entre estudios de laboratorio y en medio natural, aunque se observa más frecuentemente un descenso en el crecimiento con la talla en estudios en medio natural. Nuestros resultados, comparados con otros estudios de cautividad, coinciden con los de Farmer (1973) en cuanto a la pendiente negativa del modelo de crecimiento, mientras que difieren de los de Thomas (1965), Hillis (1979) y Sardá (1985) que obtienen pendientes positivas.

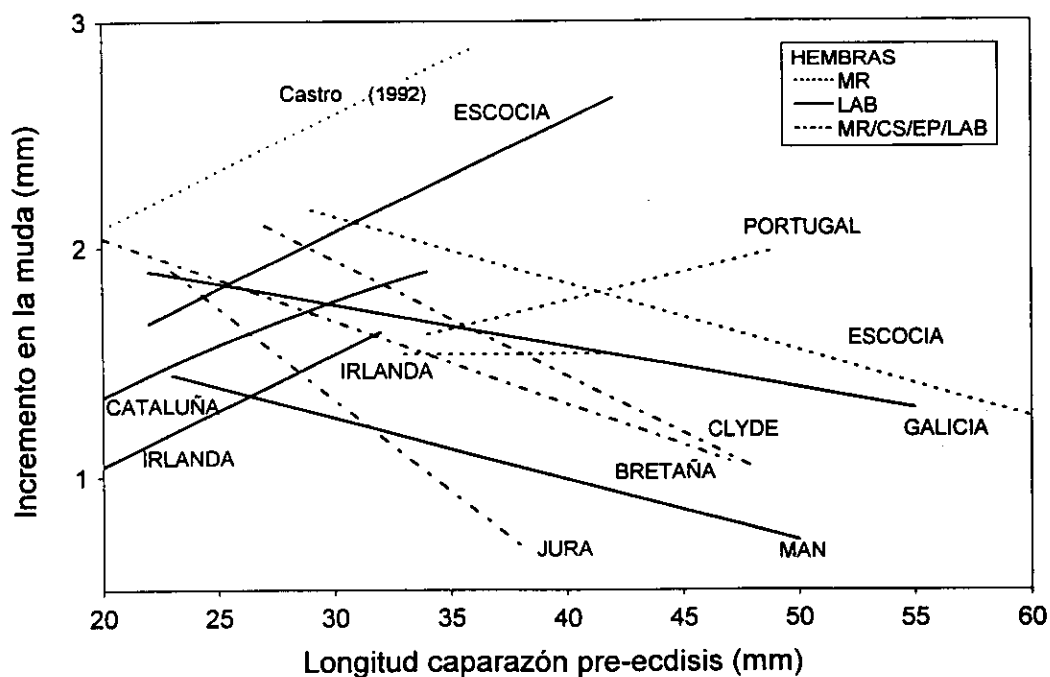
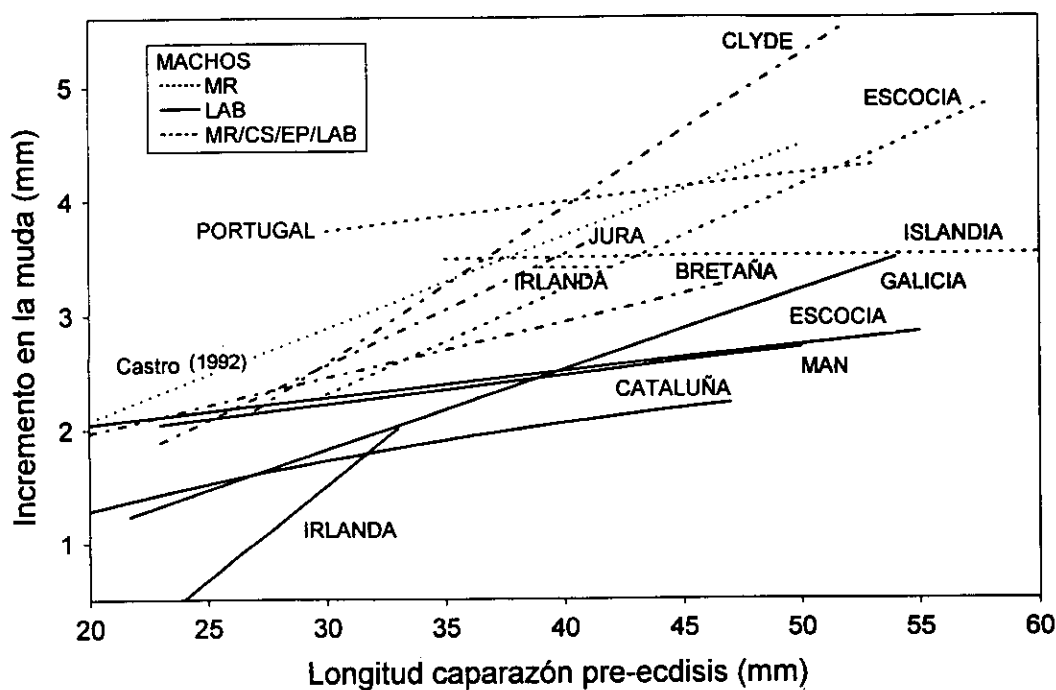


Figura 5.6.2. Relaciones entre el incremento de talla en la muda y la longitud de caparazón en pre-ecdisis obtenidas para machos y hembras por distintos autores en diferentes áreas geográficas. Se indica el método de estudio: Lab: estabulación en laboratorio, MR: marcado-recaptura, CS: cajas submarinas, EP: estabulación en pre-muda (1-2 semanas hasta la ecdisis). Las ecuaciones aparecen en la Tabla 5.6.4.

Se han descrito dos fases de crecimiento a lo largo del ciclo vital de la cigala, con un descenso en la tasa de crecimiento tras el inicio de la madurez. Generalmente se acepta que la tasa de crecimiento de los juveniles de cigala es similar en ambos sexos y que tienen una mayor frecuencia de muda y mayores incrementos de talla que los adultos (Charuau & Conan, 1977; Bailey & Chapman, 1983; Bailey *et al.*, 1986; Sardá, 1995). Por el contrario, existen diferencias de crecimiento entre machos y hembras adultos, que tienen dos causas posibles: la modificación del incremento en la muda y/o de la frecuencia de muda. En nuestro estudio no aparecieron diferencias significativas en la duración de la intermuda entre los dos sexos, y las principales diferencias fueron debidas al incremento de talla en la muda.

Desde un punto de vista de coste energético, el distinto tipo de crecimiento en los adultos de ambos sexos (aumento del incremento de talla en la muda con la talla en machos y disminución en hembras) puede explicarse por el proceso competitivo entre crecimiento somático y reproducción (Hartnoll, 1985; Nelson, 1991). Los resultados relativos al porcentaje de incremento en la muda con la talla, indican que los machos de cigala mantienen aproximadamente el mismo gasto energético dedicado al crecimiento a lo largo de su vida. Por el contrario, las hembras conforme aumentan en talla, gastan menos energía en el crecimiento y la derivan para la reproducción. Se ha sugerido, que en condiciones de cautividad, las diferencias de crecimiento entre ambos sexos se reducen, como consecuencia de que las hembras modifican el tipo de crecimiento, al tener inhibido el proceso de maduración gonadal (Charuau & Conan, 1977). Probablemente esta sea la causa de que algunos autores observen pocas diferencias en el crecimiento entre sexos (Thomas, 1965; Conan, 1978; Sardá, 1985).

→

Tabla 5.6.3. Relaciones entre el crecimiento en la muda (incremento en la muda, IM, mm; porcentaje de incremento en la muda, PIM) con la longitud de caparazón en pre-ecdisis (LC, mm) obtenidas por distintos autores en diferentes áreas geográficas. Se indica el método de estudio, rango de tallas (LC), número de ecdisis empleado (N) y significación de la ecuación ajustada (P). Se han excluido estudios sobre juveniles (en general con LC < 20 mm).

| Área                      | Autor                                  | Método      | Sexo         | LC (mm) | N   | Ecuación / Media  | P      |
|---------------------------|--|-------------|--------------|---------|-----|---|--------|
| Islandia                  | Eiriksson (1982)                       | MR          | M            | 35-63   | 12  | $IM = 3.402 + 0.0022 \cdot LC$                                      | ns (1) |
| Islas Faeroe              | Höglund (1942, en Andersen, 1962)      | Lab         | M+H          | 30-45   | 10  | IM = 1.2  | (2)    |
| Escocia                   | Thomas (1965)                          | Lab         | M total      | 20-55   | 127 | $PMI = 12.23 - 0.150 \cdot LC$<br>( $IM = 1.584 + 0.023 \cdot LC$ ) | ** (3) |
|                           |  |             | M 1ª ecdisis |         | 76  | $PMI = 13.41 - 0.162 \cdot LC$                                      | *      |
|                           |  |             | H total      | 22-42   | 30  | PIM = 6.8<br>( $IM = 0.595 + 0.049 \cdot LC$ )                      | ns     |
| Escocia                   | Chapman (1982)                         | MR          | M            | 30-58   | 95  | $IM = -0.428 + 0.091 \cdot LC$                                      | **     |
|                           |  |             | H            | 29-62   | 95  | $IM = 3.002 - 0.029 \cdot LC$                                       | **     |
| Escocia - Clyde           | Bailey & Chapman (1983)                | EP, MR, CS  | M            | 27-52   | 36  | $IM = -1.473 + 0.135 \cdot LC$                                      | **     |
|                           |  |             | H            | 27-48   | 15  | $IM = 3.443 - 0.050 \cdot LC$                                       | ns     |
| Escocia - Jura            | Bailey & Chapman (1983)                | EP, MR, CS  | M            | 23-41   | 13  | $IM = -0.324 + 0.096 \cdot LC$                                      | **     |
|                           |  |             | H            | 23-38   | 41  | $IM = 3.739 - 0.080 \cdot LC$                                       | **     |
| Isla de Man               | Farmer (1973)                          | Lab         | M            | 23-50   | 31  | $IM = 1.147 + 0.025 \cdot LC$                                       | ns (4) |
|                           |  |             | H            |         | 14  | $IM = 2.070 - 0.027 \cdot LC$                                       | ns     |
| Este Irlanda              | Hillis (1971a, 1972, 1973, 1974, 1979) | Lab         | M            | 24-33   | 11  | $IM = -3.503 + 0.167 \cdot LC$                                      | ** (5) |
|                           |  |             | H            | 20-32   | 6   | $IM = 0.066 + 0.049 \cdot LC$                                       | ns     |
|                           |  | MR          | M            | 39-42   | 4   | IM = 3.4  |        |
|                           |  |             | H            | 33-42   | 5   | IM = 1.54   |        |
| Bretaña - N Golfo Vizcaya | Charuau (1977)                         | CS          | M            | 21-47   | 55  | $PMI = 12.93 - 0.135 \cdot LC$                                      | ns     |
|                           |  |             | H            | 21-38   | 73  | $PMI = 18.43 - 0.410 \cdot LC$                                      | **     |
| Bretaña - N Golfo Vizcaya | Charuau & Conan (1977)                 | MR, Lab, CS | M            | 20-¿?   | 118 | $IM = 0.989 + 0.049 \cdot LC$                                       | **     |
|                           |  |             | H            | 20-¿?   | 114 | $IM = 2.761 - 0.036 \cdot LC$                                       | *      |
| Galicia                   | Este estudio                           | Lab         | M            | 22-54   | 84  | $IM = -0.607 + 0.083 \cdot LC$                                      | ** (6) |
|                           |  |             | H            | 22-55   | 63  | $IM = 2.291 - 0.018 \cdot LC$                                       | ns     |
| Sur Portugal              | Figueiredo (1989a)                     | MR          | M            | 30-53   | 10  | $IM = 2.981 + 0.025 \cdot LC$                                       | ns (7) |
|                           |  |             | H            | 34-49   | 16  | $IM = 0.810 + 0.024 \cdot LC$                                       | ns     |
| Mediterráneo Noroeste     | Sardá (1985)                           | Lab         | M            | 17-47   | 78  | $\log_{10} PIM = 0.91 - 0.005 \cdot LC$                             | **     |
|                           |  |             | H            | 14-34   | 82  | $\log_{10} PIM = 0.95 - 0.006 \cdot LC$                             | **     |
|                           | Castro (1992)                          |             | M            | >20     |     | $IM = 0.48 + 0.08 \cdot LC$   | (8)    |
|                           |  |             | H            | >20     |     | $IM = 1.08 + 0.05 \cdot LC$   |        |

- (1) Ecuación estimada a partir de datos originales  
 (2) Datos en Andersen (1962). Datos originales en LT, transformación a LC según ecuación propia  
 (3) Regresión entre IM y LC en Charuau & Conan (1977)  
 (4) Regresión entre IM y LC en Charuau & Conan (1977) (datos originales digitalizados). Ecuación original, incluyendo datos de Andersen (1962) y Thomas (1965):  $IM = 1.848 + 0.014 \cdot LC$  (machos + hembras)  
 (5) Sólo se incluyen datos de animales con LC pre-ecdisis >20 mm. Ecuaciones estimadas a partir de datos originales. Charuau & Conan (1977) ajustan las siguientes ecuaciones para la totalidad de datos (incluyendo <20 mm): M,  $IM=0.464+0.037 \cdot LC$  (N=38); H,  $IM=0.446+0.027 \cdot LC$  (N=15)  
 (6) Datos de machos correspondientes sólo a la 1ª ecdisis en laboratorio  
 (7) Ecuación estimada a partir de datos originales. Machos, sólo se emplearon datos de <10 meses en libertad (se estima que realizaron una única muda)  
 (8) Ecuación estimada a partir de datos previos de otros autores (Thomas, 1965; Hillis, 1971a; Figueiredo, 1975; Charuau, 1977; Sardá, 1985) y distribuciones de frecuencias de tallas en Portugal Sur.

Regresiones en Charuau & Conan (1977):  $LC \text{ post-ecdisis} = a + b' \cdot LC \text{ pre-ecdisis}$ , transformadas a  $IM = a + (b'-1) \cdot LC \text{ pre-ecdisis}$

Método: Lab: estabulación en laboratorio, M-R: marcado-recaptura, CS: cajas submarinas, EP: estabulación de animales en premuda (1-2 semanas hasta ecdisis)

\*\* P<0.05, \* P<0.1, ns P>0.1



En nuestras experiencias, estos efectos no son aparentes y el crecimiento de las hembras disminuye con la talla de premuda. Similares resultados fueron obtenidos por Farmer (1973), Charuau (1977), Chapman (1982) y Bailey & Chapman (1983) utilizando diferentes metodologías.

En las hembras de cigala, la frecuencia de muda y la duración de la intermuda está condicionada directamente por la duración del período de incubación. La duración media de intermuda de las hembras adultas en experiencias de laboratorio sin posibilidad de reproducción (Thomas, 1965; Sardá 1985; este trabajo) es bastante similar (entre 6 - 7 meses), mientras que basándose en otros métodos (seguimiento de grupos modales en muestras de arrastre y seguimiento del ciclo de muda) la duración media que citan otros autores es de unos 12 meses (Tabla 5.6.4) (Charuau, 1975; Bailey & Chapman, 1983; Talidec & Reyss, 1993). Por el contrario, los machos de cigala mudan a lo largo de todo el año con picos de muda variables geográfica y temporalmente (Thomas, 1965; Farmer, 1973; Charuau, 1974). En algunas áreas se citan dos períodos de muda anuales en los machos adultos (Conan, 1975b, Sardá, 1985). En nuestro caso, se observa un ciclo de muda con una cierta estacionalidad, mostrando dos picos de ecdisis, en otoño y primavera. Estos períodos coinciden con las fases anteriores y posteriores a la copulación. Las hembras necesitan para realizar la cópula una muda previa, que correspondería con los picos observados en primavera y verano, mientras que las hembras que no realizan puesta pueden realizar una muda más tardía. En condiciones naturales estos picos podrían adelantarse en el tiempo, pues se ha comprobado en condiciones experimentales, un desplazamiento en el pico de muda (Conan, 1978, 1985; Sardá, 1985). La estacionalidad de la muda ha sido frecuentemente considerada como una consecuencia secundaria de algún factor externo, tal como la iluminación o temperatura, y en relación con la adaptación a fluctuaciones estacionales de disponibilidad de alimento o éxito reproductivo. Sin embargo, en *Homarus americanus* (familia Nephropidae) se ha comprobado la existencia de intercambios de señales químicas (ferormonas sexuales) de muda entre individuos (Atema, 1986). En la cigala la muda parece realizarse por grupos o

Tabla 5.6.4. Duración del período de intermuda (DI, días) y relaciones entre DI y la longitud de caparazón en pre-ecdisis (LC, mm) obtenidas por distintos autores en diferentes áreas geográficas. Se indica el método de estudio y el rango de tallas empleado para cada sexo. En los casos en que se han obtenido ecuaciones que relacionan DI y LC se indica el número de datos (N). Se han excluido estudios sobre juveniles (en general con LC < 20 mm).

| Área                         | Autor                   | Método | Sexo | LC(mm)         | N  | Ecuación / DI media                      |
|------------------------------|-------------------------|--------|------|----------------|----|--|
| Escocia                      | Thomas (1965)           | Lab    | M    | 20-55          |    | 6.5 meses                                |
|                              |                         |        |      | 20-29          |    | 3-4 meses                                |
|                              |                         |        | H    | 40-44          |    | 9 meses                                  |
|                              |                         |        |      | 22-42          |    | 7 meses                                  |
| Clyde - Escocia              | Bailey & Chapman (1983) | LFD    | M+H  | 21-30          |    | 3 meses                                  |
|                              |                         |        |      | 31-40          |    | 6 meses (M) / 12 meses (H)               |
|                              |                         |        |      | 41-50          |    | 12 meses                                 |
|                              |                         |        |      | >50            |    | >= 12 meses                              |
| Jura - Escocia               | Bailey & Chapman (1983) | LFD    | M+H  | 21-30<br>31-50 |    | 6 meses (M) / 6-12 meses (H)<br>12 meses |
| Isla de Man                  | Farmer (1973)           | Lab    | M    | 20-47          | 7  | 7.4 meses (5-10 meses)                   |
| Bretaña - N Golfo de Vizcaya | Charuau (1975)          | LFD    | M    | 24-27          |    | 9-10 meses                               |
|                              |                         |        | H    | >27            |    | 12 meses                                 |
| Bretaña - N Golfo de Vizcaya | Conan (1975, 1978)      | LFD    | M    | 20-50          |    | 6 meses                                  |
|                              |                         |        |      | 20-40          |    | 12 meses                                 |
| Golfo de Vizcaya             | Talidec & Reyss (1993)  | IR     | M    | 25-46          |    | 6 meses                                  |
|                              |                         |        |      | 20-24          |    | 6 meses                                  |
|                              |                         |        | H    | 25-29          |    | 6 / 12 meses                             |
|                              |                         |        |      | 29-43          |    | 12 meses                                 |
| Galicia                      | Este estudio            | Lab    | M+H  | 24-50          | 50 | DI = 6.85 + 5.024 · LC                   |
| Mediterráneo Noroeste        | Sardá (1985)            | Lab    | M    | 12-60          | 47 | log10 DI = 1.755 + 0.013 · LC            |
|                              |                         |        | H    | 15-45          | 53 | log10 DI = 1.726 + 0.015 · LC            |
|                              | Castro (1992) (1)       |        | M+H  | 15-45          |    | DI = 81 + 0.04 · LC^2.2                  |

(1) Basado en datos de Sardá (1983) en laboratorio

Método: Lab: estabulación en laboratorio, IR: datación de caparazones en premuda por isótopos radioactivos; LFD: basado en evolución de modas en muestras de arrastre, ecuaciones de crecimiento en la muda y estado de muda según pleópodos y caparazón

agregados durante la estación de muda, es decir, a una microescala geográfica, los individuos podrían intercambiar información sobre su estado de muda (Conan, 1985). Esto facilitaría la sincronización de determinados eventos, teniendo en cuenta que los machos pueden seguir distinta estrategia que las hembras [por ejemplo, permanecer

sin mudar, hasta haber copulado con hembras “blandas”, como se ha observado en *Homarus* (Atema, 1986)].

En general, existen pocas referencias sobre ecuaciones que relacionan la duración del período de intermuda con la talla (Sardá, 1985; Castro, 1992) y éstas no presentan diferencias importantes con la ecuación obtenida en este estudio (Fig. 5.6.3, Tabla 5.6.4). Los juveniles de cigala de entre 20 y 25 mm de longitud de caparazón realizan hasta tres mudas anuales, los adultos de talla intermedia (alrededor de 35 mm de LC) dos y los ejemplares más viejos una muda por año, pudiendo llegar éstos a perder incluso la periodicidad anual de la muda, como se ha visto en las experiencias de laboratorio.

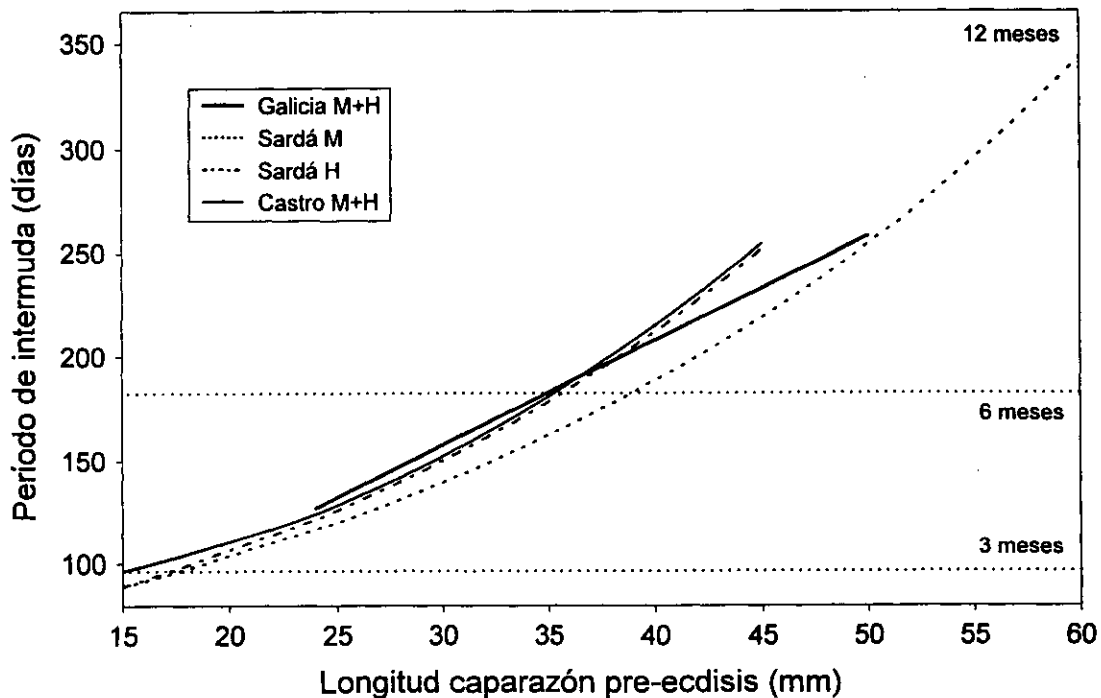


Figura 5.6.3. Relaciones entre la duración del período de intermuda y la longitud de caparazón en pre-ecdisis obtenidas para machos (M) y hembras (H) en este estudio y por otros autores en otras áreas geográficas. Las ecuaciones aparecen en la Tabla 5.6.4.

Las diferencias de crecimiento a lo largo del rango geográfico de distribución de la cigala, al margen de que tengan un componente genético determinado, pueden ser consecuencia de una interacción de factores biológicos (principalmente la intensidad del reclutamiento) y del esfuerzo pesquero ejercido que afectan directamente a la densidad y por tanto a la disponibilidad de alimento, cuyas variaciones causan diferencias en el crecimiento dependientes de la densidad de población (Bailey & Chapman 1983; Chapman & Howard, 1988). Por otra parte, no pueden descartarse efectos de parámetros ambientales, tales como la temperatura, aunque los rangos de variación de temperatura en distintas áreas geográficas atlánticas y a unos 200 m de profundidad son estrechos [Escocia e Isla de Man: 6.5 a 13 °C (Farmer, 1973; Bailey & Chapman, 1983), Galicia: 10.7-13 °C (Blanton *et al.*, 1984), Portugal: 11-14 °C (Figueiredo, 1984)]. A su vez, las diferentes tasas de crecimiento pueden generar diferencias en otros parámetros biológicos (talla de madurez, fecundidad) que junto con la estructura espacial poblacional, con poblaciones discretas y separadas debido a factores tales como el sedimento, pueden conducir a dinámicas de población diferenciadas geográficamente.

#### 5.6.5. Dinámica de la población

Nuestros resultados indican que la dinámica de la población de cigala en aguas de Galicia está directamente influenciada por factores dependientes de la densidad. Estos procesos biológicos están probablemente condicionados, a su vez, por factores ambientales, y determinan ciclos en la abundancia y estructura de la población con una duración de 2 - 3 años. El sedimento constituye, entre los factores ambientales, uno de los principales determinantes de la distribución, como se ha discutido anteriormente. Se ha comprobado que determinadas características biológicas de la cigala dependen parcialmente de la composición granulométrica del sedimento (Chapman & Howard, 1988), y así, las áreas con sedimentos de elevado contenido en fracción fina presentan tallas más bajas, menor tasa de crecimiento y mayores densidades de cigala que zonas con sedimentos más gruesos (Chapman & Bailey, 1987; Tully & Hillis, 1995). Esta

relación puede ser debida a que en poblaciones con elevadas densidades, la competición por el alimento puede determinar un descenso en la tasa de crecimiento (Pollock, 1991), aunque por otra parte, en determinadas áreas se ha comprobado una relación directa entre el contenido en fracción fina del sedimento y el carbono orgánico (Bailey *et al.*, 1986). Diferencias en el tipo de sedimento causan también diferencias en el tipo de fauna asociada con él (López-Jamar *et al.*, 1992) y esto repercute en la dieta de la cigala, que comprende una gran variedad de organismos bentónicos e infaunales que habitan los mismos fondos (Thomas & Davidson, 1962; Bailey *et al.*, 1986). La acción combinada de disponibilidad de alimento y de un sustrato adecuado pueden considerarse los principales factores que inciden en el crecimiento.

Entre los factores biológicos que pueden presentar una dependencia de la densidad se incluyen el reclutamiento, crecimiento, mortalidad, y esfuerzo reproductivo. En Galicia se ha demostrado en este trabajo la existencia de fluctuaciones interanuales en la proporción sexual, que reflejan los cambios en el comportamiento, y son debidos en último término, a las fluctuaciones temporales en el esfuerzo reproductivo de la población. Por otra parte, las estimaciones de abundancia obtenidas en las campañas de prospección pesquera realizadas en Galicia muestran fluctuaciones interanuales en las capturas medias entre 3 y 57 individuos por 30 min de arrastre, e indican también la variabilidad interanual de la población. Estos ciclos interanuales están relacionados directamente con las capturas por unidad de esfuerzo de la pesquería, que son indicadoras de la densidad de población. En segundo término, el esfuerzo reproductivo determina en gran parte la intensidad del reclutamiento subsiguiente.

Los resultados del muestreo biológico realizado en el período octubre de 1991 a noviembre de 1992, indican la existencia de un ciclo reproductivo anual, aunque los datos para la serie temporal 1980-1994, muestran la existencia de una gran variabilidad interanual en la proporción de hembras maduras que se reproducen. La variabilidad que tiene lugar en los procesos y parámetros biológicos de la cigala relacionados con la reproducción (talla de madurez, período de incubación, puesta anual o bienal), a lo

largo de su rango de distribución geográfica se podría explicar como una serie de estrategias biológicas de la especie para regular el potencial reproductivo y optimizar el balance energético en relación con las condiciones propias del medio en un área determinada. La pesca, junto con los procesos ambientales y biológicos, es otro factor a tener en cuenta en la dinámica, ya que determina un descenso de la densidad o biomasa de la población adulta, lo que puede causar una respuesta en el crecimiento y esfuerzo reproductivo.

La predación es un factor que puede jugar también un papel importante en la dinámica poblacional. Las poblaciones de cigala situadas al norte del Golfo de Vizcaya sufren una elevada mortalidad natural (Anónimo, 1994), siendo un importante componente de la misma, la predación que sufren por el bacalao (Kinneer & Livingstone, 1979; Fannon & Hillis, 1982; Symonds & Elson, 1983; Brander & Bennett, 1989). Al sur de dicho límite no se conocen predadores importantes de cigala y la mortalidad natural se considera más reducida. Así, en aguas de Galicia, sólo raramente se han observado individuos juveniles en estómagos de pintarroja, rayas y congrio (I. Olaso, comunicación personal), y lo mismo sucede en el Cantábrico y sur del Golfo de Vizcaya, donde la presencia de cigala en estómagos de peces demersales dominantes es menor que el 0.5 % (Guichet, 1995; Olaso & Rodríguez-Marín, 1995).

El reclutamiento es el principal factor de variabilidad temporal en la estructura de la población. Las fluctuaciones del reclutamiento conllevan cambios en la disponibilidad de alimento y espacio, que pueden originar diferencias en la supervivencia de juveniles y tasa de crecimiento, y por tanto, en la talla y/o edad de madurez y en la producción individual de huevos. Por otra parte, aunque áreas con elevadas densidades de población de cigala tengan limitados recursos alimenticios y por tanto condiciones limitantes para el crecimiento, pueden presentar, por el contrario, condiciones físicas e hidrográficas favorables para la supervivencia larvaria y su posterior asentamiento en el sustrato. Así, en aguas de Escocia, se ha observado que las capturas de cigala por unidad de esfuerzo se correlacionan con los datos de temperatura de tres a seis años

previos (Chapman, 1984), lo que sugiere una importante influencia ambiental sobre la supervivencia larvaria. Sin embargo, los factores hidrográficos a escala local, y sus variaciones interanuales, que afectan a la supervivencia larvaria, y por tanto al éxito del reclutamiento (White *et al.*, 1988; Hill & White, 1990; Bailey *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1995), no han sido todavía bien estudiados. El análisis integrado de la distribución de larvas y adultos de cigala y los posibles procesos físicos que la determinan constituye actualmente un objetivo prioritario de los programas de investigación sobre esta especie en el Atlántico Nordeste (Bailey *et al.*, 1995).

La estrategia biológica de la cigala presenta una gran variabilidad, tanto en una escala temporal, como se ha demostrado en aguas de Galicia, como espacial en el rango geográfico de distribución de la especie. En este sentido, se pueden definir distintos parámetros poblacionales que presentan gradientes geográficos:

- Una disminución de la densidad de Norte a Sur: Considerando como un índice de densidad de población la captura por unidad de esfuerzo en biomasa [ya que existe una correlación entre biomasa y densidad y no hay grandes diferencias en las tallas medias anuales desembarcadas en las distintas áreas (Anónimo, 1995)], las mayores densidades (>30 kg/h) aparecen en gran parte de los fondos situados más al norte (aguas de Islandia, Escocia y Mar de Irlanda), densidades medias (13 - 25 kg/h) en áreas situadas en latitudes más bajas (Oeste de Irlanda y Mar Céltico) y densidades más bajas (<10 kg/h) en los fondos situados hacia el sur del área de distribución (Tabla 5.6.5). Las estimaciones para aguas de Galicia (correspondiendo al área sur de distribución) se sitúan entre 2.5 y 4 kg/h.

- La talla de madurez sexual aumenta hacia el sur (Tabla 5.6.1). Este mismo gradiente aparece también en la tasa de crecimiento (Tabla 5.6.3 y Mytilineou & Sardá, 1995), lo que podría determinar una estabilidad geográfica en la edad de madurez, a pesar de las diferencias en la talla de madurez. Estos patrones determinarían que el potencial reproductivo sea mayor en las poblaciones situadas más al sur, lo que implica que el

potencial reproductivo se incrementa en la dirección citada.

- Una disminución de la fecundidad hacia el sur (Tabla 5.6.2, Fig. 5.6.1). La puesta tiende a ser bienal en las áreas septentrionales y anual en las meridionales.

La densidad de población aumenta hacia el norte, y por tanto los factores de regulación de la densidad deben presentar aquí mayor importancia, como se ha demostrado en aguas de Escocia (Chapman & Bailey, 1987, Chapman & Howard, 1988). En estas áreas las condiciones del sustrato (mayor proporción de fracción fina) son favorables para un incremento de la densidad de población. Por otra parte, hay que tener en cuenta que las áreas de la plataforma del Atlántico Nordeste al norte del Golfo de Vizcaya son especialmente productivas y sostienen importantes pesquerías pelágicas y demersales. Esta elevada productividad puede determinar incrementos en la disponibilidad de las presas de cigala. En el área sur de distribución (en la que se incluyen las aguas de Galicia) el sedimento contiene menor proporción de fracción fina. Esto limita la capacidad de carga de la población de cigala y da lugar a un descenso en la competencia por el alimento y a un aumento de la tasa de crecimiento, lo que provocaría un aumento en el potencial reproductivo de la población. El Mediterráneo constituye una excepción a los gradientes geográficos observados: a pesar de encontrarse en el límite sur de distribución, la cigala presenta una fecundidad baja y una talla de madurez alta pero que se alcanza a mayores edades que en otras zonas. Esto podría estar en relación con la baja productividad biológica, que daría lugar a una menor disponibilidad de alimento para la cigala.

La alta variabilidad temporal y espacial en la estrategia biológica de la cigala refleja su capacidad de adaptación a la diversidad de condiciones ambientales que aparecen tanto en su área de distribución geográfica como a lo largo del tiempo en una misma zona. Profundizar en el estudio de los factores biológicos y ambientales que regulan la dinámica de la población, y en particular los procesos relacionados con el reclutamiento, constituye, como se ha citado anteriormente, uno de los principales



campos futuros de investigación de los científicos interesados en el estudio de esta especie.

Tabla 5.6.5. Valor mínimo, máximo y medio de los desembarcos por unidad de esfuerzo (DPUE) y desembarcos medios en toneladas (no incluye descartes) de cigala para el período 1985-1994, en diversas áreas o caladeros del Atlántico Nordeste. Los distintos caladeros se ordenan por su posición geográfica de Norte a Sur. Los DPUE representan de forma aproximada un índice de la densidad de cigala en el área.

| ÁREA                                     | DPUE                                    |                   | Desembarcos<br>totales (t) |
|--|---|-------------------|----------------------------|
|  | Rango (mín - máx)                       | Media             |                            |
| Islandia                                 | 36.0 - 61.3 kg/h                        | 46.9 <sup>b</sup> | 2223 <sup>b</sup>          |
| Faeroe                                   | -                                       | -                 | 70                         |
| Skagerrak                                | 4.9 - 9.9 "                             | 8 <sup>c</sup>    | 2350                       |
| Kattegat                                 | 3.8 - 8.6 "                             | 6.5 <sup>d</sup>  | 1348                       |
| Escocia:                                 | 32.5 <sup>a</sup> "                     |                   |                            |
| -Fladen Ground                           | 24.6 - 46.5 "                           | 36.9              | 2632                       |
| -Firth of Forth                          | 19.6 - 29.5 "                           | 34.1              | 1959                       |
| -Moray Firth                             | 24.4 - 38.8 "                           | 30.1              | 1920                       |
| -Noup                                    | 18.1 - 62.6 "                           | 33.2              | 176                        |
| -North Minch                             | 23.9 - 33.4 "                           | 28.3              | 3432                       |
| -South Minch                             | 23.2 - 29.3 "                           | 25.9              | 4247                       |
| -Clyde                                   | 14.5 - 24.0 "                           | 18.1              | 2720                       |
| -Sound of Jura                           | 26.6 - 37.9 "                           | 31.1              | 502                        |
| Botney Gut (Mar del Norte)               | 6.7 - 12.5 "                            | 9.7               | 664                        |
| Farn Deep (Oeste UK)                     | 18 - 27 "                               | 22.4              | 2457                       |
| Mar del Irlanda (Este)                   | 15 - 29 "                               | 22.0              | 589                        |
| Mar de Irlanda (Oeste)                   | 26.1 - 36.2 "                           | 30.7              | 8205                       |
| Porcupine (Oeste Irlanda):               |   |                   | 2273                       |
| -Flota Arrastre (España)                 | 12.0 - 23.7 kg/día·CV <sup>a</sup> /100 | 15.4 (10.9)       |                            |
| -Flota Arrastre <i>Nephrops</i> (España) | 33.4 - 74.6 kg/día·CV <sup>a</sup> /100 | 48.1 (24.1)       |                            |
| -Flota Arrastre (Francia)                | 16.1 - 36.6 kg/h                        | 24.9              |                            |
| Mar Céltico                              | 10 - 15 "                               | 13.1              | 3765                       |
| Golfo de Vizcaya                         | 7 - 9 "                                 | 8.0               | 5031                       |
| Cantábrico                               | 2.4 - 6.9 kg/día·CV <sup>a</sup> /100   | 4.2 (1.5)         | 128                        |
| Galicia Norte                            | 7.7 - 14.1 kg/día·CV <sup>a</sup> /100  | 11.2 (3.7)        | 376                        |
| Galicia Oeste                            | 21.4 - 25.4 kg/día                      | 2.5               | 574                        |
| Norte Portugal                           | 2 - 7 kg/h                              | 4.4               | 53                         |
| Suroeste Portugal                        | 54 - 119 kg/día                         | 80.6 (5.7)        | 454                        |

Fuente de datos: Anónimo (1995)

a: Total de 1992

b: 1985-1991

c: 1990-1994

d: 1990-1994

( ): Valores en kg/h estimados para un buque tipo

## **6. CONCLUSIONES**

1. Las especies dominantes de las comunidades de peces demersales en la plataforma y talud superior de Galicia son *Micromesistius poutassou*, *Merluccius merluccius*, *Lepidorhombus boscii*, *Microchirus variegatus* y *Gadiculus argenteus*, representando el 91 % en número y 78 % en biomasa (105 especies descritas pertenecientes a 45 familias). La densidad y biomasa disminuyen con la profundidad, de la plataforma continental al talud superior, presentando valores inferiores en el área de Estaca-Ribadeo. No se apreciaron variaciones estacionales importantes, aunque sí interanuales.

2. En el período de estudio (1980-1991) tuvieron lugar importantes cambios espaciales y temporales en las especies dominantes de peces demersales. Algunas especies de peces no comerciales (*Microchirus variegatus*, *Argentina sphyraena*, *Capros aper* y *Arnoglossus laterna*) junto con la faneca *Trisopterus luscus* y gallo *Lepidorhombus boscii* aumentaron su abundancia durante dicho período. Por el contrario, solamente se obtuvo una disminución significativa en la abundancia en el caso de los rapés (*Lophius piscatorius* y *Lophius budegassa*).

3. La densidad de *Lepidorhombus boscii*, *Argentina sphyraena*, *Arnoglossus laterna* y *Gadiculus argenteus* está correlacionada positivamente con el índice de afloramiento. Lirio *Micromesistius poutassou*, jurel *Trachurus trachurus* y caballa *Scomber scombrus* mostraron en ciertos sectores y estratos de profundidad tendencias negativas con dicho índice.

4. Las especies dominantes en biomasa de las comunidades de crustáceos decápodos (excluyendo *Polybius henslowii*, con grandes fluctuaciones de abundancia) son *Munida intermedia*, *Liocarcinus depurator*, *Munida sarsi* y *Nephrops norvegicus*, representando más del 90 % (40 especies descritas pertenecientes a 19 familias); destacan asimismo en número *Pasiphaea sivado*, *Dichelopandalus bonnieri*, *Plesionika heterocarpus* y *Solenocera membranacea*. La profundidad determina la mayor variabilidad de la densidad y biomasa de crustáceos decápodos, con un patrón

contrario al de los peces, aumentando con la profundidad. La variabilidad geográfica y estacional (primavera-otoño) no es relevante, existiendo importantes fluctuaciones interanuales.

5. Los decápodos, al igual que los peces demersales, presentan importantes variaciones espaciales y temporales en su densidad, mostrando la mayoría de las especies amplios rangos batimétricos. Algunas muestran grandes fluctuaciones en la densidad (*Plesionika heterocarpus*, *Dichelopandalus bonnieri*, *Pasiphaea sivado*), y otras tendencias de aumento (*Liocarcinus depurator*, *Macropipus tuberculatus*, *Munida sarsi* y *Munida intermedia*) o disminución (*Polybius henslowii*).

6. La riqueza específica de los peces demersales disminuye con la profundidad y varía dependiendo del año y localización geográfica; los cambios interanuales determinaron la mayor parte de la variabilidad en la diversidad. La riqueza específica y diversidad de los crustáceos decápodos, contrariamente, se incrementan con la profundidad; existen importantes diferencias interanuales, dependiendo del sector geográfico y profundidad.

7. El análisis multivariante indica que la variabilidad en la estructura de las comunidades de peces y crustáceos decápodos está determinada principalmente por cambios temporales y espaciales (profundidad y localización geográfica). No aparecieron zonaciones marcadas en el caso de los peces, pero sí zonaciones batimétricas y geográficas importantes en los crustáceos decápodos.

8. Dentro de las comunidades de megafauna de la plataforma y talud superior de Galicia, la cigala *Nephrops norvegicus* es una especie que destaca por su compleja biología y estar sometida a una fuerte presión pesquera por su elevado interés comercial.

9. Las capturas de cigala durante las campañas de prospección pesquera realizadas en

aguas de Galicia muestran importantes variaciones interanuales durante el período de estudio. La cigala se distribuye ampliamente en la plataforma y talud superior, localizándose las mayores densidades en Miño-Fisterra a <200 m y en Fisterra-Estaca a >200 m.

10. La aplicación de técnicas geoestadísticas a los datos de densidad de cigala indican una estructura espacial a mesoescala (>10 km). La cartografía de la distribución de cigala en la plataforma y borde superior del talud muestra manchas o agregados de distinto tamaño, variables interanualmente y de estructura particularmente compleja en el área comprendida entre Miño y Fisterra. Las estimaciones obtenidas mediante los métodos de media aritmética, media estratificada y kriging son muy similares, si bien los métodos geoestadísticos reducen el sesgo en las estimaciones globales de abundancia.

11. La distribución de la fracción fina del sedimento en la plataforma y talud superior de Galicia presenta una organización espacial compleja. En general, las áreas de distribución de cigala coinciden a media escala con las que contienen entre un 20 y 65 % de fracción fina en el sedimento.

12. En lo que se refiere a la biología reproductiva de *Nephrops norvegicus*, se estimó la talla de madurez sexual de las hembras de cigala siguiendo el criterio de presencia de espermátforo en la espermateca (LC = 26.3 mm) y según el criterio de maduración gonadal y presencia de huevos (LC = 28.3 mm).

13. La maduración gonadal y el ciclo de cría de las hembras de cigala en aguas de Galicia presentan una clara estacionalidad, teniendo lugar la puesta en los meses de agosto y septiembre, estimándose la duración de la incubación en 6-7 meses, y produciéndose la eclosión entre enero y marzo. El ciclo reproductivo tiene una periodicidad anual, aunque un reducido porcentaje variable de hembras no se reproducen anualmente.

14. La fecundidad de la cigala se relaciona significativamente con la talla de las hembras. La pérdida total de huevos que tiene lugar durante la incubación fue estimada en un 60 %.
  
15. La proporción sexual de la cigala sigue una variabilidad estacional y está directamente relacionada con el comportamiento reproductivo y el ciclo de cría de las hembras. Las fluctuaciones interanuales en el porcentaje de hembras ovadas se deben a fluctuaciones en el esfuerzo reproductivo de la población y no a diferencias interanuales en su capturabilidad.
  
16. Los individuos de cigala de Galicia presentan heteroquelia, con la quela fina o gruesa indistintamente situada al lado izquierdo o derecho. Las variables morfométricas analizadas en el caso de las hembras presentan alometría positiva con respecto a la longitud del caparazón. En los machos, las variables relativas al tamaño de los quelípedos presentan alometría positiva, y la longitud total y la longitud del primer par de pleópodos alometría negativa.
  
17. El incremento de talla en la muda en condiciones de cautividad aumenta con la talla en los machos y disminuye en las hembras. El porcentaje de incremento en la muda con respecto a la talla pre-ecdisis no varía de manera importante en los machos, mientras que en las hembras decrece con la talla. El crecimiento de la cigala es menor en las experiencias realizadas en cautividad, comparativamente con las estimaciones realizadas en medio natural en otras áreas geográficas.
  
18. El tiempo de permanencia en cautividad y el espacio disponible en el tanque de estabulación son factores condicionantes del incremento de talla de cigala en la muda. Un aumento del tiempo de permanencia y una reducción del espacio reducen la tasa de crecimiento.
  
19. La estacionalidad de la muda es más marcada en medio natural (con un pico en

---

abril) que en experiencias de cautividad. La frecuencia de muda en machos y hembras desciende con la talla.

20. La dinámica de la población explotada está principalmente determinada por el esfuerzo reproductivo de las hembras y los factores dependientes de la densidad. El reclutamiento es el principal factor de variabilidad temporal en la estructura de la población.

## **7. BIBLIOGRAFÍA**



- Abaunza, P., A.C. Fariña & P. Carrera. 1995. Geographic variation in sexual maturity of the horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf. *Sci. Mar.* 59 (3-4): 211-222.
- Abelló, P. 1989. Feeding habits of *Macropipus tuberculatus* (Brachyura, Portunidae) off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Misc. Zool.* 13: 45-50.
- Abelló, P. & J. Cartes. 1987. Observaciones sobre la alimentación de *Liocarcinus depurator* (L.) (Brachyura: Portunidae) en el Mar Catalán. *Inv. Pesq.* 51 (Supl. 1): 413-419.
- Abelló, P. & F. Sardá. 1982. The fecundity of the Norway lobster (*Nephrops norvegicus* (L.)) off the Catalan and Portuguese coast. *Crustaceana* 43 (1): 13-20.
- Abelló, P., F.J. Valladares & A. Castellón. 1988. Analysis of the structure of decapod crustacean assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Mar. Biol.* 98: 39-49.
- Aboussouan, A. & J. Lahaye. 1979. Les potentialités des populations ichtyologiques. Fécondité et ichthyoplancton. *Cybium* 6: 29-46.
- Aiken, D.E. & S.L. Waddy. 1980. Reproductive biology. En J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.), *The biology and management of lobsters*, Vol. I, *Physiology and behavior*, 215-276. Academic Press, New York.
- Alonso-Allende, J.M. 1976. Notes on the biology of *Nephrops norvegicus* L. from the Northwest of Spain. *ICES C.M.* 1976/K:5, 9 p.
- Alonso-Allende, J.M. 1979. Estudio sobre la biología y pesca de la cigala (*Nephrops norvegicus*, L.) de las costas de Galicia. Tesis doctoral, Univ. de Salamanca.
- Alonso-Allende, J.M. 1980. Distribución de la cigala (*Nephrops norvegicus*) en las costas de Galicia. *Inv. Pesq.* 44 (2): 347-360.
- Alonso-Allende, J.M. 1982. Abundancia de la cigala (*Nephrops norvegicus*) (Decapoda: Reptantia) en las costas de Galicia. *Inv. Pesq.* 46 (1): 63-82.
- Álvarez-Ossorio, M.T. 1984. Primeros datos sobre el zooplancton de la plataforma gallega. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 1 (2): 31-47.
- Allen, J.A. 1968. The surface swarming of *Polybius henslowii* (Brachyura: Portunidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 107-111.
- Andersen, F.S. 1962. The Norway lobster in Faeroe waters. *Medd. Danmarks Fiskeri-*

*Havund.* 3 (9): 265-326.

Anger, K. & C. Püschel. 1986. Growth and exuviation of Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) larvae reared in the laboratory. *Ophelia* 25 (3): 157-167.

Anónimo. 1993. Report of the Working Group on *Nephrops* and *Pandalus* stocks. ICES C.M. 1993/Assess:11, 294.

Anónimo. 1994. Report of the Study Group on the life histories and assessment methods of *Nephrops* stocks. ICES C.M. 1994/K:9, 100 p.

Anónimo. 1995. Report of the Working Group on *Nephrops* stocks. ICES C.M. 1995/Assess:12, 361 p.

Aréchiga, H. & R.J.A. Atkinson. 1975. The eye and some effects of light on locomotor activity in *Nephrops norvegicus*. *Mar. Biol.* 32: 63-76.

Aréchiga, H., R.J.A. Atkinson & J.A. Williams. 1980. Neurohumoral basis of circadian rhythmicity in *Nephrops norvegicus* (L.). *Mar. Behav. Physiol.* 7: 185-197.

Arrobas, I. 1982. Some aspects on the biology and fishery of *Nephrops norvegicus* (L.) from the south portuguese coast. ICES C.M.1982/K:27, 29 p.

Atema, J. 1986. Review of sexual selection and chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2283-2290.

Atkinson, R.J.A. 1974. Spatial distribution of *Nephrops* burrows. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 2: 171-176.

Atkinson, R.J.A. 1986. Mud-burrowing megafauna of the Clyde Sea area. *Proc. R. Soc. Edinburgh* 90B: 351-361.

Atkinson, R.J.A. & E. Naylor. 1976. An endogenous activity rhythm and the rhythmicity of catches of *Nephrops norvegicus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25: 95-108.

Baden, S.P., L. Pihl & R. Rosenberg. 1990. Effects of oxygen depletion on the ecology, blood physiology and fishery of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 141-155.

Bagge, O. & S. Münch-Petersen. 1979. Some possible factors governing the catchability of Norway lobster in the Kattegat. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 175: 143-146.

- Bailey, N. 1984. Some aspects of reproduction in *Nephrops*. *ICES C.M.* 1984/K:33, 26 p.
- Bailey, N. & C.J. Chapman. 1983. A comparison of density, length composition and growth of two *Nephrops* populations off the West coast of Scotland. *ICES C.M.* 1983/K:42, 18 p.
- Bailey, N., C.J. Chapman, M. Afonso-Dias & W. Turrell. 1995. The influence of hydrographic factors on *Nephrops* distribution and biology. *ICES C.M.* 1995/Q:17, 13 p.
- Bailey, N., C.J. Chapman, J. Kinnear, D. Bova & A. Weetman. 1993. Estimation of *Nephrops* stock biomass on the Fladen ground by TV survey. *ICES C.M.* 1993/K:34. 19 p.
- Bailey, N., F.G. Howard & C.J. Chapman. 1986. Clyde *Nephrops*: biology and fisheries. *Proc. R. Soc. Edinburgh* 90B: 501-518.
- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* 247: 198-201.
- Bakun, A. 1992. Global greenhouse effects, multi-decadal wind trends, and potential impacts on coastal pelagic fish populations. *ICES mar. Sci. Symp.* 195: 316-325.
- Bas, C. & L.E. Calderón-Aguilera. 1989. Effect of anthropogenic and environmental factors on the blue whiting *Micromesistius poutassou* off the Catalanian coast, 1950-1982. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 221-228.
- Basford, D.J., A. Eleftheriou & D. Raffaelli. 1989. The epifauna of the northern North Sea (56°-61° N). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 69: 387-407.
- Baynes, R. & E.D. Barton. 1990. A poleward flow along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *J. Geophys. Res.* 95: 11425-11441.
- Belchier, M., P.M.J. Shelton & C.J. Chapman. 1994. The identification and measurement of fluorescent age-pigment abundance in the brain of a crustacean (*Nephrops norvegicus*) by confocal microscopy. *Comp. Biochem. Physiol.* 108B (2): 157-164.
- Bennett, D.B. 1980. Perspectives on european lobster management. En J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.), *The biology and management of lobsters*, Vol. II, *Ecology and management*, 317-331. Academic Press, London.
- Bennett, D.B. 1983. Irish Sea *Nephrops* biometrics, with particular reference to tails. *ICES C. M.* 1983/K:10, 12 p.
- Bergstad, O.A. 1990. Ecology of the fishes of the Norwegian Deep: distribution and species assemblages. *Neth. J. Sea Res.* 25 (1-2): 237-266.

- Bergstad, O.A. 1991a. Distribution and trophic ecology of some gadoid fish of the Norwegian Deep. 1. Accounts of individual species. *Sarsia* 75: 269-313.
- Bergstad, O.A. 1991b. Distribution and trophic ecology of some gadoid fish of the Norwegian Deep. 2. Food-web linkages and comparisons of diets and distributions. *Sarsia* 75: 315-325.
- Bianchi, G. 1991. Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 121-140.
- Bianchi, G. 1992a. Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 101-120.
- Bianchi, G. 1992b. Study of the demersal assemblages of the continental shelf and upper slope off Congo and Gabon, based on the trawl surveys of the RV "Dr Fridtjof Nansen". *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 85: 9-23.
- Bianchi, G. & T. Høisæter. 1992. Relative merits of using numbers and biomass in fish community studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 85: 25-33.
- Blanton, J.O., L.P. Atkinson, F. Fernández de Castillejo & A. Lavín. 1984. Coastal upwelling off the Rías Bajas, Galicia, Northwest Spain. I: Hydrographic studies. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183: 79-90.
- Bode, A., B. Casas & M. Varela. 1994. Size-fractionated primary productivity and biomass in the Galician shelf (NW Spain): Netplankton versus nanoplankton dominance. *Sci. mar.* 58 (1-2): 131-141.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Dapreau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Botas, J.A., E. Fernández, A. Bode & R. Anadón. 1989. Water masses off the Central Cantabrian Coast. *Sci. mar.* 53 (4): 755-761.
- Botsford, L.W. 1985. Models of growth. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 3, Factors in adult growth* (ed. A.M. Wenner), 171-188. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Brander, K. 1983. Application of a multispecies steady state yield model to the cod and *Nephrops* stocks in the Irish Sea. *ICES C.M.* 1983/K:9, 19 p.
- Brander, K.M. & D.B. Bennett. 1989. Norway lobster in the Irish Sea: modelling one component of a multispecies resource. En J.F. Caddy (ed.), *Marine invertebrate*

- fisheries: their assessment and management*, 183-204. John Wiley & Sons, New York.
- Briggs, R.P. 1985. Catch composition in the Northern Ireland *Nephrops* fishery. *Fish. Res.* 3: 47-60.
- Briggs, R.P. 1988. A preliminary analysis of maturity data for northwest Irish Sea *Nephrops*. *ICES C.M.* 1988/K:21, 16 p.
- Briggs, R.P. 1989. Temporal and spatial variation in western Irish Sea *Nephrops*. *ICES C.M.* 1989/K:36, 11p.
- Briggs, R.P. 1992. An assessment of nets with a square mesh panel as a whiting conservation tool in the Irish Sea *Nephrops* fishery. *Fish. Res.* 13: 133-152.
- Brown, J., A.E. Hill, L. Fernand, D.B. Bennett & J.H. Nichols. 1995. A physical retention mechanism for *Nephrops norvegicus* larvae. *ICES C.M.* 1995/K:31, 15 p.
- Buchanan, J.B. 1984. Sediment analysis. En N.A. Holme & A.D. McIntyre (eds.), *Methods for the study of marine benthos*, 41-65. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Buen, F. de. 1916. La cigala o maganto (*Nephrops norvegicus* L.). *Bol. Pesca* 11: 13-22.
- Caddy, J. 1987. Size-frequency analysis for Crustacea: moult increment and frequency models for stock assessment. *Kuwait Bull. Mar. Sci.* 9: 43-61.
- Cartes, J.E. 1991. Análisis de las comunidades y estructura trófica de los crustáceos decápodos batiales del Mar Catalán. Tesis doctoral, Univ. Politècnica de Catalunya, Barcelona.
- Cartes, J.E. 1993a. Deep-sea decapod fauna of the Western Mediterranean: bathymetric distribution and biogeographic aspects. *Crustaceana* 65: 29-40.
- Cartes, J.E. 1993b. Feeding habits of pasiphaeid shrimps close to the bottom of the Western Mediterranean slope. *Mar. Biol.* 117: 459-468.
- Cartes, J.E. 1993c. Diets of deep-water pandalid shrimps on the Western Mediterranean slope. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96: 49-61.
- Cartes, J.E., J.B. Company & F. Maynou. 1994. Deep-water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean: influence of submarine canyons and season. *Mar. Biol.* 120: 221-229.

- Cartes, J.E. & F. Sardá. 1992. Abundance and diversity of decapod crustaceans in the deep-Catalan Sea (Western Mediterranean). *J. Nat. Hist.* 26: 1305-1323.
- Cartes, J.E. & F. Sardá. 1993. Zonation of deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea (Western Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 27-34.
- Cartes, J.E., F. Sardá, J.B. Company & J. Leonart. 1993. Day-night migrations by deep-sea decapod crustaceans in experimental samplings in the Western Mediterranean sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 171: 63-73.
- Castro, M. 1992. A methodology for obtaining information on the age structure and growth rates of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda. Nephropoidea). *Crustaceana* 63 (1): 29-43.
- Castro, M. 1995. Use of length-frequency analysis for estimating the age structure of the catch of *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Nephropidae). *ICES mar. Sci. Symp.* 199: 301-309.
- Chapman, C.J. 1980. Ecology of juvenile and adult *Nephrops*. En J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.), *The biology and management of lobsters*, Vol. II, *Ecology and management*, 143-178. Academic Press, London.
- Chapman, C.J. 1982. *Nephrops* tagging experiments in Scottish waters. *ICES C.M.* 1982/K: 22, 15 p.
- Chapman, C.J. 1984. Relationship between temperature and Scottish *Nephrops* landings. *ICES C.M.* 1984/K:34, 9 p.
- Chapman, C. J. & N. Bailey. 1987. Biological research on fish and shellfish stocks. Recent progress in Norway lobster research. En R.S. Bailey & B.B. Parrish (eds.), *Development in fisheries research in Scotland*, 99-111. Fishing News Books, Farnham, England.
- Chapman, C.J. & K.A. Ballantyne. 1980. Some observations on the fecundity of Norway lobsters in Scottish waters. *ICES C.M.* 1980/K:25, 9 p.
- Chapman, C.J. & F.G. Howard. 1979. Field observations on the emergence rhythm of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*, using different methods. *Mar. Biol.* 51: 157-165.
- Chapman, C.J. & F.G. Howard. 1988. Environmental influences on Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) populations and their implications for fishery management. En A.A. Fincham & P.S. Rainbow (eds.), *Aspects of decapod crustacean biology*.

- Symp. Zool. Soc. 59: 343-353. London.
- Chapman, C.J., A.D.F. Johnstone & A.L. Rice. 1975. The behaviour and ecology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.). En H. Barnes (ed.), *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.* 59-74. Aberdeen University Press.
- Chapman, C. J., R. Priestley & H. Robertson. 1972. Observations on the diurnal activity of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.). *ICES C.M.* 1972/K:20, 16 p.
- Chapman, C.J. & A.L. Rice, 1971. Some direct observations on the ecology and behaviour of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. *Mar. Biol.* 10: 321-329.
- Chapman, C.J., P.M.J. Shelton, A.M. Shanks & E. Gaten. 1989. Tagging experiments on *Nephrops* in a Scottish loch. *ICES C.M.* 1989/K:6, 10 p.
- Charuau, A. 1974. Cycle d'intermue et croissance de la langoustine. *ICES C.M.* 1974/K:35, 7 p.
- Charuau, A. 1975. Croissance de la langoustine sur les fonds du Sud-Bretagne. *ICES C.M.* 1975/K:11, 15 p.
- Charuau, A. 1977. Essai de détermination du taux d'accroissement à la mue de la langoustine dans le milieu naturel. *ICES C.M.* 1977/K:25, 6 p.
- Charuau, A. & G. Conan. 1977. Growth at moult of Norway lobsters: methods of assessment, sexual dimorphism and geographic trends. *ICES C.M.* 1977/K:34, 25 p.
- Clark, I. 1979. *Practical geostatistics*. Elsevier, London & New York, 129 p.
- Clayton, D.A. 1990. Crustacean allometric growth: a case for caution. *Crustaceana* 58 (3): 270-290.
- Cochran, W.G. 1977. *Sampling Techniques*. John Wiley & Sons, New York, 428 p.
- Colvocoresses, J.A. & J.A. Musick. 1984. Species associations and community composition of Middle Atlantic Bight continental shelf demersal fishes. *Fish. Bull.* 82 (2): 295-313.
- Comeau, M. & G.Y. Conan. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2460-2468.
- Conan, G. 1975a. A growth model for *Nephrops norvegicus* from Biscay in function of periodicity of moult. *ICES C.M.* 1975/K:10, 20 p.

- Conan, G. 1975b. Périodicité des mues, croissance et cycle biologique de *Nephrops norvegicus* dans le Golfe de Gascogne. *C.R. Acad. Sc. Paris* 281 D: 1349-1352.
- Conan, G.Y. 1978. Average growth curves and life history in a *Nephrops norvegicus* population from northern Bay of Biscay. *ICES C.M.* 1978/K:21, 56 p.
- Conan, G.Y. 1984. Do assumptions commonly used for modelling populations of finfish apply to shellfish species?. *ICES C.M.* 1984/K:49, 21 p.
- Conan, G.Y. 1985a. Assessment of shellfish stocks by geostatistical techniques. *ICES C.M.* 1985/K:30, 24 p.
- Conan, G.Y. 1985b. Periodicity and phasing of moulting. En F. Schram (ed.), *Crustacean Issues 3, Factors in adult growth* (ed. A.M. Wenner), 73-79. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Conan, G.Y., D. Buestel, Y. Guenegan & J.P. Hillis. 1984. Diving and underwater television observations on *Nephrops norvegicus* in Bantry Bay, Ireland. *ICES C.M.* 1984/K:48, 16 p.
- Conan, G.Y. & M. Comeau. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1710-1719.
- Conan, G.Y., F. Maynou & F. Sardá. 1992. Direct assessment of the harvestable biomass from a stock of *Nephrops norvegicus*, seasonal and spatial variations. *ICES C.M.* 1992/K:22, 24 p.
- Conan, G.Y., M. Moriyasu, E. Wade & M. Comeau. 1988. Assessment and spatial distribution surveys of snow crab stocks by geostatistics. *ICES C.M.* 1988/K:10, 25 p.
- Conan, G.Y., D.G. Parsons & E. Wade. 1989. Geostatistical analysis, mapping and global estimation of harvestable resources in a fishery of northern shrimp (*Pandalus borealis*). *ICES C.M.* 1989/D:1, 22 pp.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 249-293.
- Cushing, D. 1995. *Population production and regulation in the sea: A fisheries perspective*. Cambridge University Press, 354 p.
- Daan, N., P.J. Bromley, J.R.G. Hislop & N.A. Nielsen. 1990. Ecology of North Sea fish. *Neth. J. Sea Res.* 26 (2-4): 343-386.



- Dawe, E.G., D.M. Taylor, J.M. Hoenig, W.G. Warren, G.P. Ennis, R.G. Hooper, W.E. Donaldson, A.J. Paul & J.M. Paul. 1991. A critical look at the idea of terminal molt in male snow crab (*Chionoecetes opilio*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2266-2275.
- Díaz del Río, G., J. Alonso, M.J. García Fernández, J.M. Cabanas & J. Molinero. 1992. Estudio dinámico en la plataforma continental del norte de Galicia (abril - junio 1991). *Inf. Técn. Inst. Esp. Oceanogr.* 134: 1-23.
- Doubleday, W.G. & D. Rivard (eds.). 1981. Bottom trawl surveys. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 58: 1-273.
- Drach, P. 1933. Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyours. Cas de *Portunus puber*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 197: 93-95.
- Dunthorn, A.A. 1967. Some observations on the behaviour and development of the Norway lobster. *ICES C.M.* 1967/K:5, 11 p.
- Dybern, B.I. & T. Høisæter. 1965. The burrows of *Nephrops norvegicus* (L.). *Sarsia* 21: 49-55.
- Easton, M.D.L. & R.K. Misra. 1988. Mathematical representation of crustacean growth. *J. Cons. int. Explor. Mer* 45: 61-72.
- Eiríksson, H. 1970a. The *Nephrops* fishery of Iceland 1958-1969. *ICES C.M.* 1979/K:5, 9 p.
- Eiríksson, H. 1970b. On the breeding cycle and fecundity of the Norway lobster at South-West Iceland. *ICES C.M.* 1970/K:6, 4 p.
- Eiríksson, H. 1979. A study of the Icelandic *Nephrops* fishery with emphasis on stock assessment. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 175: 270-279.
- Eiríksson, H. 1982. Estimating the growth of *Nephrops* at Iceland. *ICES C.M.* 1982/K:16, 9 p.
- Eiríksson, H. 1993. On the biennial breeding cycle of *Nephrops* at Iceland and how it relates to the fishery. *ICES C.M.* 1993/K:5, 18 p.
- Ekman, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick & Jackson, London, 417 p.
- Englund, E. & A. Sparks. 1988. GEO-EAS (Geostatistical Environmental Assessment Software). User's guide (vers. 1.1). U.S. Environmental Protection Agency. Las Vegas, Nevada.
- Estrada, M. 1984. Phytoplankton distribution and composition off the coast of Galicia (northwest of Spain). *J. Plankton Res.* 6: 417-434.

- Evans, S.M., J.E. Hunter, Elizal & R.I. Wahju. 1994. Composition and fate of the catch and bycatch in the Farne Deep (North Sea) *Nephrops* fishery. *ICES J. mar. Sci.* 51: 155-168.
- Fannon, E. & J.P. Hillis. 1982. Studies on cod prey with special attention to *Nephrops norvegicus*. *ICES C.M.* 1982/G:51,18 p.
- Fariña, A.C. 1984. Informe de la campaña "Sisargas-83". *Inf. Técn. Inst. Esp. Oceanogr.* 25: 1-22.
- Fariña, A.C. 1989 The North Galician *Nephrops* fishery. *ICES C.M.* 1989/K:20, 12 p.
- Fariña, A.C. & P. Abaunza. 1991. Contribución al estudio de los juveniles de merluza entre Cabo Villano y Cabo Prior (NW Galicia) mediante prospecciones pesqueras. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (2): 155-163.
- Fariña, A.C. & A. Fernández, 1984. Relación entre la presencia de cigala (*Nephrops norvegicus* L.) y la granulometría del sedimento en la plataforma de Galicia. En V. Monteiro Marques (ed.), *Actas do IVº Simpósio Ibérico de estudos do bentos marinho*, 1: 179-191. Lisboa.
- Fariña, A.C., R. Morlán & B. Landín. 1989. Análisis de la pesquería litoral de arrastre de la flota de La Coruña. En M.A.P.A., Sec. Gen. Técn. (ed.), *Jornadas sobre economía y sociología de las Comunidades Pesqueras*, 179-196. Madrid.
- Fariña, A.C. & F.J. Pereiro. 1995. Distribution and abundance of molluscs and decapod crustaceans in trawl samples from the Galician Shelf (NW Spain). *ICES mar. Sci. Symp.* 199: 189-199.
- Fariña, A.C., F.J. Pereiro & A. Fernández. 1985. Peces de los fondos de arrastre de la plataforma continental de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2 (3): 89-98.
- Farmer, A.S.D. 1973. Age and growth in *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *Mar. Biol.* 23: 315-325.
- Farmer, A.S.D. 1974a. Burrowing behaviour of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 2: 49-58.
- Farmer, A.S.D. 1974b. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *J. Zool. Lond.* 174: 161-183.
- Farmer, A.S.D. 1974c. The development of the external sexual characters of *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *J. Nat. Hist.* 8: 241-255.

- Farmer, A.S.D. 1974d. Relative growth in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). *J. Nat. Hist.* 8: 605-620.
- Farmer, A.S.D. 1975. Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). *FAO Fish. Synop.* 112: 1-97.
- Fernández, A. 1976. Data on the Norway lobster population of Galicia (NW Spain). *ICES C.M.* 1976/K:29, 11 p.
- Fernández, A. 1985. Las pesquerías de Galicia y el Cantábrico. *El Campo. Bol. inf. agr. Banco de Bilbao* 99: 42-52.
- Fernández, A., A. Cascalho, M. Lima-Días & J. Pereiro. 1981. Peces capturados en la campaña "Cigala-79" a lo largo de la plataforma atlántica de la península Ibérica (División IX-a del ICES). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 6 (3): 89-109.
- Fernández, A. & A.C. Fariña. 1984. Contribución al conocimiento del sustrato y especies acompañantes de la cigala (*Nephrops norvegicus* L.) en el Golfo de Cádiz. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 1 (2): 126-133.
- Fernández, A., F.X. Pereiro, S. Iglesias, C. Porteiro & P. Pallarés. 1978. La pesquería demersal gallega. Estrategias de pesca para su regulación racional en base a la merluza. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4 (2): 67-109.
- Figueiredo, M.J. 1965. The spawning of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. *ICES C.M.* 1965, n° 133, 6 p.
- Figueiredo, M.J. 1971. Sobre a cultura de crustaceos en laboratorio: *Nephrops norvegicus* (lagostim) e *Penaeus kerathurus* (camarão). *Bol. inf. Inst. Biol. marít., Lisboa* 1: 1-23.
- Figueiredo, M.J. 1979. Artificial culture of *Nephrops norvegicus* (L.). II-Some studies on the growth of early post-larvae of *Nephrops norvegicus* (L.) reared from the egg. *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, Lisboa* 1: 13-23.
- Figueiredo, M.J. 1982. The occurrence of resorption in the ovaries *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. *ICES C.M.* 1982/K:28, 16 p.
- Figueiredo, M.J. 1984. Attempts to estimate growth and natural mortality of *Nephrops norvegicus* off the Portuguese coast. *ICES C.M.* 1984/K:28, 19 p.
- Figueiredo, M.J. 1989a. Preliminary results of the tagging experiments on *Nephrops norvegicus* in Portuguese waters. *ICES C.M.* 1989/K:25, 15 p.

- Figueiredo, M.J. 1989b. Distribuição batimétrica do lagostim e espécies associadas de interesse comercial, ao longo da costa continental portuguesa. *Relat. Téc. Cient. INIP, Lisboa* 12: 1-53.
- Figueiredo, M.J. & I. Ferreira Barraca. 1963. Contribuição para o conhecimento da pesca e da biología do lagostim (*Nephrops norvegicus* L.) na costa Portuguesa. *Notas Est. Inst. Biol. marit., Lisboa* 28: 1-45.
- Figueiredo, M.J., O. Margo & M.G. Franco. 1982. The fecundity of *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. *ICES C.M.* 1982/K:29, 14 p.
- Figueiredo, M.J. & M.C. Nunes. 1965. The fecundity of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. *ICES C.M.* 1965, nº 34, 5 p.
- Figueiredo, M.J. & H.J. Thomas, 1967a. *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) Leach - A review. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 5: 371-407.
- Figueiredo, M.J. & H.J. Thomas, 1967b. On the biology of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (L.). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 31 (1): 89-101.
- Figueiredo, M.J. & A. Viriato. 1989. Localização e reconhecimento da topografia submarina dos principais pesqueiros de lagostins ao longo da costa portuguesa, efectuados a bordo dos N/E "Noruega" e "Mestre Costeiro", em 1983/87. *Relat. Téc. Cient. INIP, Lisboa* 4: 1-37.
- Fogarty, M.J. 1989. Forecasting yield and abundance of exploited invertebrates. En J.F. Caddy (ed.), *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management*, 701-724. John Wiley & Sons, New York.
- Fontaine, B. & N. Warluzel. 1969. Biologie de la langoustine du Golfe de Gascogne (*Nephrops norvegicus* L.). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 33 (2): 223-246.
- Fraga, F. 1981. Upwelling off the Galician coast, Northwest Spain. En F.A. Richards (ed.), *Coastal upwelling*, 176-182. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Fraga, F., C. Mouriño & M. Manríquez. 1982. Las masas de agua en la costa de Galicia: junio-octubre. *Inv. Pesq. Res. Exp. Cient.* 10: 51-77.
- Freire, J. 1996. Feeding ecology of *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Portunidae) in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain): Effects of habitat, season and life history. *Mar. Biol.* (en prensa).
- Freire, J., E. González-Gurriarán & I. Olaso. 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia*

- and *M. sarsi* (Crustacea: Anomura) on the Galician continental shelf (NW Spain): application of geostatistical analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 35: 637-648.
- Freire, J., E. González-Gurriarán, I. Olaso & L. Fernández. 1991. Análisis geoestadístico de la distribución espacial de *Plesionika heterocarpus* y *Solenocera membranacea* (Crustacea: Decapoda) en la plataforma continental de Galicia (NW España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (2): 79-88.
- Frogliá, C. & M.E. Gramitto. 1987. Notes on growth and biology of *Solenocera membranacea* (Risso, 1816) in the Central Adriatic Sea (Decapoda: Solenoceridae). *Inv. Pesq.* 51 (Supl. 1): 189-199.
- Frouin, R., A. Fiúza, I. Ambar & T.J. Boyd. 1990. Observations of a poleward surface current off the coast of Portugal and Spain during winter. *J. Geophys. Res.* 95: 679-691.
- García-Castrillo, G. & I. Olaso. 1995. Composition and structure of the invertebrate megabenthos on the shelf of the Cantabrian Sea. *ICES mar. Sci. Symp.* 199: 151-156.
- Gómez Giráldez, F.J. 1988. *Estudio del sector pesquero gallego*. Caixa de Galicia. 161 p.
- González, R., I. Olaso & P. Pereda. 1985. Contribución al conocimiento de la alimentación de la merluza (*Merluccius merluccius* L.) en la plataforma continental de Galicia y del Cantábrico. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2 (3): 49-60.
- González-Gurriarán, E. 1982. Estudio de la comunidad de crustáceos decápodos (Brachyura) en la Ría de Arousa (Galicia NW España), y su relación con el cultivo de mejillón en batea. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (2): 223-254.
- González-Gurriarán, E. 1986. Seasonal changes of benthic megafauna in the Ría de Muros e Noia (Galicia, North-West Spain). II. Decapod crustaceans (Brachyura). *Mar. Biol.* 92: 201-210.
- González-Gurriarán, E. 1987. El patexo *Polybius henslowii* Leach (Decapoda-Brachyura), en las costas de Galicia (NW de España): I. Distribución espacial y cambios temporales. *Inv. Pesq.* 51 (Supl. 1): 361-374.
- González-Gurriarán, E., L. Fernández, J. Freire, R. Muiño & M. Rodríguez Solórzano. 1991. Estructura de la comunidad megabentónica (crustáceos decápodos -Brachyura- y peces demersales) de la Ría de Ferrol (Galicia, NW España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (2): 89-99.
- González-Gurriarán, E. & J. Freire. 1994. Sexual maturity in the velvet swimming crab *Necora puber* (Brachyura, Portunidae): morphometric and reproductive analyses.

*ICES J. mar. Sci.* 51: 133-145.

González-Gurriarán, E., J. Freire & L. Fernández. 1993. Geostatistical analysis of spatial distribution of *Liocarcinus depurator*, *Macropipus tuberculatus* and *Polybius henslowii* (Crustacea: Brachyura) over the Galician continental shelf (NW Spain). *Mar. Biol.* 115: 453-461.

González-Gurriarán, E. & M. Méndez. 1985. Crustáceos decápodos das costas de Galicia. I Brachyura. *Cuad. Area Cienc. Biol., S.E.G.* 2: 1-242.

González-Gurriarán E. & I. Olaso. 1987. Cambios espaciales y temporales de los Crustáceos Decápodos de la plataforma continental de Galicia (NW de España). *Inv. Pesq.* 51 (Supl. 1): 323-341.

González Laxe, F. 1986. *La pesca gallega ante el Mercado Común*. Cuadernos Galicia-CEE. Banco Pastor, 123 p.

Gordoa, A. & C.M. Duarte. 1991. Size-dependent distribution of hake (*Merluccius capensis* and *Merluccius paradoxus*) in Namibian waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2095-2099.

Gordoa, A. & C.M. Duarte. 1992. Size-dependent density of the demersal fish off Namibia: patterns within and among species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1990-1993.

Gordon, J.D.M. 1986. The fish populations of the Rockall Trough. *Proc. R. Soc. Edinburgh* 88B: 191-204.

Gordon, J.D.M. & O.A. Bergstad. 1992. Species composition of demersal fish in the Rockall Trough, north-eastern Atlantic, as determined by different trawls. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 72: 213-230.

Gramitto, M.E. & C. Frogliá. 1980. Osservazioni sul potenziale riproduttivo dello scampo (*Nephrops norvegicus*) in Adriatico. *Mem. Biol. mar. Oceanogr.* Suppl. 10: 213-218.

Gray, E.H. & C.I. Newcombe. 1938. Studies of molting in *Callinectes sapidus* Rathburn. *Growth*, 2: 285-296.

Guéguen, J. & A. Charuau. 1975. Essai de détermination du taux de survie des langoustines hors taille rejetées lors des opérations de pêche commerciale. *ICES C.M.* 1975/K:12, 6 p.

Gual-Frau, A. & M. Gallardo-Cabello. 1988. Análisis de la frecuencia y hábitos alimenticios de la "cigala" *Nephrops norvegicus* (Linneo, 1758) en el Mediterráneo Occidental (Crustacea: Nephropidae). *An. Ins. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón.*

- México* 15 (1): 151-166.
- Guichet, R. 1995. The diet of european hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES J. mar. Sci.* 52: 21-31.
- Haedrich, R.L. & G. Krefft. 1978. Distribution of bottom fishes in the Denmark Strait and Irminger Sea. *Deep-Sea Res.* 25: 705-720.
- Haedrich, R.L. & N.R. Merrett. 1988. Summary atlas of deep-living demersal fishes in the North Atlantic Basin. *J. Nat. Hist.* 22: 1325-1362.
- Haedrich, R.L. & N.R. Merrett. 1990. Little evidence of faunal zonation or communities in deep sea demersal fish fauna. *Prog. Oceanogr.* 24: 239-250.
- Haedrich, R.L., G.T. Rowe & P.T. Polloni. 1975. Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England. *J. Mar. Res.* 33: 191-212.
- Haedrich, R.L., G. T. Rowe & P.T. Polloni. 1980. The megabenthic fauna in the deep sea south of New England, USA. *Mar. Biol.* 57: 165-179.
- Hammond, R.D. & E. Naylor. 1977. Effects of dusk and dawn on locomotor activity rhythms in the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. *Mar. Biol.* 39: 253-260.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana* 27 (2): 131-136.
- Hartnoll, R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34 (3): 281-293.
- Hartnoll, R.G. 1982. Growth. En D.E. Bliss (ed.), *The biology of Crustacea*. Vol. 2, *Embriology, morphology, and genetics* (ed. L.G. Abele), 111-196. Academic Press, New York.
- Hartnoll, R.G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 3, Factors in adult growth* (ed. A.M. Wenner), 101-128. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Hiatt, R.W. 1948. The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacif. Sci.* 2: 135-213.
- Hill, A.E. & R.G. White. 1990. The dynamics of Norway lobster (*Nephrops norvegicus* L.) populations on isolated mud patches. *J. Cons. int. Explor. Mer* 46: 167-174.

- Hillis, J.P. 1971a. Growth studies in *Nephrops*. ICES C.M. 1971/K:2, 6 p.
- Hillis, J.P. 1971b. Effects of light on *Nephrops* catches. ICES C.M. 1971/K:3, 7p.
- Hillis, J.P. 1972. Further growth-studies on *Nephrops norvegicus*: growth in captivity. ICES C.M. 1972/K: 27, 3 p.
- Hillis, J.P. 1973. Continued growth studies on captive *Nephrops norvegicus*. ICES C.M. 1973/K:27, 5 p.
- Hillis, J.P. 1974. Observations on the growth of *Nephrops norvegicus* 1973-74. ICES C.M. 1974/K:8, 3 p.
- Hillis, J.P. 1979. Growth studies on the prawn, *Nephrops norvegicus*. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 175: 170-175.
- Hillis, J.P. 1988. Relation of *Nephrops* catch characteristics to sea-bed sediment type. ICES C.M. 1988/K:37, 13 p.
- Hillis, J.P. 1990. The Irish Fishery for *Nephrops* on the Porcupine Bank. ICES C.M. 1990/K:22, 15 p.
- Hillis, J.P. & J. Carroll. 1987. A confirmatory note: tail weight/whole weight relationship in *Nephrops*. ICES C.M. 1987/K:27, 8p.
- Hillis, J.P. & O. Tully. 1993. Possible advances with the ageing of female *Nephrops* by separation of normal curves in length-frequency distributions. ICES C.M. 1993/K:64, 9 p.
- Höglund, H. & B.I. Dybern. 1965. Diurnal and seasonal variations in the catch-composition of *Nephrops norvegicus* (L.) at the Swedish west coast. ICES C.M. 1965, n° 146, 10 p.
- Hosie, D.A., R.F. Uglow, L. Hagerman, T. Sondergaard & K. Weile. 1991. Some effects of hypoxia and medium ammonia enrichment on efflux rates and circulating levels of ammonia in *Nephrops norvegicus*. Mar. Biol. 110: 273-279.
- Hossain, M.A., R.G. Hartnoll & H. Mohamedeen. 1987. The length-weight relationship and flesh production of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda, Astacidea). Crustaceana 52 (1): 40-46.
- Howard, F.G. & W.B. Hall. 1983. Some observations on the biometrics of *Nephrops norvegicus* (L.) in Scottish waters. ICES C.M. 1983/K:36, 12 p.



- Huxley, J.S. & O.W. Richards. 1931. Relative growth of the abdomen and the carapace of the shore-crab *Carcinus maenas*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 17: 1001-1015.
- Iglesias, J. 1981. Spatial and temporal changes in the demersal fish community of the Ría de Arosa (NW Spain). *Mar. Biol.* 65: 199-208.
- Iglesias, J. 1983. Cambios estacionales de la megafauna bentónica de la ría de Muros y Noya: Peces demersales. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 1 (1): 131-144.
- Iglesias, J. & E. González-Gurriarán. 1984. Primeros datos sobre la megafauna bentónica de la ría de Pontevedra: peces demersales y crustáceos decápodos (Brachyura). *Cuad. Area Cienc. Mar., S.E.G.* 1: 303-319.
- Ingle, R.W. 1980. *British crabs*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, London, 222 p.
- Isaaks, E.H. & R.M. Srivastava. 1989. *An introduction to applied geostatistics*. Oxford University Press, 561 p.
- Jensen, A.J.C. 1965. *Nephrops* in the Skagerrak and Kattegat (length, growth, tagging experiments and changes in stock and fishery yield). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 156: 150-154.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren (eds.). 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc Wageningen, 299 p.
- Journel, A.G. & Ch.J. Huijbregts. 1993. *Mining geostatistics*. Academic Press, London, 600 p.
- Kaiser, M.J. & B.E. Spencer. 1994. Fish scavenging behaviour in recently trawled areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 41-49.
- Kaiser, M.J. & B.E. Spencer. 1996. Behavioural responses of scavengers to beam trawl disturbance. En S.P.R. Greenstreet & M.L. Tasker (eds.), *Aquatic predators and their prey*, 116-123. Fishing News Books.
- Karlovac, O. 1953. An ecological study of *Nephrops norvegicus* (L.) on the high Adriatic. *IZV. Inst. Oceanogr. Ribarst.* 5: 1-51.
- Kartas, F. & J.P. Quignard. 1974. *La fécondité des poissons téléostéens*. Masson, Paris, 121 p.
- Kinnear, J.A.M. & K. Livingstone. 1979. Observations on the feeding of young cod *Gadus morhua* L. on *Nephrops norvegicus* (L.) in the Firth of Forth. *ICES C.M.* 1979/K:33, 7 p.

- Kurata, H. 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bull. Hokkaido reg. Fish. Res. Lab.* 24: 1-115.
- Kuris, A. M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 7, Crustacean egg production* (eds. A. Wenner & A. Kuris), 117-141. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Lagardère, J.P. 1973. Distribution des décapodes dans le sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 37 (1): 77-95.
- Lagardère, J.P. 1977a. Recherches sur la distribution verticale et sur l'alimentation des crustacés décapodes benthiques de la pente continentale du Golfe de Gascogne. Analyse des groupements carcinologiques. *Bull. Cent. Etud. Rech. scient. Biarritz* 11: 367-440.
- Lagardère, J.P. 1977b. Recherches sur le régime alimentaire et le comportement prédateur des décapodes benthiques de la pente continentale de l'Atlantique Nordoriental (Golfe de Gascogne et Maroc). En B.F. Keegan, P.O. Ceidigh & P.S.J. Boaden (eds), *Biology of benthic organisms*, 397-408. Pergamon Press, New York.
- Latrouite, D., C. Talidec, J.L. Reyss & P. Noel. 1991. New data on the growth of the Norway lobster from the Bay of Biscay (*Nephrops norvegicus*) by measurement of the  $^{228}\text{Th}/^{228}\text{Ra}$  carapace ratio. *ICES C.M.* 1991/K:39, 8 p.
- Lavín, A., G. Díaz del Río, J.M. Cabanas & G. Casas. 1991. Afloramiento en el noroeste de la Península Ibérica. Índices de afloramiento para el punto 43°N 11°W. Período 1966-1989. *Inf. Técn. Inst. Esp. Oceanogr.* 91: 1-40.
- Legendre, P. 1990. Quantitative methods and biogeographic analysis. En D.J. Garbary & R.R. South (eds.), *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. NATO ASI Series, G22: 9-34. Springer-Verlag, Berlín.
- Legendre, P. & M.-J. Fortin. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Lleonart, J. & B. Roel. 1984. Análisis de las comunidades de peces y crustáceos demersales de la costa de Namibia (Atlántico Sudoriental). *Inv. Pesq.* 48: 187-206.
- Lockwood, S.J. 1988. *The mackerel. Its biology, assessment and the management of a fishery*. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England, 181 p.
- Loo, L.O., S.P. Baden & M. Ulmestrand. 1993. Suspension feeding in adult *Nephrops norvegicus* (L.) and *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda). *Neth. J. Sea Res.* 31 (3):

291-297.

- López-Jamar, E. & G. González. 1987. Infaunal macrobenthos of the Galician continental shelf off La Coruña Bay, Northwest Spain. *Biol. Oceanogr.* 4: 165-192.
- López-Jamar, E., R.M. Cal, G. González, R.B. Hanson, J. Rey, G. Santiago & K.R. Tenore. 1992. Upwelling and outwelling effects on the benthic regime of the continental shelf off Galicia, NW Spain. *J. Mar. Res.* 50: 465-488.
- López Veiga, E.C. 1979. Hake fishery off Galicia (NW Spain): an example of a very overexploited fishery. *Inv. Pesq.* 43 (1): 161-170.
- Macpherson, E. 1981. Resource partitioning in a Mediterranean demersal fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4: 183-193.
- Macpherson, E. 1991. Biogeography and community structure of the decapod crustacean fauna off Namibia (southeast Atlantic). *J. Crust. Biol.* 11: 401-415.
- Macpherson, E. & C.M. Duarte. 1991. Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71: 103-112.
- Madelain, F. 1972. Données sur la circulation d'eaux d'origine méditerranéenne au niveau du cap Finisterre. *Rapp. Scient. Techn., CNEXO*, 11, 18 p.
- Main, J. & G.I. Sangster. 1985. Trawling experiments with a two level net to minimise the undersized gadoid by-catch in a *Nephrops* fishery. *Fish. Res.* 3: 131-145.
- Marchal, E. & P. Petitgas. 1993. Precision of acoustic fish abundance estimates: separating the number of schools from the biomass in the schools. *Aquat. Living Resour.* 6: 211-219.
- Markle, D.F., M.J. Dadswell & R.G. Halliday. 1988. Demersal fish and decapod crustacean fauna of the upper continental slope off Nova Scotia from LaHave to St. Pierre Banks. *Can. J. Zool.* 66: 1952-1960.
- Mas-Riera, J., A. Lombarte, A. Gordoia & E. Macpherson. 1990. Influence of Benguela upwelling on the structure of demersal fish populations off Namibia. *Mar. Biol.* 104: 175-182.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and its applications. *Cahiers CMM Fontainebleau, École Nat. Sup. Mines Paris*, 5: 1-211.
- Mauchline, J. 1976. The Hiatt growth diagram for Crustacea. *Mar. Biol.* 35: 79-84.

- Mauchline, J. 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters - an assessment. *J. Cons. int. Explor. Mer* 37 (2): 162-169.
- Mauchline, J. & J.D.M. Gordon. 1984. Feeding and bathymetric distribution of the gadoid and morid fish of the Rockall Trough. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 64: 657-665.
- Maynou, F. 1995. Modelització espacial de crustacis decàpodes. Aspectes ecològics i pesquers. Tesis doctoral, Univ. Politècnica de Catalunya, Barcelona.
- Maynou, F., G.Y. Conan, J.E. Cartes, J.B. Company & F. Sardá. 1996. Spatial structure and seasonality of decapod crustacean populations on the northwestern Mediterranean slope. *Limnol. Oceanogr.* 41 (1): 113-125.
- McClain, C.R., S.Y. Chao, L.P. Atkinson, J.O. Blanton & F. Fernández de Castillejo. 1986. Wind-driven upwelling in the vicinity of Cape Finisterre, Spain. *J. Geophys. Res.* 91: 8470-8486.
- Merrett, N.R., J.D.M. Gordon, M. Stehmann & R.L. Haedrich. 1991. Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Seabight (eastern North Atlantic): slope sampling by three different trawls compared. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 71: 329-358.
- Molina, R. 1972. Contribución al estudio del "upwelling" frente a la costa noroccidental de la Península Ibérica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 152: 1-39.
- Moller, T.H. & E. Naylor. 1980. Environmental influence on locomotor activity in *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 60: 103-113.
- Morizur, Y. 1981a. Évolution du taux de présence de spermatophore chez les femelles de *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Reptantia) et développement ovarien. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 52: 15-24.
- Morizur, Y. 1981b. Evaluation de la perte d'oeufs lors de l'incubation chez *Nephrops norvegicus* (L.) dans la région Sud-Bretagne, France. *Crustaceana* 41 (3): 301-306.
- Morizur, Y. 1983. Utilisation de critères fonctionnels (présence de spermatophore, maturation des ovaires) pour la détermination de la taille et de l'âge à maturité sexuelle des *Nephrops norvegicus* femelles de la région sud-Bretagne. *J. Cons. int. Explor. Mer* 41: 28-36.
- Morizur, Y., G. Conan, A. Guérolé & M.H. Omnès. 1981. Fécondité de *Nephrops norvegicus* dans le golfe de Gascogne. *Mar. Biol.* 63: 319-324.
- Morizur, Y., A. Charreau & J.-J. Rivoalen. 1982. Survie des langoustines (*Nephrops*

- norvegicus*) s'échappant d'un cul de chalut. *ICES C.M.* 1982/B:14, 5 p.
- Morizur, Y. & J.-J. Rivoalen. 1982. Fécondité de *Nephrops norvegicus* en Mer Celtique: Approche quantitative et qualitative. *ICES C.M.* 1982/K:9, 11 p.
- Mountain, D. G. & S.A. Murawski. 1992. Variation in the distribution of fish stocks on the northeast continental shelf in relation to their environment, 1980-1989. *ICES mar. Sci. Symp.* 195: 424-432.
- Mytilineou, Ch., A. Fourtouni & C. Papaconstantinou. 1995. Preliminary study on the biology of Norway lobster *Nephrops norvegicus* in the Gulfs of Chalkidiki (Greece). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 34: 38.
- Mytilineou, Ch. & F. Sardá. 1995. Age and growth of *Nephrops norvegicus* in the Catalan Sea, using length-frequency analysis. *Fish. Res.* 23: 283-299.
- Nelson, K. 1991. Scheduling of reproduction in relation to molting and growth in malacostracan crustaceans. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 7, Crustacean egg production* (eds. A. Wenner & A. Kuris), 77-113. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Nicolajsen, A. & G.Y. Conan. 1987. Assessment by geostatistical techniques of populations of Iceland scallop (*Chlamys islandica*) in the Barents Sea. *ICES C.M.* 1987/K:14, 18 p.
- Nicolajsen, A. & H. Eiríksson. 1990. A preliminary report on the reproductive cycle of *Nephrops norvegicus* at the Faroes. *ICES C.M.* 1990/K:3, 10 p.
- Nichols, J.H., D.B. Bennett, D.J. Symonds & R. Grainger. 1987. Estimation of the stock size of adult *Nephrops norvegicus* (L.) from larvae surveys in the western Irish Sea in 1982. *J. Nat. Hist.* 21: 1433-1450.
- Nicholson, M.D. 1979. The use of length frequency distributions for age determination of *Nephrops norvegicus* (L.). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 175: 176-181.
- Nilssen, E.M. & C.C.E. Hopkins. 1992. Regional variability in fish-prawn communities and catches in the Barents Sea, and their relationship to the environment. *ICES mar. Sci. Symp.* 195: 331-348.
- Olaso, I. 1990. Distribución y abundancia del megabentos invertebrado en fondos de la plataforma cantábrica. *Publ. Esp. Inst. Esp. Oceanogr.* 5: 1-128.
- Olaso, I., P. Pereda & R. González. 1982. The feeding of young anglerfishes (*Lophius budegassa* Spinola and *Lophius piscatorius* L.) in Division VIIIc and IXa of ICES. *ICES C.M.* 1982/G:38, 10 p.

- Olaso, I. & E. Rodríguez-Marín. 1995. Decapod crustaceans in the diets of demersal fish in the Cantabrian Sea. *ICES mar. Sci. Symp.* 199: 209-221.
- Orsi-Relini, L. & G. Relini. 1989. Reproduction of *Nephrops norvegicus* L. in isothermal Mediterranean waters. En J.S. Ryland & P.A. Tyler (eds.), *Reproduction, genetics and distributions of marine organisms*. 23rd Europ. Mar. Biol. Symp. 153-160. Olsen & Olsen, Fredensborg.
- Overholtz, W.J. & A.V. Tyler. 1985. Long-term changes of the demersal fish assemblages of Georges Bank. *Fish. Bull., U.S.* 83: 507-520.
- Parrilla, G. & J.M.G. Morón. 1971. Contribución al estudio de la vena de agua mediterránea en la costa occidental de la Península Ibérica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 145: 1-23.
- Penas, E. 1986. Modelo preliminar del ecosistema de la plataforma continental de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 3 (1): 43-56.
- Pereiro, F.J. & A. Fernández. 1983. Relación entre las edades y la profundidad e índices de reclutamiento de la merluza en Galicia y aguas adyacentes. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 1 (1): 45-54.
- Pereiro, F.J. & C.G. Piñeiro. 1985. Indices of abundance from groundfish surveys on the shelf off NW Spain (div. IXa - VIIIc) during 1980-84. *ICES C.M.* 1985/G:63, 21 p.
- Pereiro, F.J., F. Sánchez & J. Fontenla. 1991. Hake recruitment in the southern stock (ICES divisions VIIIc and IXa). *ICES C.M.* 1991/G:52, 17 p.
- Perry, R.I., M. Stocker & J. Fargo. 1994. Environmental effects on the distributions of groundfish in Hecate Strait, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1401-1409.
- Petitgas, P. 1993a. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J. mar. Sci.* 50: 285-298.
- Petitgas, P. 1993b. Use a disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. *Aquat. Living Resour.* 6: 201-209.
- Petitgas, P. & J.Ch. Poulard. 1989. Applying stationary geostatistics to fisheries: a study on hake in the Bay of Biscay. *ICES C.M.* 1989/G:62, 21 p.
- Phillips, B.F., J.S. Cobb & R.W. George. 1980. General biology. En J.S. Cobb & B.F. Phillips (eds.), *The biology and management of lobsters*, Vol. I, *Physiology and behavior*, 1-82. Academic Press, New York.

- Pollock, D.E. 1991. Population regulation and stock-recruitment relationships in some crayfish and lobster populations. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 7, Crustacean egg production* (eds. A. Wenner & A. Kuris), 247-266. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Polloni, P., R. Haedrich, G. Rowe & C.H. Clifford. 1979. The size-depth relationship in deep ocean animals. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 64 (1): 39-46.
- Pope, J.A. & H.J. Thomas. 1967. Some biometric observations on *Nephrops norvegicus* (L.). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 31 (2): 265-271.
- Prego, R., F. Fraga & A. F. Ríos. 1990. Water interchange between the Ría of Vigo and the coastal shelf. *Sci. Mar.* 54 (1): 95-100.
- Redant, F. 1987. Reproduction and seasonal behaviour of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus*, in the central North Sea. *ICES C.M.* 1987/K:32, 18 p.
- Redant, F. 1994. Sexual maturity of female Norway lobster, *Nephrops norvegicus*, in the central North Sea. *ICES C.M.* 1994/K:43, 13p.
- Redant, F. & R. De Clerck. 1984. Diurnal variations and length composition of the catches in a *Nephrops* directed fishery in the central North Sea. *ICES C.M.* 1984/K:3, 14 p.
- Rey, J. 1993. Relación morfosedimentaria entre la plataforma continental de Galicia y las Rías Bajas y su evolución durante el cuaternario. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 17: 1-233.
- Rey, J.J., M. Alonso, T. Bianchi, R.M. Cal, G. Santiago, V. Díaz del Río, M.A. Fernández, C. García, M.G. González, E. López-Jamar, A. Miranda & D. Rice. 1989. Características y resultados preliminares de la campaña BREOGÁN 485 en la plataforma continental de Galicia. *Geología. Inf. Técn. Inst. Esp. Oceanogr.* 71: 1-39.
- Rey, J. & V. Díaz del Río. 1987. Estructuras de unidades sedimentarias recientes en la plataforma continental de Galicia (NW de España). *Cuad. Lab. Xeol. Laxe* 12: 35-45.
- Rey, J. & T. Medialdea. 1989. Los sedimentos cuaternarios superficiales del margen continental español. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 3: 1-29.
- Rice, A.L. & C.J. Chapman. 1971. Observations on the burrows and burrowing behaviour of two mud-dwelling decapod crustaceans, *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*. *Mar. Biol.* 10: 330-342.
- Robertson, J.D. 1989. Physiological constraints upon marine organisms. *Trans. R. Soc.*

*Edinburgh: Earth Sci.* 80: 225-234.

- Robles, R., C. Porteiro & J.M. Cabanas. 1992. The stock of Atlantic-Iberian sardine: possible causes of variability. *ICES mar. Sci. Symp.* 195: 418-423.
- Romero, P., E. González-Gurriarán & E. Penas. 1982. Influence of mussel rafts on spatial and seasonal abundance of crabs in the Ría de Arousa, North-West Spain. *Mar. Biol.* 72: 201-210.
- Rose, G.A. & W.C. Leggett. 1990. The importance of scale to predator-prey spatial correlations: an example of Atlantic fishes. *Ecology* 71: 33-43.
- Rossi, R.E., D.J. Mulla, A. G. Journel & E. H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol. Monogr.* 62 (2): 277-314.
- Rothschild, B.J. 1992. Multispecies interactions on Georges Bank. *ICES mar. Sci. Symp.* 193: 6-92.
- Saila, S.B. & G. Marchesseault. 1980. Population dynamics of clawed lobsters. En J. S. Cobb & B.F. Phillips (eds.), *The biology and management of lobsters*, Vol. II, *Ecology and management*, 219-241. Academic Press, London.
- Sánchez, F. 1993. Las comunidades de peces de la plataforma del Cantábrico. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 13: 1-137.
- Sánchez, F., F.J. Pereiro & E. Rodríguez-Marín. 1991. Abundance and distribution of the main commercial fish on the Northern coast of Spain (ICES divisions VIIIc and IXa) from bottom trawl surveys. *ICES C.M.* 1991/G:53, 30 p.
- Sardá, F. 1983. El proceso de regeneración de quelas en la cigala *Nephrops norvegicus* (L.). *Inv. Pesq.* 47 (1): 113-123.
- Sardá, F. 1985. Estudio de la edad, crecimiento y frecuencia de muda, en cautividad, de *Nephrops norvegicus* L. del mar Catalán. *Inv. Pesq.* 49 (2): 139-154.
- Sardá, F. 1991. Reproduction and moult synchronism in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda, Nephropidae) in the western Mediterranean: is spawning annual or biennial?. *Crustaceana* 60 (2): 186-199.
- Sardá, F. 1995. A review (1967-1990) of some aspects of the life history of *Nephrops norvegicus*. *ICES mar. Sci. Symp.* 199: 78-88.
- Sardá, F., J.E. Cartes & J.B. Company. 1994a. Spatio-temporal variations in megabenthos



- abundance in three different habitats of the Catalan deep-sea (Western Mediterranean). *Mar. Biol.* 120: 211-219.
- Sardá, F., J.E. Cartes & W. Norbis. 1994b. Spatio-temporal structure of the deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Aristeidae) population in the western Mediterranean. *Fish. Bull.* 92: 599-607.
- Sardá, F. & L. Cros. 1984. El metabolismo del calcio y del magnesio en la cigala *Nephrops norvegicus* (L.) durante las etapas del ciclo de intermuda. *Inv. Pesq.* 48 (3): 377-397.
- Sardá, F. & J. Lleonart. 1993. Evaluation of the Norway lobster (*Nephrops norvegicus*, L.) resource off the "Serola" bank off Barcelona (western Mediterranean). *Sci. Mar.* 57 (2-3): 191-197.
- Sardá, F., L.M. Miralles & I. Palomera. 1981. Morfometría de *Nephrops norvegicus* (L.) del mar catalán (NE de España). *Inv. Pesq.* 45 (2): 279-290.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. En D.E. Bliss (ed.), *The biology of crustacea*. Vol. 8, *Environmental adaptations* (eds. F.J. Venberg & W.B. Venberg), 179-270. Academic Press, New York.
- Saunders, P.M. 1982. Circulation in the eastern North Atlantic. *J. Mar. Res.* 40: 641-657.
- Setubal, A.M. 1992. Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, southeastern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 63-76.
- Shanks, A.M., N. Bailey, R.J. Fryer & C.J. Chapman. 1994. The use of catch and effort data in the assessment of *Nephrops* fisheries. *ICES C.M.* 1994/D:18, 22 p.
- Sheehy, M.R.J. 1990a. Widespread occurrence of fluorescent morphological lipofuscin in the Crustacean brain. *J. Crust. Biol.* 10 (4): 613-622.
- Sheehy, M.R.J. 1990b. Potential of morphological lipofuscin age-pigment as an index of crustacean age. *Mar. Biol.* 107: 439-442.
- Sherman, K. 1994. Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: an ecological perspective. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 277-301.
- Simard, Y., P. Legendre, G. Lavoie & D. Marcotte. 1992. Mapping, estimating biomass, and optimizing sampling programs for spatially autocorrelated data: case study of the northern shrimp (*Pandalus borealis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 32-45.
- Simard, Y., D. Marcotte & G. Bourgault. 1993. Exploration of geostatistical methods for

- mapping and estimating acoustic biomass of pelagic fish in the Gulf of St. Lawrence: size of echo-integration unit and auxiliary environmental variables. *Aquat. Living Resour.* 6: 185-199.
- Simpson, A.C. 1965. Variation in the catches of *Nephrops norvegicus* at different times of day and night. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 156: 186-189.
- Snelgrove, P.V.R. & R.L. Haedrich. 1985. Structure of the deep demersal fish fauna off Newfoundland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 27: 99-107.
- Solórzano, M.R., J.L. Rodríguez, J. Iglesias, F. X. Pereiro & F. Alvarez. 1988. Inventario dos peixes do litoral galego (Pisces: Cyclostomata, Chondrichthyes, Osteichthyes). *Cad. Area Cienc. Biol. (Invent.)*, S.E.G. 4: 1-69.
- Somers, K.M. 1991. Characterizing size-specific fecundity in crustaceans. En F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 7, Crustacean egg production* (eds. A. Wenner & A. Kuris), 357-378. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Somerton, D.A. 1980. Fitting straight lines to Hiatt growth diagrams: a re-evaluation. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 39 (1): 15-19.
- Spicer, J.I., A.D. Hill, A.C. Taylor & R.H.C. Strang. 1990. Effect of aerial exposure on concentrations of selected metabolites in blood of the Norwegian lobster *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Nephropidae). *Mar. Biol.* 105: 129-135.
- Stefanescu, C., D. Lloris & J. Rucabado. 1992. Deep-living demersal fishes in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *J. Nat. Hist.* 26: 197-213.
- Stefanescu, C., D. Lloris & J. Rucabado. 1993. Deep-sea fish assemblages in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *Deep-Sea Res.* 40 (4): 695-707.
- Stefanescu, C., B. Morales-Nin, E. Massutí. 1994. Fish assemblages on the slope in the Catalan Sea (western Mediterranean): influence of a submarine canyon. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 74: 499-512.
- Sterck, W. & F. Redant. 1989. Further evidence on biennial spawning of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus*, in the central North Sea. *ICES C.M.* 1989/K:2, 9 p.
- Symonds, D.J. 1972. The fishery for the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.), off the north-east coast of England. *Fish. Invest., London*, Ser. II, 27 (3): 1-35.
- Symonds, D.J. & J.M. Elson. 1983. The food of selected fish species on *Nephrops* grounds in the western Irish Sea. *ICES C.M.* 1983/K:8, 14 p.

- Symonds, D.J. & A.C. Simpson. 1971. The survival of small *Nephrops* returned to the sea during commercial fishing. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 34 (1): 89-98.
- Talidec, C. & J.L. Reyss. 1993. Determination of the inter-individual growth variability of the Norway lobster from the Bay of Biscay (*Nephrops norvegicus*) by measurement of the  $^{228}\text{Th}/^{228}\text{Ra}$  carapace ratio. *ICES C.M.* 1993/K:28, 11p.
- Tavares, M. & S. Secretan. 1993. La notion de thelycum et de spermathèque chez les Crustacés Décapodes. *C.R. Acad. Sci. Paris* 316 (Sér. III): 133-138.
- Tenore, K.R., L.F. Boyer, R.M. Cal, J. Corral, C. García-Fernández, N. González, E. González-Gurriarán, R.B. Hanson, J. Iglesias, M. Krom, E. López-Jamar, J. McClain, M.M. Pamatmat, A. Pérez, D.C. Rhoads, G. de Santiago, J. Tietjen, J. Westrich & H.L. Windom. 1982. Coastal upwelling in the Rías Bajas, NW Spain: contrasting the benthic regimes of the Rías de Arosa and de Muros. *J. Mar. Res.* 40 (3): 701-772.
- Tenore, K.R., R.M. Cal, R.B. Hanson, E. López-Jamar, G. Santiago & J.H. Tietjen. 1984. Coastal upwelling off the Rías Bajas, Galicia, Northwest Spain. II. Benthic studies. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183: 91-100.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67 (5): 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. 1987a. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- ter Braak, C.J.F. 1987b. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (vers. 2.1). Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.
- ter Braak, C.J.F. 1988. Partial canonical correspondence analysis. En H.H. Bock (ed.), *Classification and related methods of data analysis*, 551-558. Elsevier, North Holland.
- ter Braak, C.J.F. & I.C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18:101-146.
- Teissier, G. 1960. Relative growth. En T.H. Waterman (ed.), *The physiology of Crustacea*, Vol. I, *Metabolism and growth*, 537-560. Academic Press, New York.
- Thomas, H.J. 1964. The spawning and fecundity of the Norway lobsters (*Nephrops norvegicus* L.) around the Scottish coast. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 29:221-229.

- Thomas, H.J. 1965. The growth of Norway lobsters in aquaria. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 156: 209-216.
- Thomas, H.J. & C. Davidson. 1962. The food of the Norway lobster. *Mar. Res.* 3: 1-15.
- Thomas, H.J. & M.J. Figueiredo. 1965. Seasonal variations in the catch composition of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) around Scotland. *J. Cons. perm. Explor. Mer* 30 (1): 75-85.
- Thompson, B.M. & R.A. Ayers. 1989. Laboratory studies on the development of *Nephrops norvegicus* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 69: 795-801.
- Trujillo, V., M. Meixide, C. Porteiro, N. Pérez & F.J. Pereiro. 1993. Cambios de malla y esfuerzo en las pesquerías multispecíficas en aguas atlánticas de la Península Ibérica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 9 (1): 23-40.
- Tuck, I.D., R.J.A. Atkinson & C.J. Chapman. 1994. The structure and seasonal variability in the spatial distribution of *Nephrops norvegicus* burrows. *Ophelia* 40 (1): 13-25.
- Tully, O. 1993. Morphological lipofuscin (age pigment) as an indicator of age in *Nephrops norvegicus* and *Homarus gammarus*. *ICES C.M.* 1993/K:18, 10 p.
- Tully, O. & J.P. Hillis. 1995. Causes and spatial scales of variability in population structure of *Nephrops norvegicus* (L.) in the Irish Sea. *Fish. Res.* 21: 329-347.
- Tully, O., J.P. Hillis & D. McMullan. 1989. Fitting normal curves to polymodal length frequencies to assess growth in *Nephrops*. *ICES C.M.* 1989/K:32, 18 p.
- Ulmestrand, M. & P.O. Larson. 1991. Experimentes with a square mesh window in the top panel of a *Nephrops* trawl. *ICES C.M.* 1991/B:50, 4 p.
- Valdés, L., M.T. Alvarez-Ossorio, A. Lavín, M. Varela & R. Carballo. 1991. Ciclo anual de parámetros hidrográficos, nutrientes y plancton en la plataforma continental de La Coruña (NO, España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (1): 91-138.
- Valdés, L., M.R. Roman, M.T. Alvarez-Ossorio, A.L. Ganzons & A. Miranda. 1990. Zooplankton composition and distribution off the coast of Galicia, Spain. *J. Plankton Res.* 12 (3): 629-643.
- Varela, M.M. 1985. *Procesos de producción en el sector pesquero en Galicia*. Monografía de la Universidad de Santiago de Compostela, N° 106, 315 p.
- Varela, M. 1992. Upwelling and phytoplankton ecology in Galician (NW Spain) rias and

- shelf waters. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8 (1): 57-74.
- Varela, M., J.M. Cabanas, M.J. Campos, E. Penas, J. Sánchez, A. Larrañaga, F. Fernández de Castillejo & G. Díaz del Río. 1987a. Composición y distribución del fitoplancton en la plataforma de Galicia durante la campaña Breogán 684 (junio 1984). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4 (1): 75-94.
- Varela, M., M.J. Campos, J.M. Cabanas, F. Fernández de Castillejo & G. Díaz del Río. 1987b. Composición y distribución del fitoplancton en la plataforma de Galicia durante la campaña Breogán 984 (septiembre 1984). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4 (1): 95-106.
- Vives, F. & P. Suau, 1963. Note on the biology of *Nephrops norvegicus* (L.) var. *meridionalis* Zar. off the coasts of Vinaroz (West Mediterranean). *Proc. gen. Fish. Coun. Medit.* 7: 329-335.
- Wainright, S.C., M.J. Fogarty, R.C. Greenfield & B. Fry. 1993. Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotopic compositions of fish scales. *Mar. Biol.* 115: 481-493.
- Wainwright, T.C. & D.A. Armstrong. 1993. Growth patterns in the Dungeness crab (*Cancer magister* Dana): synthesis of data and comparison of models. *J. Crust. Biol.* 13 (1): 36-50.
- Ware, D.M. & R.E. Thomson. 1991. Link between long-term variability in upwelling and fish production in the northeast Pacific Ocean. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2296-2306.
- Wenner, E.L. & D.F. Boesch. 1979. Distribution patterns of epibenthic decapod Crustacea along the shelf-slope coenocline, middle Atlantic Bight, USA. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 3: 106-133.
- Wheeler, A. 1978. *Key to the fishes of Northern Europe*. Frederick Warne, London, 380 p.
- White, R.G., A.E. Hill & D.A. Jones. 1988. Distribution of *Nephrops norvegicus* (L.) larvae in the western Irish Sea: an example of advective control on recruitment. *J. Plankton Res.* 10: 735-747.
- Whitehead, P.J.P., M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese. 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol. I, II, III. UNESCO, Paris, 1473 p.
- Wilber, D.H. & T.P. Wilber Jr. 1989. The effects of holding space and diet on the growth of the West Indian spider crab *Mithrax spinosissimus* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol.*

*Ecol.* 131: 215-222.

Wooster, W. S., A. Bakun & D.R. McLain. 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. Mar. Res.* 34: 131-141.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall, London, 404 p.

Wyatt, T. & G. Pérez-Gándaras. 1989. Biomass changes in the Iberian ecosystem. En K. Sherman & L.M. Alexander (eds.), *Biomass yields and geography of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symp. 111: 221-239. Westview Press, Boulder.

Yang, J. 1982. The dominant fish fauna on the North Sea and its determination. *J. Fish Biol.* 20: 635-643.

Zariquiey, R. 1968. Crustáceos decápodos ibéricos. *Inv. Pesq.* 32: 1-510.

UNIVERSIDADE DA CORUÑA  
Servicio de Bibliotecas



1700744358