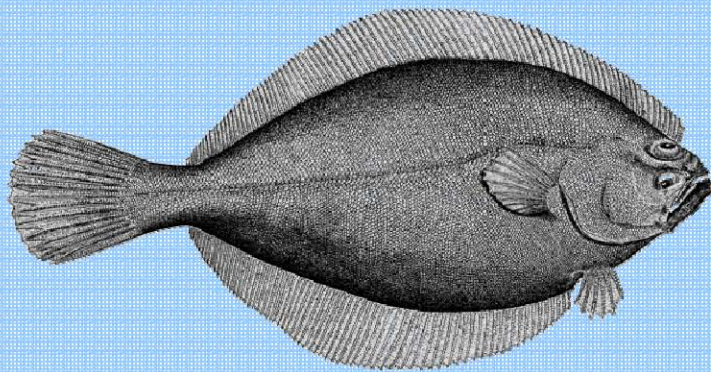


ECOLOGÍA DE LA PLATIJA AMERICANA
(*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780))
EN EL ATLÁNTICO NORTE



M^a Concepción González Iglesias

Tesis Doctoral.
Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo

Dr. Xabier Paz Canalejo, Titulado Superior del Instituto de Español de Oceanografía

como director de tesis y,

Dr. Bernardino González Castro, Profesor Titular en la Universidad de Vigo

como tutor,

Autorizan la presentación de la memoria adjunta titulada "Ecología de la platija americana (*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780)) en el Atlántico Norte", realizada por M^a Concepción González Iglesias, licenciada en Ciencias Biológicas, para optar al grado de Doctor por la Universidad de Vigo.

Y para que así conste, se expide el presente certificado en Vigo, a 16 de Noviembre de 2011.

Fdo: Xabier Paz Canalejo



Fdo: Bernardino González Castro



UNIVERSIDADE DE VIGO
DEPARTAMENTO DE BIOLOXÍA Y ECOLOXÍA ANIMAL

TESIS DOCTORAL



ECOLOGÍA DE LA PLATIJA AMERICANA
(*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780))
EN EL ATLÁNTICO NORTE

M^a Concepción González Iglesias

Director: Xabier Paz Canalejo
Tutor: Bernardino González Castro

Vigo, Noviembre de 2011

ÍNDICE

Agradecimientos.....	7
Marco de realización de esta tesis doctoral	9
Resumen	11

Parte I

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
1 INTRODUCCIÓN.....	14
1.1 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.....	14
1.1.1 Historia y evolución de las pesquerías comerciales con énfasis en el Atlántico noroeste y el colapso de los stocks tradicionales.....	14
1.1.2 La pesquería de platija americana en la flota gallega e interés comercial para España y la UE.....	18
1.1.3 Hipótesis general	19
1.1.4 Objetivos	20
1.2 LA ESPECIE.....	21
1.2.1 Taxonomía	21
1.2.2 Características morfológicas específicas y de las subespecies.....	21
1.2.3 Sinonimia.....	22
1.3 DISTRIBUCIÓN.....	22
1.3.1 El hábitat	22
1.3.2 Condiciones físicas de las áreas de distribución.....	24
1.4 ECOLOGÍA: CRECIMIENTO Y REPRODUCCIÓN	25
1.5 GESTIÓN DE LOS STOCKS	26
1.5.1 Unidades de población	26
1.5.2 Divisiones estadísticas de gestión y stocks de la platija americana.....	27
1.5.3 Evolución y situación actual.....	28

Parte II

MATERIAL Y MÉTODOS.....	31
2 EL MUESTREO	32
2.1 LA PESCA COMERCIAL COMO FUENTE DE DATOS.....	32
2.1.1 Circunstancias del muestreo a bordo.....	33
2.2 LAS CAMPAÑAS CIENTÍFICAS DE PESCA COMO FUENTE DE DATOS.....	34
2.2.1 Periodo y áreas de muestreo incluidos en el estudio.....	34
2.3 EL MUESTREO Y RECOGIDA DE MUESTRAS.....	35
2.3.1 Datos de situación y de capturas	35
2.3.2 El muestreo	35
2.3.2.1 Muestreos de tallas	35
2.3.2.2 Muestreos biológicos	36
2.3.2.3 Recogida de otolitos.....	36
2.3.2.4 Recogida de gónadas.....	36
2.3.2.5 Muestreo o recogida de contenidos estomacales.....	36
2.4 PARTICIPACIÓN PERSONAL EN LAS CAMPAÑAS	37
2.5 OTRAS FUENTES DE DATOS.....	38
2.6 ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN, BIOMASA Y ESTRUCTURA DE TALLAS.....	41
2.6.1 Características de los muestreos	41
2.7 ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE PRIMAVERA-VERANO.....	44
2.7.1 Descripción de la pauta alimenticia	44
2.7.2 Descripción de los contenidos estomacales.....	44
2.7.3 Similitud de dietas entre áreas y dentro de cada área	46
2.7.4 Diversidad de la dieta, amplitud de nicho trófico y solapamiento.....	47
2.7.5 Muestreo para el estudio de la dieta y la estructura trófica durante primavera-verano.....	48
2.7.5.1 Análisis de la dieta de primavera-verano de la platija americana	48

2.7.5.2	Análisis de la homogeneidad de las muestras para el estudio de la dieta de primavera-verano de la platija americana.....	50
2.7.5.3	Análisis de la estructura trófica de primavera-verano en cada área.....	50
2.7.6	Muestreo para el estudio del patrón alimentario diario.....	53
2.7.7	Muestreo para el estudio de la ración diaria y estimación del valor energético de la dieta	55
2.7.7.1	Análisis de la homogeneidad de las muestras para estimar la energía de las dietas.....	56
2.8	ESTUDIO DE MORFOMETRÍA.....	57
2.8.1	Características del muestreo.....	57
2.8.2	Medidas realizadas.....	57
2.9	ESTUDIO DEL ESTADO DE CONDICIÓN	58
2.9.1	Características de los muestreos	58
2.9.2	Cálculo de la condición.....	60
2.9.3	Estimación del peso esperado (W').....	60
2.10	ESTUDIO DE CRECIMIENTO	61
2.10.1	Características de los muestreos y las muestras	61
2.10.2	Recuento e interpretación de la edad, claves talla-edad y aplicación a las distribuciones de tallas de la población.....	61
2.10.3	Modelado del crecimiento.....	62
2.11	ESTUDIO DE REPRODUCCIÓN E HISTOLOGÍA DE LOS OVARIOS.....	63
2.11.1	Las muestras.....	63
2.11.2	Procesamiento histológico.....	63
2.11.3	Interpretación de las estructuras y fases de desarrollo del ovocito.....	65
2.11.4	Medición de los ovocitos	66
2.11.5	Índice corporal y ojiva de madurez.....	67
2.12	ESTUDIO DEL REPARTO ENERGÉTICO Y ESTRATEGIA VITAL.....	67
2.12.1	Análisis y estimación de energía.....	68
2.13	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	69
2.13.1	Pruebas de bondad de ajuste y de homogeneidad de muestras	69
2.13.2	Pruebas de asociación e independencia.....	70
2.13.3	Regresión logística binomial.....	70
2.13.4	Prueba de diferencias entre medias y Análisis de varianza y covarianza	71
2.13.5	Componentes principales	71

Parte III

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT DE LA PLATIJA AMERICANA DURANTE PRIMAVERA-VERANO..... 73

3	DISTRIBUCIÓN, BIOMASA Y ESTRUCTURA DE TALLAS DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO Y FLEMISH CAP DURANTE PRIMAVERA-VERANO	74
3.1	DISTRIBUCIÓN ESPACIAL.....	74
3.1.1	Sur del Gran Banco, NAFO Divs. 3NO.....	74
3.1.2	Nordeste del Gran Banco, NAFO Div. 3L	77
3.1.3	Banco de Flemish Cap, NAFO Div. 3M.....	78
3.2	BIOMASA Y ABUNDANCIA	80
3.2.1	Sur del Gran Banco.....	80
3.2.2	Nordeste del Gran Banco.....	82
3.2.3	Banco de Flemish Cap	83
3.3	SEX-RATIO	84
3.4	ESTRUCTURA DE TALLAS.....	86
3.4.1	Sur del Gran Banco.....	86
3.4.2	Nordeste del Gran Banco.....	87
3.4.3	Banco de Flemish Cap	88
3.5	PRINCIPALES RESULTADOS Y CONCLUSIONES	90

Parte IV**ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA PLATIJA AMERICANA 91**

4	ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD DURANTE PRIMAVERA-VERANO.....	92
4.1	LA INTENSIDAD DE ALIMENTACIÓN DURANTE PRIMAVERA-VERANO.....	93
4.2	LA DIETA DE PRIMAVERA-VERANO.....	95
4.2.1	Composición de la dieta durante primavera-verano.....	95
4.2.2	Similitud y diversidad geográficas, y amplitud de nicho de la dieta.....	100
4.2.3	Estabilidad temporal de la dieta.....	101
4.2.4	Variación de la dieta con la profundidad, la talla y el sexo durante el verano.....	105
4.2.4.1	Sur del Gran Banco.....	105
4.2.4.2	Nordeste del Gran Banco.....	106
4.2.4.3	Flemish Cap.....	107
4.2.5	Principales resultados y conclusiones.....	108
4.3	ASOCIACIONES TRÓFICAS: SOLAPAMIENTO Y COMPETENCIA.....	111
4.3.1	Asociación trófica en el sur del Gran Banco.....	111
4.3.2	Asociación trófica en el nordeste del Gran Banco.....	116
4.3.3	Asociación trófica en Flemish Cap.....	118
4.3.4	Solapamiento intraespecífico.....	121
4.3.5	Principales resultados y conclusiones.....	122
4.4	PATRÓN ALIMENTICIO DIARIO.....	124
4.4.1	Patrón alimentario diario.....	125
4.4.2	Variación en la composición de la dieta en relación al periodo del día.....	128
4.4.3	Principales resultados y conclusiones.....	129
4.5	RACIÓN DIARIA Y EQUIVALENTE ENERGÉTICO.....	131
4.5.1	Modelos de ración diaria.....	132
4.5.2	Ración diaria en el sur del Gran Banco.....	134
4.5.3	Valores energéticos de los componentes alimentarios.....	136
4.5.4	Equivalentes energéticos de los componentes alimentarios.....	136
4.5.5	Principales resultados y conclusiones.....	138

Parte V**LA BIONOMIA DE LA PLATIJA AMERICANA 139**

5.1	MORFOMETRÍA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD.....	140
5.1.1	Características morfométricas de las poblaciones de estudio.....	140
5.1.2	Principales resultados y conclusiones.....	143
5.2	ESTADO DE CONDICIÓN DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD.....	145
5.2.1	Diferencias geográficas, ontogénicas y entre sexos del estado de condición, y variaciones estacionales.....	145
5.2.2	Cambios temporales de la condición.....	147
5.2.3	Relación condición-biomasa.....	151
5.2.4	Relación de la condición con el ritmo alimenticio y la pauta reproductiva.....	152
5.2.5	Principales resultados y conclusiones.....	154
5.3	EL CRECIMIENTO DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL SUR DEL GRAN BANCO Y FLEMISH CAP.....	156
5.3.1	Relación talla-peso.....	156
5.3.2	Talla y peso medios por edad.....	157
5.3.3	Modelado del crecimiento de las cohortes.....	159
5.3.4	Diferencias de crecimiento entre las poblaciones del sur y nordeste del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard.....	165
5.3.5	Principales resultados y conclusiones.....	170

Parte VI		
ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA PLATIJA AMERICANA		171
6	ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO Y SVALBARD.....	172
6.1	OOGÉNESIS.....	172
6.1.1	Tamaño del ovocito	173
6.2	LA REPRODUCCIÓN	176
6.2.1	Índice Gonadosomático (IGS) y pared del ovario	176
6.2.2	Patrón y periodo de puesta	177
6.2.3	Organización del ovario y tipo de fecundidad.....	182
6.2.4	Atresia folicular, atresia masiva y fallo reproductivo.....	185
6.3	EDAD Y TALLA DE PRIMERA MADURACIÓN.....	188
6.4	PRINCIPALES RESULTADOS Y CONCLUSIONES	192
Parte VII		
ESTRATEGIA VITAL DE LA PLATIJA AMERICANA.....		195
7	ADAPTACIONES A LA ESTRATEGIA VITAL EN LA PLATIJA AMERICANA DEL GRAN BANCO Y DE FLEMISH CAP.....	196
7.1	Reparto energético en crecimiento y reproducción.....	197
7.2	Adaptaciones a la estrategia vital.....	200
Parte VIII		
CONCLUSIONES FINALES		203
8	CONCLUSIONES FINALES.....	204
Parte IX		
REFERENCIAS		211
9	REFERENCIAS.....	212
Anexo I		
ESTADILLOS DE REGISTRO DE DATOS Y MUESTREO		231
Anexo II		
IMÁGENES HISTOLÓGICAS DE LOS OVARIOS DURANTE EL CICLO REPRODUCTIVO EN PLATIJA AMERICANA.....		241

Agradecimientos

La realización de esta tesis doctoral no hubiera sido posible sin la colaboración de numerosos compañeros del centro de trabajo y fuera de él que aportaron medios, datos y ayuda. Es difícil recoger todas las personas que, a lo largo de tantos años, me han aportado algo para poder llevar a cabo esta tesis. Intentaré citar sobre todo a aquellos con los que estoy en deuda.

Quiero destacar y agradecer la aportación y ayuda de Diana González y Esther Román, por su trabajo de investigación con los resultados de las campañas científicas *Platuxa* y *Fletán Negro - 3L*, del que me hicieron partícipe y que fue utilizado en esta tesis, significando para mí una enorme ayuda y ventaja. En el mismo sentido también agradezco a Mikel Casas la información de la campaña científica *Flemish Cap*, campaña que le supone una buena parte de su trabajo. Y a Fernando González, cuyo trabajo en evaluación de pesquerías también ha contribuido a la información y datos que aquí se analizan. Todo ello, en buena medida, ha sido la base para realizar el estudio dedicado a la distribución, biomasa y estructura de tallas de la platija americana. Muchas gracias.

Mis agradecimientos a Karen Dwyer y Joanne Morgan del DFO (Fisheries and Oceans Canada) por realizar y facilitar las claves talla-edad de la platija americana en el Gran Banco, y a Ricardo Alpoim (Instituto de Investigação das Pescas e do Mar de Portugal), responsable de la realización de la clave para la platija distribuida en el banco de Flemish Cap. Sobre esta información se ha asentado el estudio de crecimiento. Gracias.

Agradecer el enorme trabajo de mis compañeros Marisol Álvarez, Juanca Fernández y Andrés Villaverde por su buen hacer en el laboratorio de histología, y su aportación especial cuando se trataba de esta especie. Su labor permitió trabajar en el estudio de reproducción con todo el material recogido. Y si éste fue el punto de partida en este estudio, debo agradecer el asesoramiento de Susana Junquera para la finalización del mismo. Gracias.

Mi agradecimiento a Fina Teruel, compañera en los últimos años en la ardua tarea del muestreo de contenidos estomacales, pero sobre todo por el buen hacer, su dedicación y la garantía que da su trabajo. También la labor de otros compañeros que antes hicieron esta tarea o que en algún momento trabajaron conmigo, sin dejar de mencionar a Eduardo López y Matu Amoedo. Gracias.

Mi gratitud, también, a todos aquellos que colaboraron en la recogida de muestras para el estudio de morfometría, nombres más anónimos pero que han permitido realizar una parte de esta tesis, y como no, la ayuda en el muestreo de Ángeles, Fina y Esther, robándoles sus tardes. Mi más sincero agradecimiento a tantos compañeros de campañas, y muchos de ellos amigas y amigos, no sólo por su labor en las tareas designadas, sino por la especial atención cuando se trataba del muestreo y muestras de la especie objeto de esta tesis. O bien por la lectura persiguiendo la mejora de este manuscrito o ayudándome en diversos aspectos para concluir esta tesis. Aunque la lista sería larga, no puedo dejar sin mencionar a Ángeles Armesto, Bruno Almón y Xabi Abalo. Gracias.

Y quiero hacer una mención especial y mi agradecimiento a Esther Román, María para los amigos. Su colaboración y ayuda va desde su labor en los muestreos de alimentación, asesoramiento en el estudio de crecimiento, facilitarme resultados, mapas, información, etc.

de la campaña científica, aportar fotos, lectura de manuscrito,... , y sobre todo, el apoyo y el ánimo. Gracias.

Quiero dar mi reconocimiento al Instituto Español de Oceanografía y principalmente al Programa de Pesquerías Lejanas, en cuyo ámbito fue posible realizar esta tesis doctoral, y a la Universidad de Vigo y al Departamento de Biología y Ecología Animal por acogerla, y especialmente a Bernardino González Castro por ejercer de Tutor.

Y, sobre todo, dar las gracias a Xabier Paz Canalejo por ejercer de Director de esta tesis doctoral; agradecerle su ayuda y dedicación más allá de la dirección y asesoramiento. MUCHAS GRACIAS.

Y para aquellos que han quedado sin citar, perdón por el olvido, y a todos los que mostraron su interés sincero en que lograra finalizarla, GRACIAS.

Marco de realización de esta tesis doctoral

Esta tesis doctoral se enmarca dentro de la actividad realizada por el personal que integra el Programa de Pesquerías Lejanas del Instituto Español de Oceanografía, en el ámbito del Atlántico Norte.

Mi primer contacto con este equipo y con la biología pesquera fue en el año 1991 como observadora científica a bordo de buques comerciales, en la recién inaugurada pesquería del fletán negro en el talud del Gran Banco de Terranova. Desde entonces han pasado muchos años, y, poco a poco, viví una progresión profesional hasta formar parte del grupo que integra este equipo, iniciada en el año 2001 para el seguimiento de Acciones Piloto de Pesca Experimental, y ya a partir del año 2003 en el marco de colaboraciones con la Secretaría General de Pesca Marítima, y posteriormente, con la colaboración financiera de la UE, dentro del Programa Nacional de Datos Básicos.

Dentro de las funciones del Programa de Pesquerías Lejanas está el seguimiento y asesoramiento de las pesquerías en aguas internacionales del Atlántico noroeste y nordeste. La información, datos y muestras para llevar a cabo esta labor se obtienen mediante la observación científica a bordo de buques comerciales y de campañas científicas. En ambas actividades he participado a lo largo de años. En los últimos años, la parte principal de mi actividad estuvo relacionada con el estudio de relaciones tróficas, la histología, así como en la participación y dirección de campañas científicas de pesca, por lo tanto, en la obtención de los datos y muestras utilizados en esta tesis doctoral.

Por tratarse de la ecología de una especie en una serie temporal tan larga, es el resultado del trabajo de muchas personas, la mayor parte del personal que compone el equipo de Pesquerías Lejanas.

Previamente a plasmar este estudio de la ecología de la platija americana fueron realizados una serie de trabajos publicados sobre los cuales se asienta esta tesis. Dichas publicaciones consideradas cronológicamente fueron:

González, C.; G. Costas; I. Bruno and X. Paz. 1998. Feeding chronology of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) in the Grand Bank (NAFO, Div. 3N). *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 98/42, Serial No. N3032.

Bruno, I.; G. Costas; C. González and X. Paz. 2000. Feeding chronology of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on Grand Bank (NAFO Division 3N). *NAFO Sci. Coun. Studies*, 33: 103-116.

González, C.; E. Román and X. Paz. 2003. Food and feeding chronology of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 03/23, Serial No. N4832.

González, C.; E. Román and X. Paz. 2004. Condition and feeding of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic with emphasis in Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/59, Serial No. N5020.

González Troncoso, D.; C. González and X. Paz. 2004. American plaice biomass and abundance from the surveys conducted by Spain in the NAFO Regulatory Area of Divisions 3NO, 1995-2003. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/9, Serial No. N4954.

- Paz, X.; C. González and E. Román. 2004. Spanish bottom trawl survey *Fletán Ártico 2003* in the slope of Svalbard Area, ICES Division IIB. *ICES Arctic Fisheries Working Group, Working Document 22*.
- Román, E.; C. González and E. Ceballos. 2004. Food and feeding of most abundant fish species in Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 04/58*, Serial No. N5018.
- González, C. and X. Paz. 2005. Distribution of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the Grand Bank (NAFO Divisions 3NO), 1995-2004. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 05/30*, Serial No. N5118.
- González Troncoso, D.; C. González and X. Paz. 2005. American plaice and yellowtail flounder indices from the Spanish survey conducted in Divisions 3NO of the NAFO Regulatory Area. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 05/25*, Serial No. N5110.
- Paz, X.; C. González and E. Román. 2005. Spanish bottom trawl survey *Fletán Ártico 2004* in the slope of Svalbard Area, ICES Division IIB. *ICES Arctic Fisheries Working Group, Working Document 6*.
- González, C.; X. Paz; E. Román and M. Hermida. 2006. Feeding habits of fish species distributed on the Grand Bank (NAFO, Divisions 3NO, 2002-2005). *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 06/31*, Serial No. N5251.
- González, C.; X. Paz; E. Román and M. Álvarez. 2006. Feeding habits of wolffishes (*Anarhichas denticulatus*, *A. lupus*, *A. minor*) in the North Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 06/52*, Serial No. N5284.
- González, C.; E. Román; X. Paz and E. Ceballos. 2006. Feeding habits and diet overlap of skates (*Amblyraja radiata*, *A. hyperborea*, *Bathyraja spinicauda*, *Malacoraja senta* and *Rajella fyllae*) in the North Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 06/53*, Serial No. N5285.
- González, C.; E. Román and X. Paz. 2006. Condition and feeding of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic with emphasis in Flemish Cap. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **37**: 87-102.
- Paz, X.; C. González and E. Román. 2006. Spanish bottom trawl survey *Fletán Ártico 2005* in the slope of Svalbard Area, ICES Division IIB. *ICES Arctic Fisheries Working Group, Working Document 12*.
- González, C.; X. Paz and Á. Armesto. 2008. Daily ration and energy content obtained from the diet of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the Grand Bank and the Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 08/52*, Serial No. N5559.
- Román, E.; C. González-Iglesias; Á. Armesto and D. González-Troncoso. 2008. Results for the Spanish survey in the NAFO Regulatory Area of Division 3L for the period 2003-2007. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 08/20*, Serial No. N5514.
- Román, E.; Á. Armesto; C. González-Iglesias and D. González-Troncoso. 2008. Results for the Atlantic cod, roughhead grenadier, redfish, thorny skate and black dogfish of the Spanish Survey in the NAFO Div. 3L for the period 2003-2007. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 08/21*, Serial No. N5515.
- Román, E.; C. González-Iglesias; Á. Armesto and D. González-Troncoso. 2009. Results for the Spanish survey in the NAFO Regulatory Area of Division 3L for the period 2003-2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 09/23*, Serial No. N5658.
- González-Costas, F.; D. González-Troncoso; E. Román; M. Casas; G. Ramilo; C. González; A. Vázquez and A. Gago. 2010. Spanish Research Report for 2009. *NAFO Sci. Coun. Studies Doc. 10/06*, Serial No. N5760.
- Román, E.; C. González-Iglesias and D. González-Troncoso. 2010. Results for the Spanish survey in the NAFO Regulatory Area of Division 3L for the period 2003-2009. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 10/15*, Serial No. N5768.

Resumen

En este estudio se actualiza el conocimiento de la ecología de varias poblaciones de platija americana (*Hippoglossoides platessoides*), centrado en el Atlántico noroeste, en el Gran Banco y en Flemish Cap. Las principales diferencias en los parámetros biológicos que definen las características respectivas aparecen confirmadas, así como las tendencias de su evolución que han venido mostrando. Por primera vez se establece la relación entre los cambios ontogénicos y energéticos de la dieta con el crecimiento y la reproducción en estas poblaciones, y se analiza la base bioenergética que posibilita las adaptaciones del ciclo vital en cada una de ellas. Los valores de los respectivos parámetros biológicos definen diferentes adaptaciones en las estrategias vitales.

Los materiales utilizados en este estudio se obtuvieron del análisis de los siguientes muestreos en el periodo 1992-2010:

- Muestreos de frecuencias de tallas: 2 230 muestreos y 212 620 individuos.
- Muestreos biológicos y de relación talla/peso: 2 959 muestreos y 40 962 individuos.
- Otolitos (pares de *sagitta*): 13 734.
- Gónadas (ovarios y sus respectivos cortes histológicos): 4 736.
- Muestreos de relaciones tróficas de platija americana:
 - Contenidos estomacales para el estudio de la dieta: 15 166 individuos.
 - Contenidos estomacales para el estudio del patrón alimenticio: 1 898 individuos.
 - Contenidos estomacales para el estudio de la ración diaria: 928 individuos.
 - Contenidos estomacales para el estudio del valor energético de la dieta: 11 055 individuos.
- Individuos para el estudio de la estructura trófica: 25 especies y 66 260 individuos.

A estos datos de muestreos y muestras se debe añadir, en el período 1991 al 2010, la participación de la autora en 4 campañas comerciales, 3 campañas de pesca experimental, 1 campaña de control y seguimiento y 21 campañas científicas, con distintas responsabilidades, sumando 1 278 días de embarque.

Como resumen del estudio realizado se puede indicar que cada población analizada de la platija americana se ha adaptado a las características y posibilidades de su hábitat. Flemish Cap presenta una mayor producción primaria y secundaria que las áreas circundantes, pero su tamaño, de unas 17.10^3 millas cuadradas, limita la carga máxima de biomasa que puede soportar y no posibilita una gran complejidad: 95 especies de peces y 47 especies o taxones superiores de invertebrados capturados en las campañas. Por el contrario, la gran extensión del Gran Banco (más de 82.10^3 millas cuadradas incluyendo las Divisiones 3LNO en aguas internacionales y jurisdiccionales de Canadá) y, a pesar de su menor productividad relativa, le permite soportar una mayor biomasa y biodiversidad, lo que ha favorecido la maduración y complejidad de este ecosistema: 151 especies de peces y 189 de invertebrados inventariados en las campañas realizadas.

Los cambios ontogénicos de la dieta en los individuos de la platija americana del Gran Banco, que no se producen en Flemish Cap, constituyen el fundamento de las modificaciones en su ciclo vital. Tras esos cambios en la alimentación, el mayor contenido energético de la dieta, posibilita el incremento de su tasa de crecimiento, hasta ese momento inferior a la de Flemish Cap. En cambio, en esta área la platija consigue una dieta más rica en los primeros años de su ciclo vital y, por ello, presenta una tasa de crecimiento superior a la del Gran

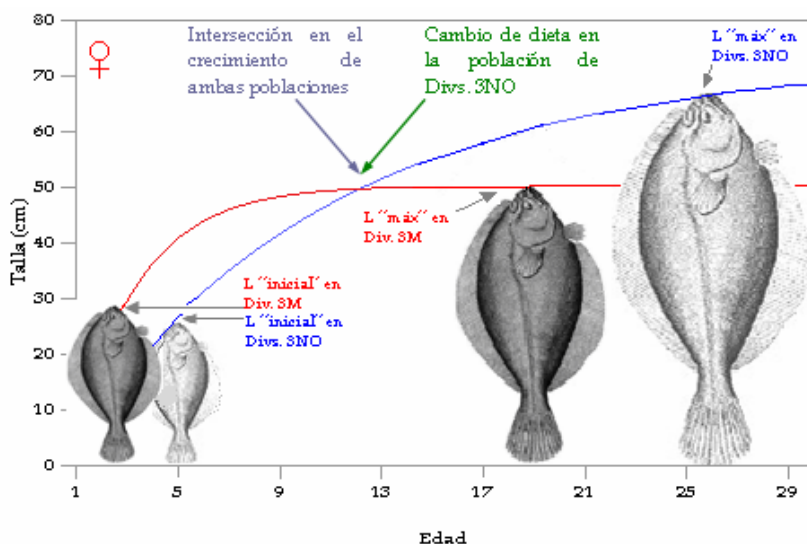
Banco; pero con una dieta casi idéntica durante todo su ciclo vital y al carecer de presas alternativas y de la fase adulta propiamente piscívora, no puede incrementar el aporte energético a los individuos más grandes.

En relación con la de Flemish Cap, la platija del Gran Banco, tanto en las Divs. 3NO como en la Div. 3L, se caracteriza por una estrategia vital con menor tasa de crecimiento inicial, mayor talla alcanzada y longevidad, así como por una edad de maduración tardía, relacionándose con una menor mortalidad natural y mayor logro reproductivo en la relación de inversión y ganancia energética desde el punto de vista poblacional. Con estas características, a falta de estudios actualizados sobre la fecundidad de esta población, y conforme el esquema propuesto por Winemiller y Rose (1992) estaría adaptada a una estrategia vital o patrón de tipo "periódico". La población de Flemish Cap diverge ligeramente de esta estrategia, con una mayor tasa de crecimiento inicial, una menor talla máxima y una más temprana edad de reproducción, lo que supone que resulten individuos menos longevos, expuestos a mayor mortalidad natural, ajustándose a una estrategia vital entre "periódica" y "oportunistista" según el citado esquema.

Considerando el ciclo termodinámico de la renovación generacional, éste sería más lento para los individuos del Gran Banco y más rápido para la población de Flemish Cap. En esta última la prole tardaría menos tiempo en renovar la generación parental y, a su vez, la generación parental sería menos longeva, lo cual reduce el intervalo generacional, más propio del patrón "oportunistista" indicado.

Los valores obtenidos para algunos parámetros biológicos en ambas poblaciones se muestran a continuación:

	Divs. 3NO		Div. 3M	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
$L_{m\acute{a}x}$ media (cm)	51	71	41	59
$A_{m\acute{a}x}$ (años)	16	21	16+	16+
L_{∞} (cm)	55.9	83.3	41.1	53.6
k	0.112	0.072	0.343	0.230
L_{50} (cm)		31.7		40-41
A_{50} (años)		5.5-7		6
Ración diaria (g de alimento por 100 g de peso y día)	0.54 a 0.86	1.57 a 2.24		
Valor energético medio de la dieta (kcal/100 g)	0.156	0.262	0.207	0.362
Valor energético medio de la dieta (kcal/100 g) individuos <40 cm	0.101	0.265	0.150	0.439
Valor energético medio de la dieta (kcal/100 g) individuos <50 cm	0.156	0.265	0.207	0.398
Valor energético medio de la dieta (kcal/100 g) individuos \geq 40 cm	0.427	0.257	0.350	0.302
Valor energético medio de la dieta (kcal/100 g) individuos \geq 50 cm		0.250		0.280



Ambas poblaciones se habrían adaptado a la obtención del máximo de energía en su medio, así como a su reparto más adecuado para obtener el mejor balance entre su tasa de crecimiento, la edad de primera maduración y la tasa de mortalidad natural en sus respectivos entornos.

Parte I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1 INTRODUCCIÓN.

1.1 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO.

1.1.1 Historia y evolución de las pesquerías comerciales con énfasis en el Atlántico noroeste y el colapso de los stocks tradicionales.

La captura pesquera mundial se ha mantenido relativamente estable en el último decenio, a excepción de aquellas especies que muestran notables oscilaciones sujetas a condiciones oceanográficas. Las fluctuaciones registradas entre especies y entre regiones tienden a compensarse entre sí. Según estimaciones de la FAO, la captura mundial en el año 2008 superó los 95.10⁶ de t, estabilizándose en los últimos años, y produciéndose en zonas del noroeste Atlántico un incremento tras el descenso de periodos anteriores; no así en el Atlántico nordeste donde tendieron a disminuir (Fuente: estadísticas FAO).

El número de poblaciones sobreexplotadas, tras haber aumentado notablemente en las décadas de los 70 y 80, se ha mantenido constante durante los últimos 15 años. Aproximadamente la mitad de las poblaciones consideradas por la FAO se hallan plenamente explotadas, y otra cuarta parte están sobreexplotadas, agotadas o en fase de recuperación debido a la excesiva presión pesquera. La mayoría de las diez principales especies explotadas en cuanto a captura mundial se encuentran en una de estas situaciones, como la anchoveta (*Engraulis ringens*) y el colín de Alaska (*Theragra chalcogramma*) en el Pacífico, o la bacaladilla (*Micromesistius poutassou*) y el arenque (*Clupea harengus*) en el Atlántico nordeste. En cuanto a las poblaciones de bacalao (*Gadus morhua*) del Atlántico se consideran sobreexplotadas, y otras especies objetivo de la pesca en el noroeste Atlántico también están explotadas en sus límites máximos sostenibles (FAO, 2007; FAO, 2009). En el Atlántico norte podría haber tenido lugar una reducción en los últimos 50 años de dos tercios de la biomasa de peces que constituyen los niveles tróficos superiores, y la pérdida podría ser mayor considerando el último siglo (Christensen *et al.*, 2003).

A pesar de los esfuerzos de muchas Organizaciones Regionales de Ordenación Pesquera, durante la última década, para la conservación y ordenación de las poblaciones ícticas, algunas no han logrado el objetivo de una ordenación sostenible. No obstante, se continúan definiendo criterios y tomando medidas para gestionar los recursos con un enfoque precautorio basado en la consideración del ecosistema en su conjunto, intentando superar la visión mono-específica de las evaluaciones clásicas.

Los principales eventos que marcaron las bases actuales sobre la gestión de las pesquerías fueron la Conferencia Internacional de Pesca Responsable y la Conferencia de Naciones Unidas sobre Desarrollo y Medio Ambiente, ambas celebradas en 1992, que dieron origen en 1995 al “Código de Conducta para la Pesca Responsable” y al “Acuerdo sobre la aplicación de las disposiciones de la Convención de Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar, relativas a la conservación y ordenación de las poblaciones de peces transzonales y las poblaciones de peces altamente migratorios”, donde se introdujeron los conceptos de desarrollo sostenible y pesca responsable. El Atlántico Noroeste y el Pacífico Noroeste figuran entre las zonas gestionadas con una mejor regulación en todo el mundo, por lo que, la recuperación de las capturas registrada recientemente puede considerarse una indicación de la eficacia de las medidas aplicadas tras la crisis en el decenio de los años 90.

Históricamente en el noroeste Atlántico, los Grandes Bancos de Terranova - Labrador ha sido uno de los caladeros más ricos y productivos, explotado por flotas procedentes de

Europa. En el siglo XVI ya faenaban allí pesqueros portugueses y gallegos, además de otras flotas españolas (Ménard, 2008), seguidos por importantes flotas de Inglaterra, Francia, Canadá, Rusia y Estados Unidos. En esos años la pesquería estaba dirigida prácticamente al bacalao, existiendo registros que indican máximos de capturas en el año 1677. En la historia más reciente, se podría considerar como caladero habitual de la pesquería española de arrastre desde mediados de la década de los años 40. Tras la declaración de la Zona Económica Exclusiva (ZEE) de las 200 millas náuticas (370.4 kilómetros) de Canadá en 1977, sólo un tercio de esta área del Gran Banco quedó fuera de las aguas de jurisdicción canadiense.

A lo largo de la historia, en este caladero se produjeron dos grandes caídas de los recursos. La primera tuvo lugar a finales de los años 50, tras la gran expansión de las flotas en aguas lejanas y casi dos décadas de intenso esfuerzo pesquero dirigido a los stocks más importantes, con capturas de bacalao de aproximadamente 800.10^3 t entre 1958 y 1968, cayendo a 150.10^3 t en 1977. Este mismo proceso lo sufrieron la platija americana, *Hippoglossoides platessoides* (Figura I.1), y otras especies objetivo como la gallineta (*Sebastes* sp), el eglefino (*Melanogrammus aeglefinus*) e incluso el mendo (*Glyptocephalus cynoglossus*). El segundo colapso de los principales stocks se produjo a finales de la década de los 80 y principios de los 90, a pesar de las medidas de gestión y regulación introducidas desde finales

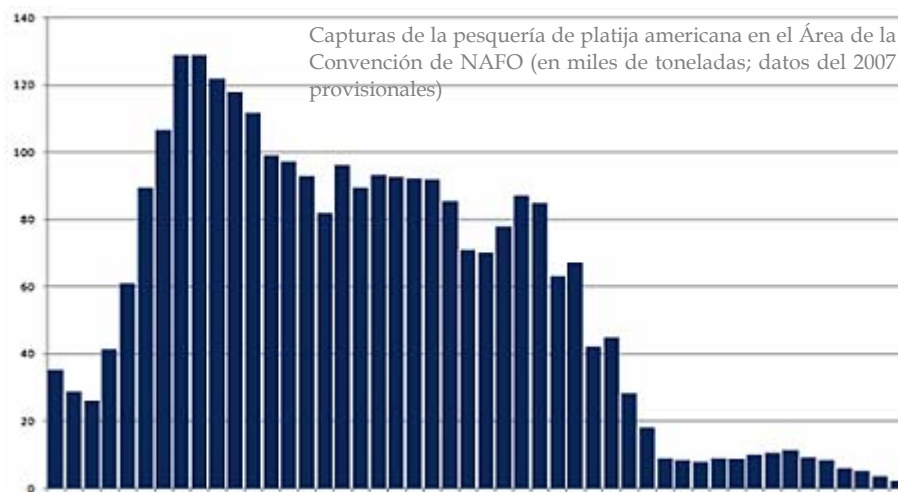


Figura I.1 Registro histórico de las capturas de platija americana en el área NAFO desde 1960 a 2007. Fuente: Base de datos estadísticos STATLANT 21 de NAFO.

de los años 70 y posteriores, antes de llegar a implantar moratorias en varios stocks (Rice, 2002).

En el caso de la flota bacaladera española, toda ella vasca y gallega, pasó de 100 unidades que partían de los puertos de Pasaia, Ferrol, A Coruña y Vigo hacia Terranova en la década de los 60, a 3 barcos vascos y 10

gallegos, según el censo del Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino publicado el 15 de junio de 2009. A lo largo de este periodo también se produjeron cambios en la propia flota, trabajando al arrastre en pareja, desde que se introdujo este sistema de pesca en 1950, y exclusivamente a la salazón, hasta introducir el congelado y trabajar en buques individuales de arrastre.

Históricamente la platija americana ha sido muy abundante en los Grandes Bancos, en tres divisiones del Área de la NAFO (Northwest Atlantic Fisheries Organization; Figuras I.2 y I.3): Divisiones 3L, 3N y 3O (Halliday and Pinhorn, 1990). Los registros de capturas máximas en esta zona datan desde principios de la década de los años 50 hasta mediados de los años 60 (Pitt, 1973a; Pitt, 1975), siendo una de las cuatro principales pesquerías de la flota canadiense en la región de Terranova-Labrador (Bowering and Brodie, 1991). También fue importante la pesquería de esta especie en el banco de Flemish Cap situado en la División 3M de NAFO, donde desde principios de los años 60 hasta finales de los 80 hubo un considerable esfuerzo de la flota rusa y, aunque en menor medida, también de la flota española y la portuguesa, que

continuaron pescando hasta principios de los años 90 (Bowering and Brodie, 1994). En esta área se consideran dos stocks de la platija americana; ambos han sufrido un declive significativo durante las últimas décadas, debido tanto a la sobrepesca en la propia pesquería como a su captura como especie acompañante en las pesquerías dirigidas a otras especies (*bycatch*). Como consecuencia de este deterioro se estableció una moratoria en ambos stocks en 1995 que se mantiene todavía.

Actualmente el stock de la platija americana del Mar de Barents (Figura I.2) no es explotado directamente, aun siendo el pez plano más abundante y la quinta de las especies demersales en cuanto a abundancia. Sin embargo, resulta afectado en las pesquerías de arrastre de fondo, ya que su distribución se solapa con las del bacalao, el eglefino y el camarón boreal (*Pandalus borealis*), y han sido reportadas considerables capturas sumadas a la descartada cuyos datos son poco conocidos (Walsh, 1996a; Walsh, 1996b). Su densidad relativamente baja y la pequeña talla hacen que sea un recurso poco rentable comercialmente, como sucede en otras áreas de distribución (Bagenal, 1955a).

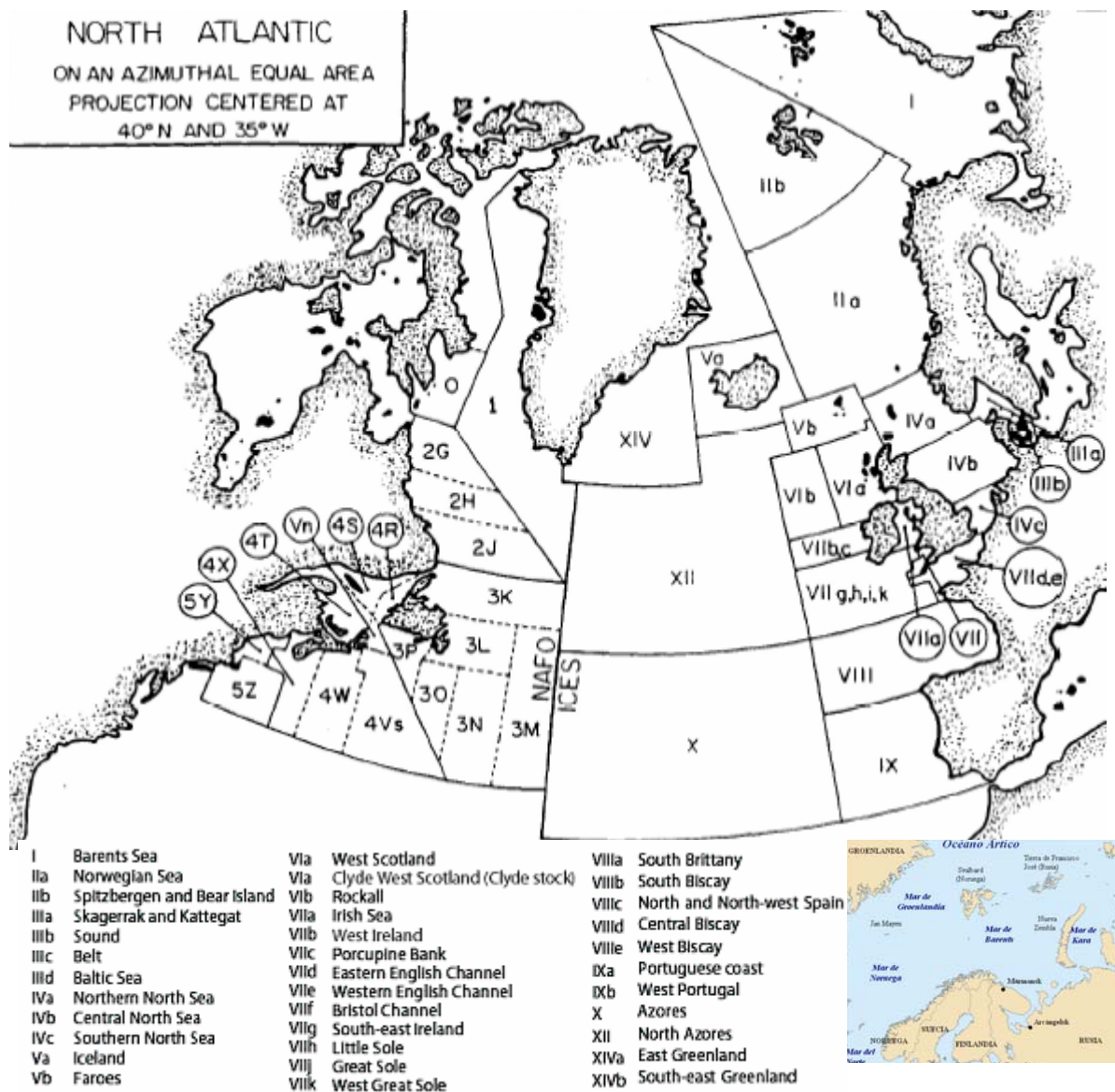


Figura I.2 Áreas pesqueras y estadísticas de NAFO (Northwest Atlantic Fisheries Organization) e ICES (International Commission for the Exploration of the Sea). Fuente: NAFO.

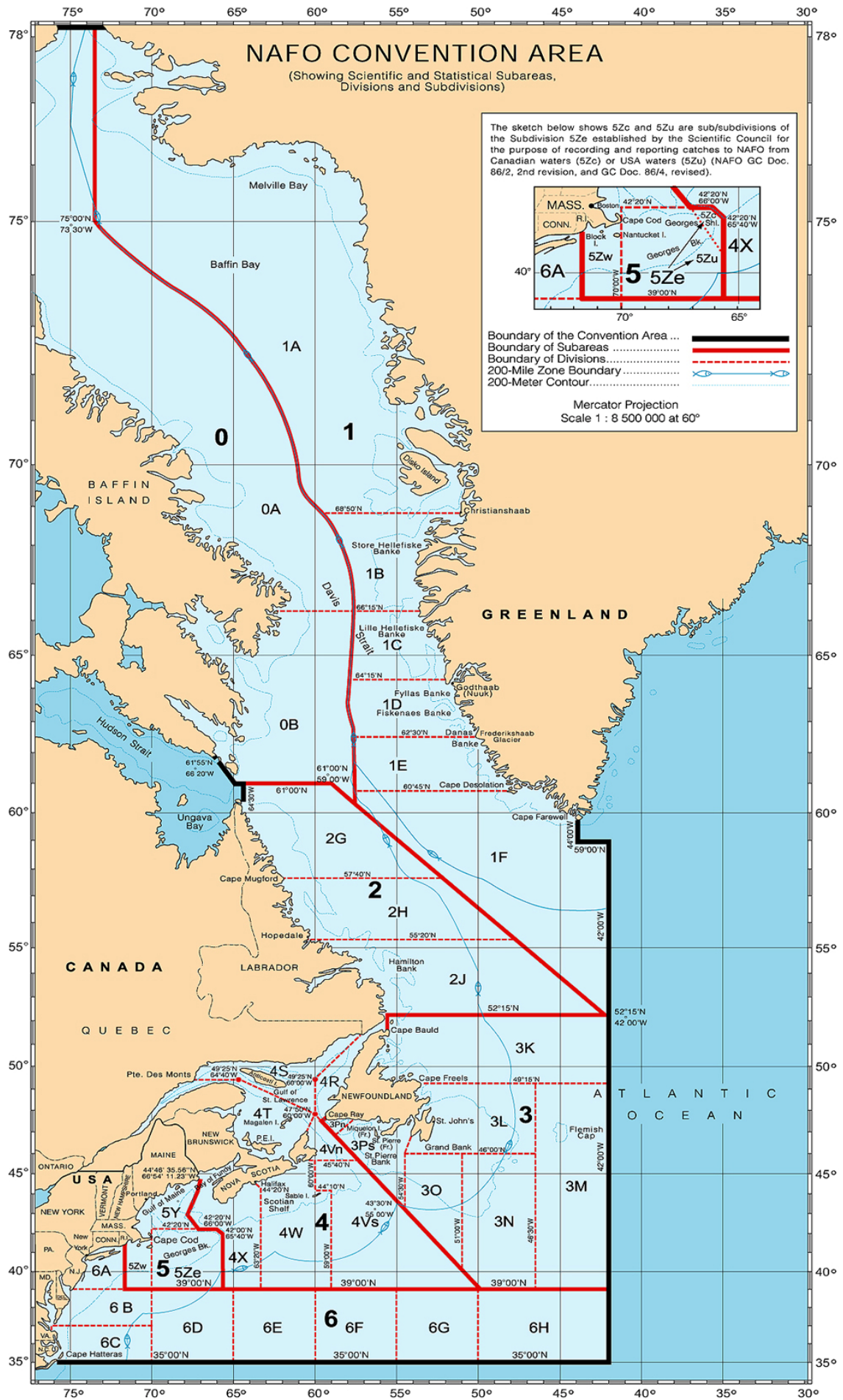


Figura I.3 Mapa del Área de la Convención de NAFO con sus divisiones estadísticas. Fuente: NAFO.

1.1.2 La pesquería de platija americana en la flota gallega e interés comercial para España y la UE.

El inicio de la pesca moderna del bacalao en Terranova por buques con base en Vigo tuvo lugar en 1925. Con el desarrollo de los buques factoría a partir de finales de los años 60 y principios de los 70 comenzó a desenvolverse la flota congeladora española de arrastre de fondo dirigida a la platija americana, denominada flota “platuxeira”, prácticamente toda ella con base en puertos gallegos (Vigo, Marín y Cangas). Desde su inicio contó con un número muy elevado de barcos, faenando principalmente en la Div. 3N del Gran Banco a profundidades inferiores a 200 m, aunque también en las Divs. 3M y 3L (Figura I.3).

En la segunda mitad de los años 80, las capturas de esta especie realizadas por la flota de la UE alcanzaron su máximo histórico con más de 18.10³ t anuales, reduciéndose a partir de 1990 a menos de 2000 t. La comparación entre las capturas obtenidas por las flotas de Canadá y las comunitarias (con España y Portugal como principales contribuyentes) muestra

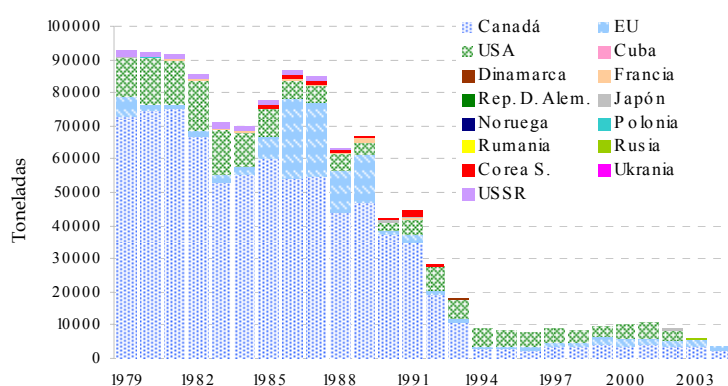


Figura I.4 Capturas de la platija americana. Fuente: Estadísticas de NAFO de capturas nominales (STATLANT 21).

el predominio de las primeras hasta mediados de los años 90 (Figura I.4; Pitt, 1973a). Posteriormente el esfuerzo pesquero dirigido decayó y, a partir de mediados de la década de los 90 se pescó como captura acompañante de otras especies objetivo, alcanzando de 200 a 800 t anuales en la pasada década (Tabla I.1 y Figura I.4). No obstante, en este último periodo las capturas reales posiblemente sean muy superiores a las declaradas. El

esfuerzo de la flota española en la Div. 3M también tuvo máximos anuales de 400 a 1 600 t en la segunda mitad de los años 80, pasando a unas 600 t en la década de los 90 y, entre 30 y 200 t en la década pasada. Prácticamente, en estos dos últimos periodos fue capturada como especie acompañante en otras pesquerías (Tabla I.1 y Figura I.4; Alpoim *et al.*, 2011). Los datos expuestos aparecen en la base de datos de las estadísticas de capturas nominales de NAFO (STATLANT21).

Tabla I.1 Capturas de la platija americana por la flota española en el área de NAFO. Periodo 1971 - 2007. Fuente: estadísticas NAFO de capturas nominales (STATLANT 21).

Capturas en t*10 ³ de 1971 a 1990																			
Área	1971	1972	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	Total
Div. 3L	0.3				0.2	0.01	0.1	0.1	0.2		0.1	0.7	0.5	2.6	5.2	1.2	2.9	0.1	14.0
Div. 3M		0.02	0.01	0.03	0.02	0.04	0.02	0.00	0.3	0.02	0.4	0.2	0.2	1.0	4.1	1.6	2.2	0.1	10.3
Div. 3N	0.1	0.01		0.04	0.04	0.03	0.02	0.1	0.6	0.4	1.5	0.9	4.4	9.0	7.5	7.8	7.9	0.2	40.7
Div. 3O	0.1				0.02	0.02	0.01	0.1				0.03	0.7	0.3	1.8	0.01	0.02	0.01	3.0
Total	0.4	0.02	0.01	0.1	0.3	0.1	0.1	0.3	1.1	0.4	2.0	1.9	5.7	12.9	18.6	10.6	13.1	0.4	68.0
Capturas en t*10 ³ de 1991 a 2007																			
Área	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Total	TOTAL 1971-2007
Div. 3L	0.6	0.3	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.1	0.1	0.04	4.3	18.3
Div. 3M	0.6	0.4	0.2	0.003	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.04	0.1	0.03	0.04	2.5	12.7
Div. 3N	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.6	0.5	0.7	0.8	0.6	0.3	0.4	0.3	0.2	0.3	0.3	6.1	46.7
Div. 3O				0.1	0.03	0.03	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.01	0.1	0.04	0.1	1.2	4.2
Total	1.4	0.8	0.4	0.4	0.6	0.7	1.0	1.1	1.5	1.4	1.2	0.8	0.9	0.5	0.5	0.4	0.5	14.0	82.0

1.1.3 Hipótesis general.

Debido al aislamiento reproductivo y las diferentes condiciones ambientales, los parámetros biológicos de las distintas poblaciones de peces de una misma especie presentan diferencias entre sí. Además, las respectivas tasas de explotación inciden también sobre la biología y la dinámica de cada población, induciendo adaptaciones que se manifiestan en las variaciones fenotípicas y, por lo tanto, en los valores de sus parámetros biológicos que interactúan entre sí. La pesca no es el único factor que afecta a las poblaciones pero, junto con las condiciones medioambientales, puede agudizar la caída o dificultar su recuperación. Es difícil atribuir un límite preciso en el efecto de cada factor, pero sí se conocen sus consecuencias en las comunidades de peces por el descenso de los niveles de reclutamiento, descenso de la talla media de los stocks explotados, descenso de la talla media por edad o pérdida de capturas en algunos niveles tróficos y de los predadores apicales (Pauly *et al.*, 2000; Rochet and Trenkel, 2003). Además, la actividad pesquera ejerce una presión evolutiva inducida sobre las poblaciones de peces, manifestándose en diferencias entre stocks y dentro de cada stock (Heino and Godø, 2002; Marteinsdóttir and Pardoe, 2008).

Los cambios habidos en las comunidades de peces reflejan una situación de sobreexplotación de más de la mitad de los stocks establecidos en el planeta según estadísticas de la FAO (FAO, 2007), y una consecuente pérdida de diversidad, a veces en un plazo relativamente corto (Smith, 1996). Los efectos de la pesca en la diversidad intra-stock inicialmente se manifiestan en la caída de la abundancia y los consiguientes cambios ecológicos en el nicho (reemplazamiento por otras especies, presas, etc.), iniciando una acción selectiva que afectaría a la composición y diversidad a nivel inter-stocks. Se han documentado cambios en el ciclo vital, y particularmente en la estructura de tallas y edades de la población desovante (Barot *et al.*, 2005; Dieckmann and Heino, 2007), reportándose una disminución de más de 3 años y unos 10 cm en especies del Atlántico norte (Marteinsdóttir *et al.*, 2005; Ottersen *et al.*, 2006).

La pérdida de individuos de mayor talla y edad ocasiona una disminución del éxito en la reproducción, desde el propio potencial reproductivo en número, calidad, duración de la puesta, supervivencia de los huevos y larvas, hasta la capacidad de resistencia a las condiciones medioambientales, así como, ocasiona cambios en la proporción de sexos y en el comportamiento y hábitos ecológicos (Trippel *et al.*, 1997; Marteinsdóttir *et al.*, 2005; Ottersen *et al.*, 2006). Sigue siendo complejo determinar si estos cambios tienen una base genética, pero hay evidencias de que no sólo afectarían a la demografía y estructura de la población, sino también inducirían cambios en la propia composición genética (Law, 2000; Kenchington, 2001; Law, 2001).

La platija americana es una especie de valor comercial reconocido. El colapso comercial de su pesquería en el Atlántico noroeste debido a la combinación de efectos ambientales y a la excesiva tasa de explotación puede haber causado cambios en sus parámetros eco-biológicos.

Dado que partimos de distintas unidades poblacionales, históricamente sometidas a distinta presión y actividad pesquera, y partiendo de parámetros y comportamientos poblacionales diferentes, es de prever que a lo largo de más de una década hayan evolucionado diferencialmente. Para conocer estos cambios recientes, se propone el estudio de la biología y ecología de varias poblaciones de platija americana (*Hippoglossoides platessoides*) en el Atlántico Norte en el periodo comprendido entre 1992 y 2010.

1.1.4 Objetivos.

El objetivo de este estudio es comparar las dinámicas eco-biológicas de las poblaciones de platija americana del Atlántico Noroeste tratadas como dos unidades de gestión o stocks independientes en el área de regulación de NAFO: el stock de 3LNO en el Gran Banco y el stock de 3M en Flemish Cap.

Dado que en la unidad de gestión que abarca el Gran Banco han sido documentadas diferencias entre las poblaciones que lo integran, además de desarrollarse bajo condiciones diferentes tanto ambientales como pesqueras, en este estudio los individuos que se distribuyen en la Div. 3L y los distribuidos en las Divs. 3NO serán analizados como poblaciones separadas. Para estudiar algunos aspectos, también será incluida en el análisis la población de la platija americana distribuida en Svalbard (Div. IIb, ICES), debido al interés que aporta la información sobre otra población perteneciente a un ecosistema muy diferenciado (Figura I.5).

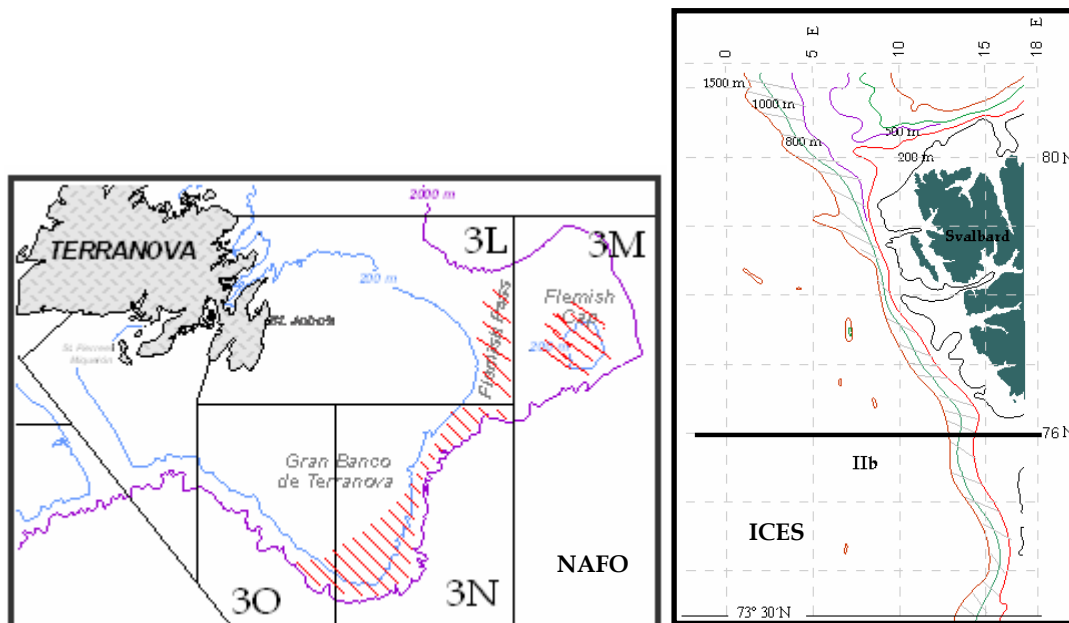


Figura I.5 Áreas del Atlántico Norte propuestas para el estudio de la platija americana. En los mapas aparecen las divisiones estadísticas en cada caso.

Aunque existen numerosos estudios sobre la platija americana, la mayoría fueron realizados hace bastantes años (Powles, 1965; Minet, 1974; Pitt, 1975; Zamarro, 1992a; Bowering and Brodie, 1994; Walsh, 1994; Walsh, 1996a), o bien tratan de algún aspecto muy concreto de su biología (Bagenal, 1955a; Bagenal, 1957; Pitt, 1966; Pitt, 1967a; Pitt, 1973b; Morgan, 1993; Morgan, 2001; Swain and Morgan, 2001), por lo que, después de décadas de intensa explotación, no se tiene una idea actualizada ni general de su ecología. En este estudio se pretende profundizar en el conocimiento de los cambios sufridos por esta especie, tratando conjuntamente distintos aspectos de su biología. Concretamente serán analizados y comparados el crecimiento, la biometría y la reproducción, así como características de su ecología como la dinámica trófica, el contenido energético de la dieta, la condición y la distribución en el período 1992-2010, todo ello para determinar y cuantificar los posibles cambios respecto a períodos anteriores.

1.2 LA ESPECIE.

La platija americana, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780) pertenece a la Familia Pleuronectidae. Las características comunes a este nivel taxonómico son: ojos en la cara derecha, margen preopercular libre, origen de la aleta dorsal anterior a los ojos y línea lateral igualmente desarrollada en las dos caras.

1.2.1 Taxonomía.

Clase	Actinopterygios (peces con aletas radiadas)
Orden	Pleuronectiformes
Familia	Pleuronectidae
Género	<i>Hippoglossoides</i> (Gottsche, 1835)
Especie	<i>Hippoglossoides platessoides</i>
Subespecie	<i>H. platessoides platessoides</i>
Subespecie	<i>H. platessoides limandoides</i>

1.2.2 Características morfológicas específicas y de las subespecies.

Las características taxonómicas de esta especie son: boca grande en posición terminal que llega hasta debajo de los ojos; el maxilar alcanza o sobrepasa la perpendicular del centro del ojo inferior; dentadura con igual desarrollo a ambos lados de los maxilares; preopérculo con el borde libre; branquiespinas largas y delgadas; línea lateral con apenas una inflexión en su parte anterior sobre la aleta pectoral con 85-97 escamas; la aleta dorsal nace sobre el ojo superior; aleta caudal homocerca con el borde posterior redondeado; escamas ctenoides (con el borde dentado); cara oculada marrón, grisácea o rojiza, a veces con muchos puntos oscuros; cara ciega blanca (Whitehead *et al.*, 1986).

Otras características merísticas son (Fahay, 1983):

- radios branquiostegales	8
- vértebras	13-14+32-35
- radios de la aleta dorsal	76-101
- radios de la aleta anal	60-79
- radios de la aleta pectoral	9-12
- radios de la aleta pélvica	6/6
- radios de la aleta caudal	18

Se conocen dos subespecies, diferenciándose taxonómicamente entre otros aspectos por (Norman, 1934):

- *Hippoglossoides platessoides platessoides* (Fabricius). Denominada como subespecie americana está distribuida en Groenlandia y el noroeste Atlántico; presenta de 90 a 97 escamas en la línea lateral y de 41 a 43 entre la línea lateral y la mitad posterior.
- *Hippoglossoides platessoides limandoides* (Bloch). Denominada como subespecie europea está distribuida en el Atlántico nordeste; presenta de 85 a 92 escamas en la línea lateral y de 25 a 40 entre la línea lateral y la mitad posterior.

La denominación inglesa canadiense o norteamericana de la platija americana es *American plaice*, mientras que en Europa se conoce como *long rough dab*.

1.2.3 Sinonimia.

Presenta los siguientes sinónimos:

- *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780): nombre aceptado y válido.
- *Hippoglossoides platessoides limandoides* (Bloch, 1787): sinónimo y no válido.
- *Hypoglossoides platessoides* (Fabricius, 1780): sinónimo y no válido
- *Pleuronectes limandoides* (Bloch, 1787): sinónimo y no válido.
- *Pleuronectes platessoides* (Fabricius, 1780): sinónimo y no válido.

1.3 DISTRIBUCIÓN.

La platija americana es un pleuronéctido que habita en ambos lados del Océano Atlántico (Figura I.6). En el noroeste se distribuye desde la Isla de Baffin, Bahía de Hudson, costa oeste de Groenlandia, costa de Labrador, sur de Hamilton Inlet, en los Grandes Bancos de Terranova, en el Golfo de St.

Lawrence, al oeste y sur del Cabo Cod, en el Golfo de Maine, llegando al sur hasta Montauk Point, NY (Figuras I.2 y I.3). En la parte atlántico-europea, nordeste atlántica y zona ártica se distribuye desde Groenlandia, Islandia y sur de Spitzbergen hasta el Mar del Norte y oeste del Mar Báltico, llegando al sur del Canal de la Mancha y por el suroeste en el Mar de Cyde y oeste de Escocia

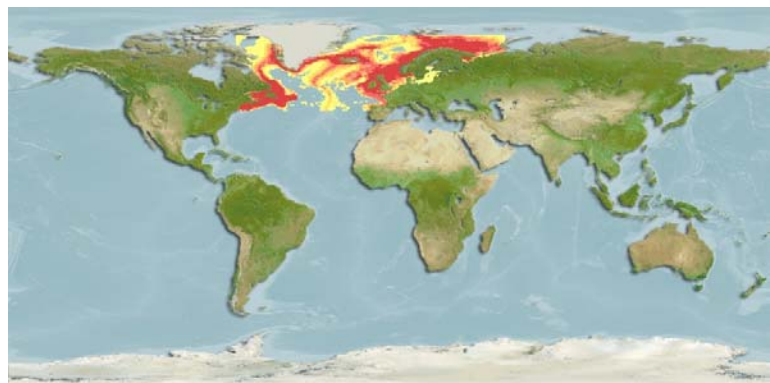


Figura I.6 Área de distribución de la platija americana. Fuente: Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2010. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (11/2010).

(Bagenal, 1955a, Fahay, 1983, Johnson, 2004; Figura I.2). El stock del Mar de Barents está distribuido en la ZEE de Noruega, Zona del Archipiélago de Svalbard, este del Mar de Barents hasta el Banco Goose, aguas de Rusia, y una parte en aguas internacionales entre las respectivas ZEEs (Walsh, 1996b; Figuras I.2).

1.3.1 El hábitat.

La ecología de una especie resulta de la interacción de factores físicos y biológicos que determinan su distribución espacial, cuyos cambios son consecuencia del comportamiento natural como respuesta a las variaciones en el medio y a la dinámica del ciclo vital regido principalmente por la alimentación y la reproducción. Contrariamente a la idea tradicional, la platija americana muestra gran variedad de hábitats y diferencias geográficas, incluso entre sexos, en cuanto a la asociación profundidad-tipo de sustrato-temperatura, con las correspondientes implicaciones en las características y parámetros biológicos (Walsh, 1996a; Stratoudakis *et al.*, 1997; Swain *et al.*, 1998; Johnson, 2004).

Esta especie vive sobre el fondo con una distribución asociada a la topografía, sedimento, sistema de corrientes y temperatura, en un amplio rango de profundidades. Tanto juveniles como adultos ocupan un amplio rango térmico y batimétrico con distribución semejante, pero la concentración y abundancia de cada una de estas dos fracciones de la población varía estacionalmente. Aun teniendo en cuenta la variabilidad geográfica, los juveniles se distribuyen preferentemente entre 11-400 m, en salinidades de 31-35 ppt (partes por mil = ‰ = g/l = ups) y temperaturas entre 2 y 16 °C. Los adultos habitan en temperaturas de -1.5 a 15 °C y salinidad de 31-35 ppt (Fahay, 1983), pero son más abundantes entre -0.5 y 2.5 °C en el oeste, y de -0.5 a 3 °C en el Mar de Barents (Walsh, 1996a; Johnson, 2004).

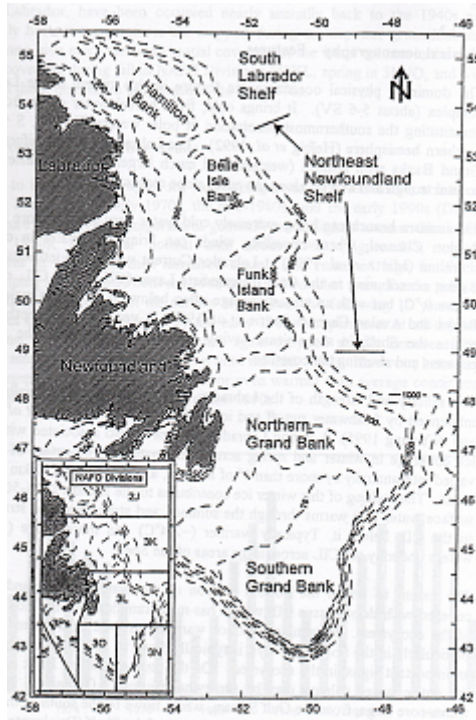


Fig. I.7 Área de distribución de la platija en el área de Labrador - Terranova. Fuente: Rice, 2002.

Se consideró que su distribución estaba restringida a aguas costeras poco profundas (Fahay, 1983); sin embargo, los adultos aparecen en un amplio rango de profundidad, desde 11 m hasta más de 1 000 m (Iglesias *et al.*, 1996; Walsh, 1996a; González and Paz, 2005). El área de Labrador-Terranova incluye de sur a norte al Gran Banco y los Bancos de la Isla Funk, Belle Isle y Hamilton, con profundidades desde menos de 30 m hasta más de 1 500 m en el margen de la plataforma continental (Figura I.7), muestra de la capacidad de adaptación batimétrica y euriterma de esta especie. En Flemish Cap se distribuye principalmente a menos de 600 m, y las mayores concentraciones se sitúan en profundidades superiores que en el Gran Banco. En el Mar de Barents se distribuye habitualmente también a menos 600 m, y se encuentra en mayor densidad entre 200 y 300 m (Walsh, 1996b).

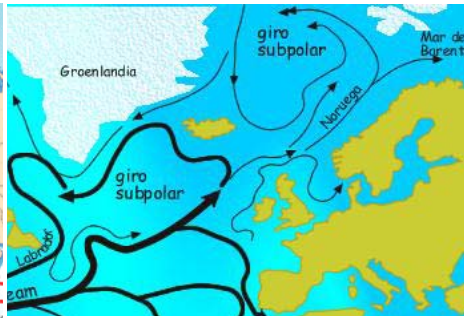
Su distribución y abundancia en ambos lados del Atlántico está asociada a áreas afectadas por frentes de temperatura, concretamente las Corrientes de Labrador y del Golfo en el oeste y al Frente Polar en el este, originando las mayores concentraciones en el Gran Banco en Labrador-Terranova (Bowering and Brodie, 1991) y en el Banco de Spitzbergen (ICES, Div. IIb) en el Mar de Barents (Walsh, 1996a).

Está considerada como una especie sedentaria que vive sobre el fondo o próximo a él (Pitt, 1969), pero también realiza movimientos para su alimentación y migraciones estacionales relacionadas con el desove. Los primeros son desplazamientos verticales durante ciertas horas del día para alimentarse (Zamarro, 1992a; Bruno *et al.*, 2000; González *et al.*, 2003; Johnson, 2004). Los movimientos estacionales, inducidos por la temperatura, son desplazamientos a aguas más profundas en invierno y a aguas someras en primavera para la puesta (Powles, 1965; Pitt, 1966; Walsh, 1996b; Johnson, 2004).

La temperatura se muestra como el principal regulador del hábitat y del comportamiento ecológico de esta especie, no sólo como factor físico limitante en el metabolismo y en las etapas del desarrollo, sino también por la relación con la disponibilidad de alimento, al estar las presas sometidas a limitaciones semejantes.

1.3.2 Condiciones físicas de las áreas de distribución.

La plataforma de Terranova-Labrador, con una profundidad en torno a 200 m, ocupa más de 209.10^3 millas cuadradas (Divs. 2GHJ y 3KLNOP), de las cuales más de 82.10^3 corresponden al Gran Banco (Divs. 3LNO; Bishop, 1994). Toda la plataforma está bajo la influencia de las masas de aguas atlánticas dominadas por la Corriente del Labrador, fría y de baja salinidad, que fluye hacia el sur alimentada por las aguas árticas. En dirección contraria



circulan las aguas cálidas de la Corriente del Golfo, que fluyen hacia el nordeste Atlántico pasando a lo largo del cantil sureste del Gran Banco (Figura I.8).

Figura I.8 Corrientes marinas del Océano Atlántico.

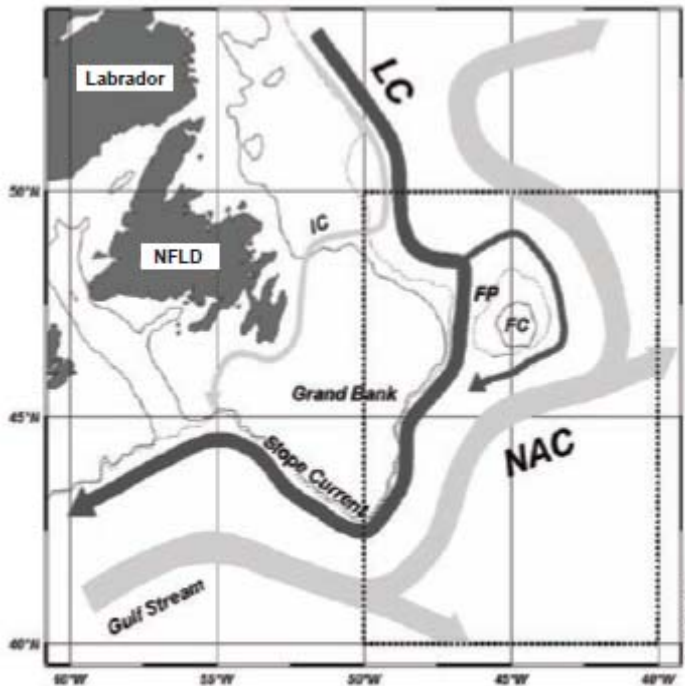


Figura I.9 Principales corrientes oceánicas en el área de Flemish Cap (FC), Flemish Pass (FP) y Gran Banco. Corriente de Labrador (LC), corriente costera (IC), Corriente del Atlántico Norte (NAC). Fuente: Stein (2007).

Flemish Cap es un banco aislado, centrado aproximadamente en 47°N y 45°W con profundidades mínimas de 126 m, y una extensión aproximada de 17.10^3 millas cuadradas (Bishop, 1994). Está situado al este del Gran Banco, separados por un talud con una profundidad en torno a 1 100 m. Las masas de aguas que lo rodean son una mezcla de la Corriente de Labrador y de la Corriente del Atlántico Norte, esta última cálida y de alta salinidad (Figura I.9). A pesar de ser un ecosistema aislado resulta altamente productivo con menos fluctuaciones abióticas estacionales e inter-anales que en otras zonas de Terranova (Konstantinov *et al.*, 1985; Maillet *et al.*, 2005; Stein, 2007).

En las aguas de la zona somera de la plataforma del Mar de Barents, con una profundidad media de 230 m, se produce la interacción de las aguas cálidas y salinas del Atlántico por el suroeste, con las frías del Ártico por el norte y nordeste que, al mezclarse, forman el Frente Polar (Figura I.8), sistema que afecta a varios bancos allí localizados. Las aguas atlánticas que no entran en el Mar de Barents fluyen hacia el norte a lo largo de la costa oeste de Spitzbergen (Walsh, 1996a).

1.4 ECOLOGÍA: CRECIMIENTO Y REPRODUCCIÓN.

La platija americana ha sido definida, de forma genérica, como una especie de crecimiento lento, maduración tardía, puesta en primavera-verano, fuerte respuesta stock-dependiente, gran variabilidad de reclutamiento y especialista en la alimentación (Johnson, 2004). A pesar de la amplia tolerancia térmica, cuando la temperatura es muy baja la intensidad de alimentación disminuye considerablemente (González *et al.*, 2006a) o incluso entran en inanición (Morgan, 1992).

Las poblaciones del noroeste Atlántico desarrollan un crecimiento superior, sobre todo las hembras que alcanzan tallas considerablemente mayores. En el área o franja geográfica comprendida entre el nordeste del Gran Banco y el Golfo de St. Lawrence, esta especie manifiesta mayor longevidad y talla máxima, y también mayor talla y edad de primera maduración a medida que se distribuyen hacia al sur; mientras, al norte o al sur de dicha franja geográfica estos rasgos biológicos tienden a disminuir. En la parte nordeste del Atlántico sucede lo contrario, la longevidad y talla se incrementan hacia el norte, y las tendencias de la talla y edad de primera maduración muestran similar gradiente, menores en la zona este y sur (Pitt, 1967a; Walsh, 1994, Walsh 1996a, Walsh 1996b).

Los aspectos que caracterizan su estrategia reproductiva son: iterópara (se reproduce más de una vez), gonocórica (sexos separados), sin dimorfismo sexual pero distinto crecimiento entre sexos; desarrollo embriogénico ovípara con fertilización externa sin cuidado parental; organización del ovario con desarrollo sincrónico por grupos de los ovocitos, con patrón de puesta en tandas y fecundidad determinada (Zamarro, 1992a, Junquera, 1996; Maddock and Burton, 1999; Murua and Saborido-Rey, 2003).

En Terranova-Labrador la puesta se realiza de primavera a verano con un máximo entre abril y junio dependiendo de la zona. El periodo más prolongado, de marzo a agosto, tiene lugar en el área del Gran Banco. Hacia el norte (Labrador y oeste de Groenlandia) el desove es estacionalmente más tardío, de mayo a julio aproximadamente, y hacia el sur del Gran Banco es más temprano, de marzo-abril hasta mayo-junio (Nevinsky and Serebryakov, 1973).

Las áreas de desove en el noroeste Atlántico suelen ser en fondos de 50 a 250 m con temperaturas entre 0 y 2.5 °C (Nevinsky and Serebryakov, 1973), y dichas áreas están determinadas por las corrientes hidrográficas y la temperatura, realizándose en zonas con condiciones estables que favorezcan la retención de los huevos y larvas. No hay migraciones o agregaciones, ni una zona concreta de desove, sino que se extiende por la plataforma (Powles, 1965; Pitt, 1966; Walsh, 1996a; Morgan, 2001). En el área del Mar de Barents presenta una estrategia diferente, realizando durante el invierno migraciones de puesta desde el este al oeste y a la parte central de Barents para desovar en primavera en la plataforma entre Lofoten y la Isla de Osos, y en las aguas costeras a lo largo del oeste y noroeste de la costa noruega. El movimiento de las masas de aguas de la Corriente Atlántica y la Costera Noruega, en dirección contraria, transporta las larvas a las zonas de distribución habitual de la especie (Walsh, 1996a; Walsh, 1996b; Johnson, 2004).

Las migraciones de puesta también forman parte del ciclo vital de la platija americana localizada en aguas poco profundas de Finmark (más al este del Mar de Barents, Figuras I.2 y I.10) donde en otoño e invierno se concentran los individuos maduros (Berestovsky and Matishov, 2001). Como consecuencia, la variabilidad del reclutamiento es mayor en el nordeste, por ser más dependiente de factores físicos como la temperatura y el sistema de

corrientes, así como de efectos densodependientes (predación, competencia, etc.) (Walsh, 1996a; Walsh, 1996b).

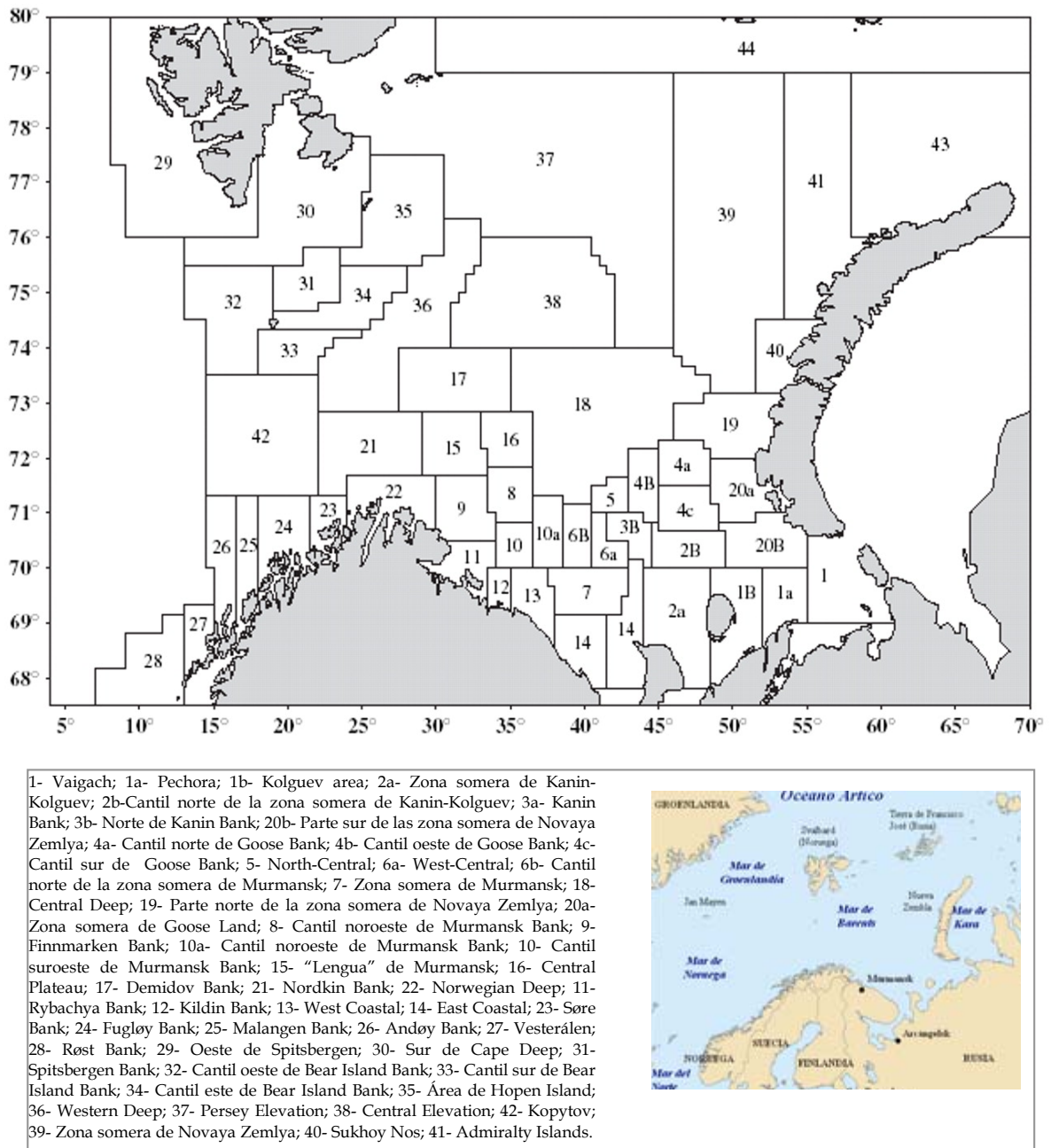


Figura I.10 Mapa de las áreas de pesca del Mar de Barents (ICES). Fuente: Orlova *et al.* (2005).

1.5 GESTIÓN DE LOS STOCKS.

1.5.1 Unidades de población.

En las evaluaciones y otros estudios necesarios para la gestión de los recursos explotados, se consideran unidades de población a aquellos grupos de peces que son tratados como unidades independientes, sin corresponder necesariamente a una unidad biológica o genética. El término stock, de uso extendido internacionalmente, es equivalente a unidad de

población para definir a las poblaciones de organismos marinos sometidas a explotación comercial.

El término stock en la investigación pesquera tradicionalmente describe un grupo, de delimitación más o menos arbitraria, de individuos que pertenecen a una especie de peces, bastante numeroso como para poder auto-reproducirse, relativamente homogéneo en su ciclo vital y demografía, y que ocupa una subárea dentro del rango geográfico de la especie (Hilborn and Walters, 1992). Los términos stock y población frecuentemente se intercambian aunque, a veces, confusamente. Una población puede ser una unidad reconocida por los taxónomos mientras un stock no lo es (Cushing, 1968). Sin embargo, independientemente del criterio para definir un stock particular (Waples and Gaggiotti, 2006), el concepto está esencialmente basado en la interacción entre una especie explotada y la gestión de esa explotación (Begg and Waldman 1999) y, por consiguiente, es fundamental para la investigación pesquera y la gestión de las pesquerías.

Los stocks como unidades de gestión normalmente están basados en límites geográficos, asumiendo la existencia de uno sólo dentro de cada unidad de gestión. Esta definición espacial pocas veces está basada en suficiente información sobre la estructura y características del mismo. Sin embargo existen estudios indicando que muchos stocks de peces comercialmente importantes como los del bacalao atlántico, el fletán (*Reinhardtius hippoglossoides*), el rodaballo (*Scophthalmus maximus*) o el arenque (*Clupea harengus*) están compuestos de unidades más pequeñas que varían en sus rasgos de condición, hábitos y, en algunos casos, incluso son genéticamente distintas (Ruzzante *et al.*, 1999; Salvanes *et al.*, 2004, Jónsdóttir *et al.*, 2006). En la platija americana, la variabilidad geográfica en los rasgos biológicos es un hecho conocido, sin embargo, atendiendo a la estructura genética poblacional parece haber escasa diferenciación genética entre poblaciones sugeridas como diferentes stocks, como fue observado en las distribuidas en el Golfo de St. Lawrence (NAFO, Div. 4R, 4S y 4T) e incluso comparadas éstas con la del Gran Banco de la Div. 3N (Stott *et al.*, 1992).

El mantenimiento de la diversidad genética entre los stocks, y dentro de ellos, es uno de los aspectos críticos de su conservación. Todos los principales acuerdos internacionales adoptados durante las últimas dos décadas sobre la gestión y dirección de las pesquerías, señalan la urgente necesidad de adoptar medidas para conseguir un enfoque de ecosistema de las pesquerías. Asegurar el mantenimiento y conservación genética de las especies y la biodiversidad del ecosistema son objetivos secundarios explícitos de la gestión basada en el enfoque de ecosistema (FAO, 2003).

1.5.2 Divisiones estadísticas de gestión y stocks de la platija americana.

En el noroeste Atlántico, la gestión le corresponde a la Organización de Pesquerías del Atlántico Noroeste (NAFO; Figuras I.2 y I.3), que evalúa dos stocks: el de las Divisiones 3LNO (Gran Banco) y el de la División 3M (Flemish Cap). Actualmente del primero realiza una evaluación cada dos años y del segundo cada tres años (NAFO, 2009).

También dentro del área NAFO hay otras poblaciones distribuidas en Terranova-Labrador, pero en la ZEE de Canadá: en la División 3K (nordeste de Terranova) y Subdivisión 2J (sur de Labrador). Igualmente dentro del área de esta convención se distribuyen otros stocks como el del Golfo de Maine/Georges Bank (Divs. 5YZ), el del norte de la plataforma de Scotian (Div. 4V), el del sur del Golfo de St. Lawrence (Div. 4T), el del Banco de St. Pierre (Div. 3P) y el del oeste de Groenlandia (Área 1).

En el nordeste Atlántico, su distribución está en el área asesorada por el Consejo Internacional de Exploración del Mar (International Commission for the Exploration of the Sea, ICES). La población que habitualmente se indica distribuida en el Mar de Barents, y que es considerada un único stock, propiamente comprende Mar de Barents (Div. I), Mar de Noruega (Div. IIa) y zona de Svalbard o Spitzbergen y la Isla de Osos (Div. IIb; Figuras I.2 y I.10). Dentro del área ICES también está la población distribuida en aguas de Islandia (Div. Va), en el Mar del Norte (Divs. IVa y IVb) y, Mar de Cyde y oeste de Escocia (Div. VIa; Figura I.2).

Además, se encontraron pequeñas unidades de stock en varias bahías y fiordos a lo largo de la costa de Noruega y de Rusia (Figura I.10), al igual que en el noroeste Atlántico, en Labrador y Terranova, cuya contribución al stock próximo de cada área es desconocida (Walsh, 1996a).

1.5.3 Evolución y situación actual.

En el Gran Banco (stock 3LNO) a mediados de la década de los años 60 fueron reportadas capturas próximas a las $100 \cdot 10^3$ t, que fueron disminuyendo hasta unas $40 \cdot 10^3$ t a mediados de los años 80. Sin pesca dirigida a esta especie desde 1994 y en moratoria desde 1995, actualmente se permite un límite de captura acompañante en otras pesquerías del 5% o

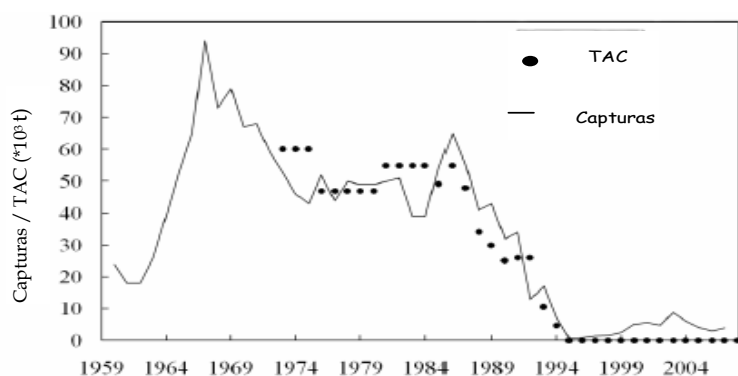


Figura I.11 Capturas históricas y TAC de la platija americana en el stock Divs. 3LNO (Gran Banco), NAFO. Fuente: Estadística NAFO (STACFIS).

1 250 kg. Sin embargo, sus capturas siguieron siendo elevadas hasta los últimos años, de 6 200 a 3 000 t en el periodo 2004 a 2009 (NAFO, 2010; Figuras I.1 y I.11), mayoritariamente debidas a un esfuerzo pesquero dirigido a ella o como captura acompañante en la pesquería de la limanda (*Limanda ferruginea*) por parte de la flota canadiense (NAFO, 2008). A pesar de ello, el stock muestra signos de recuperación (Figura I.11), como indican los resultados

de las dos campañas científicas españolas, publicados en los respectivos informes de campaña (González y Paz, 2009; Román, 2009; información de estos informes en *Parte II: 2.5*) y, cuyos datos son presentados en el Consejo Científico de NAFO (González-Troncoso *et al.*, 2009a; Román *et al.*, 2009).

El Consejo Científico en las evaluaciones realizadas en los años 2009 y 2010 indicó que el tamaño del stock 3LNO aumentó desde su nivel más bajo estimado en 1994-1995; sin embargo, permanece muy lejos del histórico medio (NAFO, 2008; NAFO, 2009; NAFO, 2010).

Las capturas en el stock de Flemish Cap (Div. 3M) incrementaron a mediados de los años 60, alcanzando un máximo que superó las 5 000 t en 1965, luego disminuyeron hasta algo más de 1 000 t en 1973. Su regulación comenzó en el año 1974, efectuándose capturas entre 600 t (en 1981) y 5 600 t (en 1987); posteriormente se redujeron a menos de 300 t en 1993, derivado del colapso del stock y también de la disminución del esfuerzo pesquero de la flota española en 1992 (Figura I.12).

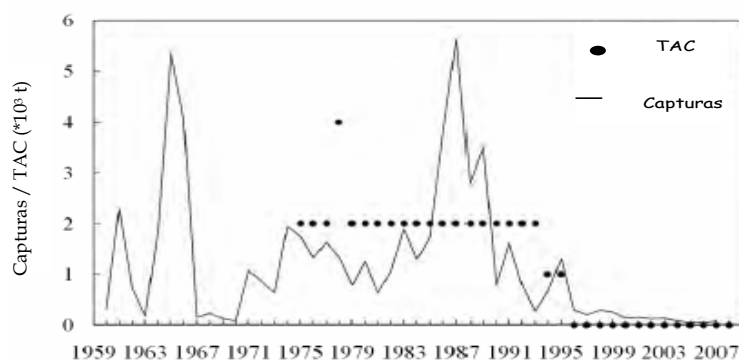


Figura I.12 Capturas históricas y TAC en el stock de NAFO Div. 3M (Flemish Cap). Fuente: Estadística NAFO (STACFIS).

En este stock ya se estableció un TAC (“total de capturas admisible”) desde 1979 a 1993 de 2000 t, acordando su reducción a 1000 en 1994 y 1995, y finalmente el establecimiento de moratoria a partir de 1995. En los últimos años sus capturas fueron en su mayoría como especie acompañante en las otras pesquerías, y estimadas en 76 t en el año 2007 (Figura I.12; NAFO, 2008).

La biomasa estimada de este stock en la campaña científica española muestra una caída continuada hasta niveles muy bajos, con signos mínimos de recuperación y sin entradas de fuertes clases anuales (Alpoim and Ávila, 2008; Casas and González-Troncoso, 2009; Alpoim *et al.*, 2011). El Consejo Científico de NAFO considera que tanto la biomasa total como la reproductora están en niveles muy bajos, y aunque se produjo un ligero incremento, no se puede considerar todavía como indicio de recuperación (NAFO, 2008; NAFO, 2009; NAFO, 2010).

Los datos anteriormente expuestos corresponden con las capturas estimadas por NAFO (STACFIS). Basándose en esta información, el Consejo Científico recomendó que permanezcan las moratorias sobre la pesca dirigida a esta especie en ambos stocks, así como desarrollar un plan de recuperación en el de las Divs. 3LNO con medidas específicas que permitan reducir significativamente los niveles de su captura como especie acompañante.

Las mayores abundancias y biomásas del stock del Mar de Barents se encuentran a lo largo del cantil de los principales bancos, sobre todo de Spitzbergen, canal de Storfjord, canal de la Isla de Osos y sur del cantil del Banco Great, siendo menos numerosa en el suroeste del Mar de Barents y a lo largo de la costa de Noruega y oeste de la costa de Svalbard (Figuras I.2 y I.10; Walsh, 1996b). La biomasa fue estimada entre $150 \cdot 10^3$ y $200 \cdot 10^3$ t, mostrando grandes fluctuaciones durante los años 80, a pesar de no haber una pesquería comercial dirigida a ella (Walsh, 1996a). Sin embargo, fueron reportadas capturas de 2000 a 6000 t anuales por parte de la flota rusa en los años 80, y casi 1000 t anuales acompañando a las especies objetivo en la flota arrastrera noruega, junto a posibles elevadas capturas descartadas en el mar por flotas de otros países (Walsh, 1996a). Berestovsky y Matishov (2001) indicaron que la mayor parte de este stock se distribuye en la zona norte y nordeste del Mar de Barents, pero sin disponer de datos precisos de la estructura del stock. Basándose en datos de muestreo en la parte oeste, estos autores también sugieren que la abundancia está sujeta a grandes fluctuaciones debidas a la elevada mortalidad pesquera ejercida en los últimos 20-30 años derivada de otras pesquerías, aunque otros estudios sugieren que últimamente la mortalidad por ambas causas puede ser relativamente baja.

Parte II

MATERIAL Y MÉTODOS

2 EL MUESTREO.

Los datos aquí expuestos y analizados para el estudio de la platija americana fueron obtenidos por el Programa de Pesquerías Lejanas del Instituto Español de Oceanografía (IEO) en el área del Atlántico Norte a partir de dos fuentes principales: los buques congeladores de arrastre de fondo que realizan campañas comerciales en pesquerías establecidas o en

Tabla II.1 Relación de campañas comerciales donde se realizaron muestreos o recogida de muestras biológicas de platija americana.

Arte/Especie objetivo	Div.	Fechas	Año	Área
Arrastre/Fletán Negro	3L	Enero, Diciembre	2001	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	Abril-Mayo	2002	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	Junio	2003	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	Marzo-Mayo, Oct.-Dic.	2004	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	En.-Febr., Abril-Mayo	2005	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	Enero-Marzo	2006	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3L	Marzo-Abril	2007	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3O	Julio	2002	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3O	Sept.-Nov.	2005	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3O	Jun.-Jul., Oct.	2007	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3O	Noviembre	2009	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Jul., Oct.-Dic.	2001	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Sept.-Nov.	2002	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Abril, Sept.-Dic.	2004	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Agosto-Dic.	2005	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Jun.-Agosto	2006	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Jul.-Nov.	2007	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Sept-Dic.	2008	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Sept.-Nov.-Dic.	2009	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3N	Sept-Nov.	2010	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3M	Abril	2004	NAFO
Arrastre/Fletán Negro	3M	En.-Feb.	2005	NAFO
Arrastre de fondo/Platija (APPE ¹)	IIb	Junio-Julio	1995	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Mayo-Julio	2002	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Junio-Julio	2003	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Junio	2005	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Mayo-Junio	2006	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Mayo-Junio	2007	ICES
Arrastre en pareja/Bacalao	IIb	Mayo-Junio	2008	ICES

(1) APPE: Acción Piloto de Pesca Experimental dirigida a la platija americana

Acciones Piloto de Pesca Experimental (Tabla II.1); y las campañas científicas realizadas por el propio Programa de Pesquerías Lejanas (Tabla II.2, e información ampliada en el apartado 2.2), con la colaboración de la UE (Unión Europea), la Secretaría General del Mar (SGM) del Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino (anteriormente la Secretaría General de Pesca Marítima, SGPM) y, en alguna de ellas, con la participación de otros organismos nacionales e internacionales como el Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), el Instituto Tecnológico Pesquero y Alimentario del País Vasco (AZTI-Tecnalia) y el Instituto Nacional de Investigaçã Agrária e das Pescas de Portugal (INIAP/IPIMAR).

El periodo general analizado va desde 1992 hasta 2010, aunque en algunos estudios concretos no se trabajó

con el periodo completo, ni se dispuso de igual cobertura de muestreo anual y estacional en todas las áreas. A pesar de esta limitación, que debe ser tenida en cuenta en los resultados obtenidos, se ha optado por el tratamiento de todos los datos disponibles, dado el valor de la información aportada.

2.1 LA PESCA COMERCIAL COMO FUENTE DE DATOS.

Las pesquerías comerciales son una importante fuente de obtención de datos mediante las tareas de muestreo de los observadores científicos para el IEO, a bordo de buques pesqueros españoles. En este caso, en la flota congeladora de arrastre de fondo que faena en el Atlántico noroeste en el área de regulación de NAFO (*Parte I: Figuras I.2 y I.3*) cuya principal pesquería está dirigida actualmente al fletán negro, aunque también hay otras pesquerías como la de raya (*Amblyraja radiata*) y la de camarón boreal; y en la flota que faena en el Atlántico nordeste en Svalbard (Área ICES; *Parte I: Figura I.2*) en la pesquería del bacalao (Tabla II.1).

Las tareas de recogida de datos y muestreo a bordo en estos buques se dividen fundamentalmente en dos partes; una es registrar los datos de las características de las pescas, la otra es la propia realización de los muestreos y recogida de muestras biológicas.

Tabla II.2 Campañas científicas donde se realizaron muestreos o recogida de muestras biológicas de platija americana.

Campaña ⁽¹⁾	Año	Fechas	Buque ⁽²⁾	Arte de arrastre de fondo ⁽³⁾	Área	División			
Platixa (denominada también Campaña de la UE-España en las Divs. 3NO-Gran Banco)	1995	18 - 29 Mayo	B/C Playa de Mendiña	Pedreira	sur del Gran Banco	3NO (NAFO)			
	1996	07 -23 Mayo							
	1997	26 Abril - 17 Mayo							
	1998	06 - 26 Mayo							
	1999	07 - 26 Mayo							
	2000	07 - 28 Mayo							
	2001	03 - 24 Mayo							
	calibración buques ⁽⁴⁾						2001	B/O Vizconde de Eza	Campelen
		2002					29 Abril - 19 Mayo		
		2003					11 Mayo - 02 Junio		
	2004	06 - 24 Junio							
	2005	10 - 29 Junio							
	2006	07 - 27 Junio	B/O Vizconde de Eza	Campelen					
	2007	29 Mayo - 19 Junio							
	2008	27 Mayo - 16 Junio							
	2009	24 Mayo - 18 Junio							
	2010	22 Mayo - 18 Junio							
Fletán Negro - 3L (denominada también Campaña de la UE-España en la Div. 3L)	2003	02 - 29 Junio	B/O Vizconde de Eza	Campelen	nordeste del Gran Banco	3L (NAFO)			
	2004	07 - 15 Agosto							
	2006	31 Julio - 18 Agosto							
	2007	23 Julio - 11 Agosto							
	2008	24 Julio - 11 Agosto							
	2009	24 Julio - 13 Agosto							
2010	22 Julio - 12 Agosto								
Flemish Cap (también denominada Campaña de la UE en la Div. 3M-Flemish Cap)	1992	29 Junio - 18 Julio	B/O Cornide de Saavedra	Lofoten	Flemish Cap	3M (NAFO)			
	1993	23 Junio - 8 Julio							
	1994	06 - 23 Julio							
	1995	02 - 19 Julio							
	1996	28 Junio - 14 Julio							
	1997	16 Julio - 01 Agosto							
	1998	17 Julio - 02 Agosto							
	1999	02 - 20 Julio							
	2000	10 - 28 Julio							
	2001	03 - 20 Julio							
	2002	30 Junio - 17 Julio							
	2003	07 Junio - 17 Junio							
	2004	23 Julio - 02 Agosto							
	calibración buques ⁽⁵⁾						2003	02 Junio -02 Julio	
calibración buques ⁽⁵⁾		2004	25 Junio - 02 Agosto						
	2005	01 Julio - 21 Agosto							
	2006	01 - 26 Julio	B/O Vizconde de Eza	Lofoten					
	2007	23 Junio - 19 Julio							
	2008	23 Junio -19 Julio							
Fletán Ártico	1997	30 Sept. - 25 Oct.	B/ C Playa de Sartaxens	Pedreira	Svalbard	IIb (ICES)			
	1998	02 - 22 Octubre							
	1999	06 - 26 Octubre	B/ C Puente Pereiras IV						
	2000	05 - 26 Octubre							
	2001	03 - 26 Octubre							
	2002	05 - 27 Octubre							
	2003	04 - 26 Octubre	B/C Garoya Segundo						
	2004	02 - 25 Octubre							
2005	03 - 26 Octubre								

(1) Casas and González-Troncoso (2009), González-Troncoso *et al.* (2009a), Román *et al.* (2009); (2) B/O (Buque oceanográfico), B/C (Buque comercial); (3) McCallum and Walsh (1994); (4) Paz *et al.* (2002); (5) González-Troncoso and Casas (2005), Alpoin *et al.* (2011). Información de las campañas en el apartado 2.5 y en las publicaciones anuales realizadas en Documentos Científicos del Consejo de NAFO (Scientific Council Research Documents, SCR) indicados en el apartado 2.10.1 en la Tabla II.24.

2.1.1 Circunstancias del muestreo a bordo.

El protocolo de muestreo se realiza en función de la especie objetivo y de las especies acompañantes más abundantes u otras no tan abundantes pero de interés comercial o

biológico, intentando realizar una cobertura temporal (por mes) y espacial (por división estadística del organismo que regula la zona), mediante un diseño de muestreo anual con presencia de observadores. Aun así, el muestreo está sometido a las posibilidades de embarque, lo cual limita su cobertura espacial y estacional.

Las pescas en estos buques se realizan en puntos cuyo conocimiento previo o experiencia favorece la posibilidad de obtener máximos rendimientos. Esta práctica restringe y sesga la cobertura geográfica; por otro lado, a bordo de un buque comercial, el muestreo está supeditado a una serie de limitaciones: espacio, material, tiempo, manipulación, especies, selectividad de tallas, etc. El protocolo de muestreo y toma de muestras biológicas se detalla más adelante en el apartado 2.3.

2.2 LAS CAMPAÑAS CIENTÍFICAS DE PESCA COMO FUENTE DE DATOS.

Todas las campañas científicas consideradas fueron de arrastre de fondo, realizadas con distintos tipos de artes dependiendo del buque utilizado y la serie temporal (Tabla II.2). El diseño del plan de campaña se basó siempre en un muestreo aleatorio estratificado por profundidad, es decir, un número determinado de pescas aleatorias por estrato de profundidad cubriendo toda el área a prospectar (Doubleday, 1981; Bishop, 1994).

A bordo se realiza la separación de la captura por especies, o por taxones mayores en algunos grupos de invertebrados. Posteriormente se realiza el pesaje y, también el recuento del número de individuos en el caso de aquellos grupos a los que no se realizan muestreos de distribución de tallas o relación talla-peso. En cada lance, de la mayoría de las especies de peces se realizan muestreos de distribución de tallas de su captura total o mediante una submuestra aleatoria y representativa; también se realizan muestreos biológicos de numerosas especies.

2.2.1 Periodo y áreas de muestreo incluidos en el estudio.

Las campañas científicas incluidas en este estudio se desarrollaron en el noroeste y nordeste Atlántico (*Parte I: Figura I.5*) abarcando el periodo general de 1992 a 2010, aunque cada una de ellas cuenta con una serie de distinta duración (Tabla II.2). El área prospectada y la denominación de estas campañas se indican a continuación:

- Campaña Científico-Pesquera *Platuxa* (o Campaña de la UE-España en las Divs. 3NO, NAFO) en el sur del Gran Banco de Terranova en primavera-verano desde 1995 hasta 2010. Está cofinanciada por la UE y la administración española y llevada a cabo por el Instituto Español de Oceanografía (IEO).
- Campaña Científico-Pesquera *Fletán Negro-3L* (o Campaña de la UE-España en la Div. 3L, NAFO) en el nordeste del Gran Banco en verano desde 2003 hasta 2010. Está cofinanciada por la UE y la administración española y llevada a cabo por el IEO.
- Campaña Científico-Pesquera *Flemish Cap* (o Campaña de la UE de verano en la Div. 3M de NAFO) en el banco de Flemish Cap en verano. Serie iniciada en 1988, aunque en este estudio el periodo utilizado fue desde 1992 hasta 2008. Está cofinanciada por la UE y la administración española, y en la que participan el IEO, el Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC) y el Instituto Nacional de InvestigaçãO Agrária e das Pescas de

Portugal (INIAP/IPIMAR), y también hasta el año 2008 contó con la participación del Instituto Tecnológico Pesquero y Alimentario del País Vasco (AZTI-Tecnalia).

- Campaña Científico-Pesquera *Fletán Ártico* en el talud del Archipiélago de Svalbard (ICES, Div. IIb) en otoño desde 1997 hasta 2005. Financiada por la administración española y llevada a cabo por el IEO.

2.3 EL MUESTREO Y RECOGIDA DE MUESTRAS.

Aunque las características de las campañas comerciales y científicas son muy diferentes, el protocolo de recogida de datos, realización de muestreos y toma de muestras es similar en ambos casos, pudiendo considerarse común para ambas fuentes de datos. En el Anexo I figuran los modelos de estadillos utilizados para registro.

2.3.1 Datos de situación y de capturas.

Algunos de los datos registrados de cada pesca son: fecha, posición, profundidad, hora de largada y virada, características del arte, temperatura, etc.

En cuanto a los datos de las capturas, en la campaña científica es registrada la “pesada real” para cada una de las especies. En la campaña comercial las capturas son obtenidas mediante conversión del peso de la captura retenida a peso vivo, sumándole la captura descartada obtenida por estimación. Los estadillos empleados se muestran en el Anexo I, Figuras 1-4.

2.3.2 El muestreo.

Fundamentalmente hay dos tipos: muestreos de distribución de tallas y muestreos biológicos. Asociado a estos últimos se realiza la recogida de las muestras biológicas.

2.3.2.1 Muestreos de tallas.

La talla registrada de la mayoría de las especies, y concretamente de la platija americana, es la medida de la longitud total (LT) al cm inferior. Hay otras especies que se mencionan en este estudio y son medidas de forma diferente como: los granaderos (*Macrourus berglax*, *Coryphaenoides rupestris* y *Nezumia bairdii*) medidos en su longitud hasta la aleta preanal (LAP) al $\frac{1}{2}$ cm inferior, y el camarón boreal midiendo la longitud del cefalotórax (LCF) al mm inferior. Las herramientas de medición son los ictiómetros o bien calibres digitales. En cada muestreo, dependiendo del rango de tallas de la especie, se mide, diferenciando los sexos, una submuestra de 100 a 200 individuos tomados aleatoriamente. Los diferentes modelos de estadillos para registro de estos datos se muestran en Anexo I, Figuras 5-7.

2.3.2.2 Muestreos biológicos.

Se realizan seleccionando la muestra estratificada por talla y sexo. Los datos recogidos de cada individuo son: talla, sexo, estado de madurez macroscópica, peso vivo (g), peso eviscerado (g) y grado de repleción estomacal en una escala de cuatro puntos (vacío, parcialmente lleno, totalmente lleno o evaginado). En este estudio sólo fueron utilizados los datos de la madurez macroscópica en los machos en puesta en *Parte V: 5.2.4*. El formato del estadillo utilizado se muestra en Anexo I, Figura 8.

Cuando no se tomó el peso vivo del pez, normalmente por estrategia de muestreo, fue calculado posteriormente de acuerdo a la relación talla-peso a partir de los datos disponibles de la misma campaña o de otra atendiendo a requisitos temporales y geográficos. Este método se aplicó a muestreos de alimentación de algunas de las campañas científicas de Flemish Cap y a uno de los muestreos del estudio del patrón alimenticio diario (*Parte IV*).

2.3.2.3 Recogida de otolitos.

La recogida de los otolitos *sagitta* sigue un diseño estratificado con el fin de disponer de tres (pares) por cada cm de talla y sexo en las campañas científicas, además de por división estadística y mes en el caso de las campañas comerciales. Tras el corte y extracción, se procede a su limpieza para después ser guardados en sobres diseñados para tal fin, en los que se anotan los datos de referencia: campaña, barco, fecha, lance, talla, sexo, madurez macroscópica y peso vivo del pez.

2.3.2.4 Recogida de gónadas.

La recogida de gónadas se realiza con el mismo diseño estratificado que en el caso de los otolitos, con el fin de obtener cuatro o cinco gónadas (y sus correspondientes otolitos) de ejemplares hembras por cada cm de talla, de individuos >20 cm en el caso de la platija americana. Su conservación / fijación individual se realiza en formaldehído tamponado al 4%, preparado con 60 g de fosfato de sodio dibásico (HPO_4Na_2), 40 g de fosfato de sodio monobásico ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) y 1 litro de formaldehído al 35-40% en 9 litros de agua. Los ovarios, guardados en bolsas de plástico etiquetadas con los mismos datos que en la recogida de otolitos, son depositados en esta disolución inmediatamente tras su extracción.

2.3.2.5 Muestreo o recogida de contenidos estomacales.

Este tipo de muestreo en las campañas científicas es realizado de forma habitual a una veintena de especies, cuyos datos son utilizados aquí en el estudio de la estructura trófica de las comunidades, el solapamiento y la competencia entre especies.

El protocolo está definido siguiendo un muestreo aleatorio y estratificado por sexo y rango de talla con el fin de minimizar la influencia de la talla en los resultados. Se establecieron grupos de talla de 10 cm (0-9, 10-19, 20-29, 30-39 cm, etc.) para todas las especies incluida la platija americana, a excepción de los granaderos con grupos de 5 cm (0-4.5, 5-9.5, 10-14.5 cm, etc.). En las campañas científicas se recogen un mínimo de 50 individuos de cada sexo y rango de talla; y en las campañas comerciales, la recogida se hace mensualmente por

división estadística del área geográfica. No siempre fue posible completar la colección prevista, sobre todo en estas últimas campañas.

Los registros anotados de cada predador son similares a los recogidos en los muestreos biológicos (talla, sexo, madurez macroscópica y peso vivo). El modelo de estadillo empleado se muestra en el Anexo I, Figura 9. Los individuos con el estómago evaginado son descartados, y aquellos con el estómago regurgitado son tenidos en cuenta para los cálculos de la intensidad alimenticia, pero no para el análisis de la composición específica de presas. Para discernir con mayor seguridad si se trata de regurgitación o carencia de presas en el estómago, se inspecciona la cavidad bucal y el esófago. Con la misma finalidad, también se visualiza y anota el tamaño y el color de la vesícula biliar, donde en los periodos entre digestiones se almacena la bilis, líquido de color amarillo verdoso. Con el estímulo de la digestión se promueve que la vesícula descargue su contenido, por lo tanto, menor volumen y tonalidad más clara son indicativos de ingesta reciente.

En los buques comerciales, una vez extraídos los estómagos, son guardados individualmente en bolsas etiquetadas y conservados mediante congelación. Posteriormente, los contenidos estomacales son analizados en el laboratorio del Centro Oceanográfico de Vigo (IEO). Tras descongelar la muestra, el procedimiento es disponerla sobre papel secante para eliminar el líquido y realizar la separación e identificación de las diferentes presas al nivel taxonómico más bajo posible. Seguidamente los componentes son pesados con una báscula de precisión al miligramo, y se realiza el recuento del número, y se anota el estado de digestión en que se encuentra cada componente alimenticio, utilizando una escala de tres puntos: fresco, semi-digerido y totalmente digerido.

En las campañas científicas, el análisis de los contenidos es realizado a bordo, excepto en *Platuxa* en los años 1997 y 1998 (muestreos para el estudio del patrón alimenticio diario), en las cuales se procedió igual que en las campañas comerciales. La metodología de análisis a bordo es similar; la diferencia radica en la separación de los contenidos estomacales en “fresco” y, dado que a bordo las pesadas de pequeñas cantidades conlleva considerable error por la oscilación y falta de precisión de las básculas, en vez de pesaje se mide el volumen (cc) del contenido estomacal total de cada individuo utilizando un trofómetro (Olaso, 1990), y luego es asignado un porcentaje a cada presa presente. El volumen es transformado en peso (g) mediante la aplicación informática utilizada por el Programa Pesquerías Lejanas para base de datos y estudio de relaciones tróficas. La relación obtenida experimentalmente entre la medida volumétrica del trofómetro (Tf) y el peso (P) viene dada por la siguiente recta de regresión (Olaso, 1990):

$$P = - 0.143303 + 0.945629 * Tf$$

Para el análisis en el presente estudio, cuando se trabaja con la variable “profundidad”, normalmente fueron considerados intervalos de 100 m (0-99 m, 100-199 m, 200-299 m,...).

2.4 PARTICIPACIÓN PERSONAL EN LAS CAMPAÑAS.

A continuación se muestra la relación de campañas comerciales y científicas relacionadas con este estudio en las que participó la autora (Tabla II.3). Estos embarques suponen haber conocido activamente las pesquerías comerciales del fletán negro y la platija americana en el Atlántico noroeste, además de la metodología desarrollada en el muestreo

tanto en las campañas comerciales como científicas. En total suman 994 días de embarque iniciado en el año 1991, además de 284 días más de embarque en otras pesquerías o actividades ya no relacionadas con la especie objeto de esta tesis.

Tabla II.3 Campañas comerciales y científicas relacionadas con este estudio y las pesquerías del Atlántico norte, con participación personal.

Campaña	Año	Fechas	Días	Buque
Campañas comerciales	Flota Fletanera	1991	02 Sept. - 31 Dic.	120 B/C Playa de Galicia
		1992	13 Feb. - 07 Julio	145 B/C Estai
	Flota Platuxeira	1993	01 Marzo - 08 Agosto	161 B/C Área Cova
		Acción Piloto en el Mar de Barents	1996	22 Febr. - 30 Junio
Campañas científicas	Platuxa	1997	26 Abril - 17 Mayo	22 B/C Playa de Menduiña
		1998	06 - 26 Mayo	22 B/C Playa de Menduiña
		2001	05 - 23 Mayo (calibración)	19 B/O Vizconde de Eza
		2003	11 Mayo - 02 Junio	23 B/O Vizconde de Eza
		2004	06 - 24 Junio	19 B/O Vizconde de Eza
		2005	10 - 29 Junio	20 B/O Vizconde de Eza
		2006	07 - 27 Junio	21 B/O Vizconde de Eza
		2007	29 Mayo - 19 Junio	22 B/O Vizconde de Eza
		2008	27 Mayo - 16 Junio	21 B/O Vizconde de Eza
		2009	24 Mayo - 18 Junio	26 B/O Vizconde de Eza
	Fletán Negro - 3L	2010	22 Mayo - 18 Junio	28 B/O Vizconde de Eza
		2006	31 Julio - 18 Agosto	19 B/O Vizconde de Eza
		2007	23 Julio - 11 Agosto	20 B/O Vizconde de Eza
	Flemish Cap	2008	24 Julio - 11 Agosto	19 B/O Vizconde de Eza
		2000	10 - 28 Julio	19 B/O Cornide de Saavedra
		2003	07 Junio - 17 Junio (calibración)	10 B/O Cornide de Saavedra
	Fletán Ártico	2004	23 Julio - 02 Agosto (calibración)	10 B/O Vizconde de Eza
		1997	30 Sept. - 25 Oct.	26 B/C Playa de Sartaxens
		2003	04 - 26 Octubre	23 B/C Garoya Segundo
		2004	02 - 25 Octubre	25 B/C Garoya Segundo
2005		03 - 26 Octubre	24 B/C Garoya Segundo	

2.5 OTRAS FUENTES DE DATOS.

1. Resultados de las campañas publicados en los respectivos Informes, ordenados cronológicamente.

1.1 Serie de la Campaña científica *Flemish Cap*.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1992. 63pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1993. 1 Anexo, 64pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1994. 3 Anexos, 65pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1995. 2 Anexos, 67pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1996. 3 Anexos, 92pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Ávila de Melo, A.; F. Saborido y A. Vázquez. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1997. 3 Anexos, 88pp. Jefe de Campaña: Antonio Ávila de Melo. Instituto Nacional de InvestigaçãO Agrária e das Pescas de Portugal, IPIMAR.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1998. 3 Anexos, 89pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera *Flemish Cap* 1999. 3 Anexos, 123pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.

- Saborido, F. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2000 (preliminar). 108 pp. Jefe de Campaña: Francisco Saborido Rey. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.
- Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2001. 91pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.
- Saborido, F. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2002 (preliminar). 108 pp. Jefe de Campaña: Francisco Saborido Rey. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.
- Casas, J. M. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2003. 136 pp. Jefe de Campaña: José Miguel Casas Sánchez. Programa de Pesquerías Lejanas, Centro Oceanográfico de Vigo, IEO.
- Casas, J. M. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2004. 105 pp. Jefe de Campaña: José Miguel Casas Sánchez. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Casas, J. M. y D. González. Resultados de la calibración B/O Vizconde de Eza - B/O Cornide de Saavedra en la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2003-2004. 63 pp. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Casas, J. M. y F. Saborido. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2005. 109 pp. Jefes de Campaña: Francisco Saborido Rey y José Miguel Casas Sánchez. Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC) y C.O. de Vigo (IEO).
- Casas, J. M. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2006. 103 pp. Jefe de Campaña: José Miguel Casas Sánchez. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2007. 82pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.
- Casas, J. M. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2008. 124 pp. Jefe de Campaña: José Miguel Casas Sánchez. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Vázquez, A. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2009 (preliminar). 70 pp. Jefe de Campaña: Antonio Vázquez Rodríguez. Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC.
- Casas, J. M. Informe de la Campaña de investigación pesquera Flemish Cap 2010 (preliminar). 96 pp. Jefe de Campaña: José Miguel Casas Sánchez. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.

1.2 Serie de la Campaña científica *Platuxa*.

- Paz, X. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 1995 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 3 Anexos. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 1996 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 1997 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Durán, P. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 1998 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Pablo Durán. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X. y P. Durán. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 1999 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 1 Anexo. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y P. Durán. Informe de resultados de la Campaña *Platuxa* 2000 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 1 Anexo. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.

- Durán, P.; E. Román y X. Paz. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2001 en la Zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). B/C Playa de Mendiña. 1 Anexo. Jefe de Campaña: Pablo Durán. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y P. Durán. Informe de resultados de la Campaña Calibración Platuxa 2001 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 1 Anexo. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y P. Durán. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2002 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González y E. Román. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2003 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y C. González. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2004 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y C. González. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2005 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González y E. Román. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2006 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, Centro Oceanográfico de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González y R. Martínez-Escauriaza. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2007 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- González, C. y X. Paz. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2008. Zona de Regulación de NAFO (Div. 3NO). 4 Anexos, 110 pp. Jefa de Campaña: M^a Concepción González Iglesias. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- González, C. y X. Paz. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2009. Zona de Regulación de NAFO (Div. 3NO). 3 Anexos, 115 pp. Jefa de Campaña: M^a Concepción González Iglesias. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- González, C. y X. Paz. Informe de resultados de la Campaña Platuxa 2010. Zona de Regulación de NAFO (Div. 3NO). 5 Anexos, 132 pp. Jefa de Campaña: M^a Concepción González Iglesias. Programa de Pesquerías Lejanas, Centro Oceanográfico de Vigo, IEO.

1.3 Serie de la Campaña científica *Fletán Negro-3L*.

- Román, E. y C. González. Campañas de Investigación Fletán Negro 3L en el Área de Regulación de la NAFO, División 3L: 2006 – 2007. 5 Anexos, 132 pp. Jefa de Campaña: Esther Román Marcote. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Román, E. Campaña de Investigación Fletán Negro 3L en el Área de Regulación de la NAFO, División 3L: 2008. 4 Anexos, 68 pp. Jefa de Campaña: Esther Román Marcote. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Román, E. Campaña de Investigación Fletán Negro 3L en el Área de Regulación de la NAFO, División 3L: 2009. 7 Anexos, 118 pp. Jefa de Campaña: Esther Román Marcote. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Román, E. Campaña de Investigación Fletán Negro 3L en el Área de Regulación de la NAFO, División 3L: 2010. 8 Anexos, 126 pp. Jefa de Campaña: Esther Román Marcote. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.

1.4 Serie de la Campaña científica *Fletán Ártico*.

- Paz, X. y P. Durán. Informe de la Campaña Fletán Ártico 1997 en la Zona de Protección de Svalbard, División IIb del CIEM. 2 Anexos, 41pp. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Portela, J. Informe Campaña Fletán Ártico 1998. 2 Anexos, 41pp. Jefe de Campaña: Julio Portela. Programa de Pesquerías Lejanas C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; E. Román y P. Durán. Informe de la Campaña Fletán Ártico 1999 en la Zona de Protección de Svalbard, División IIb del CIEM. 3 Anexos. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X., E. Román y P. Durán. Informe de la Campaña Fletán Ártico 2000 en la Zona de Protección de Svalbard, División IIb del CIEM. 3 Anexos. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; J. M. Casas; D. González y P. Durán. Informe preliminar de la Campaña Fletán Ártico 2001 en la Zona de Protección de Svalbard, División IIb del CIEM. 3 Anexos. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X., E. Román y J. M. Casas. Informe de la Campaña Fletán Ártico 2002 en la Zona de Protección de Svalbard, División IIb del CIEM. 3 Anexos. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González; E. Ceballos y E. Román. Informe de resultados de la Campaña Fletán Ártico 2003 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 3 Anexos, 63 pp. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González y E. Román. Informe de resultados de la Campaña Fletán Ártico 2004 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 2 Anexos, 61pp. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.
- Paz, X.; C. González y E. Román. Informe de resultados de la Campaña Fletán Ártico 2005 en la zona de Regulación de la NAFO (Div. 3NO). 3 Anexos, 42pp. Jefe de Campaña: Xabier Paz Canalejo. Programa de Pesquerías Lejanas, C.O. de Vigo, IEO.

2. Bases de datos y Estadísticas de NAFO disponibles para libre consulta en la web (<http://www.nafo.int/>).

2.6 ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN, BIOMASA Y ESTRUCTURA DE TALLAS.

2.6.1 Características de los muestreos.

Para el cálculo de los índices estimados de biomasa y abundancia, la distribución de tallas (frecuencia ‰), la proporción de machos y hembras, y la localización de la distribución espacial de la platija americana fueron utilizados los resultados de las campañas científicas (apartado 2, Tabla II.2) en el área de NAFO (*Parte I: Figura I.3*), concretamente desarrolladas en: las Divs. 3NO (en primavera-verano, 1995-2008), la Div. 3L (en verano, 2003-2008) y la Div. 3M (en verano, 1992-2008). En el estudio no fue incluida el área de Svalbard debido a que los datos disponibles de la campaña científica en esa zona no corresponden con la principal área de distribución de la platija americana, y los procedentes de campañas comerciales no son adecuados para estimar biomasa o abundancia.

Las características de las pescas en cada área geográfica aparecen detalladas en las Tablas II.4 a II.6. En ellas se indica el año, número de pescas válidas y rango de profundidad de la campaña; así como el número de lances donde hubo captura de platija, su profundidad,

el número de muestreos de tallas y de individuos muestreados, el rango de tallas y la talla modal.

La estimación de la biomasa y abundancia fue realizada por el método de área barrida (Doubleday, 1981). En el análisis por profundidad se utilizaron intervalos en función de los propios estratos batimétricos de cada área (Figura II.1; Bishop, 1994) que, a su vez, fueron agrupados como indica la Tabla II.7. Con este criterio fueron analizados los cambios anuales de distribución espacial y batimétrica, y los cambios de la biomasa estimada.

Tabla II.4 Estudio de distribución de la platija americana: características de las pescas y de los muestreos de tallas en las Divs. 3NO, NAFO (Campaña *Platuxa* 1995-2008).

Año	Nº de pescas válidas	Rango de prof. (m)	Platija americana					
			Nº de pescas con captura	Rango de prof. (m)	Nº de muestreos de talla	Nº de indivs. muestreados	Rango de talla (cm)	Moda (cm)
1995 (1)	77	42 - 684	77	42 - 684	77	13275	12 - 71	24
1996 (1)	112	41 - 1066	108	41 - 1066	100	16701	14 - 71	28
1997	128	42 - 1263	116	42 - 1230	116	14029	14 - 68	30
1998	124	42 - 1390	109	42 - 1390	108	12030	13 - 68	36
1999	114	42 - 1381	94	41 - 1330	93	12287	10 - 77	32
2000	118	42 - 1401	97	42 - 1369	96	11458	11 - 72	18
2001 (2)	83	36 - 1156	81	36 - 1035	81	13016	5 - 70	20
2002	125	38 - 1540	108	38 - 1470	108	13119	6 - 68	24
2003	118	38 - 1666	91	38 - 962	91	13464	6 - 66	28
2004	120	43 - 1460	76	43 - 1378	75	13990	6 - 68	8, 9, 33
2005	119	47 - 1438	70	47 - 843	70	14653	6 - 77	14, 31
2006	120	45 - 1480	73	45 - 960	73	13992	7 - 69	20
2007	110	45 - 1374	75	45 - 869	75	12514	5 - 75	24
2008	122	38 - 1460	75	38 - 646	75	13547	6 - 77	27
Total	1590		1250		1238	188075		

(1) Prospectado un rango de profundidad menor que en años siguientes.

(2) Cambio de buque: en el B/O Vizconde de Eza del 2001-2008.

Tabla II.5 Estudio de distribución de la platija americana: características de las pescas y de los muestreos de tallas en la Div. 3L, NAFO (Campaña *Fletán Negro-3L* 2003-2008).

Año	Nº de pescas válidas	Rango de prof. (m)	Platija americana					
			Nº de pescas con captura	Rango de prof. (m)	Nº de muestreos de talla	Nº de indivs. muestreados	Rango de talla (cm)	Moda (cm)
2003	39	118-1100	30	118-971	30	1635	6-54	17
2004	50	140-1452	17	140-509	17	1034	7-57	25
2005	-	-	-	-	-	-	-	-
2006	100	118-1451	31	118-368	31	3281	3-60	14
2007	94	115-1449	37	115-403	37	4424	4-63	13
2008	100	105-1055	37	105-715	37	3405	6-61	12
Total	383		152		152	13779		

Tabla II.6 Estudio de distribución de la platija americana: características de las pescas y de los muestreos de tallas en la Div. 3M, NAFO (Campaña *Flemish Cap* 1992-2008).

Año	Nº de pescas válidas	Rango de prof. (m)	Platija americana					
			Nº de pescas con captura	Rango de prof. (m)	Nº de muestreos de talla	Nº de indivs. muestreados	Rango de talla (cm)	Moda (cm)
1992	117	129-726	84	129-717	84	1445	14-66	36
1993	101	134-738	87	134-651	85	1265	19-59	40
1994	116	136-722	88	136-587	87	1151	4-62	40
1995	121	127-720	92	127-715	92	1138	17-60	38
1996	117	136-705	73	136-503	73	681	12-60	39
1997	117	133-719	58	133-494	58	437	12-58	38
1998	119	139-711	57	139-477	57	441	21-58	41
1999	117	133-712	58	133-377	58	451	25-60	49-50
2000	120	136-703	52	136-350	52	411	7-58	42
2001	120	132-720	59	132-507	59	640	12-59	39
2002	120	131-730	55	131-352	55	225	25-57	51
2003 (1)	177	130-1110	51	130-534	51	400	25-58	39
2004 (1)	177	136-1369	65	136-372	65	717	17-59	39
2005	176	132-1424	55	132-401	55	433	17-58	40
2006	179	142-1450	56	139-368	56	315	12-60	39
2007	174	143-1488	49	143-385	49	209	12-60	41
2008	179	130-1460	60	130-394	60	407	10-60	41
Total	2347		1099		840	10766		

(1) Cambio de buque: en el B/O Vizconde de Eza del 2003-2008, y ampliación del rango de profundidad prospectado.

Tabla II.7 Estratos batimétricos de NAFO en las Divs. 3NO, 3L y 3M con sus rangos de profundidad y códigos usados para agruparlos.

Estratos de profundidad en Divs. 3NO	Rango de prof. (m)	Código
353-360-374-375-376	0-91	Str 1°
354-355-358-359-377-378-381-382	93-274	Str 2°
356-357-379-380-721-723-725-727	275-549	Str 3°
722-724-726-728-752-756-760-764	550-914	Str 4°
753-754-755-757-758-759-761-762-763-765-766-767	915-1463	Str 5°
Estratos de profundidad en Div. 3L	Rango de prof. (m)	Código
385-389-390-391	93-274	Str 2°
387-388-392-729-731-733	276-548	Str 3°
730-732-734-745-748	549-913	Str 4°
Estratos de profundidad en Div. 3M	Rango de prof. (m)	Código
501-502-503-504-505-506	128-256	Str 2°
507-508-509-510-511-512-513-514-515	257-549	Str 3°
516-517-518-519	550-731	Str 4°

(Paz *et al.*, 2002). Debido a ello, en el presente estudio los resultados de la biomasa y abundancia estimadas corresponden con los datos transformados desde el inicio de la serie hasta el año 2000, y los datos originales del periodo 2001-2008 (González-Troncoso *et al.*, 2009a). Por esta misma razón, en algunos aspectos analizados para trabajar con muestras obtenidas con la misma metodología sólo fue utilizado el último periodo (del 2001 al 2008).

La campaña desarrollada en el sur del Gran Banco del año 1995 al 2000 fue realizada con una metodología diferente (barco y arte) a la empleada en los años siguientes (Tabla II.2). Para mantener la continuidad de la serie, en el año 2001 se llevaron a cabo las pescas comparativas con ambas metodologías y, posteriormente los resultados fueron comparados y “transformada” la primera parte de dicha serie para algunas especies

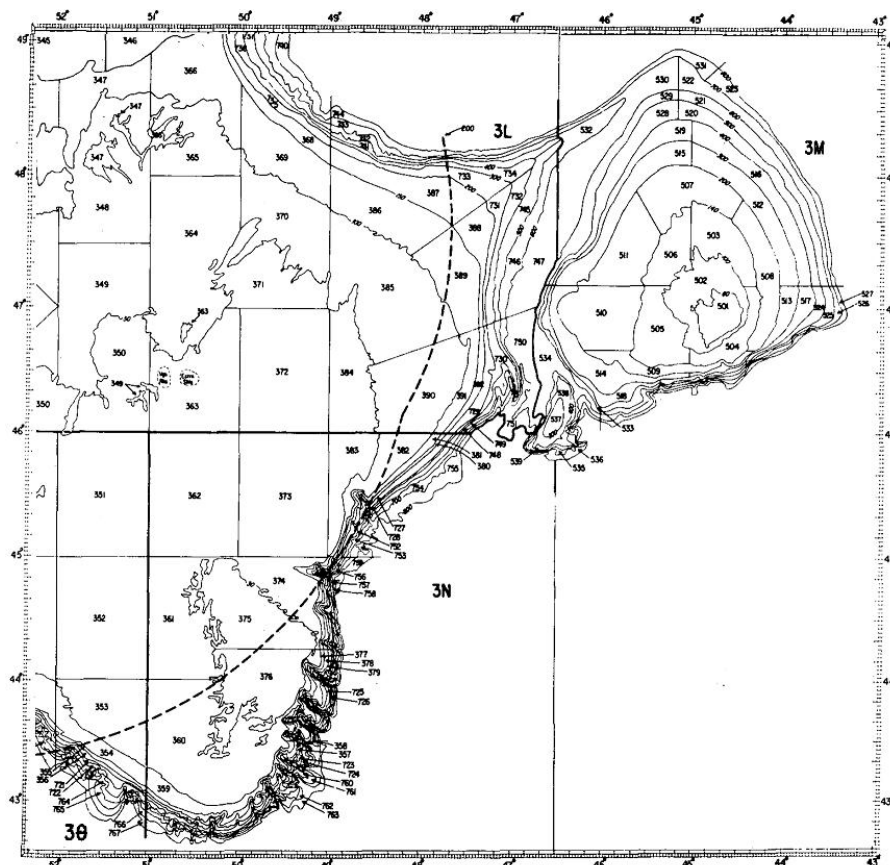


Figura II.1 Mapa de los estratos NAFO en las Divs. 3L, 3N, 3O y 3M (Bishop, 1994).

En la campaña desarrollada en Flemish Cap sucedió lo mismo; en este caso del año 1992 al 2003 fue realizada con una metodología diferente (barco) a la de los años siguientes (Tabla II.2). Las pescas comparativas fueron hechas en los años 2003 y 2004 y, posteriormente la transformación de la primera parte de la serie (González-Troncoso and Casas, 2005). Así mismo, en los datos procedentes de esta campaña fueron utilizados los “transformados” del

primer periodo y los datos originales del segundo (Casas and González-Troncoso, 2009), y en algunos aspectos analizados sólo fue utilizado este segundo periodo.

Las edades indicadas al analizar la estructura de tallas de los individuos distribuidos en las Divs. 3NO, 3L y 3M (*Parte III: 3.4*) corresponden a la edad media por talla a partir de las respectivas claves talla-edad. El recuento e interpretación de la edad a partir de las piezas duras (otolitos) y elaboración de dichas claves fue hecha por Karen Dwyer y Joanne Morgan (DFO-Fisheries and Oceans Canada) para las Divs. 3NO y 3L, y por Ricardo Alpoim (Instituto Nacional de Investigação Agrária e das Pescas de Portugal) para la Div. 3M. Información más detallada aparece en el apartado 2.10.2.

2.7 ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE PRIMAVERA-VERANO.

A continuación se describen los distintos índices que fueron utilizados.

2.7.1 Descripción de la pauta alimenticia.

1. **Intensidad alimenticia (FI).** Permite conocer la pauta del esfuerzo alimentario y los ritmos circadianos y estacionales.

$$FI = n / N$$

n es el número de individuos con contenido estomacal.

N es el número total de individuos analizados.

2. **Índice de Plenitud Estomacal (IPE).** Es el peso del contenido estomacal expresado como una proporción del peso vivo del predador. Esta medida reduce el efecto de la talla del predador sobre el contenido estomacal, y puede ser usada para el estudio de los cambios geográficos o diarios de intensidad alimentaria, etc.

Se puede considerar el valor medio del total de los individuos, o bien aplicar sólo sobre el número de individuos con contenido estomacal (Hyslop, 1980), como así se calculó en el estudio de las variaciones en la composición de la dieta con relación al periodo del día (*Parte IV: 4.4.2*).

$$IPE = \frac{\sum (p_c / P_p * 100)}{Nt}$$

p_c es el peso de los contenidos estomacales en el predador p .

P_p es el peso vivo (g) del predador p .

Nt es el número total de individuos analizados o con contenido estomacal.

2.7.2 Descripción de los contenidos estomacales.

Los índices descriptivos tradicionales calculados para el análisis relativo de la composición de contenidos estomacales presentan inconvenientes relacionados con las características de las presas y su distinto grado de digestión. Sin embargo, aportan una visión

e información complementaria de los hábitos alimentarios (Hansson, 1980; Hyslop, 1980; Amezaga, 1988; Cortés, 1997; Wootton, 1998).

Con el fin de examinar la dieta de la platija americana (y otras especies), así como las diferencias en función de las distintas variables contempladas, se utilizaron los siguientes índices:

1. **Frecuencia de Ocurrencia (FO)**. Es el número de estómagos que contienen un tipo de presa, expresado como porcentaje del número total de individuos analizados. Este índice proporciona una idea general del espectro de presas.

$$FO = n_i / N_t * 100$$

n_i es el número de individuos que contienen el tipo de presa i .

N_t es el número total de individuos analizados.

2. **Método numérico (N)**. Es el porcentaje del número de una determinada presa. Esta medida da información del comportamiento alimenticio del predador. Tiene el inconveniente de sobrevalorar las presas de pequeño tamaño, que por lo general son ingeridas en mayor número.

$$N = n_i / N_t * 100$$

n_i es el número de individuos de la presa i .

N_t es el número total de individuos presas en los contenidos estomacales.

3. **Método gravimétrico (W)**. Es el porcentaje del peso de una determinada presa. Esta medida tiene el inconveniente de sobrevalorar las presas de gran tamaño, pero se considera que refleja el aporte energético dando una primera visión del valor nutricional de la dieta (MacDonald and Green, 1983).

$$W = p_i / P_t * 100$$

p_i es el peso (g) de la presa i .

P_t es el peso total (g) de los contenidos estomacales.

4. **Método volumétrico (V)**. Es el porcentaje del volumen de una determinada presa. Esta medida presenta los mismos inconvenientes y ventajas que la gravimétrica.

$$V = v_i / V_t * 100$$

v_i es el volumen de la presa i .

V_t es el volumen total de los contenidos estomacales.

5. **Índice de Importancia Relativa (IRI; Pinkas et al., 1971)**. Medida que combina los índices respecto al número, volumen y ocurrencia, y da información más precisa de la importancia y dominancia de los distintos componentes de la dieta.

$$IRI = (%N + \%V) * FO$$

6. **Índice de Plenitud Estomacal (IPE_x)** de la presa x o también denominado **índice medio de llenado parcial**. Es el peso de una presa expresado como una proporción del peso vivo del predador. Responde a las mismas características que el IPE (apartado 2.7.1). Fue calculado con el número total de individuos muestreados en los estudios de la

descripción geográfica y temporal de la dieta (*Parte IV: 4.2.1 y 4.2.3*) y en el estudio de la ración diaria (*Parte IV: 4.5.2*); y se utilizó el valor medio respecto al número de predadores que presentaban la presa x en el análisis de los cambios ontogénicos de dieta (*Parte IV: 4.2.4*); en el estudio del solapamiento y las asociaciones tróficas (*Parte IV: 4.3*); y en los cambios horarios de las presas en el estudio del patrón diario (*Parte IV: 4.4.2*).

$$IPE_x = \frac{\sum (p_x / P_p * 100)}{N_t}$$

p_x es el peso de la presa x en el predador p .

P_p es el peso vivo (g) del predador p .

N_t es el número total de individuos analizados o que contienen la presa x .

2.7.3 Similitud de dietas entre áreas y dentro de cada área.

Son índices que indican cómo se relacionan entre sí las distintas muestras. A pesar de no ser estimadores de parámetros estadísticos son válidos como coeficientes descriptivos (Krebs, 1989). Se utilizaron los siguientes:

1. **Índice de Jaccard (S_j)**. Medida de similitud binaria descrita para datos de presencia/ausencia para especies de una comunidad, cuyo valor va de 0 (ausencia de similaridad) a 1 (total similaridad).

$$S_j = a / (a + b + c)$$

a es el número de veces que está presente la presa i en el área 1 y 2 (coincidentes).

b es el número de veces que está presente la presa i en el área 1 pero no en 2.

c es el número de veces que está presente la presa i en el área 2 pero no en 1.

2. **Análisis de cluster**. Técnica de análisis multivariante que permite agrupar muestras, creando clases homogéneas entre sí (*clusters* o conglomerados). El algoritmo utilizado para calcular la distancia entre las ramas fue determinado por el método de promedio de grupo (*group average*) y la Distancia de Bray-Curtis (Bray and Curtis, 1957). Como todos los coeficientes de distancia son medidas de disimilitud con valores de 0 a 1, donde un valor de 0 indica comunidades idénticas. El valor de esta medida es muy dependiente de las especies más abundantes, así las especies raras en las muestras comparadas añaden muy poco al valor del coeficiente (Krebs, 1989).

Aplicaciones: la matriz de similaridad de Bray-Curtis con datos estandarizados y transformación de raíz cuadrada fue aplicada a los valores del IPE_x , y posterior análisis de similaridad de porcentajes de contribución por especie (SIMPER) en el análisis de las diferencias de la dieta de verano entre machos y hembras en cada escenario ensayado de área, profundidad (con rangos de 100 m) y rangos de talla (de 2 cm). Y también fueron identificados los grupos de especies tróficas con dietas comunes en el estudio de las comunidades tróficas usando la similitud de Bray-Curtis y la transformación Log ($x+1$), cuyos dendogramas van de 0 (diferentes) a 100 (idénticos). En todos los casos se empleó el programa estadístico *PRIMER 5.2.9 (PRIMER-E)*.

3. **Índice Simplificado Morisita (C_H)**. Índice de similitud cuantitativo propuesto por Horn (1966) a partir de la modificación simplificada del índice original (Morisita, 1959),

para datos de número total o peso de las distintas presas presentes, cuyo valor va de 0 (ausencia de similaridad) a 1 (total similaridad), siendo además independiente del tamaño de la muestra. Este índice también se aplica para medir el solapamiento (Krebs, 1989), aspecto que informa del uso común de los mismos recursos y permite conocer la organización de la comunidad.

$$C_H = \frac{2 \sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P_{ij}^2 + \sum_i^n P_{ik}^2}$$

Fue aplicado para medir el solapamiento de la dieta de la platija americana entre rangos de talla y la similitud de dieta entre áreas geográficas. Presenta la ventaja de que las medidas cuantitativas reducen la influencia del número de categorías alimenticias consideradas (Caillet and Barry, 1979; Cortés, 1997). Normalmente se considera que el solapamiento es significativo biológicamente cuando es >0.60 (Zaret and Rand, 1971; Wallace, 1981).

p_{ij} y p_{ik} son la proporción del número o del peso de la presa i en el área o categoría j y k respectivamente.

n es el número de diferentes presas.

2.7.4 Diversidad de la dieta, amplitud de nicho trófico y solapamiento.

Los índices de diversidad indican cómo es la relación dentro de la misma muestra, atendiendo al número (riqueza) y heterogeneidad (variedad) de las especies presa en cada área o comunidad, dando una medida de la diversidad específica; mientras que el uso que un organismo hace del medio se puede medir a través de la dimensión y la organización del nicho, en función de la especialización y el solapamiento respectivamente (Krebs, 1989):

1. **Función o índice de diversidad específica de Shannon-Wiener (H').** Medida de diversidad específica en función de la heterogeneidad. Esta medida le da más importancia a las especies presas raras, y se incrementa con el número de especies, por ello, calculando su valor máximo (H'_{\max}) permite obtener un índice de proporcionalidad (E) que va de 0 (cuando hay una única presa) a 1 (todas las presas presentes están en la misma proporción).

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i \quad H'_{\max} = \log_2 s \quad E = H' / H'_{\max}$$

p_i es la proporción del número de la presa i .

s es el número de diferentes presas.

2. **Índice de Levins (B ; Levins, 1968).** Medida del ancho del nicho, cuyo valor se incrementa a medida que es consumida mayor variedad de tipos de presas (predadores oportunistas), y el valor se reduce cuando hay pocos tipos diferentes de presas (predadores especialistas). Es un buen indicador del grado de especialización en la dieta que permite otro tipo de análisis cuantitativo de la diversidad trófica; da más importancia a las presas más abundantes, al contrario que el índice anterior, el cual también se puede usar para este tipo de medida (Krebs, 1989).

$$B = \frac{1}{\sum P_j^2}$$

p_j es la proporción del número de la presa j .
 n es el número de diferentes presas.

Se utiliza la estandarización de este índice (B_A ; Hurlbert, 1978); así, los valores estarían en una escala de 0 a 1 permitiendo una mejor comprensión.

$$B_A = (B - 1) / (n - 1)$$

2.7.5 Muestreo para el estudio de la dieta y la estructura trófica durante primavera-verano.

2.7.5.1 Análisis de la dieta de primavera-verano de la platija americana.

Los individuos de platija americana muestreados para el análisis de la dieta de primavera-verano en el periodo 1993 al 2008 fueron 15 166, cuyas características respecto al área, fuente de datos y periodo del muestreo son indicadas en la Tabla II.8. La muestra atendiendo al área, año y estación es reflejada en la Tabla II.9; y desglosada en función del área, año, sexo y rango de talla aparece en la Tabla II.10.

Tabla II.8 Estudio de la ecología trófica de la platija americana: número de individuos muestreados en cada área y periodo.

Área	División	Tipo de campaña	Periodo	N° individuos
Sur del Gran Banco	Divs. 3NO (NAFO)	Científica	1998, 2002-2006, 2008	8381
Nordeste del Gran Banco	Div. 3L (NAFO)	Científica	2003-2004, 2006-2008	2274
Flemish Cap	Div. 3M (NAFO)	Científica	1993-2006, 2008	3911
Svalbard	Div. IIb (ICES)	Comercial (al bacalao)	2002-2003, 2005-2008	600
<i>Total</i>				<i>15166</i>

Tabla II.9 Estudio de la ecología trófica de la platija americana: número de individuos muestreados por año y estación en cada área.

Div. (Área)	Estación	Prof. (m)		Año														Total							
		Mín.	Máx.	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006		2007	2008					
Divs. 3NO	Primavera	38	1449					928				2237	2375							544	6084				
	Verano	41	1378										151	709	706	573			158	2297					
	<i>Total</i>	38	1449					928				2237	2526	709	706	573			702	8381					
Div. 3L	Verano	106	971									499	353		478	551	393			2274					
Div. 3M	Verano	126	639	408	322	262	256	178	142	234	230	319	168	181	544	214	183		270	3911					
Div. IIb	Primavera	225	490											31	19	42			22	114					
	Verano	115	530									45	298		34	103	6			486					
	<i>Total</i>	115	530									45	329		53	145	6	22		600					
<i>Total</i>									408	322	262	256	178	1070	234	230	319	2450	3535	1606	973	1379	557	1387	15166

En el análisis de la variabilidad de la dieta con la talla, el sexo y la profundidad (*Parte IV: 4.2.4*) fue utilizado el *IPEX* medio de las presas por rangos de profundidad de 100 m, conocida la diferente disponibilidad de presas en función de la profundidad. El análisis fue realizado únicamente para el periodo estacional de verano y hasta fondos donde aproximadamente se sitúa el área de mayor densidad de la platija americana. El procedimiento seguido fue: análisis descriptivo por talla; análisis de similaridad por porcentajes de contribución de las especies (*SIMPER*) a partir de una matriz de similaridad de Bray-Curtis (*Parte II: 2.7.3*), y cálculo de la diversidad específica de la dieta con el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H' ; *Parte II: 2.7.4*).

2.7.5.2 Análisis de la homogeneidad de las muestras para el estudio de la dieta de primavera-verano de la platija americana.

Las gráficas de cajas (Figura II.2) muestran las características de la talla de los individuos muestreados. Estos datos, ni sus transformaciones, no siguieron una distribución normal (test Kolmogorov-Smirnov y de Shapiro-Wilk; apartado 2.13.1) en la mayoría de los casos contemplados (atendiendo a la talla por área, años, estación, profundidad, sexo y grupos de tallas). Lo mismo sucede con el número de individuos (tamaño muestral), donde la prueba χ^2 (apartado 2.13.1) indicó que las muestras también son significativamente diferentes.

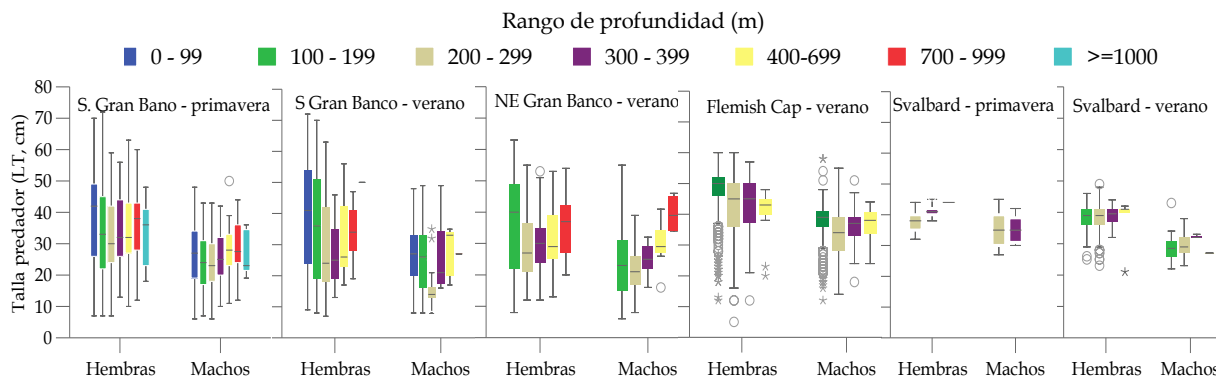


Figura II.2 Características en cuanto a talla de los individuos de platija americana muestreados en el estudio de hábitos alimenticios de primavera y verano en cada área. Diagrama de cajas mostrando: la mediana, caja con la amplitud intercuartil (el 50% de la muestra), primer y tercer cuartil en los bordes inferior y superior de la caja, barra indicando hasta 1.5 de la amplitud intercuartil y, los valores atípicos (O) y los "casos raros" (*).

El tamaño de la muestra también fue visualizado en el estudio concreto de la variabilidad de la dieta con la profundidad, la talla y el sexo utilizando sólo los datos del verano, con el fin de conocer la homogeneidad de las muestras disponibles de hembras y machos con contenido estomacal en cada marco comparado, contrastando el número de individuos en cada rango de tallas de 2 cm. La prueba χ^2 indicó que en la mayoría de los casos las muestras disponibles de machos y hembras presentaban diferencias significativas.

Los datos del Índice de Plenitud Estomacal (*IPE*; apartado 2.7.1) y sus transformaciones tampoco se ajustaron a una distribución normal (atendiendo al área, estación, profundidad, sexo y talla). Sin embargo, los datos transformados del Índice medio de llenado parcial (*IPEX*; apartado 2.7.2) sí se ajustaron en la mayoría de los casos. A pesar de ello, en el análisis expuesto para contrastar los valores de ambos índices fueron utilizados los test no paramétricos (apartado 2.13).

2.7.5.3 Análisis de la estructura trófica de primavera-verano en cada área.

La estructura trófica de cada área del noroeste Atlántico fue examinada con los datos de la composición del contenido estomacal de las principales especies de peces distribuidas en cada zona. Las especies incluidas son las más importantes, bien por su dominancia en biomasa, por su importancia comercial y seguimiento científico o por su interés ecológico. Su importancia en la captura total se refleja en la Tabla II.11. El área de Svalbard no fue incluida en este estudio porque en los muestreos se atiende a un bajo número de predadores y los datos resultan incompletos.

Tabla II.11 Porcentaje de la captura total de peces correspondiente a cada especie incluida en el análisis de las asociaciones tróficas.

Predador	Predador	% respecto de la captura total de peces ⁽¹⁾		
		S del Gran Banco	NE Gran Banco	Flemish Cap
<i>Amblyraja radiata</i>	Raya radiata	4.0	10.2	0.7
<i>Anarhichas denticulatus</i>	Perro del norte	0.1	0.8	0.6
<i>Anarhichas lupus</i>	Perro atlántico	0.9	2.8	0.5
<i>Anarhichas minor</i>	Perro moteado	0.05	1.1	0.5
<i>Bathyraja spinicauda</i>	Raya ferreiro	0.1	1.0	0.2
<i>Centroscyllium fabricii</i>	Tiburón negro	0.6	2.6	0.8
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	Granadero de roca	0.3	1.5	0.8
<i>Dipturus lintea</i>	Raya vela			<0.001
<i>Gadus morhua</i>	Bacalao	5.5	0.7	6.5
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Mendo	0.5	0.4	0.3
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	Platija americana	24.9	5.8	0.2
<i>Limanda ferruginea</i>	Limanda	20.5	-	-
<i>Lycodes reticulatus</i>		0.1	1.8	0.1
<i>Macrourus berglax</i>	Granadero berglax	1.7	11.9	1.4
<i>Malacoraja senta</i>	Raya lisa	0.003	0.002	0.01
<i>Nezumia bairdii</i>	Granadero nezumia	0.5	1.1	0.3
<i>Phycis chesteri</i>	Bertorella chesteri	0.1	0.2	0.1
<i>Rajella fyllae</i>	Raya redonda		0.03	0.003
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Fletán negro	1.7	6.7	5.1
<i>Sebastes fasciatus</i>	Gallineta fasciatus	-	-	26.9
<i>Sebastes juvenil</i>	Gallineta juvenil	-	-	11.4
<i>Sebastes marinus</i>	Gallineta marina	-	-	35.4
<i>Sebastes mentella</i>	Gallineta oceánica	-	-	5.9
<i>Sebastes sp</i>	Gallineta	20.8	20.6	0.1
<i>Urophycis tenuis</i>	Bertorella blanca	0.04	0.001	0.01
Total		82.4%	69.3%	97.6%

(1) de las campañas científicas del año 2008.

El ensamblaje presentado corresponde al verano en el nordeste del Gran Banco en el periodo 2003-2004 con el muestreo de 4 311 individuos (Tabla II.12); a la primavera-verano en el sur del Gran Banco en el periodo 2002-2008 con una muestra de 33 147 individuos (Tabla II.13); y al verano en Flemish Cap del periodo 2001-2008 con una muestra de 28 802 individuos (Tabla II.14). En el área de Flemish Cap no se incluyeron los años anteriores debido a que la metodología de muestreo en dichos años no incluía el registro del peso vivo del predador, dato imprescindible para calcular el *IPEX*.

Las asociaciones tróficas (*guilds*) fueron analizadas por rangos de profundidad de 100 m, considerando cada uno de esos estratos como un nicho diferente, hasta donde la platija americana está distribuida en mayor abundancia, es decir, tiene su rango de distribución preferente. Las profundidades que se contemplan en el estudio son: de 0 a 299 m en tres rangos de profundidad en las Divs. 3NO y, de 100 a 299 m en dos rangos en las Div. 3L y 3M. Las especies tróficas fueron establecidas separando cada especie biológica en rangos de talla de 10 cm, en cada estrato de profundidad de 100 m.

En el análisis, las presas más importantes fueron consideradas a nivel de especie, mientras que las menos importantes fueron agrupadas en taxones mayores. Los grupos con dietas comunes fueron identificados mediante un cluster de similaridad de Bray-Curtis (*Parte II: 2.7.3*), y visualizados mediante un análisis de componentes principales (ACP; *Parte II: 2.13.5*) teniendo como variables las presas, y utilizando el valor del *IPEX* de éstas en las especies tróficas por rango de profundidad. El porcentaje de similaridad para establecer los agrupamientos tróficos en el cluster fue asignado arbitrariamente.

Tabla II.12 Estudio de la estructura trófica en el nordeste del Gran Banco: especies y número de individuos utilizados.

Predador	Predador	Rangos de talla (cm)										TOTAL					
		2003					2004										
		<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29		30-39	40-49	≥50	Total	
<i>Anarhichas denticulatus</i>	Perro del norte					1	6	10	17			1	1	7	6	15	32
<i>Anarhichas lupus</i>	Perro atlántico	39	39	18	7	4	9	116		4	4	4	4	11	7	34	150
<i>Anarhichas minor</i>	Perro moteado				1			3	4		1	2	2	2	5	12	16
<i>Amblyraja radiata</i>	Raya radiata			10		30	95	151	286		2	2	1	5	72	82	368
<i>Bathyraya spinicauda</i>	Raya ferreiro				1			7	8						7	7	15
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Mendo	2	47	19	30	9	5	112		3	8	26	10	8	2	57	169
<i>Gadus morhua</i>	Bacalao		7	32	51	26	12	128			3	27	21	4	55	183	
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	Platija americana	18	126	161	110	72	12	499		2	91	153	53	47	7	353	852
<i>Macrourus berglax</i>	Granadero berglax	122	142	59	7			330		200	341	134	22			697	1027
<i>Malacoraja senta</i>	Raya lisa							3	3						2	2	5
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Fletán negro		58	111	183	119	62	533		42	126	208	186	34	596	1129	
<i>Sebastes sp</i>	Gallineta	8	48	82	35			173		10	46	92	44		192	365	
Total		189	477	484	454	331	274	2209		219	535	543	372	287	146	2102	4311

Tabla II.13 Estudio de la estructura trófica en el sur del Gran Banco: especies y número de individuos utilizados.

Predador	Rangos de tallas (cm)													TOTAL	
	2002						2003								
	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50		Total
<i>A. denticulatus</i>			2	1	1	10	14				2	13	23	38	
<i>A. lupus</i>	8	28	26	33	32	62	189	12	29	10	22	29	64	166	
<i>A. minor</i>		1			2	1	4		1	1		2	5	9	
<i>A. radiata</i>		52	27	56	158	340	633		22	22	81	206	543	874	
<i>B. spinicauda</i>		1	1	1		8	11				1	1	7	9	
<i>C. rupestris</i>	188	44					232	234	50					284	
<i>G. cynoglossus</i>	22	6	50	197	127	15	417	1	52	68	245	189	26	581	
<i>G. morhua</i>	1	12	42	131	101	112	399		22	53	50	53	125	303	
<i>H. platessoides</i>	8	427	654	478	466	204	2237	85	323	689	622	517	290	2526	
<i>L. ferruginea</i>	16	61	170	234	159	5	645	41	95	192	274	172	6	780	
<i>M. berglax</i>	127	209	47	4			387	225	290	73	6			594	
<i>M. senta</i>						1	1					8	5	13	
<i>R. hippoglossoides</i>	3	272	195	153	158	71	852	8	191	216	237	211	131	994	
<i>R. fjyllae</i>				1	5	1	7		1	3	2	2	1	9	
<i>Sebastes sp</i>	22	123	238	99			482	45	123	248	76	6		498	
Total	395	1236	1452	1388	1209	830	6510	651	1199	1575	1618	1409	##	7678	

Predador	Rangos de tallas (cm)													TOTAL	
	2004						2005								
	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50		Total
<i>A. denticulatus</i>			2	3	17	26	48				1	5	24	58	88
<i>A. lupus</i>	9	30	10	19	40	42	150	5	58	57	46	75	44	285	
<i>A. minor</i>		6	6	5	9	19	45		3	8	8	2	15	36	
<i>A. radiata</i>		14	18	56	124	358	570		22	14	24	111	351	522	
<i>B. spinicauda</i>						17	17					1	9	10	
<i>C. rupestris</i>	222	40	1				263	168	53					221	
<i>G. cynoglossus</i>	7	18	31	117	92	13	278	15	41	54	129	98	12	349	
<i>G. morhua</i>		107	56	130	79	150	522		117	110	114	62	86	489	
<i>H. platessoides</i>	108	146	144	129	80	102	709	25	173	143	138	105	122	706	
<i>L. ferruginea</i>	7	105	162	146	103	4	527	16	124	131	172	88	5	536	
<i>M. berglax</i>	211	348	105	13			677	184	242	125	18			569	
<i>M. senta</i>						7	7						4	9	
<i>R. hippoglossoides</i>	1	122	130	168	138	77	636		80	123	118	123	102	546	
<i>R. fjyllae</i>	1	3	2	6	11	2	25	1	10	3		6	1	21	
<i>Sebastes sp</i>	44	94	137	92	4	1	372	13	137	168	102	14	1	435	
Total	610	1033	804	884	697	818	4846	427	##	941	875	709	810	4822	

Predador	Rangos de tallas (cm)													TOTAL	
	2006						2008								
	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50		Total
<i>A. denticulatus</i>			2	1	25	52	80			1		7	14	22	<i>A. denticulatus</i> 290
<i>A. lupus</i>	15	79	74	52	71	94	385	1	6	8	28	35	93	171	<i>A. lupus</i> 1346
<i>A. minor</i>		6	3	9	12	19	49		2			1	6	9	<i>A. minor</i> 152
<i>A. radiata</i>		10	28	29	86	357	510		7	30	25	40	277	379	<i>A. radiata</i> 3488
<i>B. spinicauda</i>					1	6	7						4	4	<i>B. spinicauda</i> 58
<i>C. rupestris</i>	262	35					297	122	28					150	<i>C. rupestris</i> 1447
<i>G. cynoglossus</i>	3	46	55	110	78	8	300	4	7	59	114	98	22	304	<i>G. cynoglossus</i> 2229
<i>G. morhua</i>	1	4	112	124	133	289	663		22	110	106	101	341	680	<i>G. morhua</i> 3056
<i>H. platessoides</i>	23	122	123	104	91	110	573	26	143	179	140	108	106	702	<i>H. platessoides</i> 7453
<i>L. ferruginea</i>	21	130	132	144	51	5	483		108	111	114	92	4	429	<i>L. ferruginea</i> 3400
<i>M. berglax</i>	196	238	148	18			600	143	224	105	7			479	<i>M. berglax</i> 3306
<i>M. senta</i>						4	4						2	2	<i>M. senta</i> 36
<i>R. hippoglossoides</i>	1	135	89	173	142	81	621	1	41	126	109	143	143	563	<i>R. hippoglossoides</i> 4212
<i>R. fjyllae</i>			1		2	2	5							0	<i>R. fjyllae</i> 67
<i>Sebastes sp</i>	59	133	111	118	16	1	438	13	100	156	109	3	1	382	<i>Sebastes sp</i> 2607
Total	581	938	878	882	708	1028	5015	310	688	885	752	628	1013	4276	33147

Tabla II.14 Estudio de la estructura trófica en Flemish Cap: especies y número de individuos utilizados.

Predador	Rangos de tallas (cm)																												
	2001							2002							2003							2004							
	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	
<i>A. denticulatus</i>																													
<i>A. lupus</i>								1	25	33	25	29	18	131	67	247	158	82	56	28	638	4	87	64	80	78	34	347	
<i>A. minor</i>								3	5	9	17	80	114		53	20	9	8	59	149		25	72	52	34	95	278		
<i>A. radiata</i>								4	2	7	33	47	93		23	23	44	119	162	371		11	5	13	59	163	251		
<i>B. spinicauda</i>											1	14	15		2		2	2	28	34							26	26	
<i>G. cynoglossus</i>											4	21	16	5	46		3	54	69	8	134			12	54	76	13	155	
<i>G. morhua</i>																												170	416
<i>H. platessoides</i>																													178
<i>L. reticulatus</i>																													124
<i>M. berglax</i>																													666
<i>M. senta</i>																													24
<i>N. bairdii</i>																													179
<i>P. chesteri</i>																													112
<i>R. hippoglossoides</i>																													1225
<i>R. fyllae</i>																													22
<i>S. fasciatus</i>																													516
<i>S. marinus</i>																													478
<i>S. mentella</i>																													593
<i>Sebastes juvenil</i>																													178
<i>U. tenuis</i>																													8
Total	318	180	83	80	43	67	771	288	209	210	368	367	454	1896	1091	2448	1552	864	900	681	7536	403	1450	1432	1011	858	1100	6254	

Predador	Rangos de tallas (cm)																																		
	2005							2006							2008							Predador		TOTAL											
	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total	<10	10-19	20-29	30-39	40-49	≥50	Total														
<i>A. denticulatus</i>																																			
<i>A. lupus</i>																																			
<i>A. minor</i>																																			
<i>A. radiata</i>																																			
<i>B. spinicauda</i>																																			
<i>G. cynoglossus</i>																																			
<i>G. morhua</i>																																			
<i>H. platessoides</i>																																			
<i>L. reticulatus</i>																																			
<i>M. berglax</i>																																			
<i>M. senta</i>																																			
<i>N. bairdii</i>																																			
<i>P. chesteri</i>																																			
<i>R. hippoglossoides</i>																																			
<i>R. fyllae</i>																																			
<i>S. fasciatus</i>																																			
<i>S. marinus</i>																																			
<i>S. mentella</i>																																			
<i>Sebastes juvenil</i>																																			
<i>U. tenuis</i>																																			
Total	160	892	901	583	505	866	3907	77	1061	934	553	645	929	4199	87	944	847	671	535	1155	4239														

2.7.6 Muestreo para el estudio del patrón alimentario diario.

Para estudiar el patrón diario de alimentación de la platija americana fueron llevados a cabo dos muestreos en años consecutivos en el sur del Gran Banco. El primero del 14 al 15 de mayo de 1997, realizando 6 pescas con la recogida de 970 muestras, y el segundo del 19 al 27 de mayo de 1998 en 16 pescas recogiendo 928 muestras. Ambos muestreos se realizaron en posiciones próximas y a menos de 100 m de fondo. Las pescas fueron efectuadas a distintas horas del día con una duración variable, si bien, en el segundo muestreo fueron bastante homogéneas. La hora considerada fue la media entre la largada y la virada, y los periodos horarios fueron: amanecer, mañana (no considerado en el segundo muestreo por adaptaciones al calendario de la campaña y sus principales objetivos), mediodía, tarde, anochecer y noche (Tabla II.15).

El protocolo incluyó la obtención de 50 estómagos por cada rango de talla establecido de 10 cm (<10, 10-19, 20-29 cm, etc.) en cada periodo horario. Los estómagos fueron extraídos, y congelados. Posteriormente, se examinaron en el laboratorio siguiendo el protocolo descrito (apartado 2.3.2.5).

Las características de los individuos de platija americana muestreados en cuanto a número y peso vivo y, las características de los contenidos estomacales por periodo horario y clase de tallas en ambos años

Tabla II.15 Estudio del patrón alimentario diario de la platija americana: características de las pescas en los dos muestreos. Sur del Gran Banco, Div. 3N.

Periodo	Hora media de realización (UTC)	Duración (minutos)	Localización		Prof. media o mín-máx (m)	Fecha
Año 1997						
Amanecer	6:30	120	43° 39' 49 N	50° 48' 83 W	66	
Mañana	9:30	60	46° 33' 15 N	50° 49' 44 W	66	14.05.07
Mediodía	11:20	135	43° 31' 79 N	50° 48' 79 W	66	a
Tarde	16:20	135	43° 39' 06 N	50° 53' 51 W	66	17.05.97
Anocheecer	21:25	150	43° 40' 02 N	50° 48' 92 W	66	
Noche	2:30	135	43° 39' 62 N	50° 48' 90 W	66	
Año 1998						
Amanecer	7:13	31	43° 27' 23 N	50° 33' 15 W	60 - 62	20.05.98
Amanecer	7:13	31	43° 27' 20 N	49° 59' 95 W	62	21.05.98
Amanecer	7:15	32	43° 56' 98 N	50° 11' 34 W	53 - 59	26.05.98
Mediodía	12:17	31	43° 17' 08 N	50° 29' 76 W	71	20.05.98
Mediodía	11:29	31	43° 14' 92 N	49° 55' 02 W	59	21.05.98
Mediodía	11:26	35	43° 59' 68 N	49° 45' 38 W	49 - 53	24.05.98
Mediodía	12:31	33	43° 38' 91 N	49° 49' 28 W	60	25.05.98
Mediodía	12:00	31	43° 50' 11 N	50° 20' 91 W	60	26.05.98
Tarde	15:57	31	43° 24' 70 N	50° 17' 69 W	58 - 60	20.05.98
Tarde	18:10	31	43° 42' 73 N	50° 37' 31 W	64 - 69	22.05.98
Tarde	17:57	33	43° 46' 64 N	49° 38' 16 W	49 - 51	25.05.98
Tarde	16:51	34	43° 32' 56 N	49° 55' 14 W	60 - 62	26.05.98
Anocheecer	21:03	33	43° 40' 92 N	50° 50' 75 W	69 - 71	19.05.98
Anocheecer	21:53	34	43° 00' 54 N	50° 14' 78 W	77 - 80	21.05.98
Anocheecer	21:54	31	43° 30' 54 N	50° 39' 16 W	64 - 66	26.05.98
Noche	2:35	110	43° 22' 71 N	50° 21' 27 W	55 - 58	27.05.98

También muestra los resultados de los índices de Intensidad Alimenticia (FI) y Plenitud Estomacal (IPE), cuyos cálculos fueron explicados en el apartado 2.7.1.

Limitaciones: no se dispone de muestras de individuos <20 cm; el número recogido del rango de tallas ≥50 cm no alcanzó el previsto en algunos periodos horarios. Sin embargo, esta última clase de tallas se mantuvo dada la importancia de conocer el comportamiento de esta fracción de la población adulta.

Tabla II.16 Estudio del patrón alimentario diario de la platija americana: características de los individuos y de los contenidos estomacales por periodo horario y rango de tallas en los dos años. Div. 3N.

Periodo (UTC h)	Individuos muestreados			Contenidos estomacales			Periodo (UTC h)	Individuos muestreados			Contenidos estomacales		
	Rango de talla (cm)	Nº (machos + hembras)	Peso medio ± SD (g)	FI (%)	Peso (g)	IPE (%)		Rango de talla (cm)	Nº (machos + hembras)	Peso medio ± SD (g)	FI (%)	Peso (g)	IPE (%)
Año 1997													
Amanecer (06:30 h)	20-29	49	169.6±24.5	81.6	36.7	0.54	Amanecer (06:58 - 07:31 h)	20 - 29	50 (47+3)	170.2 ± 30.2	60.0	11.72	0.14
	30-39	50	367.6±96.1	54.0	155.6	1.49		30 - 39	50 (23+27)	390.2 ± 111.4	54.0	80.85	0.35
	40-49	50	757.8±161.4	64.0	284.6	1.17		40 - 49	50 (5+45)	717.9 ± 150.1	42.0	212.2	0.6
	≥50	6	1483.2±224.5	16.7	3.23	0.23		≥50	50(0+50)	1628.4 ± 488.2	60.0	295.5	0.33
Mañana (09:30 h)	20-29	50	161.3±32.3	90.0	24.76	0.35	Mediodía (11:09 - 12:48 h)	20 - 29	50 (46+4)	162.8 ± 38.4	62.0	28.33	0.43
	30-39	50	327.6±88.7	74.0	85.83	0.72		30 - 39	50 (39+11)	352.2 ± 109.0	76.0	65.17	0.31
	40-49	49	724.3±142.0	62.0	348.3	1.67		40 - 49	50 (2+48)	749.8 ± 158.9	50.0	198.8	0.55
	≥50	18	1763.5±571.2	44.4	81.9	0.61		≥50	50 (0+50)	1518.0 ± 397.4	56.0	289.6	0.38
Mediodía (11:20 h)	20-29	50	159.7±37.4	90.0	42.4	0.59	Tarde (15:42 - 18:26 h)	20 - 29	50 (47+3)	167.3 ± 31.6	78.0	32.22	0.4
	30-39	50	325.0±78.0	70.0	99.3	0.86		30 - 39	50 (34+16)	346.0 ± 100.2	46.0	45.54	0.21
	40-49	50	704.5±113.1	72.0	292	1.12		40 - 49	50 (2+48)	739.4 ± 172.8	48.0	286.6	0.73
	≥50	11	1942.2±653.9	18.2	22.14	0.54		≥50	39 (0+39)	1767.3 ± 458.7	43.6	269.4	0.44
Tarde (16:20 h)	20-29	39	169.4±25.5	84.6	36.51	0.66	Anocheecer (20:47 - 22:10 h)	20 - 29	50 (42+8)	152.2 ± 43.3	50.0	8.57	0.14
	30-39	50	384.7±104.4	74.0	117.9	0.83		30 - 39	50 (28+22)	363.8 ± 96.1	28.0	22.64	0.1
	40-49	49	787.4±158.1	71.4	273.2	1.04		40 - 49	50 (7+43)	785.7 ± 172.4	30.0	87.58	0.25
	≥50	23	1801.7±632.0	43.5	117.9	0.76		≥50	50 (0+33)	1746.4 ± 548.1	12.1	66.59	0.14
Anocheecer (21:25 h)	20-29	50	147.1±39.8	94.0	44.81	0.65	Noche (01:40 - 3:30 h)	20 - 29	50 (45+5)	163.3 ± 29.7	42.0	17.36	0.21
	30-39	50	360.8±91.1	84.0	133.1	0.88		30 - 39	50 (20+30)	384.0 ± 101.4	50.0	135.7	0.64
	40-49	50	777.8±138.1	52.0	247.5	1.24		40 - 49	50 (1+49)	711.6 ± 117.2	52.0	256.7	0.75
	≥50	16	2018.7±876.1	31.2	157.5	1.74		≥50	6 (0+6)	1622.0 ± 396.5	16.7	72.79	0.93
Noche (02:30 h)	20-29	50	162.7±31.4	84.0	36.01	0.53	Total						
	30-39	50	378.1±78.4	72.0	120.4	0.87							
	40-49	50	786.5±154.2	32.0	152.5	1.15							
	≥50	10	1912.2±728.9	30.0	21.75	0.52							
Total													
970													
928													

2.7.7 Muestreo para el estudio de la ración diaria y estimación del valor energético de la dieta.

La ración diaria se estimó mediante tres modelos que, conforme a la bibliografía, podrían ajustarse mejor a las características tróficas de la platija americana: modelo de Elliott y Persson (1978), de Eggers (1977, 1979) y, de Swenson y Smith (1973). El cálculo se realizó

Tabla II.17 Estudio de la ración diaria de la platija americana: características de los individuos y de los contenidos estomacales analizados. Sur del Gran Banco, Div. 3N; primavera 1998.

Intervalo horario	Rango de tallas (cm)	N° de individuos			Peso medio del pez (g) ± SD		Peso medio del contenido estomacal (g) ± SD	
		Machos	Hembras	Total	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Amanecer	20-29	47	3	50	169 ± 30.7	182 ± 21.4	0.229 ± 0.64	0.313 ± 0.46
	30-39	23	27	50	314 ± 84.4	455 ± 88.7	0.329 ± 0.77	2.714 ± 5.23
	40-49	5	45	50	588 ± 42.0	732 ± 151.0	2.464 ± 3.38	4.441 ± 10.90
	≥ 50		50	50		1628 ± 488.2		5.910 ± 9.14
Mediodía	20-29	46	4	50	165 ± 37.5	132 ± 41.2	0.522 ± 1.14	1.080 ± 1.29
	30-39	39	11	50	319 ± 91.1	471 ± 82.4	0.905 ± 2.15	2.715 ± 2.73
	40-49	2	48	50	654 ± 0.0	754 ± 161.0	0.265 ± 0.00	4.131 ± 6.59
	≥ 50		50	50		1518 ± 397.4		5.792 ± 7.36
Tarde	20-29	47	3	50	167 ± 31.1	177 ± 45.4	0.669 ± 1.01	0.267 ± 0.32
	30-39	34	16	50	301 ± 70.5	443 ± 84.9	0.205 ± 0.93	2.411 ± 2.79
	40-49	2	48	50	583 ± 32.4	746 ± 173.3	0	5.971 ± 12.54
	≥ 50		39	39		1767 ± 458.7		6.910 ± 11.49
Anochecer	20-29	42	8	50	155 ± 43.1	135 ± 43.3	0.169 ± 0.28	0.186 ± 0.25
	30-39	28	22	50	330 ± 83.7	406 ± 95.8	0.170 ± 0.71	0.812 ± 2.24
	40-49	7	43	50	686 ± 174.6	802 ± 168.5	1.497 ± 2.59	1.793 ± 3.93
	≥ 50		33	33		1746 ± 548.1		2.018 ± 10.05
Noche	20-29	45	5	50	163 ± 30.9	165 ± 16.5	0.301 ± 0.61	0.758 ± 0.99
	30-39	20	30	50	308 ± 80.3	435 ± 80.7	1.931 ± 4.91	3.236 ± 5.31
	40-49	1	49	50	758	711 ± 118.2	22.98	4.770 ± 7.50
	≥ 50		6	6		1622 ± 396.5		12.13 ± 29.72

Tabla II.18 Características de los individuos y contenidos estomacales de platija americana utilizados para la obtención de los valores energéticos de la dieta en el sur y nordeste del Gran Banco (Divs. 3NO y 3L) y Flemish Cap (Div. 3M) durante la primavera-verano. Periodo 2002-2008.

Área	Rango de tallas (cm)	N° de individuos		Peso vivo medio del pez (g) ± SD		Contenido estomacal Peso medio (g) ± SD	
		Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Sur del Gran Banco (Divs. 3NO, 2002-2008) (Abril-Junio)	≤9	83	36	4.2±1.7	4.33±1.37	0.084±0.1	0.092±0.1
	10-19	646	662	32±17.0	35±18.3	0.248±0.3	0.269±0.3
	20-29	899	1033	133±48.6	133±48.6	0.600±1.3	0.651±1.3
	30-39	796	815	349±85.0	365±111.5	1.475±3.7	2.209±4.8
	40-49	154	1213	650±123.2	841±177.7	2.847±6.3	4.513±9.9
	≥50	2	932	1667±244.7	1809±588.0	0.000	7.986±14.8
Nordeste del Gran Banco (Div. 3L, 2003-2008) (Junio-Agosto)	≤9	16	10	4.1±4	5±2.4	0.103±0.1	0.092±0.1
	10-19	225	249	28±14.5	33±16.0	0.355±0.5	0.327±0.6
	20-29	257	414	134±60.6	130±47.8	1.800±3.0	1.654±4.2
	30-39	132	385	368±107.3	412±130.7	5.249±5.9	4.560±6.2
	40-49	18	328	822±253.3	906±225.0	12.676±11.7	15.866±18.6
	≥50	2	188	1650±127.3	1678±316.3	21.450±9.6	33.019±24.4
Flemish Cap (Div. 3M, 2002-2008) (Junio-Agosto)	10-19	26	19	51±10.8	45±16.1	0.414±0.3	0.412±0.5
	20-29	80	91	128±55.7	121±49.9	0.651±0.6	0.896±0.9
	30-39	347	57	476±102.8	432±131.3	1.679±3.1	1.502±2.6
	40-49	310	236	707±103.6	1046±203.3	1.998±3.7	4.943±8.0
	≥50	4	390	1675±88.1	1528±224.5	7.325±8.5	8.430±11.1

la dieta ingerida en cada área, aplicando el correspondiente valor calórico para peso vivo de las presas. Para ello se utilizaron las siguientes muestras del periodo 2002-2008: 7 271 y 2 224 individuos del sur y nordeste del Gran Banco y 1 560 de Flemish Cap (Tabla II.18).

Los valores energéticos de las presas fueron obtenidos de referencias bibliográficas (Percy and Fife, 1981; Steimle and Terranova, 1985; Wacasey and Atkinson, 1987; Steimle and Terranova, 1988; Lawson *et al.*, 1998). Para aquellas especies presentes en el espectro

para machos y hembras por rangos de talla. Para ello se utilizaron los datos del estudio del patrón alimenticio diario realizado en mayo de 1998 en el sur del Gran Banco (Div. 3N), con una muestra de 928 individuos distribuidos a menos de 100 m (Tablas II.15 y II.16), cuyo diseño de recogida también permite el uso de los mismos datos para el estudio de la ración diaria (Tabla II.17).

El valor de la ración diaria se mide en gramos de alimento por 100 g de peso del predador y día. Dicho valor calculado con el modelo de Elliot y Persson fue aplicado a los contenidos estomacales (composición específica cuantitativa y cualitativa) de las dietas de la platija americana en las distintas zonas, con el fin de estimar la energía que consigue en la alimentación de primavera-verano.

El planteamiento fue estimar la entrada energética derivada de esa ración diaria pero con la

alimentario, de las cuales no hubo datos bibliográficos fueron asumidos valores similares o medios de especies próximas. Este procedimiento ya fue empleado por otros autores (Pitt, 1973b).

Limitaciones: i) sólo se dispone del valor de la ración diaria para la platija americana distribuida en el sur del Gran Banco, correspondiente a la primavera, el cual fue aplicado a las otras áreas; ii) los muestreos utilizados en el cálculo del rendimiento energético corresponden a primavera-verano en el sur del Gran Banco, y al verano en Flemish Cap y en la Div. 3L y, aunque ambos son periodos de elevada intensidad de alimentación, ésta se incrementa todavía más en el verano, lo cual puede suponer una subestima de la energía obtenida; iii) debido a que en el muestreo para calcular la ración diaria no fueron capturados machos ≥ 50 cm, ni tampoco individuos < 20 cm, la estimación obtenida con las hembras ≥ 50 cm fue usada para los machos de esas tallas, y el valor obtenido para los individuos de 20-29 cm fue utilizado para el grupo de individuos < 20 cm.

Se realizó una segunda estimación de la energía conseguida por la platija americana en cada distribución geográfica sin utilizar la ración diaria y, aplicando directamente a los componentes de la dieta (a los valores del *IPE_x*) el valor energético de cada presa. De esta forma se obvia la ración diaria, partiendo del supuesto que podría ser relativamente diferente en cada área.

2.7.7.1 Análisis de la homogeneidad de las muestras para estimar la energía de las dietas.

Los muestreos realizados en las tres zonas en el periodo contemplado fueron diferentes tanto en el tamaño muestral como en la distribución de tallas de los individuos (Figura II.3). Al comparar las tallas medias entre áreas mostraron diferencias significativas en todos los rangos de tallas (test Kruskal-Wallis; apartado 2.13.1).

Esto debe ser tenido en cuenta a la hora de analizar los resultados. Sin embargo, la intensidad de muestreo fue reflejo de las diferencias en la captura entre áreas, permitiendo un muestreo mucho más amplio en el sur del Gran Banco (Divs. 3NO). De hecho, los rangos de tallas muestreados en el estudio de alimentación y en el muestreo de distribución de tallas de las propias campañas científicas fueron similares (Tabla II.19).

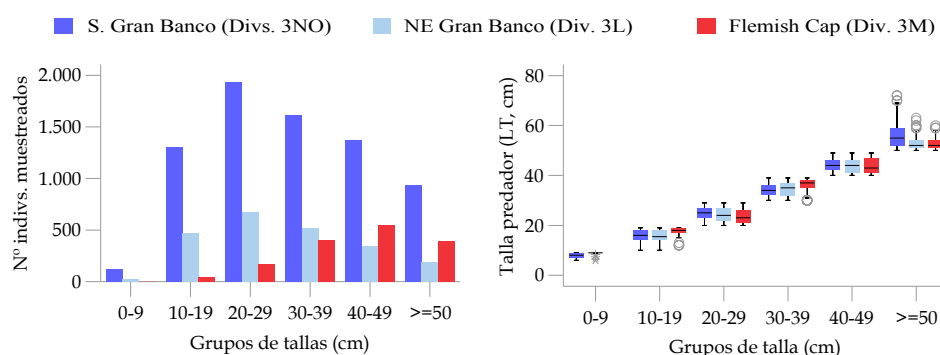


Figura II.3 Comparación de las muestras para el cálculo energético de los contenidos estomacales: n° de individuos (izq.), y talla (derecha).

Tabla II.19 Rango de tallas de los individuos de platija americana en los muestreos de distribución de tallas en las campañas científicas⁽¹⁾ y en los muestreos de contenidos estomacales en las Divs. 3NO, 3L y 3M. Periodo 2002-2008.

		Rango de tallas (cm) en los muestreos											
		Sur del Gran Banco (Divs. 3NO)				Nordeste del Gran Banco (Div. 3L)				Flemish Cap (Div. 3M)			
Año	Sexo	Distribución de tallas		Alimentación		Distribución de tallas		Alimentación		Distribución de tallas		Alimentación	
		Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.
2002	Machos	8	53	6	50					25	47	25	47
	Hembras	9	68	9	67					27	57	28	57
2003	Machos	6	47	6	49	8	46	8	46	12	49	12	47
	Hembras	7	66	7	72	9	54	9	54	16	58	16	58
2004	Machos	7	57	8	43	7	41	7	34	17	58	17	47
	Hembras	7	68	9	68	10	57	10	57	17	59	17	59
2005	Machos	7	52	7	49					20	49	28	58
	Hembras	7	69	7	69					18	58	22	58
2006	Machos	7	49	8	57	3	51	9	51	22	46	30	45
	Hembras	8	77	8	72	7	60	8	59	12	60	12	59
2007	Machos					6	52	6	55				
	Hembras					8	63	11	63				
2008	Machos	6	48	6	48	6	42	11	49	10	51	15	51
	Hembras	8	76	9	70	6	60	12	60	10	60	12	60

(1) Saborido-Rey and Vázquez (2003), Casas (2004), Casas and González-Troncoso (2005), González-Troncoso *et al.* (2006a), Casas and González-Troncoso (2007), Casas and González-Troncoso (2009), González-Troncoso *et al.* (2009a), Román *et al.* (2009).

2.8 ESTUDIO DE MORFOMETRÍA.

2.8.1 Características del muestreo.

Para este estudio fueron recogidos y congelados 143 individuos de platija americana cubriendo el rango de tallas tanto de machos como de hembras en las distintas áreas de estudio (sur y nordeste del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard). Los ejemplares proceden de profundidades donde se distribuye la mayor abundancia de la población y recogidos en primavera-verano: en junio en las Divs. 3NO, en abril-mayo en Flemish Cap y en agosto los de Svalbard y de la Div. 3L.

Tabla II.20 Estudio de morfometría de la platija americana: número de individuos y características de la muestra.

Área	Sexo	n°	Rango de talla (L _t , mm)		L _t media (mm) ± dt	
			Mín.	Máx.		
Divs. 3NO (S Gran Banco)	Machos	13	158	334	239	74.97
	Hembras	9	146	385	258	83.84
Div. 3L (NE Gran Banco)	Machos	6	397	589	487	74.08
	Hembras	9	122	397	221	86.60
		16	140	389	297	68.42
Div. 3M (Flemish Cap)	Machos	12	405	534	463	42.47
		12	324	454	388	48.36
	Hembras	5	354	387	373	13.55
Div. IIb (Svalbard)	Machos	21	390	565	486	59.36
		8	190	335	293	45.12
	Hembras	24	123	389	343	53.50
		8	410	444	423	11.37

Posteriormente, en el laboratorio fueron realizadas una serie de mediciones morfométricas con la utilización de un calibre digital (*Mitotuyo Absolute Digimatic Caliper Series 500*). Los registros fueron tomados en mm, con una precisión de centésima. Las características de la muestra en cada área en cuanto al número de individuos muestreados y las tallas aparecen en la Tabla II.20.

2.8.2 Medidas realizadas.

Fueron realizadas 8 medidas diferentes siguiendo el esquema indicado por Minet (1974) que aparece en la Figura II.4, y son las siguientes:

Medida		Descripción
Longitud total	L_t	Distancia desde el extremo de la mandíbula inferior hasta el final de la aleta caudal.
Longitud estándar	L_s	Distancia desde el extremo de la mandíbula inferior hasta la base de la aleta caudal.
Ancho del cuerpo	L_c	Distancia máxima entre la aleta dorsal y la anal.
Longitud cabeza	L_{ceph}	Distancia de la cabeza desde el extremo de la mandíbula inferior al borde posterior del preopérculo.
Largo de la aleta pectoral	L_p	Distancia desde la base de la aleta pectoral hasta el extremo de sus radios más largos.
Diámetro de la órbita del ojo	D	Longitud de la órbita.
Largo del maxilar	L_M	Distancia de la mandíbula superior (maxilar).
Largo de la mandíbula	L_m	Distancia de la mandíbula inferior.

Las comparaciones entre individuos de distintas procedencias geográficas fueron hechas mediante el porcentaje que representan algunas de esas distancias frente a la longitud total, a la estándar o la de la cabeza. Las diferencias fueron analizadas mediante el coeficiente de variación centrado en la media que es el resultado de expresar la desviación típica como un porcentaje de la media.

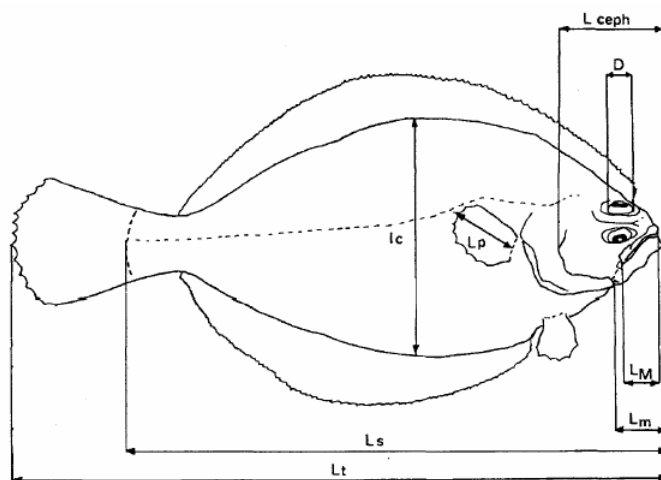


Figura II.4 Medidas realizadas en el estudio de morfometría. Fuente: Minet (1974).

La relación entre las distintas medidas fue obtenida mediante regresión lineal de la longitud total, estándar y de la cabeza con respecto a las otras medidas corporales.

$$y = ax + b \quad \text{donde} \quad x \text{ es } L_t, L_{ceph} \text{ y } L_M$$

Machos y hembras fueron analizados por separado. En el caso de las hembras fueron aplicadas dos regresiones: una a la muestra total incluyendo todas las tallas, y otra a la muestra con las que tenían un rango de longitud total similar al de los machos, de forma que este último caso permite comparar cómo varía la relación de las medidas corporales entre ambos sexos a similar talla.

2.9 ESTUDIO DEL ESTADO DE CONDICIÓN.

2.9.1 Características de los muestreos.

Este estudio fue realizado a partir de los muestreos biológicos de un total de 40 962 individuos recogidos en las campañas científicas y comerciales en el periodo 1992 a 2007. Los datos de las campañas comerciales corresponden al periodo 2001 al 2007, junto con los obtenidos en la Acción Piloto de Pesca Experimental dirigida a la platija americana desarrollada en el Mar de Barents y Svalbard en el año 1995 (Tabla II.1). El número de

individuos analizados por área, año, estación y fuente de datos aparecen en la Tabla II.21, y la misma muestra dispuesta por área, año y rango de talla se indica en la Tabla II.22.

Los individuos procedentes de las Divs. 3L, 3N y 3O fueron tratados conjuntamente, aun así son analizadas las diferencias entre ellos. Para facilitar el análisis, los individuos fueron agrupados en rangos de talla de 10 cm (20-29, 30-39, 40-49 cm, ...). Aquellos menores de 20 cm no fueron incluidos en este estudio debido al elevado grado de error observado en la pesada a bordo de pesos pequeños. Los muestreos mensuales se agruparon estacionalmente: de marzo a mayo (primavera), junio a agosto (verano), septiembre a noviembre (otoño) y diciembre a febrero (invierno). Una limitación en los datos que se debe tener presente, es que no se dispone de igual intensidad de muestreo estacional ni cobertura anual para todas las áreas geográficas.

Para analizar la relación entre el estado de condición, los ritmos alimentarios y la reproducción se tuvieron en cuenta únicamente los individuos adultos. Las hembras consideradas fueron aquellas con tallas a partir de la L_{50} (32 cm en Divs. 3NO y 3L y, 25 en Div. IIb; *Parte VI: 6.3*), y los datos de reproducción, denominados como “% en puesta”, indican el porcentaje de hembras que presenta un desarrollo gonadal que va desde la gónada bien desarrollada hasta la puesta, es decir, con ovocitos cuya madurez histológica es vitelogénesis avanzada, maduros o ya con folículos post-ovulatorios (*Parte II: 2.11.3*). En los machos se consideraron los mayores de 25 cm en las áreas del noroeste Atlántico y mayores de 20 cm en el nordeste, atendiendo a la talla de primera maduración indicada en la bibliografía (*Parte VI: Tabla VI.5*), y la madurez corresponde a la puesta propiamente utilizando datos de observación macroscópica.

Tabla II.21 Estudio del estado de condición de la platija americana: número de individuos analizados por estación y área. Periodo 1992-2007. Fuente de datos: BC es Buque comercial y BO es Buque oceanográfico.

Área	Estación	Fuente de datos	Año																
			1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Total
Gran Banco (NAFO, Divs. 3LNO)	Primavera	BC/BO				1083	600	2427	1517	361	552	720	973	1272	121	274	99	419	10418
	Verano	BC/BO									100	126	484	1002	877	2182	2487	7258	
	Otoño	BC									456	654		1227	1939		866	5142	
	Invierno	BC									410			1743	283	338		2774	
	Total					1083	600	2427	1517	361	552	1686	1753	1756	4093	3373	2619	3772	25592
Flemish Cap (NAFO Div. 3M)	Primavera	BC													5				5
	Verano	BO	1208	1029	1053	757	560	432	440	449	405	567	223	535	593	339	312	176	9078
	Invierno	BC														515			515
	Total		1208	1029	1053	757	560	432	440	449	405	567	223	535	598	854	312	176	9598
Svalbard (ICES Div. IIb)	Primavera	BC													192				215
	Verano	BC				1234								145	65		34	68	1546
	Otoño	BC/BO							437	277	347	229	689	621	780	319	312		4011
	Total					1234			437	277	347	229	689	689	845	319	346	91	5772
	Total		1208	1029	1053	3074	1160	3296	2234	1157	1186	2942	2934	3136	5010	4573	3022	3948	40962

Tabla II.22 Estudio del estado de condición de la platija americana: número de individuos muestreados por rango de talla y área. Periodo 1992-2007.

Área geográfica	Rango de talla (cm)	Año																
		1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Total
Gran Banco (NAFO Divs. 3 LNO)	20-29				511	184	801	372	102	136	246	479	667	598	204	580	898	5778
	30-39				388	181	1076	542	134	206	594	515	531	1581	980	971	1095	8794
	40-49				151	120	446	405	83	128	522	452	359	1358	1094	646	1098	6862
	50-59				28	67	82	161	29	54	276	273	168	421	839	329	536	3263
	>= 60				5	48	22	37	13	28	48	34	31	135	256	93	145	895
	Total		1083	600	2427	1517	361	552	1686	1753	1756	4093	3373	2619	3772	25592		
Flemish Cap (NAFO Div. 3M)	20-29	145	202	58	25	17	18	12	9	15	21	6	12	60	18	10	3	631
	30-39	573	366	488	308	239	171	127	102	127	208	42	195	173	128	118	49	3414
	40-49	430	373	397	307	244	176	211	208	191	224	93	233	202	365	140	86	3880
	50-59	60	88	110	117	60	67	90	130	72	114	82	95	163	343	44	38	1673
	Total	1208	1029	1053	757	560	432	440	449	405	567	223	535	598	854	312	176	9598
Svalbard (ICES Div. IIb)	20-29				278	295	183	252	167	374	415	474	207	222	13			2880
	30-39				804	135	91	91	59	294	465	333	101	109	56			2538
	40-49				152	7	3	4	3	21	78	38	11	15	22			354
	Total		1234		437	277	347	229	689	958	845	319	346	91				5772
	Total	1208	1029	1053	3074	1160	3296	2234	1157	1186	2942	2934	3136	5010	4573	3022	3948	40962

2.9.2 Cálculo de la condición.

Fue utilizado el Factor de Condición Relativo (K_r) por ser más adecuado para comparar individuos de la misma especie y así medir el efecto de distintos factores en la condición, ya que permite eliminar la influencia de la talla, pero debe ser aplicado en comparaciones entre grupos homogéneos con la misma b (pendiente) en la relación talla-peso (Le Cren, 1951; Bolger and Connolly, 1989; Anderson and Neumann, 1996).

$$K_r = W / W'$$

W es el peso observado del individuo i .

W' es el peso esperado del individuo i basado en la relación talla - peso.

Las diferencias de condición fueron testadas mediante regresión Múltiple General Lineal univariante (GLM; apartado 2.13.4).

2.9.3 Estimación del peso esperado (W').

Tabla II.23 Estudio de la condición en la platija americana: valores de a y b obtenidos en la regresión potencial de la talla y el peso, y aplicados para calcular el peso vivo esperado.

Ajuste	R ²	g.l.	F	Sigf.	a	b	Nº individuos
Todos los individuos: Divs. 3LNO, 3M, IIB; periodo 1992-2007							
Pot	0.972	14613	511407	0.000	0.0028	3.3429	40962
Todos los machos: Divs. 3LNO, 3M, IIB; periodo 1992-2007							
Pot	0.958	4980	114003	0.000	0.0038	3.255	15239
Todas las hembras: Divs. 3LNO, 3M, IIB; periodo 1992-2007							
Pot	0.97	9626	315946	0.000	0.0025	3.373	25710
Todos los individuos de Divs. 3LNO; periodo 1995-2007							
Pot	0.971	6877	228019	0.000	0.0022	3.3989	25592
Todos los individuos de Div. 3M; periodo 1992-2007							
Pot	0.972	6420	222925	0.000	0.004	3.2474	9598
Todos los individuos de Div. IIB; periodo 1997-2005							
Pot	0.955	1312	27988.9	0.000	0.0068	3.0724	5772
Todos los individuos de Divs. 3NO de la Campaña <i>Platuxa</i>; periodo 1995-2007							
Pot	0.986	13497	968739	0.000	0.0034	3.2664	15390
Todos los individuos de Div. 3M de la Campaña <i>Flemish Cap</i>; periodo 1992-2007							
Pot	0.976	9076	371083	0.000	0.0041	3.2427	9078
Todos los individuos de Div. IIB de la campaña <i>Fletán Ártico</i>; periodo 1997-2005							
Pot	0.964	3624	95783.1	0.000	0.003	3.3299	3226

Para cada grupo de individuos comparados fue estimado el peso esperado (W') mediante una función de regresión potencial, siendo calculada una para cada comparación llevada a cabo. Es decir, una primera regresión para comparar las áreas incluyendo todos los individuos; una segunda regresión para todos los datos de las hembras, y una tercera para todos los datos de los machos. Para analizar cambios intra-áreas se realizaron nuevas regresiones para los individuos de cada área geográfica; y para analizar la relación entre la condición y la biomasa se realizaron tres nuevas regresiones incluyendo

en cada una sólo los datos procedentes de las campañas científicas de cada área (Tabla II.23). Esta función de regresión es la misma que la utilizada para el cálculo de la relación talla-peso a partir de los datos observados, siguiendo la expresión (Ricker, 1975):

$$W' = a * L^b$$

W es el peso vivo total (g).

L es la longitud total (cm).

a es la constante, intersección del eje de las ordenadas y .

b es la pendiente de la curva o coeficiente de alometría.

2.10 ESTUDIO DE CRECIMIENTO.

2.10.1 Características de los muestreos y las muestras.

El estudio de crecimiento de la platija americana está centrado en las poblaciones del sur del Gran Banco (Divs. 3NO) y de Flemish Cap (3M). Fueron utilizados los muestreos biológicos y de distribución tallas de las campañas científicas que se desarrollan en ambas áreas del periodo 1995-2008 (apartados 2.2, 2.3 y 2.6), y los otolitos recogidos en la segunda de estas campañas. La asignación de la edad se realizó mediante recuento e interpretación de los anillos en los otolitos *sagitta*.

2.10.2 Recuento e interpretación de la edad, claves talla-edad y aplicación a las distribuciones de tallas de la población.

1. Obtención de las claves talla-edad a partir del recuento e interpretación de los anillos de los otolitos (Tabla II.24):
 - Otolitos recogidos en primavera en la Div. 3N (sur del Gran Banco). La lectura de estas muestras, recogidas en las campañas canadienses en la Div. 3N, fue realizada por Karen Dwyer y Joanne Morgan del DFO (Fisheries and Oceans Canada) y proporcionada en comunicación personal a Diana González (IEO). Dichas claves fueron aplicadas a las frecuencias de tallas de las Divs. 3NO obtenidas en las campañas científicas españolas *Platuxa* (Tabla II.2), cuyos resultados a lo largo de la serie son presentados en el Consejo Científico (SC) de NAFO para la evaluación de esta especie y publicados anualmente (González-Troncoso *et al.*, 2009a).
 - Otolitos recogidos en la Div. 3M (Flemish Cap) en la campaña científica española (Tabla II.2). La lectura fue realizada por Ricardo Alpoim del IPIMAR (Instituto de Investigaçã das Pescas e do Mar de Portugal), formando parte de los resultados de estas campañas y también utilizados para la evaluación de este stock por el SC de NAFO. Estas claves junto con los resultados de la serie de la campaña son publicadas en los respectivos informes de campaña (apartado 2.5) y en las publicaciones anuales realizadas en Documentos Científicos del Consejo de NAFO (Scientific Council Research Documents, SCR; Tabla II.24). En el protocolo de interpretación de los anillos anuales sólo se llega hasta 16+, por lo que las edades mayores de 16 años se consideran todas 16+.

Tabla II.24 Estudio de crecimiento de la platija americana: número de otolitos leídos por área. Periodo 1995-2008.

Área	Sexo	Año														Total
		1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	
Sur Gran Banco (NAFO, Divs. 3NO)	Hembras	363	315	349	425	398	426	422	464	394	357		311	288	4512	
	Machos	229	272	246	277	302	301	317	298	215	245		202	183	3087	
	Total	592	587	595	702	700	727	739	762	609	602	0	513	471	7599	
Flemish Cap (NAFO, Div. 3M) ⁽¹⁻¹⁴⁾	Hembras	359	232	214	247	297	184	200	155	108	341	170	119	82	2912	
	Machos	331	302	216	183	143	190	339	67	277	425	162	184	203	3223	
	Total	690	534	430	430	440	374	539	222	385	766	332	303	285	6135	
Total		690	1126	1017	1025	1142	1074	1266	961	1147	1375	934	303	798	13734	

Claves en: (1) Vázquez (1996); (2) Vázquez (1997); (3) Vázquez *et al.* (1998); (4) Vázquez (1999); (5) Vázquez (2000); (6) Saborido-Rey and Vázquez (2001); (7) Vázquez (2002); (8) Saborido-Rey and Vázquez (2003); (9) Casas (2004); (10) Casas and González-Troncoso (2005); (11) González-Troncoso *et al.* (2006a); (12) Casas and González-Troncoso (2007); (13) Vázquez and González-Troncoso (2008); (14) Casas and González Troncoso (2009).

2. Las claves talla-edad fueron aplicadas a las frecuencias de tallas obtenidas en las campañas españolas del área y año correspondientes para obtener la talla media por edad.
3. La talla media fue utilizada para obtener el peso medio por edad mediante los parámetros de la relación talla-peso, calculados a partir de los muestreos biológicos realizados en cada campaña y año. El cálculo del peso fue hecho a través de la función de regresión potencial con la ecuación de Ricker (1975): $W = a * L^b$

2.10.3 Modelado del crecimiento.

Se utilizó el modelo de von Bertalanffy (VB; von Bertalanffy, 1938) para el crecimiento individual por ser ajustable al observado en la mayoría de las especies de peces, considerando la talla del cuerpo como una función de la edad (Sparre and Venema, 1997). Entre los numerosos modelos propuestos en la bibliografía, éste está basado en principios de bioenergética, es útil en otros modelos de evaluación pesquera (por ejemplo, Beverton and Holt, 1957) y ha demostrado su éxito empírico en describir el crecimiento (Wootton, 1998).

Por ello, el modelado fue realizado mediante dicha ecuación de crecimiento en talla tras el cálculo de los parámetros de crecimiento (L_{∞} , k y t_0):

$$L_t = L_{\infty} \{ 1 - \exp[-k (t - t_0)] \}$$

L_t es la talla (cm) a la edad t .

t es la edad estimada a una talla dada.

L_{∞} es la hipotética talla máxima teórica (longitud asintótica) que puede alcanzar.

t_0 es la edad hipotética cuando la talla es igual a 0 ($L_t = 0$).

k es el coeficiente o tasa de crecimiento (años⁻¹).

El procedimiento del modelado fue:

1. Cálculo de los parámetros de crecimiento de VB. Fue hecho para machos y hembras de cada cohorte, dado que estos parámetros difieren dentro de la misma especie en función de ambos aspectos de una misma población.
 - Cálculo de la L_{∞} "inicial" mediante el gráfico de Ford-Walford (Ford, 1933; Walford, 1946) y el método de Chapman (Chapman, 1961). Se parte de pares de observaciones de edad y talla derivados del recuento e interpretación de los anillos de los otolitos. Con el primer modelo se estima de forma rápida L_{∞} con un análisis de regresión entre L_t y L_{t+1} , que correlaciona las longitudes de los individuos por grupos de edad según la ecuación derivada de VB. Y con el segundo modelo también basado en el incremento de talla en años sucesivos, con una regresión entre la L_t y dicho incremento ($\Delta_t = L_{t+1} - L_t$).

Es esperable cierta diferencia en los resultados obtenidos a través de ambos modelos, sin embargo, la L_{∞} obtenida para cada cohorte fue contrastada y ambos resultados fueron muy próximos.

- Cálculo de t_0 y k mediante el gráfico de VB. Fue realizado a partir de la ecuación para el cálculo de la edad (t) a una talla dada (L_t), también utilizada para estimar la edad de ciertas tallas (como la de la talla de primera maduración), y para ello se empleó la L_{∞} obtenida previamente (se optó por el valor estimado con el modelo de Chapman).

$$t = t_0 - (1/k) * \log_e (L_{\infty} - L_t) / L_{\infty}$$

$$\text{y } t_0 \text{ sería: } t_0 = t + (1/k) * \log_e ((L_{\infty} - L_t) / L_{\infty})$$

- Con estos parámetros “iniciales” calculados, fue realizado el ajuste a la ecuación de crecimiento de VB mediante regresión no lineal para cada cohorte, sexo y área, obteniendo así los parámetros de crecimiento “definitivos”. Para ello se empleó el programa estadístico SPSS.
- Curva de crecimiento en longitud con la ecuación de VB. Los parámetros “definitivos” fueron aplicados a la ecuación de VB, tanto los obtenidos para cada cohorte como los calculados para las poblaciones (del sur del Gran Banco y de Flemish Cap). Para comparar con otras poblaciones (Divs. 3L y IIb) fueron utilizados parámetros presentados en la bibliografía.

2.11 ESTUDIO DE REPRODUCCIÓN E HISTOLOGÍA DE LOS OVARIOS.

2.11.1 Las muestras.

Los ovarios fueron recogidos tanto en el muestreo en buques comerciales como en las campañas científicas en el periodo 2001 al 2010 (apartado 2), siguiendo el protocolo indicado en el apartado 2.3.2.4.

En el laboratorio del CO de Vigo - IEO se realizó el procesado y análisis histológico. En este estudio se utilizaron 3 110 y 1 102 ovarios de platija americana del sur y nordeste del Gran Banco respectivamente y 524 de Svalbard (Tabla II.25).

Tabla II.25 Estudio de reproducción de platija: nº de ovarios analizados histológicamente. Periodo 2001-2010.

Área	Mes	Talla (cm)		Año										Total				
		min.	máx.	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010					
Sur del Gran Banco (NAFO, Divs. 3NO)	Abril	21	62		24		20											44
	Mayo	18	77		164	212					125	164	2	59			726	
	Junio	11	75				238	207	291		149	89	253	116			1343	
	Julio	31	58								55						55	
	Agosto	33	64						61	8							69	
	Septi.	28	68					43		9	48	40	25				165	
	Octubre	19	66							23	104		80				207	
	Nov.	18	68							32	83	79	144				338	
	Dic.	25	76				17				75	71					163	
	Total	11	77		188	212	275	250	352	401	563	445	424				3110	
Nordeste del Gran Banco (NAFO, Div. 3L)	Abril	33	56				5	37		19							61	
	Mayo	27	45					29									29	
	Junio	35	46			8											8	
	Julio	15	52								119	104	71	22			316	
	Agosto	12	63					130		198	71	77	49	113			638	
	Nov.	38	48					10									10	
	Dicie.	25	50					40									40	
	Total	12	63			8	214	37	198	209	181	120	135				1102	
Svalbard (ICES Div. IIb)	Mayo	32	46				27										27	
	Junio	29	49		26	63											89	
	Julio	23	47			78											78	
	Octubre	18	47	98	87	92	53										330	
	Total	18	49	98	113	260	53										524	
TOTAL					98	301	480	542	287	550	610	744	565	559			4736	

2.11.2 Procesamiento histológico.

Las muestras fueron sometidas a un procesamiento estándar consistente en cuatro fases:

- Deshidratación (mediante alcoholes), aclaración (en tolueno) e infiltración (en parafina).

De cada gónada se obtiene una sección de unos 0.5 cm de grosor de la parte central del ovario, que es introducida en cassettes codificados y depositados en alcohol de 70° durante 24 horas. A continuación, los cassettes son depositados en el procesador de

tejidos (*Histokinette Leica*) que automáticamente somete las muestras al paso por los demás alcoholes y el tolueno, mediante el siguiente programa:

- 1° Alcohol 96° durante 2 horas en agitación media
- 2° Alcohol 96° durante 2 horas en agitación media
- 3° Alcohol 100° durante 2 horas en agitación baja
- 4° Alcohol 100° durante 2 horas en agitación baja
- 5° Etanol 100-Tolueno (al 50%) durante 3 horas en agitación baja
- 6° Tolueno durante 2 horas en agitación baja
- 7° Tolueno durante 2 horas en agitación baja
- 8° Tolueno-parafina (al 50%) durante 3 horas en agitación baja
- 9° Parafina durante 4 horas en agitación baja

2. Inclusión en parafina de los tejidos procesados. Aparatos utilizados: consola térmica, consola dispensadora y crio-consola (*Myr AP 280-2*).
 - 2.1 Los cassettes con los tejidos se sumergen en el baño de parafina líquida (*Paraplast*) con un punto de fusión sobre 56 °C.
 - 2.2 Paso del tejido del cassette al molde de parafina caliente, y enfriamiento de éste con el fin de obtener bloques de parafina adecuados para seccionar.
3. Corte con el microtomo rotatorio (*Microm HM 340E*).
 - 3.1 Se colocan los bloques de inclusión de parafina en la placa criogénica.
 - 3.2 A continuación se colocan en el microtomo para realizar cortes de unas 10 micras (µm) para desbastado y rebaje.
 - 3.3 Iniciar los cortes histológicos de 4 µm.
 - 3.4 Recoger el corte, extendido en el baño de agua caliente a 45 °C (*Termofin P-Selecta*), con el portaobjetos debidamente codificado. Tras ser escurrido, es llevado a la estufa durante 24 horas a 58°-60 °C.
4. Tinción de hematoxilina de Harris y eosina floxina b. En el teñidor automático (*Leica AutoStainer XL*) se disponen los reactivos en sus respectivas cubetas, por las que va pasando la cesta con los cortes depositados en los portas.

Los reactivos y duración del proceso de tinción son:

- | | |
|--------------------------------|-----------------------------|
| 1° Xileno (10') | 9° Carbonato de litio (10') |
| 2° Etanol 100% (4') | 10° Agua destilada (1') |
| 3° Etanol 80% (3') | 11° Etanol 70% (1') |
| 4° Agua (2') | 12° Eosina floxina b (2') |
| 5° Hematoxilina de Harris (4') | 13° Etanol 96% (2') |
| 6° Agua (2') | 14° Etanol 100% (2') |
| 7° Alcohol ácido (10') | 15° Xileno (5') |
| 8° Agua (3') | 16° Xileno (3') |

Ya finalizada la tinción se procede al montaje, depositando una gota de solución de *Deppex* sobre el corte y sobre ella se coloca el cubreobjetos, procurando que no queden burbujas. Tras secar, se procede a la limpieza para dejarlos preparados para su visualización en el microscopio.

En el microscópico (*Leica DM 4000 B*) se utilizó el objetivo de 5x para la visualización previa y barrido general de los cortes, y los objetivos de 10x, 20x ó 40x para los exámenes detallados y fotografías.

2.11.3 Interpretación de las estructuras y fases de desarrollo del ovocito.

La madurez asignada a cada hembra fue basada en el estado de desarrollo ovocítico más avanzado observado en el corte. Para la descripción del proceso de transformación de la oogonia en ovocito (oogénesis) fueron considerados los estados expuestos a continuación, siguiendo el mismo criterio indicado, también para la platija americana, por Zamarro (1992a), y para la merluza (*Merluccius merluccius*) por Murua (2006), y de forma general indicado por otros autores (Hunter and Macewicz, 1985; Murua and Saborido-Rey, 2003; McMillan, 2007; Brown-Peterson *et al.*, 2011). Las variaciones más habituales sobre esta clasificación de desarrollo folicular hacen referencia a los estadios en que se sub-dividen la vitelogénesis y la maduración, como en los estudios de Domínguez (2006) y Alonso (2011), autores que consideraron dos fases de vitelogénesis y sólo una de maduración.

Además, también están estructuras como los folículos postovulatorios (envuelta del oocito tras la ovulación) y oocitos atrésicos (formados en el proceso de degeneración y reabsorción). En el Anexo II aparecen expuestas fotografías de todas las fases y estructuras. A continuación se indica una breve descripción:

1. **Etapa juvenil (hembras inmaduras): estado de crecimiento primario.** Estos ovocitos están siempre presentes en el ovario y son la totalidad en los individuos juveniles.
 - 1.1 **Fase nucleolo-cromatina (N-C).** Ovocito con núcleo muy grande ocupando la mayor parte del ovocito, rodeado de una delgada capa de citoplasma. Núcleo con un solo y gran nucleolo.
 - 1.2 **Fase de estado perinuclear (P-N).** Ovocito más crecido, el núcleo aumenta y con múltiples nucleolos generalmente en la periferia del nucleoplasma y, los más avanzados presentan vacuolas.
- 2 **Etapa adulta (hembras maduras).** Se inicia con la aparición de los alveolos corticales y el corión en los ovocitos.
 - 2.1 **Fase de alveolos corticales (AC).** Es el inicio del proceso de maduración o desarrollo propiamente, e inicio de la fase adulta del individuo. Se caracteriza por la aparición de tres elementos: alveolos corticales, zona pelúcida y lípidos. Los alveolos corticales aparecen circunferencialmente en el citoplasma, dispersos al principio, y luego aumentan en número y tamaño situándose por todo el ooplasma. Están constituidos por proteínas (lipovitelina y fosfovítina), grasas (fosfolípidos, triacilglicéridos, etc.) y carbohidratos (gránulos de glucógeno). El corión está compuesto por la zona pelúcida, la zona radiada y la envuelta vitelina. En esta fase se produce la formación y agregación de pequeñas gotas lipídicas en posición perinuclear y, el núcleo está centrado con numerosos nucleolos.
 - 2.2 **Fase de vitelogénesis.** Comienza con la aparición del vitelo, al principio en forma de gránulos que se fusionan para dar los glóbulos llenos de vitelo,

inicialmente pequeños que van aumentando de tamaño; y finalmente se fusionan formando las esferas de vitelo, contribuyendo al aspecto transparente de los ovocitos al final del proceso. La función del vitelo es aportar alimento al embrión. Al avanzar el proceso se distingue la granulosa y la teca; ambas son capas que rodean los ovocitos vitelogénicos. El núcleo aumenta de tamaño y al final de la fase presenta un aspecto ameboides.

Para indicar el grado de vitelogénesis, se consideraron tres fases:

- 2.2.1 Vitelogénesis inicial (V1). El vitelo se sitúa entre los AC en la periferia del ovoplasma.
 - 2.2.2 Vitelogénesis media (V2). El vitelo en mayor número y tamaño ocupa la totalidad del ovoplasma (ovocitos totalmente vitelados). Los AC también aumentan de tamaño en la periferia formando un anillo continuo.
 - 2.2.3 Vitelogénesis avanzada (V3). Vitelo y AC de mayor tamaño y entremezclados ocupan todo el citoplasma.
- 2.3 **Maduración.** Su inicio es indicado por la migración periférica del núcleo (vesícula germinal) hacia el polo animal, tras lo cual la membrana nuclear desaparece. Finaliza con la hidratación que precede a la ovulación, indicando que la puesta es inminente (en horas). Esta fase se dividió en dos etapas:
- 2.3.1 Maduración temprana (MTE). Migración del núcleo o vesícula germinal al polo animal, e inicio de la fusión de los gránulos de vitelo.
 - 2.3.2 Maduración tardía (MTA). Fusión completa del vitelo y tiene lugar la hidratación (H). Ésta presenta una corta duración, tras la cual, se produce la ovulación inmediatamente (en menos de 24 horas).

Folículos post-ovulatorios (POFs). No son una fase de desarrollo sino una estructura formada tras la ovulación. Al finalizar la ovogénesis los oocitos maduros son liberados en el lumen ovárico tras la ruptura del folículo (ovulación), donde el ovocito se separa de la capa granulosa, formándose los POFs. Cuando son recientes se identifican fácilmente, pero en poco tiempo degeneran, confundándose con los ovocitos en atresia.

Atresia. Es el proceso de degeneración y reabsorción por fagocitosis del ovocito. Puede producirse durante la fase de desarrollo, en la vitelogénesis o tras la puesta (en los ovocitos no ovulados); aunque se entiende por atresia propiamente el proceso que afecta a los ovocitos con pared folicular.

2.11.4 Medición de los ovocitos.

El diámetro de los ovocitos medidos fue calculado como la media entre el diámetro mayor y el menor pasando por el núcleo, considerando esta medida representativa del diámetro real (Zamarro, 1992a). La selección de los ovocitos a medir fue hecha tomando aleatoriamente un corte por hembra de cada cm de talla por mes, año y área. En dicho corte se efectuaron medidas a 4 ovocitos al azar de cada fase de desarrollo presente.

En total se obtuvieron 2 519 diámetros medios de ovocitos en distintas fases de desarrollo (Tabla II.26), y 285 mediciones de la pared del ovario, todo ello mediante la aplicación LAS (*Leica Application Suite*).

Tabla II.26 Estudio de reproducción de la platija americana: ovocitos medidos por mes y área. Cada medida es la media de las realizadas a 4 ovocitos en igual fase de desarrollo del mismo corte histológico.

Área	Mes	Talla (mín- máx, cm) de la hembra	N° de medidas de cada estado de desarrollo ovocítico									N° de medidas de la pared del ovario	
			N-C	P-N	AC	V1	V2	V3	MTE	MTA-H	Total		
Sur del Gran Banco (Divs. 3NO)	Abril	21-62	12	18	24	7	1	14	10		3	89	7
	Mayo	18-72	79	87	144	57	9	46	53		23	498	69
	Jun	14-75	123	124	159	106	25	13	18		9	577	51
	Ag	33-64	3	26	29	26	14	2				100	2
	Sept	30-68	10	28	52	46	36	5				177	2
	Nov	25-64	10	10	22	16	14					72	10
	Dic	31-47	1	5	16	10	11	5				48	
	<i>Total</i>	<i>14-75</i>	<i>238</i>	<i>298</i>	<i>446</i>	<i>268</i>	<i>110</i>	<i>85</i>	<i>81</i>	<i>35</i>	<i>1561</i>	<i>141</i>	
Nordeste del Gran Banco (Div. 3L)	Abril	33-56	3	4	37	24	1	23	6			98	9
	Mayo	27-45	7	7	16	5		12	5			52	
	Jun	35-46			8			8	6	3		25	
	Ag	19-57	30	30	21	18	7					106	28
	Nov	38-48			8	9	7	6				30	
	Dic	25-50	6	8	19	17	15	10				75	
	<i>Total</i>	<i>19-57</i>	<i>46</i>	<i>49</i>	<i>109</i>	<i>73</i>	<i>30</i>	<i>59</i>	<i>17</i>	<i>3</i>	<i>386</i>	<i>37</i>	
Svalbard (Div. IIb)	Mayo	33-46	1	3	16	15	3					38	10
	Junio	29-49	14	20	38	32	7			3		114	22
	Julio	23-47	15	23	42	30	13					123	31
	Oct	18-47	24	47	86	66	59	15				297	44
	<i>Total</i>	<i>18-49</i>	<i>54</i>	<i>93</i>	<i>182</i>	<i>143</i>	<i>82</i>	<i>15</i>		<i>3</i>	<i>572</i>	<i>107</i>	
<i>TOTAL</i>			<i>338</i>	<i>440</i>	<i>737</i>	<i>484</i>	<i>222</i>	<i>159</i>	<i>98</i>	<i>41</i>	<i>2519</i>	<i>285</i>	

2.11.5 Índice corporal y ojiva de madurez.

1. **Índice Gonadosomático (IGS).** Es un índice que relaciona el tamaño de la gónada con el peso del individuo y da información del desarrollo gonadal y del momento de la puesta. Fue calculado con las muestras disponibles de los meses de abril a julio del periodo de estudio, según la expresión:

$$IGS = P_o / (P_t - P_o) * 100$$

P_o = Peso húmedo del ovario (g).

P_t = Peso entero del individuo (g).

2. **Talla de primera maduración** de la población (L_{50}). La proporción de hembras maduras (a partir de la presencia de alveolos corticales) por talla a partir de los datos histológicos fue ajustada mediante regresión logística (Ashton, 1972), usando la de tipo binomial (apartado 2.13.3).

2.12 ESTUDIO DEL REPARTO ENERGÉTICO Y ESTRATEGIA VITAL.

A partir de los valores obtenidos para distintos parámetros biológicos de la platija americana, se pretendió determinar las adaptaciones de la estrategia vital que siguen las poblaciones del Gran Banco y Flemish Cap. Así, se relacionan entre sí aspectos del crecimiento, la reproducción y la alimentación. Para ello en este análisis se utilizaron resultados obtenidos en capítulos anteriores, concretamente: la talla y peso medios por edad y

el modelado del crecimiento (*Parte V: 5.3.2 y 5.3.3*), la edad de primera maduración (*Parte VI: 6.3*) y los equivalentes energéticos de la dieta (*Parte IV: 4.5.4*).

Fue estimada la mortalidad natural (M) siguiendo el cálculo empírico indicado por Pauly (1980), el cual estima un valor próximo al observado para esta especie (Roff, 1984). La expresión es la siguiente:

$$\text{Log } M = -0.0066 - 0.279 \log L_{\infty} + 0.6543 \log k + 0.4634 \log (T),$$

donde la temperatura (T) considerada fue de 2.0, 4.5 y 1.9 °C para las Divs. 3NO, 3M y 3L respectivamente (*Parte III: 3.1*).

También se considera la fecundidad, aspecto biológico no tratado en el presente estudio, por lo que se utilizan los valores obtenidos por Zamarro (1992a).

2.12.1 Análisis y estimación de energía.

El procedimiento seguido para estimar la energía destinada a crecimiento y la destinada a reproducción fue:

1. A partir de los valores calóricos obtenidos con la ración diaria de primavera-verano (apartado 2.7.7, Tabla II.18), que serían en kcal por 100 g de predador al día, se calculó la energía obtenida correspondiente al peso vivo medio de cada rango de tallas de 10 cm de las hembras de platija americana. Dichos pesos aparecen en la Tabla II.27.

Tabla II. 27 Peso vivo medio (g) de las hembras utilizadas para el cálculo de la energía obtenida con la dieta de primavera-verano.

Area	Peso medio (g) individual por rango de talla (cm)			
	20-29	30-39	40-49	≥50
Divs. 3NO	133	365	841	1809
Div. 3L	130	412	906	1678
Div. 3M	121	432	1046	1528

Esa ración por individuo corresponde a un día, e interesa conocer la obtenida a lo largo de la primavera-verano. Fueron considerados 7 meses (de marzo a septiembre * 30 días; Tabla II.28) tal como MacKinnon (1972), de cuyo estudio se toma información.

Tabla II. 28 Energía obtenida por 100 g de predador y día, y la correspondiente al peso vivo medio de cada rango de tallas durante primavera-verano.

Area	kcal obtenidas por 100 g de predador en un día			
	20-29	30-39	40-49	≥50
Divs. 3NO	0.2	0.3	0.3	0.2
Div. 3L	0.3	0.4	0.7	0.8
Div. 3M	0.4	0.4	0.3	0.3
Area	kcal obtenidas para el peso medio del predador en primavera-verano (7 meses)			
	20-29	30-39	40-49	≥50
Divs. 3NO	77	329	1315	2720
Div. 3L	52	192	464	949
Div. 3M	93	337	716	911

2. La energía estimada (kcal) que obtendría durante primavera-verano (Tabla II.28) se repartió entre la destinada al crecimiento y la dirigida a la reproducción. Para ello, fueron aplicados los porcentajes obtenidos por MacKinnon (1972) y Fonds *et al.* (1992) (Tabla II.29). Se tiene en cuenta que de la energía total obtenida, asimilarían el 75%, y el reparto en crecimiento y reproducción se hace sobre ésta última asimilada.

Tabla II. 29 Porcentaje de la energía asimilada que sería invertida en crecimiento y reproducción en las hembras de la platija americana.

	Inmaduras ⁽¹⁾	Maduras ⁽³⁾			Maduras
	<30 cm en Divs. 3LNO y <40 cm en Div. 3M	30 cm	35 cm	40 cm	≥ 50 cm
En crecimiento	53% ⁽²⁾	36.8%	31.7%	26.7%	16.7%
En reproducción	0%	19.0%	24.0%	29.1%	39.1%

(1) Consideración aproximada de tallas inmaduras y maduras a partir de la L_{50} obtenida para las Divs. 3NO, 3L y Div. 3M (*Parte VI: 6.3*)

(2) Fuente: Fonds *et al.* (1992). Se utiliza el valor de 53% obtenido experimentalmente en los individuos inmaduros de la solla (*P. platessa*), los cuales dirigen aproximadamente el 53-55% de la energía obtenida al crecimiento.

(3) Fuente: MacKinnon (1972). Valores energéticos obtenidos para tres tallas (30, 35 y 40 cm) de la platija americana. Para el rango de 30-39 cm se aplica un valor medio de los correspondientes a las hembras de 30 y 35 cm, para el de rango 40-49 cm se aplica los valores de las de 40 cm, y para el rango de ≥50 cm, se le suma al valor del grupo anterior un 10% en reproducción y se le resta en crecimiento que es la diferencia que muestran los valores entre las tres tallas anteriores.

2.13 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

A lo largo del trabajo fueron utilizados numerosos test estadísticos, paramétricos y no paramétricos; univariantes y multivariantes, etc., la mayoría de ellos bien conocidos en biología pesquera. Las principales pruebas utilizadas se indican a continuación.

2.13.1 Pruebas de bondad de ajuste y de homogeneidad de muestras.

Son pruebas para determinar si una variable se ajusta a una distribución dada (la normal) o pertenecen a una misma población (la misma distribución).

Contraste Chi-cuadrado (χ^2). Prueba para variables aleatorias discretas que compara las frecuencias observadas con las esperadas (estadístico de Pearson) en cada categoría contrastando si todas las categorías contienen la misma proporción de valores.

Aplicaciones en el contraste de las muestras de distintas procedencias para su estudio conjunto: la frecuencia de la distribución de tallas de los individuos muestreados (tamaño de la muestra) para diversos aspectos analizados de la ecología trófica. La frecuencia de esta variable no se ajustó a una distribución normal. También se utilizó para contrastar la intensidad alimenticia (*FI*) a lo largo del día en el estudio del patrón alimentario diario.

Contraste de Kolmogorov-Smirnov (Test K-S). Test no paramétrico para variables cuantitativas continuas. Es el más habitual para comprobar si sigue una distribución normal, y válido tanto para muestras grandes como pequeñas; y el **contraste de normalidad de Shapiro-Wilk**, prueba más recomendada para testar la normalidad de una muestra si se trata de un número pequeño de datos ($n < 30$).

Aplicaciones: exploración de la “normalidad” de los datos en la distribución de tallas (tallas medias) de los individuos muestreados para el análisis de diversos aspectos de la ecología trófica; a los valores de los Índices de Plenitud Estomacal (*IPE*) y de llenado parcial (*IPE_x*), y sus transformaciones, en el estudio de hábitos alimenticios; a los valores y sus transformaciones de las medidas del tamaño del ovocito en el estudio de reproducción.

Normalización de los datos. En los casos ensayados de normalidad de los datos que no mostraron esta distribución, se comprobó la normalidad de los datos transformados usando alguno de los métodos de transformación: Log natural, 1/raíz cuadrada o de puntuaciones normales. Este último método son las puntuaciones *z* correspondientes a la

proporción acumulada estimada usando la fórmula de estimación de la proporción del Método de Tukey:

$$(r-1/3) / (w+1/3)$$

donde r es el rango y w es la suma de las ponderaciones de los casos.

ANOVA de Kruskal-Wallis. Contraste no paramétrico en variables cuantitativas para k -muestras independientes. Esta prueba es semejante a la paramétrica del análisis de varianza de una vía.

Aplicaciones: contraste de los valores de *IPE* e *IPE_x* en diversos aspectos en el estudio de ecología trófica (variación de la dieta temporal, estacional, geográfica, entre sexos y tallas; variación de presas; patrón diario de alimentación y ración diaria, etc.).

2.13.2 Pruebas de asociación e independencia.

Para estimar la correlación o grado de dependencia entre dos variables, y medir la intensidad con que están relacionadas.

Correlación bivariada lineal de Pearson (y **correlación parcial** cuando el efecto de una o más variables adicionales es controlado) con variables cuantitativas.

Se aplicó en el análisis de: la relación entre captura y temperatura en el estudio de distribución; relación entre el consumo de ciertas presas y la intensidad de alimentación a lo largo del día en el estudio trófico; en el estudio de la condición en la relación entre ésta y los cambios de biomasa en los stocks, y la relación entre los cambios del estado de condición, la maduración gonadal y intensidad alimenticia a lo largo del año; en la relación entre el tamaño del ovocito y el estado de condición de la hembra en el estudio de reproducción.

Correlación bivariada Tau-b de Kendall (H_b). Correlación no paramétrica que mide la asociación entre órdenes de rangos para factores ordinales. Aplicación: relación entre cambios de biomasa de presas y cambios en su predación.

2.13.3 Regresión logística binomial.

Modelo logístico de regresión con variable dependiente cualitativa dicotómica (0 si el hecho no ocurre y 1 si ocurre). La ecuación del modelo es:

$$Y_i = \log (\Pi_i / 1 - \Pi_i)$$

Π_i es la probabilidad de que se produzca el evento i .

Y_i es el valor de la variable dependiente en el caso i .

Expresado en forma de regresión es:

$$\Pi_i = \frac{1}{1 + e^{-(\alpha + \beta X_i)}}$$

α y β son los coeficientes de la ecuación.

X_i es el valor de la variable predictora, en este caso la talla.

Se utilizó para la estimación de la edad de primera maduración y representación de la ojiva.

2.13.4 Prueba de diferencias entre medias y Análisis de varianza y covarianza.

T- Test. Utilizado para testar las diferencias en los valores de los parámetros de crecimiento entre áreas, sexos o cohortes.

Modelo de regresión Múltiple Lineal General univariante (GLM). Este procedimiento proporciona un análisis de regresión y un análisis de varianza para una variable dependiente mediante varios factores o variables, y permite contrastar hipótesis nulas sobre los efectos de tales factores en las medias de varias agrupaciones de la variable dependiente, donde la varianza es dividida en los efectos principales debidos a los factores individuales y en las interacciones entre ellos. Testa la hipótesis de que los valores medios de distintas procedencias no presentan diferencias significativas entre ellos.

Aplicaciones: diferencias temporales y con la profundidad de las capturas de platija americana en el estudio de distribución; diferencias geográficas, estacionales, entre sexos y tallas de la condición en la platija americana; diferencias geográficas y estacionales del tamaño del ovocito, y con la talla de la hembra en el estudio de reproducción.

Contraste a posteriori o *post hoc*. Una vez comprobadas diferencias significativas entre las medias, fue aplicado un estadístico descriptivo mediante la prueba de rango (prueba de Duncan) que permite determinar qué medias difieren e identificar subconjuntos homogéneos de medias que no se diferencian entre sí.

2.13.5 Componentes principales.

Análisis de Componentes Principales (CP). Método multivariante de simplificación o reducción de los casos-variables iniciales con datos cuantitativos, a un número menor de variables (denominadas componentes principales o factores) por combinación lineal de las primeras. Para su aplicación no se necesita el requisito de normalidad en la distribución. Genera una gráfica correspondiente al modelo, en la cual, tanto las observaciones como las variables son representadas en un espacio bidimensional.

Se aplicó en el estudio de ecología trófica al estudio de la estructura trófica y solapamiento. En este análisis se utilizó el programa estadístico *S-Plus*, en los demás fue utilizado el programa *SPSS*.

Parte III

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

DE LA PLATIJA AMERICANA

DURANTE PRIMAVERA-VERANO

3 DISTRIBUCIÓN, BIOMASA Y ESTRUCTURA DE TALLAS DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO Y FLEMISH CAP DURANTE PRIMAVERA-VERANO.

La historia, evolución y situación actual de los stocks de la platija americana del Gran Banco y Flemish Cap fueron expuestas anteriormente, así como la importancia que han tenido en las pesquerías españolas (*Parte I: 1.1.1 y 1.1.2*). También fueron comentadas las características generales del hábitat donde se distribuye esta especie (*Parte I: 1.3*), por lo que a continuación serán analizados los cambios habidos en los últimos quince años aproximadamente en la distribución espacial y batimétrica, así como en la estructura de tallas de ambas poblaciones y su relación con el nivel de biomasa y la temperatura. Añadido al interés propiamente biológico que puede suponer este estudio, nos encontramos ante una situación en la que los cambios se deben a la combinación de la dinámica de las poblaciones, las condiciones ambientales y la influencia de la sobreexplotación pesquera.

En el análisis se utilizaron los resultados obtenidos en las campañas científicas españolas desarrolladas en el noroeste Atlántico en el área de NAFO (*Parte I: Figura I.3*). La zona de prospección de dichas campañas se sitúa en: las Divs. 3NO en primavera-verano en el periodo desde 1995 a 2008; la Div. 3L en verano desde el 2003 al 2008; y la Div. 3M, también durante el verano desde 1992 a 2008 (*Parte II: 2.2 y Tabla II.2*). Los aspectos protocolarios de la recogida de datos (posiciones geográficas, capturas, etc.) y de la realización de los muestreos de distribución de tallas aparecen indicados en *Parte II: 2.3*.

Los índices estimados de biomasa y abundancia, la distribución de tallas, la proporción de machos y hembras, y la distribución espacial de las capturas de la platija americana fueron obtenidos de un total de 2500 pescas con captura de esta especie, y de 212 620 individuos tallados (*Parte II: 2.6, Tablas II.4 a II.6*). Las características metodológicas y del muestreo para este estudio en concreto están reflejadas en *Parte II: 2.6*. También fueron utilizados otros datos cuya fuente se refleja en la *Parte II: 2.5*.

Algunos de los aspectos aquí tratados fueron presentados en el Consejo Científico de NAFO para la evaluación de ambos stocks (Casas and González-Troncoso, 2009; González-Troncoso *et al.*, 2009a; Román *et al.*, 2009). El análisis hecho para el área del sur del Gran Banco es una revisión y actualización del trabajo de González y Paz (2005).

3.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL.

3.1.1 Sur del Gran Banco, NAFO Divs. 3NO.

En el sur del Gran Banco fuera de las aguas de la ZEE de Canadá, la platija americana durante primavera-verano mostró cambios espaciales y batimétricos, así como cambios en su concentración. La Figura III.1 muestra todas las pescas donde hubo captura de esta especie durante el periodo de estudio. Normalmente está más concentrada al sur del 44°N y al oeste del 49° 30'W. En general, los cambios se corresponden con movimientos norte/sur y este/oeste del 43°N al 44°N y del 49° 30'W al 51° 20'W aproximadamente. Es decir, se extiende por la zona más somera del banco, denominada "seco", y da lugar a grandes concentraciones, o bien se dispersa entre las isóbatas de los 100 y 200 m. Algunos años estuvo desplazada hasta mayores profundidades, prolongando su distribución hasta más al norte siguiendo la misma batimetría. Esta última situación se observó de forma más extrema en el

año 1997. Entre los años 1996 y 2000 hubo unos puntos situados al nordeste en torno a 200 m (aproximadamente entre $44^{\circ} 40' N/44^{\circ} 10' N$ y $48^{\circ} 57' W/48^{\circ} 50' W$), donde se produjo una importante concentración, que en años posteriores dejó de aparecer (Figura III.1a). Del 2001 al 2005 estuvo menos concentrada en el “seco” y más desplazada hacia el oeste y sur del banco (Figura III.1b). Los cambios de densidad que se observan en las Figuras III.1a y III.1b, entre los periodos 1995-2000 y 2001-2008 respectivamente, son debidos a cambios metodológicos en la campaña (barco y arte; *Parte II: 2.6.1 y Tabla II.2*), lo que produjo una disminución en las capturas de platija americana.

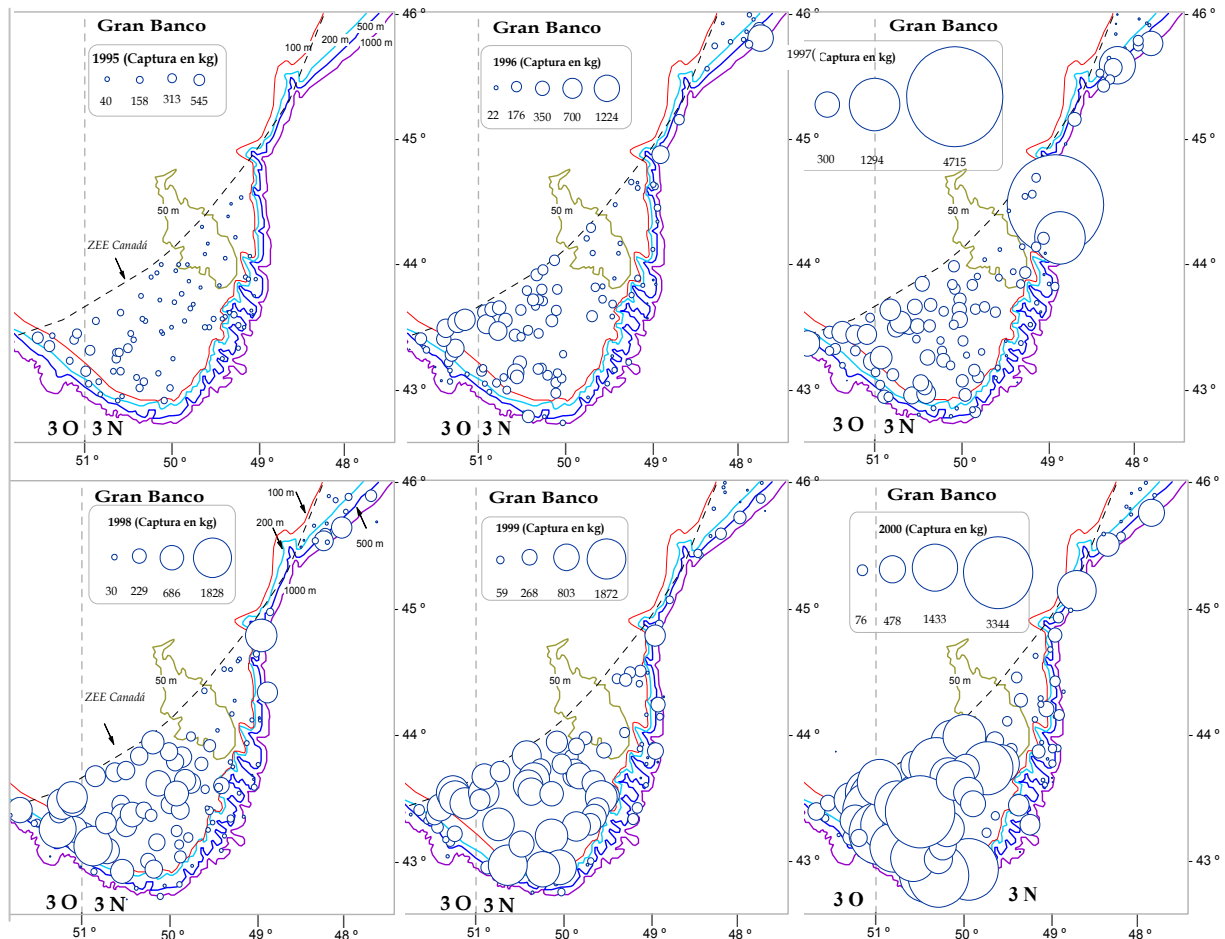


Figura III.1a Cambios anuales en la distribución espacial de las capturas (escala de proporcionalidad de raíz cuadrada) de la platija americana en el sur del Gran Banco (Divs. 3NO) durante primavera. Serie realizada en el B/C Playa de Menduïña desde 1995 al 2000. Fuente: datos de la serie de la campaña científica *Platuxa*.

Analizando cada periodo por separado no hubo un cambio drástico de distribución cuando las capturas se incrementaron. Los desplazamientos parecen independientes de su biomasa, al igual que sus concentraciones, aspecto ya indicado en otras áreas de distribución (Swain and Morin, 1996).

Desde el año 2003, a partir del cual hay disponibles datos hidrográficos, las mayores capturas normalmente estuvieron asociadas a temperaturas por debajo de $0^{\circ} C$ hasta $2^{\circ} C$ y de 32.5 a 33.9 ups de salinidad (Unidades Prácticas de Salinidad = g/l), como muestra la Figura III.2, y moviéndose la mayor parte de la población desde algo menos de 100 m hasta superar los 200 m y, por lo tanto, dentro de las características del hábitat citadas como preferentes para esta especie en el noroeste Atlántico (Johnson, 2004).

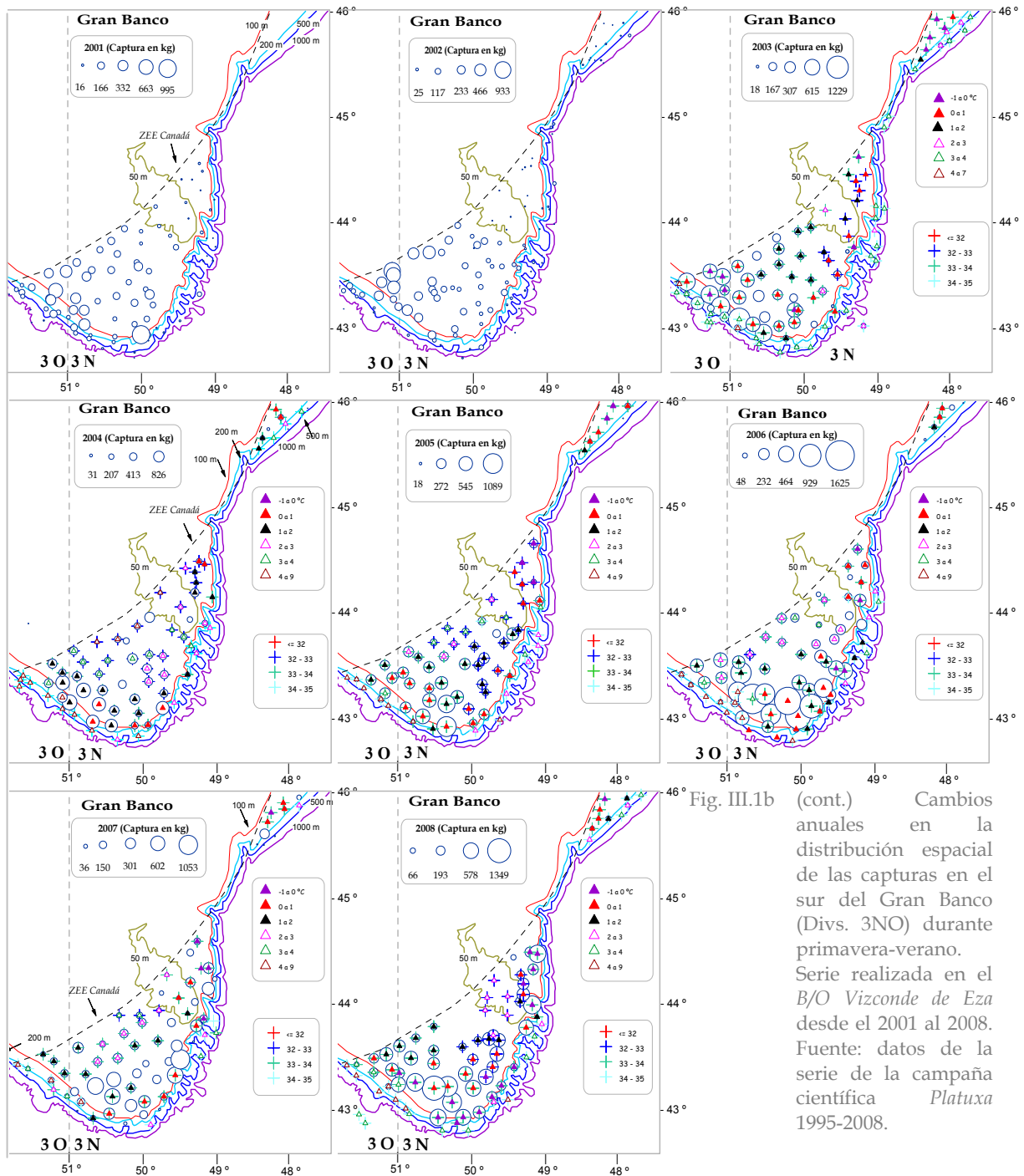


Fig. III.1b (cont.) Cambios anuales en la distribución espacial de las capturas en el sur del Gran Banco (Divs. 3NO) durante primavera-verano. Serie realizada en el B/O Vizconde de Eza desde el 2001 al 2008. Fuente: datos de la serie de la campaña científica *Platuxa* 1995-2008.

Desde los años 70 hubo tres periodos anormalmente fríos en las masas de agua de la plataforma continental Atlántica en el área de Terranova-Labrador: a principios de los años 70, mediados de los 80 y a principios de los 90. En este último caso el agua de la plataforma continental estuvo más fría de lo habitual (Colbourne *et al.*, 1994), recuperándose a lo largo de la década, hasta que a finales de la misma las temperaturas oceánicas en muchas áreas alcanzaron máximos históricos (Colbourne *et al.*, 2004), coincidiendo con los años de más amplia distribución y mayor densidad en la parte somera del Gran Banco. Esa tendencia cálida continuó hasta un nuevo enfriamiento entre los años 2001-2003 (Colbourne *et al.*, 2007) que podría explicar la escasa concentración en la parte somera en esos tres años, donde las temperaturas acusan más el descenso. Estas condiciones habrían ocasionando el desplazamiento de la platija hacia el sur en torno a la línea de 51°W y fondos de 200 m, por donde entran aguas cálidas de la Corriente del Golfo generando una temperatura de 0-2 °C.

En los años siguientes con temperaturas “cálidas” en la zona, observamos la que sería su distribución de verano (la campaña a partir del año 2004 fue retrasada un mes; *Parte II: Tabla II.2*). La platija aparece situada en fondos de 100 m aproximadamente donde las

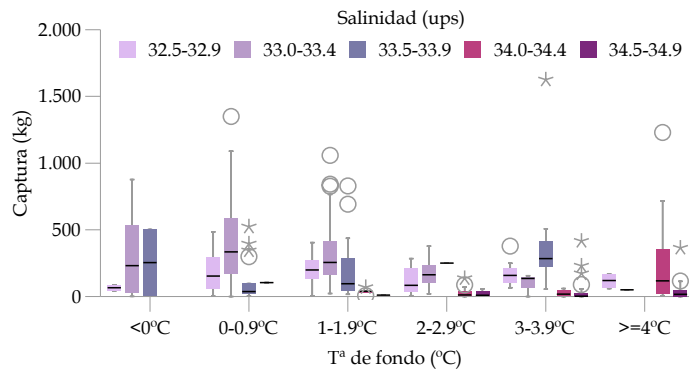


Figura III.2 Capturas en función de la temperatura y salinidad en las Divs. 3NO en primavera-verano periodo 2003-2008. Fuente: Serie de la campaña científica *Platuxa*. Tipo de gráfica indicado en *Parte II: 2.7.5.2, Fig. II.1*.

temperaturas algo más bajas que en el “seco” serían más adecuadas para esta especie. Buscando su óptimo térmico, evitaría las zonas de menor profundidad tanto en los periodos más fríos como en los más cálidos. Se reportaron desplazamientos hasta aguas profundas y cálidas en distintas áreas coincidiendo con periodos fríos (Bowering and Brodie, 1991; Bowering *et al.*, 1996; Bowering *et al.*, 1997; Swain and Morgan, 2001).

Es de esperar que con la tendencia creciente de las temperaturas en la zona de

Terranova-Labrador en la presente década, la platija americana permanezca situada en torno a los 100-150 m, como así se observa desde el año 2004 (Figura III.1b). De hecho, hay una significativa correlación bilateral negativa entre las capturas tanto con la temperatura como con la salinidad ($r = -0.276$ y $r = -0.336$ respectivamente, $p \leq 0.01$; Figura III.2).

3.1.2 Nordeste del Gran Banco, NAFO Div. 3L.

En el nordeste del Gran Banco fuera de las aguas de la ZEE de Canadá durante el verano desde el 2004 hasta el 2008, la platija americana se concentró entre las isóbatas de 100 y 200 m, con movimientos hacia el suroeste (Figura III.3), zona de aguas frías y baja salinidad (Román *et al.*, 2009).

En el año 2003 mostró la distribución más “anómala” del periodo, al situarse a más profundidad, rebasando los 200 m e incluso llegando a los 500 m y alcanzando mayor latitud (Figura III.3). Ese año la campaña fue realizada todavía en primavera (*Parte II: Tabla II.2*), y por lo tanto, podría tratarse de la distribución no estival, unida a un desplazamiento a mayor fondo influido por el comentado enfriamiento entre los años 2001-2003. El incremento de las temperaturas en los años siguientes y el periodo de verano determinaría su emplazamiento a menos fondo observado en estos últimos años. Las mayores capturas se produjeron en temperaturas de 0 a 1.9 °C y salinidad de 33.0 a 34.4 ups (Figura III.4), también con una correlación bilateral significativa negativa entre las capturas y ambas variables ($r = -0.503$ y $r = -0.462$ respectivamente, $p \leq 0.01$).

Los cambios estacionales en esta área dentro de los observados intervalos de profundidad y temperatura son similares a los indicados en estudios previos (Morgan and Brodie, 1991; Morgan and Bowering, 2004), y corresponden con los descritos cambios de distribución anual dependientes de la temperatura que esta especie manifiesta independientemente del área geográfica (Swain, 1997; Swain *et al.*, 1998).

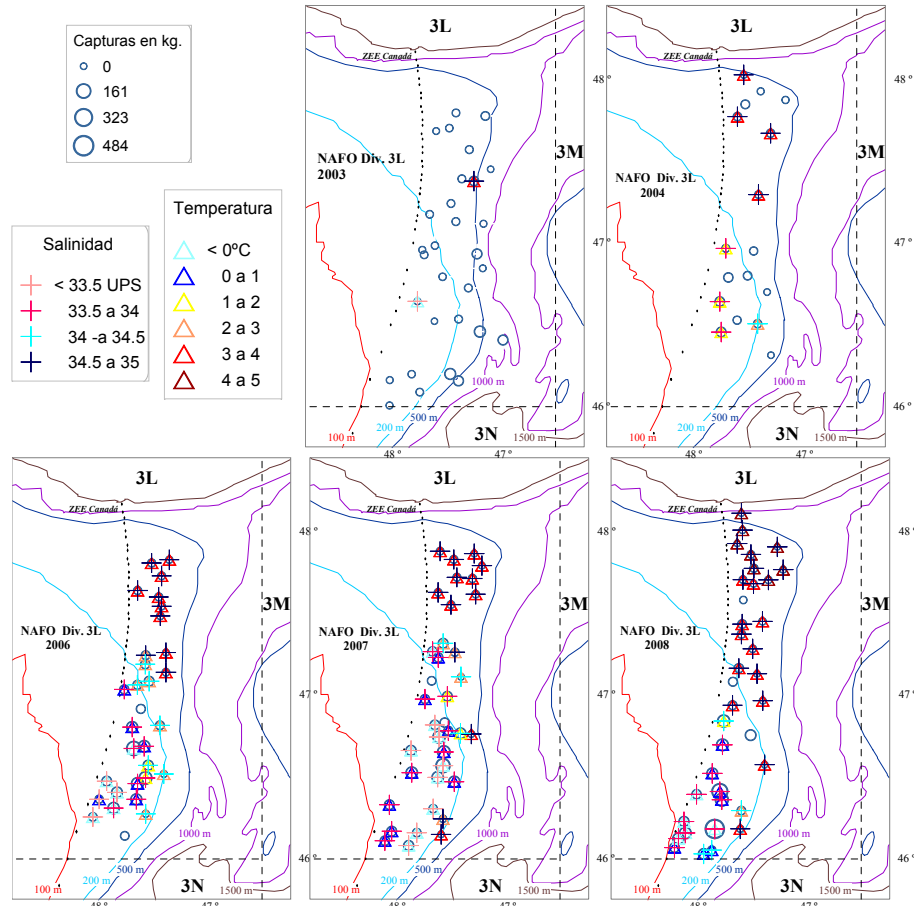


Figura III.3 Cambios anuales de distribución espacial de las capturas de platija americana en la Div. 3L en verano, 2003-08. Fuente: Campaña Fletán Negro-3L e informes de campaña.

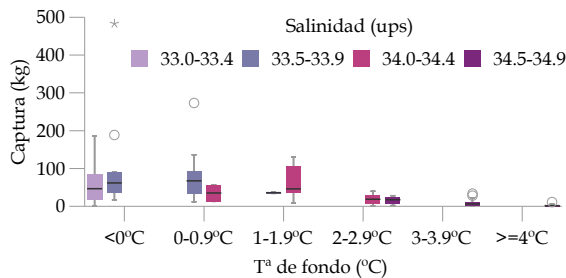


Fig III.4 Captura en función de la temperatura y salinidad en Div. 3L. Verano 2004-08. Fuente: Campañas Fletán Negro-3L. Tipo de gráfica en Parte II: 2.7.5.2, Fig. II.1.

Los patrones temporales de distribución observados en el sur del banco con relación a la temperatura y la profundidad se repiten, al igual que el proceso de concentración cuando la biomasa incrementó considerablemente (Román *et al.*, 2009).

3.1.3 Banco de Flemish Cap, NAFO Div. 3M.

La población mayoritariamente restringe su distribución espacial a la parte central del banco rodeando la isóbata de los 200 m, en cuatro puntos característicos con temperaturas de 4 a 5 °C y salinidad de 33 a 34 ups aproximadamente. Y una pequeña parte se situaba a mayor profundidad rodeando el banco, en unos puntos próximos a la isóbata de los 500 m, con temperatura y salinidad algo inferiores (Figura III.5).

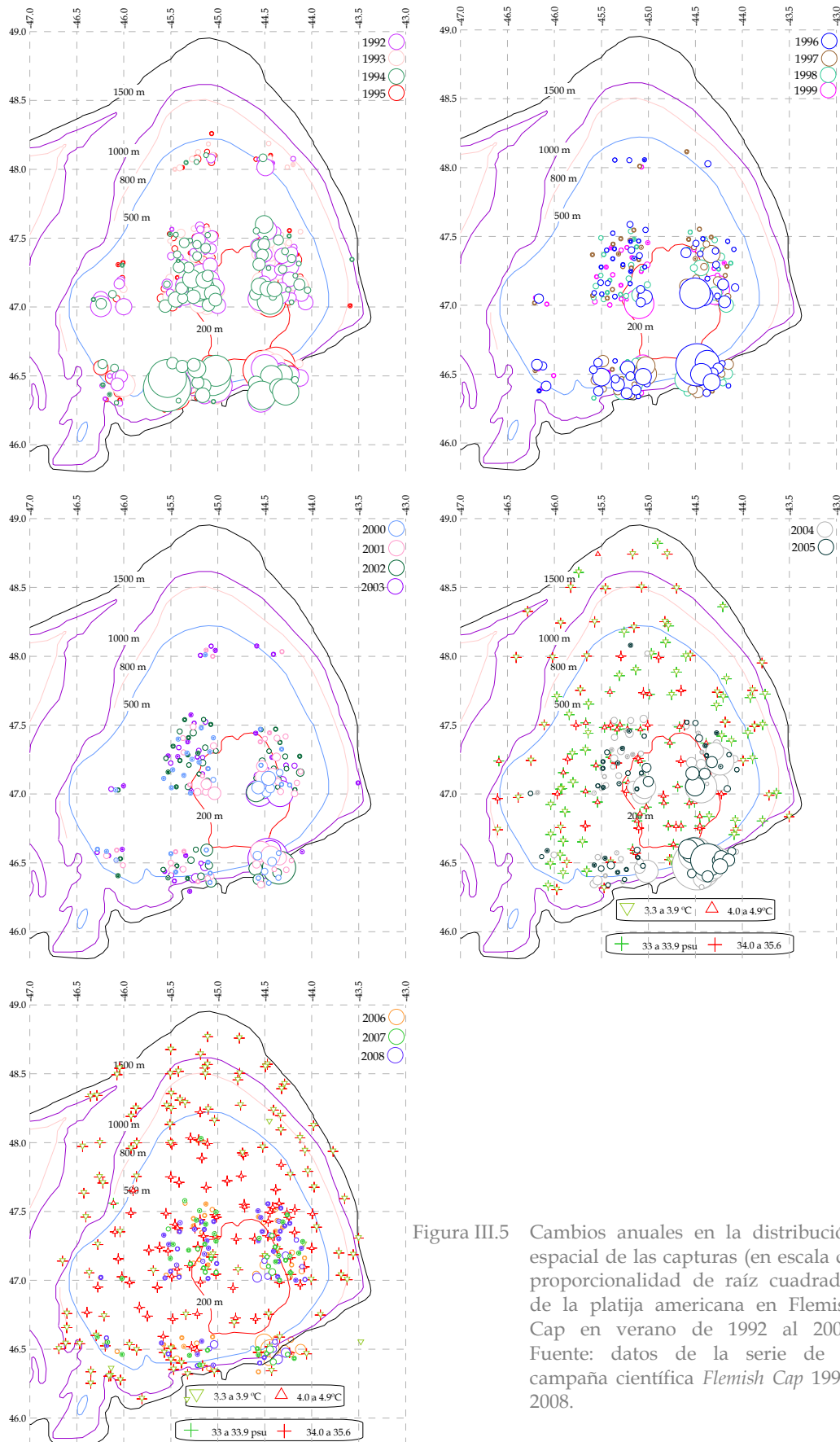


Figura III.5 Cambios anuales en la distribución espacial de las capturas (en escala de proporcionalidad de raíz cuadrada) de la platija americana en Flemish Cap en verano de 1992 al 2008. Fuente: datos de la serie de la campaña científica *Flemish Cap* 1992-2008.

A lo largo del periodo analizado mostró escasos desplazamientos en lo que se refiere a la zona donde se encontró más densa, pero disminuyó el rango de profundidad de su distribución. La fracción de la población que estaba más al norte del banco a mayor fondo, en torno al 48° 30'N y 45°-46°W, fue disminuyendo desde mediados de los años 90, hasta ser casi inexistente en la actualidad (Figura III.5). Este proceso se observa en mayor medida comparando con la distribución que ofrecía en el periodo 1978-1985 (Bowering and Brodie, 1994), e incluso con la que presentaba desde principios de los años 60 (Bowering and Brodie, 1991). Las zonas de mayor abundancia coinciden, aunque antes ocupaba todo el banco entre 120 y 400 m, llegando hasta los 700 m.

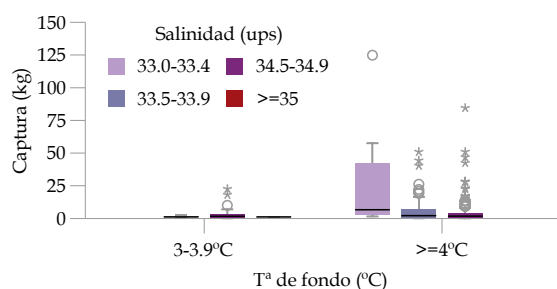


Fig. III.6 Captura en función de la temperatura y salinidad en Div. 3M. Verano de 2004-08. Fuente: Campañas *Flemish Cap*. Tipo de gráfica indicado en Parte II: 2.7.5.2, Fig. II.1.

los cambios de distribución de esta especie en Flemish Cap siguieron la misma tendencia, situándose a menor fondo y disminuyendo el rango batimétrico, independientemente de la evolución de la biomasa.

Las mayores capturas durante el verano estuvieron asociadas a temperaturas ≥ 4 °C y salinidades de 33 a 33.4 ups (Figura III.6), aguas mucho más cálidas que en el Gran Banco pero relativamente menos salinas.

3.2 BIOMASA Y ABUNDANCIA.

3.2.1 Sur del Gran Banco.

La biomasa y abundancia estimadas de la platija americana muestran una tendencia general creciente partiendo de niveles muy bajos al comienzo de la serie, con una posterior caída en el año 2002, recuperándose de nuevo paulatinamente a partir de ese año. Los máximos corresponden al 2006 y 2008; y la disminución del año 2007 puede deberse a un problema de cobertura de muestreo dado que ese año por averías en el buque oceanográfico fue necesario un reajuste del área prospectada. En efecto, en 2008 se constató la continuidad creciente, con valores superiores a la media de la serie, alcanzando 172 735 t de biomasa estimada con un valor medio de la serie de $124\,206 \pm 34\,635$ t, y una abundancia estimada de 643 267 miles de individuos, con un valor medio en la serie de $478\,876 \cdot 10^3 \pm 123\,665 \cdot 10^3$ (Figura III.7).

Con relación a la biomasa, la abundancia en el año 2001 fue la más elevada indicando una considerable presencia de individuos juveniles. Lo contrario puede observarse en el año anterior donde la biomasa es relativamente superior, indicativa de mayor presencia relativa de individuos grandes (Figura III.7).

Los resultados, expuestos en el Consejo Científico (SC) de NAFO (González-Troncoso *et al.*, 2009a), muestran una biomasa de platija americana muy baja a principios de los años 90,

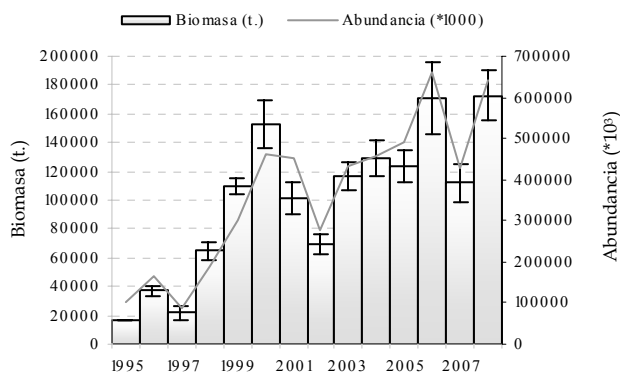


Figura III.7 Biomasa \pm sd y abundancia estimadas en el sur del Gran Banco durante la primavera-verano de 1995 a 2008. Fuente: Campaña *Platuxa*.

Desde finales de esa década, el aumento de temperatura se corresponde con el incremento de la biomasa, y viceversa. También la limanda, especie con la que solapa el hábitat en una parte del Gran Banco, registró un proceso similar de recuperación (Colbourne and Walsh, 2006).

La mayoría de la biomasa está distribuida a profundidades inferiores a 91 m (Str. 1° de <50 a 91 m; los códigos usados en la agrupación de los estratos de profundidad de NAFO en las Divs. 3NO están indicados en *Parte II: Tabla II.7*). A lo largo de la serie, del 41 al 89% de la biomasa estuvo en este estrato, correspondiendo el mínimo al año 1997 y los máximos a partir del 2004. Le sigue en biomasa el Str. 2° (93-274 m) en donde está del 10 al 32% del total, cuyo mínimo fue también en el año 1997 y el máximo en 1995 (Figura III.8). Por lo tanto, a pesar de su amplia distribución en profundidad (Iglesias *et al.*, 1996; Walsh, 1996a; González and Paz, 2005), el área de mayor densidad (que contiene el 50% de la población) durante el verano está a menos de 100 m.

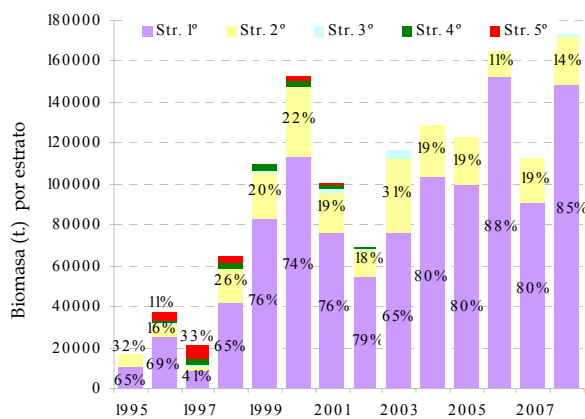


Figura III.8 Biomasa estimada en el sur del Gran Banco por profundidad durante la primavera-verano de 1995 a 2008. Leyenda: Str 1°: 0-91 m; Str 2°: 93-274 m; Str 3°: 275-549 m; Str 4°: 550-914 m; Str 5°: 915-1463 m.

del 2004 en el mes de junio (*Parte II: Tabla II.2*), época en la que la platija se desplaza a las zonas poco profundas, buscando condiciones para la puesta (Walsh, 1996a; Swain *et al.*, 1998).

alcanzando una notable recuperación en la última década. También la biomasa del stock reproductor que había declinado a principios de los años 90 hasta los niveles más bajos observados, se incrementó paulatinamente desde entonces, hasta que actualmente, sin alcanzar todavía el nivel histórico, ofrece una situación de recuperación (NAFO, 2008).

Además de la moratoria de pesca adoptada a mediados de los años 90, la tendencia creciente del stock puede estar favorecida por el incremento de

Su rango geográfico (conteniendo el 95% de la población) llegaría hasta los 275 m, y sólo $\leq 5\%$ del total se distribuye a más de 275 m, excepto en 1997. Ese año apareció desplazada a mucha más profundidad; con la mayor biomasa estimada a más de 550 m (en los estratos 4° y 5°) de toda la serie, desplazamiento que ya comenzó a notarse en el año anterior y fue remitiendo en el siguiente (Figura III.8). Esto mostraría los movimientos estacionales que presenta esta especie (Powles, 1965; Morgan and Brodie, 1991; Swain *et al.*, 1998; Swain and Morgan, 2001). La campaña en el periodo 1995 a 2003 fue realizada en el mes de mayo, e incluso una parte en abril en el año 1997, y a partir

Analizando por separado las capturas correspondientes a los dos periodos de realización de la campaña con barco y arte diferentes (*Parte II: 2.6*), del año 1995 al 2001 hubo diferencias significativas en la captura respecto a las interacciones de los factores “año” y “estrato de profundidad” ($F_{(23,655)} = 4.81, p \leq 0.001$; test GLM; *Parte II: 2.13.4*). La prueba *post hoc* mediante el test de Duncan con una significación de $p \leq 0.05$, indica cuatro subconjuntos en la serie temporal con algún año solapado: los años de 1995 a 1997; los años 1996, 1998 y 2001; el año 1999; y finalmente el 2000. Por el contrario, en el periodo 2001 a 2008 no fue significativa la interacción de ambos factores ($F_{(25,612)} = 1.20, p > 0.05$) en la captura, ni tampoco lo fue entre años, pero evidentemente sí lo fue atendiendo sólo al efecto principal de la profundidad como en el periodo anterior.

En los Grandes Bancos durante los años 70 y la mayor parte de los 80 la platija americana mostró tendencia a ocupar aguas frías, sin embargo, a finales de los años 80 y principios de los 90 tendió a estar distribuida en aguas más cálidas (Swain and Morgan, 2001), lo cual, en periodos de bajas temperaturas consigue a mayor profundidad. Por ello, parece evidente que serían las condiciones hidrográficas unidas a los movimientos estacionales, en todo caso siempre como respuesta a la temperatura, las causas que explicarían los cambios observados. No se aprecia influencia de la biomasa en su distribución, pues, a pesar de haber incrementado su valor en los últimos años, el proceso de concentración continúa igual a poco fondo durante finales de primavera y en verano. La ausencia de tendencia a ampliar su rango geográfico indica que el aumento de abundancia, al menos con los valores actuales, sería insuficiente para causar tal expansión, como ha sido reportado en otras áreas, como en el sur de Golfo de St. Lawrence (Swain and Morin, 1996), en Labrador-NE de Newfoundland, en el Banco de St. Pierre y en el propio Gran Banco (Swain and Morgan, 2001). En cambio, más al norte (en la Subárea 2 y Div. 3K, NAFO) sí se observó mucho más concentrada en periodos de acusado declive de la población, pero sin encontrar una relación directa con la abundancia (Bowering *et al.*, 1997). En todos los casos sí se observó una relación con la selección de temperatura.

3.2.2 Nordeste del Gran Banco.

En el nordeste del banco los resultados de las campañas científicas también mostraron una tendencia ascendente en los valores de los índices estimados de biomasa y abundancia de la platija americana en el periodo 2003 a 2008, sobre todo a partir del año 2006; pasando de una biomasa estimada de 4 284 t a 10 234 t (Figura III.9 izq.).

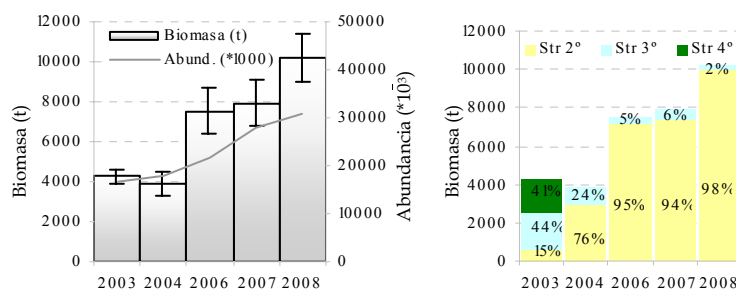


Figura III.9 Biomasa \pm sd y abundancia estimadas (izq.), y biomasa por profundidad (derecha) en la Div. 3L del 2003 al 2008. Leyenda: Str 2°: 93-274 m; Str 3°: 276-548 m; Str 4°: 549-913 m. Fuente: Campaña *Fletán Negro-3L*.

Durante el verano desde el año 2004, a la vez que se incrementó la biomasa, la mayor parte (del 76 al 98%) estuvo distribuida entre 93 y 274 m (Str. 2°; agrupación de estratos NAFO en la Div. 3L indicada en *Parte II: Tabla II.7*). En primavera (año 2003) se situó mayoritariamente (el 85%) entre 276 y 913 m, y más dispersa a pesar de la baja biomasa. Esta distribución fue remitiendo al año siguiente, en el cual todavía se mantuvo aproximadamente la cuarta parte de la población entre 276 y 548 m (Str. 3°), hasta llegar a ser mínima en el último año de estudio (Figura III.9 derecha; Román *et*

al., 2009). Las interacciones de los efectos de los factores “año” y “estrato” no mostraron diferencias significativas en las capturas ($F_{(5,141)} = 2.09$, $p > 0.05$).

Esto refleja los movimientos estacionales y cómo la temperatura condiciona la ecología de esta especie también en esta área, desplazamientos ya indicados en otros estudios (Morgan and Brodie, 1991; Morgan and Bowering, 2004); y en todo caso, siguiendo una pauta similar a la observada en el sur del banco.

3.2.3 Banco de Flemish Cap.

En esta área, el gran descenso de biomasa y abundancia estimadas se produjo desde mediados de los años 90 (Figura III.10 izq.; Alpoim and Ávila de Melo, 2008; Casas and González Troncoso, 2009; Alpoim *et al.*, 2011), y estuvo acompañado de la comentada reducción espacial (Figura III.5) en la distribución y batimétrica, aspecto éste último que refleja la Figura III.10 (derecha).

Tras la caída de biomasa y a partir de año 1996 prácticamente toda la población se situó a menor fondo, entre 128 y 256 m (Str 2°; agrupación de estratos NAFO en Div. 3M en *Parte II: Tabla II.7*). Su presencia entre 257 y 548 m (Str. 3°) pasó de ser casi el 50% a reducirse y llegar a ser mínima en la actualidad, así como inexistente a mayor profundidad (Figura III.10 derecha). En este cambio de distribución pudo haber influido el incremento de temperatura producido a partir de mediados de la década de los 90 (Cabanas, 2003).

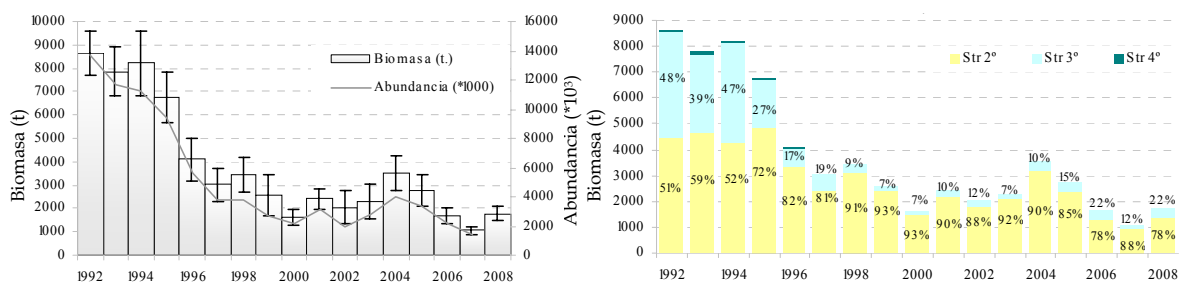


Figura III.10 Biomasa \pm sd y abundancia estimadas (izq.), y biomasa estimada por profundidad (derecha) en Flemish Cap, durante el verano de 1992 a 2008. Leyenda: Str 2°: 128-256 m; Str 3°: 257-548 m; Str 4°: 549-720 m. Fuente: Campaña *Flemish Cap* e Informes de campaña.

Los cambios en las capturas en el periodo de 1992-2002 (campañas realizadas con el primer barco; *Parte II: 2.6*) mostraron diferencias significativas tanto entre años como entre estratos de profundidad ($F_{(10,708)} = 3.30$, $p \leq 0.001$; $F_{(13,708)} = 28.65$, $p \leq 0.001$ respectivamente), pero no en las interacciones de ambos factores ($F_{(13,655)} = 0.24$, $p > 0.05$). La prueba *post hoc* indica que el Str. 2° es significativamente diferente de los otros dos. En cambio, respecto a la serie temporal no muestra grupos totalmente independientes, separando tres subconjuntos donde los mismos años aparecen compartidos. En el siguiente periodo del 2003-2008 (con el segundo barco), las capturas evidentemente muestran diferencias significativas en relación con la profundidad ($F_{(1,325)} = 26.94$, $p \leq 0.001$) que en estos años fueron únicamente en los Strs. 2° y 3°, pero no hubo variación significativa de las mismas entre años ($F_{(5,325)} = 1.52$, $p > 0.05$).

3.3 SEX-RATIO.

En el sur del Gran Banco durante primavera-verano la proporción de hembras de platija americana tuvo un promedio del 54%, siendo ligeramente más numerosas que los machos. La *sex-ratio* no parece estar relacionada ni con la variación de abundancia, ni con la profundidad de distribución; así, la frecuencia de machos incrementó tanto en los cuatro

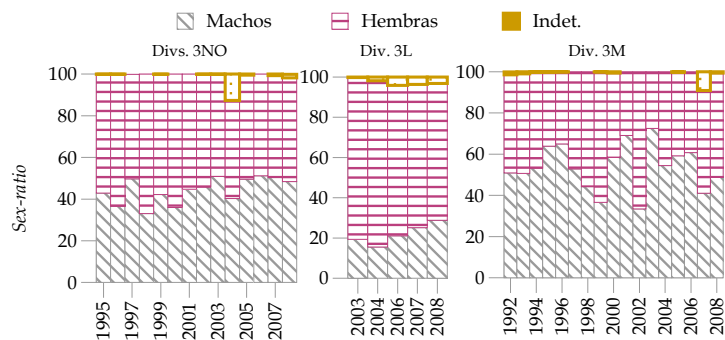


Figura III.11 *Sex-ratio* de platija americana en el sur y nordeste del Gran Banco y en Flemish Cap en primavera y verano.

últimos años con el stock recuperándose y distribuido a poco fondo, como en el año 1997 y anteriores de baja abundancia y con la población distribuida hasta gran profundidad (Figuras III.11 y III.8).

La proporción de machos sólo es superior en el primer estrato; en el Str. 2° la proporción de las hembras es del doble y en fondos mayores todavía más, de 4

a 10 veces (Tabla III.1). Las distintas preferencias de profundidad por parte de ambos sexos son evidentes, hecho relacionado con la temperatura ya reportado para esta especie (Swain, 1997; Swain and Morgan, 2001). Esta distribución es acorde con la preferencia de las hembras por temperaturas superiores (Swain *et al.*, 1998). Este comportamiento dependiente del sexo podría propiciar variaciones de la proporción de machos y hembras si la presión pesquera se ejerce a distintas profundidades.

La mayor parte de los individuos menores de 20 cm se sitúa en los Strs. 1° y 2°, pero, también están presentes en fondos superiores a 900 m. La presencia de juveniles en los estratos más profundos contrasta con la descripción habitual para las primeras edades de esta especie que no suele situarlos a más de 400 m (Johnson, 2004). Incluso a estas tallas se observa mayor presencia de machos en el Str. 1° y mayor porcentaje de hembras en los siguientes. Los individuos de tallas medias son los más abundantes al incrementar la profundidad, mientras que los de mayor talla prefieren zonas de poco fondo (Tabla III.1).

En el nordeste del Gran Banco durante el verano destaca la predominancia de las hembras con una proporción media del 75% a pesar de la baja frecuencia de individuos mayores de 30 cm, aunque el porcentaje de machos está mostrando una tendencia creciente. Como sucedía en la parte sur, los individuos con tallas entre 20 y 39 cm son los más abundantes al incrementar la profundidad, así como con ésta cambia la proporción de cada sexo; aun siendo las hembras más abundantes en todos los estratos, su proporción se incrementa con el fondo. Los individuos menores de 20 cm, más abundantes que en el sur, se sitúan mayoritariamente entre 93-274 m pero también pueden encontrarse hasta los 900 m (Tabla III.1 y Figura III.11).

Walsh (1982, 1991) y Walsh *et al.* (1995) indicaron que los juveniles de la platija americana en el Gran Banco se encontraban concentrados en ciertas áreas del este y nordeste, solapando su distribución con la de los adultos. Sin embargo, la puesta de esta especie en las Divs. 3LNO está ampliamente distribuida, sin localizaciones específicas identificadas (Walsh, 1996a), aunque durante la década de los 90 se produjo en aguas más profundas y con cambios en el patrón espacial de los juveniles (Walsh *et al.*, 2001), como consecuencia de los habidos en

la propia distribución del stock desde principios de esa década, en donde la temperatura tuvo un papel determinante (Morgan, 2001).

En Flemish Cap durante el verano, a diferencia del Gran Banco, la proporción media de las hembras es menor (45%; Figura III.11) a pesar de predominar los individuos mayores de 30 cm e incluso los de más de 40 cm. No se aprecia una relación entre los cambios de *sex-ratio* con las variaciones de biomasa ni con la estructura de tallas, de hecho, hay años con una elevada proporción de individuos ≥ 40 cm en los que resulta superior el porcentaje de machos; tampoco se observa una relación con la profundidad de distribución, pues la tendencia de la población a concentrarse a menos fondo a lo largo del periodo estudiado fue acompañada de una *sex-ratio* irregular (Figura III.11). Todos los grupos de tallas se distribuyen mayoritariamente en el Str. 2^o; a mayor profundidad (Str. 3^o) la abundancia de los < 20 cm es mínima y los más abundantes son los de mayor talla (≥ 40 cm; Tabla III.1).

Tabla III.1 Abundancia (%) de la platija americana por grupos de talla y sexo en cada fondo en primavera-verano.

Área	Estrato de prof.	<20 cm			20-39 cm		≥ 40 cm	
		Indet.	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Divs. 3NO (2001-2008)	Str. 1 ^o (0-91 m)	1.1	5.7	4.5	32.6	22.8	0.3	6.8
	Str. 2 ^o (93-274 m)	1.5	2.1	2.5	5.8	9.9	0.0	2.4
	Str. 3 ^o (275-549 m)	0.01	0.03	0.07	0.1	1.1	0.003	0.2
	Str. 4 ^o (550-914 m)	-	0.007	0.028	0.04	0.2	0.003	0.1
	Str. 5 ^o (915-1463 m)	0.0002	0.002	0.001	0.01	0.02	0.0002	0.41
	Rango de tallas (cm)	5-16	6-19	6-19			40-53	40-77
Moda (cm)	8	19	19	26	27	40	40	
Div. 3L (2003-2008)	Str. 2 ^o (93-274 m)	2.9	12.2	15.9	8.5	30.1	0.26	12.98
	Str. 3 ^o (276-548 m)	0.03	0.3	0.8	1.6	9.9	0.02	1.4
	Str. 4 ^o (549-913 m)	-	0.02	0.04	0.1	1.8	0.1	1.2
	Rango de tallas (cm)	4-15	3-19	6-19			40-53	40-63
Moda (cm)	8	13	13	20	23	41	41	
Div. 3M (2001-2008)	Str. 2 ^o (128-256 m)			3.6		32.6		52.3
	Str. 3 ^o (257-548 m)			0.30		4.8		6.4
	Rango de tallas (cm)			8-19				40-61
Moda (cm)			10-11		38-39		40-41	

Es conocido en esta especie que los cambios ontogénicos determinan los hábitats de distribución, donde la preferencia por distinta profundidad es uno de los aspectos más notorios, en gran medida provocada por la temperatura (Pitt, 1975), no como un factor aislado sino como el resultado de buscar las condiciones más favorables para cada fase del ciclo vital (sustrato, alimentación, competición, predadores, metabolismo, rendimiento energético, etc.) (Methratta and Link, 2007).

Los resultados reflejan la diferente selección del hábitat dependiente del sexo, incluso desde las tallas más pequeñas, en las cuales la tasa de crecimiento de ambos todavía es similar, como se expone más adelante (*Parte V: 5.3.2*). Por lo tanto, se trata de individuos de igual edad (hasta 3 años aproximadamente) que presumiblemente deberían tener las mismas características y requisitos metabólicos. Además, estos individuos de menor talla no están exclusivamente en la zona más somera, lo que posiblemente esté relacionado con la profundidad a la cual se realiza el desove, con la dependencia de la temperatura, así como con una estrategia para evitar la predación.

Los cambios de distribución como consecuencia de la competencia con otras especies es otro importante aspecto a considerar (González *et al.*, 2006b). Se observó que la platija americana realiza movimientos cuando incrementa la presencia de bacalao (Swain, 1997). En los últimos años se está notando una recuperación de los stocks, no sólo de la platija, también de bacalao, fletán negro, limanda, etc. (Casas and González-Troncoso, 2009; González-

Troncoso *et al.*, 2009a; González-Troncoso *et al.*, 2009b) que, en caso de mantenerse podría provocar movimientos de las distintas poblaciones que tendrían que ser notados más claramente en los próximos años.

3.4 ESTRUCTURA DE TALLAS.

3.4.1 Sur del Gran Banco.

Los machos tuvieron una distribución unimodal desde el año 1995 hasta 1999; la moda en estos dos años estuvo en 24-25 cm (aproximadamente 5 años) y 30-31 cm (aproximadamente 7 años). En el año 2000 aparece una fuerte clase anual, con alta frecuencia de individuos <20 cm y baja proporción de individuos de mayor talla, dando una distribución bimodal que se mantuvo hasta el 2002.

En los dos siguientes años la distribución tiende de nuevo a ser unimodal avanzando de 26-27 cm (de 5 años) a 28-29 cm (de 6 años). En el 2005 se repite la situación del años 2000, con una moda principal en 30-31, y aparece otra en 14-15 cm (de 6 y 2-3 años respectivamente). Se puede observar que esta última entrada de juveniles se va desplazando del 2005 al 2008, pero no ocurre lo mismo con la moda de la parte adulta que no supera los 30-33 cm. Las distribuciones de tallas del 2007 y 2008 son prácticamente iguales, tendiendo a ser unimodales donde los adultos no varían de moda, y un mínimo reclutamiento en el último año (Figura III.12).

En las hembras la distribución de tallas anual fue unimodal desde el año 1995 hasta 1998, avanzando desde 24-25 cm (edad aproximada 5 años) hasta 36-37 cm (8 años aproximadamente). En 1999 aparece un mínimo reclutamiento, que al año siguiente origina una distribución bimodal que se mantiene hasta el 2001. Durante estos años la moda de la fracción juvenil avanza de 16-17 a 20-21 cm, y en la fracción adulta, cada vez menor, lo hace de 40-41 a 42-43 cm.

Del 2002 al 2004 continúa esta situación de escasa población adulta, con la mayoría de individuos <35 cm y con modas que fueron avanzando de 24-25 a 28-30 y a 32-34 cm (4, 5 y 6 años respectivamente), y un escaso reclutamiento. Ya en 2005 se produjo una fuerte entrada de reclutas (moda 14-15 cm y unos 2-3 años) que junto a la fracción adulta mantuvieron la distribución bimodal hasta el 2008. Las modas avanzaron en estos años de 20-21 a 24-25 y a 26-27 cm (de 4 a 5 años), y en los adultos de 38-39 a 40-41 cm (de 8 a 9 años). Ambas fracciones disminuyeron considerablemente entre los años 2002 y 2004, y sólo a partir del 2006 parece recuperarse el conjunto de la población, sobre todo la que entrará en la fase adulta, junto a una nueva entrada de reclutas (moda 10 cm con 1-2 años) en el último año de estudio (Figura III.12).

Las edades indicadas anteriormente fueron obtenidas a partir de la edad media por talla del año citado (*Parte V: 5.3*) y son similares a las que se obtendrían relacionando estas tallas modales con los resultados de talla-edad presentados por Morgan *et al.* (2003).

La situación general a lo largo de este periodo muestra un reclutamiento bajo y discontinuo como constata la evaluación del SC de NAFO (González-Troncoso *et al.*, 2009a; NAFO, 2008; NAFO, 2009). La escasa biomasa de adultos reflejada en el estancamiento de la talla modal de esta parte de la población indica una alta presión pesquera a pesar de estar en moratoria.

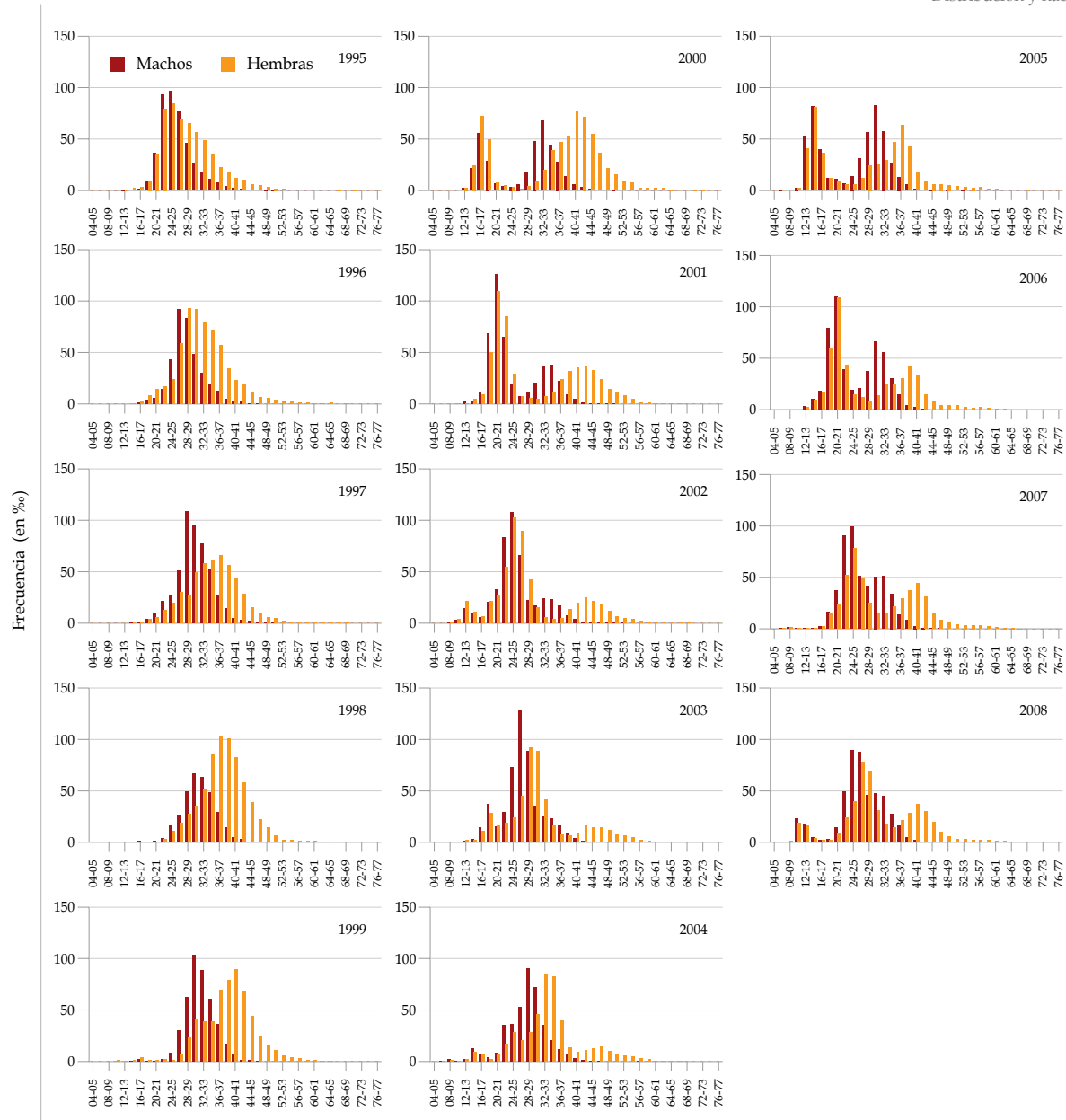


Figura III.12 Frecuencia de tallas (en %) de machos y hembras de la platija americana en el sur del Gran Banco (Divs. 3NO), primavera-verano de 1995-2008. Fuente: Serie Campaña científica *Platuxa*.

3.4.2 Nordeste del Gran Banco.

La población muestra una distribución bimodal a excepción del año 2004, en el cual la mayoría de la población fue <30 cm. En el 2003 la fracción de individuos juveniles tuvo modas de 16 cm en los machos y de 16-22 cm en las hembras, disminuyendo en el 2007 y 2008 en ambos sexos hasta los 12 cm con 2-3 años aproximadamente, lo cual muestra el buen reclutamiento (de individuos <18 cm) que se está produciendo en esta área desde el año 2006 (Figura III.13; Román *et al.*, 2009).

En los machos la moda en la fracción adulta del año 2003 al 2008 disminuyó de 34-35 a 24-25 cm (con 8 y 6 años). Las hembras, que en esta área presentan una proporción que supera el 700%, tuvieron una moda en 38-41 cm con muy baja frecuencia en el 2003 que desapareció



Figura III.13 Frecuencia de tallas (en %) de machos y hembras de la platija americana en el nordeste del Gran Banco (Div. 3L), verano de 2003-2008. Fuente: Serie Campaña científica *Fletán Negro* - 3L.

26 cm y otra entre 39 y 44 cm, con el 85% de la población comprendida entre los 10 y 24 años.

El desplazamiento modal denota la disminución de los individuos de >35 cm aproximadamente, apenas iniciada la maduración (*Parte VI: 6.3*). Todo ello sería indicativo de cambios de distribución o bien de una elevada presión pesquera.

La situación general en el periodo 2003-2008 muestra un creciente reclutamiento pero escasa población adulta que desaparece incluso antes de alcanzar los 40 cm como constata la evaluación del SC de NAFO (NAFO, 2008; NAFO, 2009; Román *et al.*, 2009). Pitt (1973a) indicó que el reclutamiento en la Div. 3N posiblemente depende del producido en la Div. 3L.

3.4.3 Banco de Flemish Cap.

La estructura de la población de Flemish Cap muestra un estancamiento desde principios de los 90, unimodal en ambos sexos a lo largo de toda esa década; a partir del año 2000 comienza a aparecer un mínimo reclutamiento que sólo es notable en el 2008 con una moda en 20-21 cm de individuos de 2 años. Presenta un rango de tallas inferior al de las poblaciones del Gran Banco.

La población hasta el 2000 estuvo centrada entre 36-40 cm (de 6 a 10 años aproximadamente) en los machos y 42-48 cm en las hembras (de 7 a 12 años aproximadamente). En el periodo 2001-2008, las modas incrementan ligeramente, situándose en los machos entre 38-41 cm (de 9 a 12 años) y en las hembras en 50-53 cm (de más de 12 años aproximadamente) (Figura III.14).

al año siguiente, quedando sólo la de los juveniles que se desplazó anualmente de 24-25 (6 años) a 30-31, 34-35 y 40-43 cm (de 8 a 11 años) en el 2008 (Figura III.13). El rango de tallas de los machos es mucho menor que el de las hembras, presentando además una frecuencia muy baja de individuos ≥ 20 cm (<112%).

Esta situación contrasta con la ofrecida por Yanulov (1962) durante el verano del año 1959, donde la población mostraba un rango de tallas de 10 a 70 cm, con dos clases modales, una entre 23 y

Aún así, esta población continúa disminuyendo sin signos de recuperación, ni entradas de fuertes clases anuales (Alpoim and Ávila de Melo, 2008; Casas and González-Troncoso, 2009; NAFO, 2008; NAFO, 2009; Alpoim *et al.*, 2011).

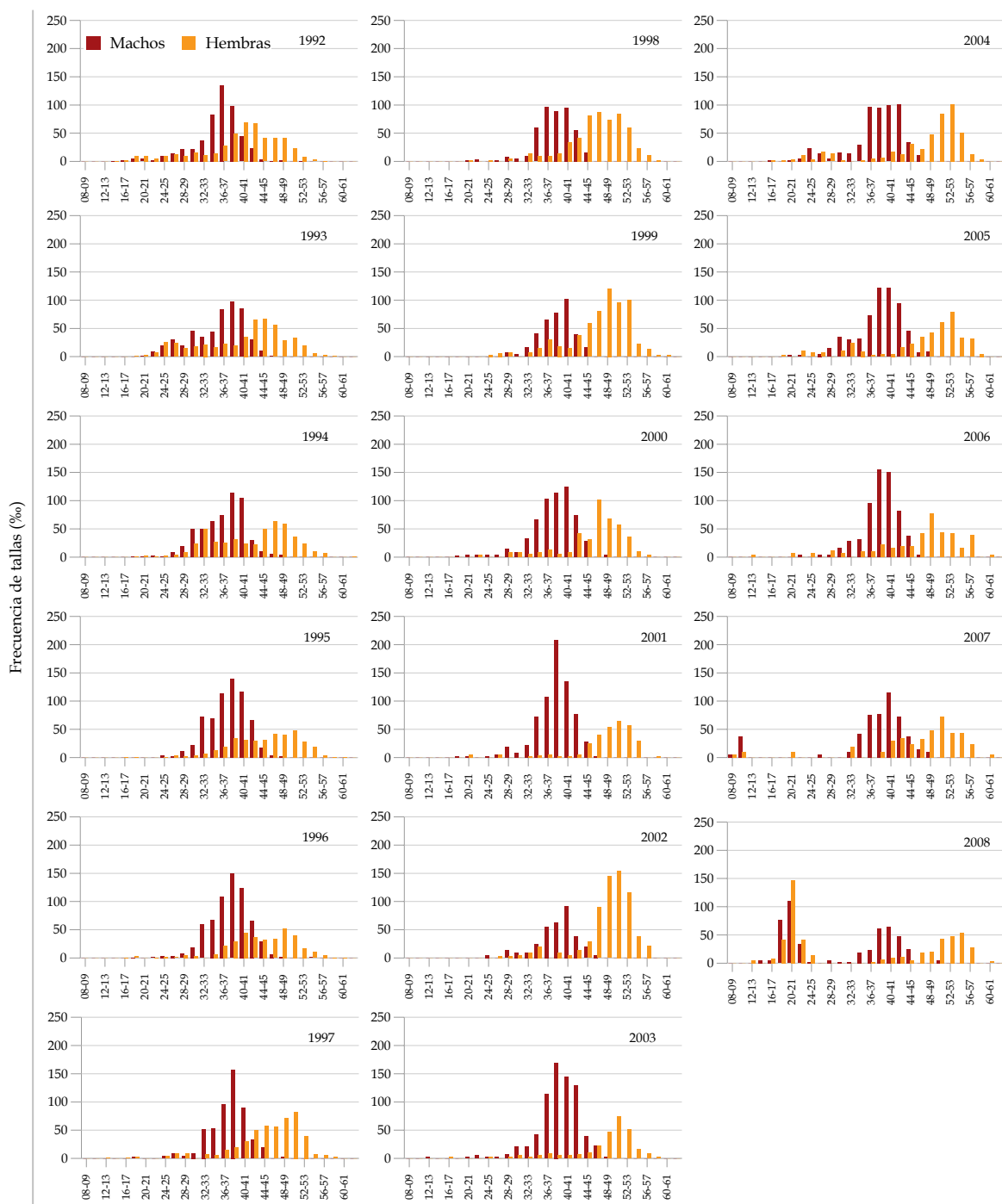


Figura III.14 Frecuencia de tallas (en %) de machos y hembras de la platija americana en Flemish Cap (Div. 3M), verano de 1992-2008. Fuente: Serie Campaña científica *Flemish Cap*.

Esta situación no resulta muy diferente de la indicada por Yanulov (1962) correspondiente a julio del año 1959, con una talla media de la población de 40.3 cm, y un rango entre 25 y 55 cm aproximadamente, dominando los machos de 7 años y las hembras de 14 a 16 años.

3.5 PRINCIPALES RESULTADOS Y CONCLUSIONES.

En la distribución y estructura de las poblaciones de la platija americana distribuidas en el Gran Banco y Flemish Cap destaca:

1 La abundancia de esta especie sufrió una drástica caída, y en los últimos años está mostrando indicios de recuperación, aunque no en Flemish Cap. Además, los reclutamientos fueron mínimos a lo largo de los años 90 y sólo en la presente década ha comenzado a notarse de forma creciente.

2 La estructura de tallas, rango y moda varían geográficamente y también entre sexos, con la profundidad y entre años. Hay considerables diferencias geográficas de *sex-ratio* durante la primavera-verano; machos y hembras están en similar proporción en el sur del Gran Banco, predominan las hembras en el nordeste de este banco y tienden a predominar los machos en Flemish Cap.

En el Gran Banco, la fracción adulta, a partir de 30-35 cm aproximadamente, se vio disminuida anualmente con escaso tiempo de permanencia en el área; aun así, en los últimos años incrementó, contribuyendo a la recuperación del stock. En Flemish Cap, es la fracción juvenil la que está casi ausente y la población se mantiene mayoritariamente con la fracción adulta, muy disminuida durante años, y que también ahora da indicios, aunque mínimos, de estar incrementando.

3 La platija americana presenta capacidad para habitar en un gran rango de profundidades, incluso los individuos más pequeños. Esta especie se puede encontrar desde menos de 30 m hasta los 1500 m. Sin embargo, a pesar de su condición euriterma, la temperatura es determinante en la distribución, con distinta respuesta en machos y hembras. Los individuos de tallas medias son los más abundantes al incrementar la profundidad, mientras que los de mayor talla prefieren zonas de menos fondo.

4. Machos y hembras presentan diferente comportamiento de distribución batimétrica. Durante la primavera-verano, a igual talla, las hembras se distribuyen a mayor profundidad que los machos, y la abundancia de éstos disminuye considerablemente al incrementar la profundidad.

5. Durante primavera-verano el rango geográfico de distribución y el área de mayor densidad son casi los mismos, al situarse la platija americana a menor fondo: a menos de 100 m y de 93 a 274 m en el sur y nordeste del Gran Banco respectivamente, y de 128 a 256 m en Flemish Cap.

6. Las condiciones hidrográficas donde aparece más concentrada también varían geográficamente: de 0 a 2 °C y en salinidades de 32.5 a 33.9 ups en el sur del Gran Banco, de 0 a 2 °C y 33.0 a 34.4 ups en el nordeste, y de 4 a 5 °C y 33.0 a 33.4 ups en Flemish Cap.

7. La platija realiza movimientos estacionales, desplazándose a mayor fondo durante el invierno y a zonas menos profundas en verano. Desplazamientos sujetos a variación anual, tanto espacial como batimétrica en función de la temperatura, pero sin manifestar relación con la abundancia ni con la estructura de tallas o la *sex-ratio*.

Parte IV

ECOLOGÍA TRÓFICA

DE LA PLATIJA AMERICANA

4 ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD DURANTE PRIMAVERA-VERANO.

El conocimiento de la alimentación de las especies es un punto de partida para el análisis de la estructura de una comunidad y su dinámica de interacciones. El aporte energético de la dieta establece en gran medida las características individuales y, por lo tanto, de la propia población. A su vez, la biomasa y la diversidad que soporta un ecosistema son determinantes para la biología de las especies que lo componen.

Se han publicado estudios tratando la descripción cualitativa y cuantitativa de la dieta de la platija americana, principalmente sobre las variaciones ontogénicas y estacionales en diversas áreas de su distribución (Pitt, 1973b; Scott, 1973; Zamarro, 1992b; Klemetsen, 1993; Ntiba and Harding, 1993; Martell and McClelland, 1994; Rodríguez-Marín *et al.*, 1994; Berestovskiy, 1995; Methven, 1999; Bruno *et al.*, 2000; González *et al.*, 2003; Johnson, 2004; González *et al.*, 2006a; Jaworski and Ragnarsson, 2006). Son menos los trabajos que tratan de forma separada la amplia extensión del Gran Banco fuera de la ZEE de Canadá, o analizan la influencia de la distribución batimétrica en los cambios ontogénicos de los hábitos alimenticios de hembras y machos.

Dadas las dificultades que ofrece el seguimiento de las especies de peces en aguas distantes, resulta complicado realizar un estudio de seguimiento anual; por ello es necesario ir aportando información paulatinamente que permita ampliar el conocimiento e incorporar nuevos datos de estas especies, integrantes de ecosistemas sometidos a una dinámica cambiante.

El objetivo de este capítulo es analizar la ecología trófica de la platija americana durante primavera-verano en el Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard desde principios de la década del año 2000, o desde antes cuando hay datos disponibles. Además de la variable geográfica se tuvo en cuenta el factor temporal, la profundidad, el sexo y la talla. Se consideró exclusivamente la alimentación del periodo estacional de primavera-verano por ser vital para la mayoría de las especies, ya que de ella depende la recuperación y almacenamiento de la energía para realizar las distintas funciones fisiológicas a lo largo del año (Rijnsdorp *et al.*, 1983; MacKinnon, 1972), y por lo tanto, en parte, podría dar cuenta de las diferencias poblacionales.

Para este estudio se utilizaron los datos de los muestreos de contenidos estomacales de platija americana realizados en las campañas científicas en el noroeste Atlántico y de las muestras recogidas en campañas comerciales dirigidas al bacalao en el área de Svalbard (*Parte II: 2*), siguiendo el protocolo indicado en *Parte II: 2.3.2.5*; y la metodología de análisis fue explicada en *Parte II: 2.7*. Se analizaron los contenidos estomacales de 15 166 individuos de platija americana; las características de la muestra, su cobertura por áreas, años y tallas aparecen en *Parte II: 2.7.5 (Tablas II.8 - II.10)*.

Algunos aspectos de este capítulo fueron tratados en estudios previos (González *et al.*, 2003; González *et al.*, 2006a; González *et al.*, 2006b; González *et al.*, 2008), que aquí se revisan y enlazan.

4.1 LA INTENSIDAD DE ALIMENTACIÓN DURANTE PRIMAVERA-VERANO.

La intensidad alimenticia estacional, medida como cantidad media de alimento consumido respecto del tamaño del individuo (*IPE*), incrementó de primavera a verano, como se observa en el sur del Gran Banco (*IPE* de 0.51 a 0.92) y Svalbard (*IPE* de 0.73 a 0.99). Durante el verano fue muy superior en los individuos distribuidos en el nordeste del Gran Banco (*IPE* = 1.40) y menor en los de Flemish Cap (*IPE* = 0.44; Tabla IV.1).

Analizando la serie temporal se ponen de manifiesto las diferencias geográficas y cambios estacionales indicados (Figura IV.1). En las fluctuaciones entre años se aprecia un incremento del consumo de alimento en periodos estacionales más tardíos a raíz de los cambios de fechas de realización de los muestreos (*Parte II: Tabla II.2*). Los valores máximos en Flemish Cap (en los años 1997, 1998 y 2004) corresponden a los mismos años en que la campaña se realizó más tarde, y lo contrario sucede con los mínimos. En esta zona, las variaciones inter-anales de *IPE* durante el verano fueron significativamente diferentes ($\chi^2_{(14)} = 473.1$, $p \leq 0.001$; test de Kruskal-Wallis, *Parte II: 2.13.1*), como lo fueron entre los meses de junio a agosto ($\chi^2_{(2)} = 66.0$, $p \leq 0.001$).

Tabla IV.1 Variación geográfica del Índice de Plenitud Estomacal (*IPE*) durante primavera y verano.

Área		<i>IPE</i> medio			
		Indeterm.	Hembras	Machos	Total
Divs. 3NO (sur del Gran Banco)	Primavera	3.38	0.51	0.50	0.51
	Verano	2.9	0.77	0.73	0.92
	Total	2.92	0.57	0.56	0.62
Div. 3L (nordeste del Gran Banco)	Verano	2.55	1.38	1.34	1.40
Div. 3M (Flemish Cap)	Verano	0.24	0.49	0.37	0.44
Div. Ilb (Svalbard)	Primavera	0.27	0.77	0.90	0.73
	Verano	0.28	1.3	0.53	0.99
	Total	0.28	1.21	0.62	0.94

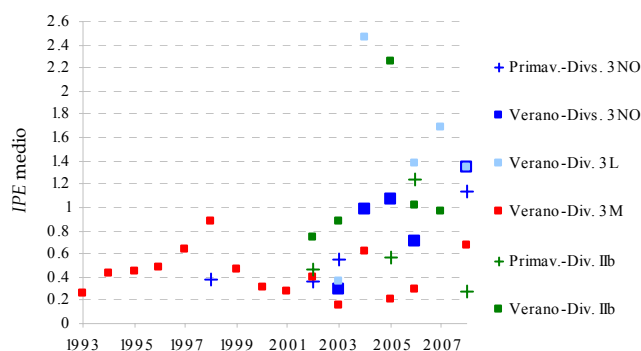


Figura IV.1 Variación temporal del Índice de Plenitud Estomacal (*IPE*) entre primavera y verano.

Similar situación se observa en el sur del Gran Banco entre la primavera y el verano; incluso dentro de este periodo las variaciones son importantes (Tabla IV.1 y Figura IV.1). Es una pauta común de esta especie, tanto en su distribución del oeste como del este Atlántico, aunque varían los meses o el intervalo de máxima intensidad de alimentación (Pitt, 1973b; Zamarro, 1992a; Martell and McClelland, 1994; Johnson *et al.*, 1999).

El incremento de la actividad alimenticia está sincronizado con el aumento estacional de la abundancia de invertebrados marinos (Martell and McClelland, 1994). Aprovechando la alimentación de primavera y verano, la platija americana obtiene gran cantidad de energía, que a los individuos juveniles les permite incrementar la tasa de

crecimiento y alcanzar lo antes posible tallas donde no sean tan vulnerables; y en los adultos invertirla, mayoritariamente, en la reproducción (MacKinnon, 1972), además de atender el metabolismo basal, la condición fisiológica y el crecimiento.

En invierno se reduce la disponibilidad de alimento; experimentalmente se observó que la platija americana ante la disminución de recursos alimentarios presenta una capacidad de selección de temperaturas bajas, de esta forma ralentiza el metabolismo y reduce el gasto energético (Morgan, 1993), situación a la que de forma natural está expuesta durante una parte del año. De hecho, en Svalbard la disminución de la intensidad alimenticia durante otoño-invierno es muy drástica (Ntiba and Harding, 1993; González *et al.*, 2003). Este

comportamiento es habitual e independiente del área de distribución, pudiendo estar más del 90% de los individuos sin contenidos estomacales, y los que presentan algún alimento tienen un *IPE* bajo (Powles, 1965; Martell and McClelland, 1994). Unido a las bajas temperaturas, la baja intensidad lumínica no permite un funcionamiento eficaz de la visión a los predadores “visuales” o a los predadores que siguen una cierta pauta circadiana, como la platija americana (Zamarro, 1992a; Ntiba and Harding, 1993; Bruno *et al.*, 2000; González *et al.*, 2003), llevándoles a un cese de actividad o a cambiar el comportamiento de búsqueda (Gibson, 2005).

En el Gran Banco (Divs. 3N y 3L) se describió un incremento de la actividad alimentaria y mayor consumo de alimento ligado al periodo de mayor abundancia de las principales presas: el lanzón (*Ammodytes dubius*) y el capelán (*Mallotus villosus*) (Pitt, 1973b; Zamarro 1992a; Zamarro 1992b). En Flemish Cap, la intensidad alimenticia, atendiendo a presencia o ausencia de contenidos estomacales, alcanza valores muy altos en verano (Rodríguez-Marín *et al.*, 1994, Torres *et al.*, 2000; Román *et al.*, 2004), coincidiendo con el pico de biomasa de zooplankton (Konstantinov *et al.*, 1985). Aunque, en esta área posiblemente el incremento de la actividad de alimentación no se vea correspondido con grandes cantidades ingeridas, atendiendo a los resultados del *IPE* aquí expuestos, relativamente bajos en verano (Tabla IV.1 y Figura IV.1).

La platija americana hasta los 10 cm aproximadamente come gran cantidad de alimento. A medida que crece, la intensidad de alimentación en los individuos del sur del Gran Banco y de Flemish Cap disminuye, al contrario que en los del nordeste del Gran Banco y en los de Svalbard (Figura IV.2). Hay un rango de tallas, comprendido entre 20-30 cm en los individuos del Gran Banco, y hasta los 40 cm en los de Flemish Cap, en el cual tienden a disminuir la intensidad de alimentación. Se trataría de la fracción menos expuesta a mortalidad natural por predación y que todavía no forma parte de la biomasa reproductora (*Parte VI: 6.3*), por lo que sus necesidades energéticas son menores.

Los machos muestran una intensidad de alimentación algo superior a las hembras en las tallas <10 cm. En tallas intermedias los valores medios del *IPE* fueron similares en ambos sexos; y en los individuos de mayor talla, las hembras consumen más cantidad de alimento (Figura IV.2). Aunque, dentro del mismo grupo de tallas y atendiendo a la misma localización geográfica y estacional hubo pocos casos significativamente diferentes en el consumo de alimento entre los machos y las hembras.

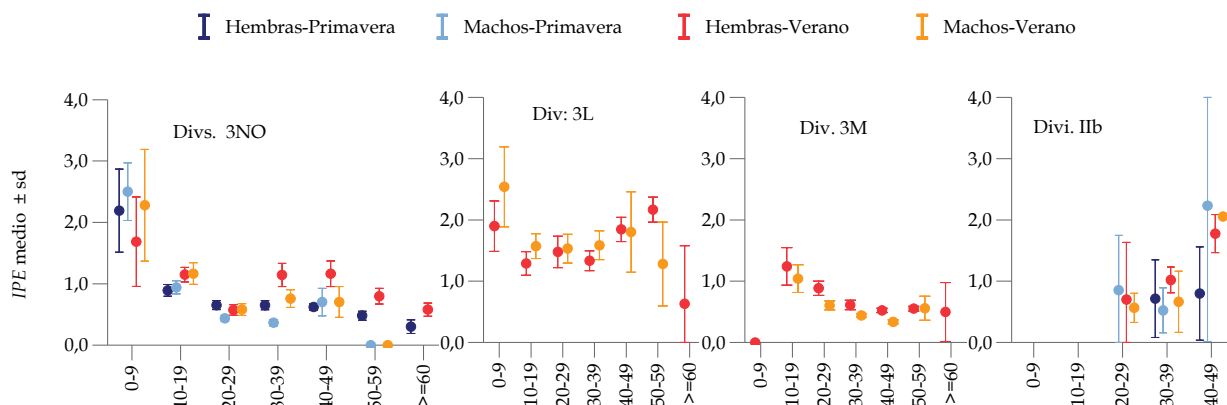


Figura IV.2 Índice de Plenitud Estomacal (*IPE*) estacional de machos y hembras por rango de talla (cm) en cada área.

La intensidad alimenticia está regida por factores físicos, principalmente la variación de temperatura y, en cuanto a los factores biológicos, además de la disponibilidad de presas, responde de las necesidades energéticas a lo largo del ciclo vital del individuo, de ahí que cambie con la talla y el sexo. Los resultados muestran las esperables diferencias geográficas y estacionales en el esfuerzo de alimentación, respondiendo a factores ambientales y al ciclo vital. Machos y hembras muestran la misma pauta de alimentación con ligeras diferencias en la cantidad.

4.2 LA DIETA DE PRIMAVERA-VERANO.

La composición de la dieta de la platija americana está descrita en un buen número de estudios y revisiones realizados desde antes de los años 60. Está identificada como un consumidor de peces e invertebrados bentónicos, mostrando cambios ontogénicos y geográficos basados en la dominancia de los distintos grupos de presas.

Las posibilidades de alimentación están sometidas a la producción del ecosistema. Los cambios habidos en el hábitat, tanto por causas medioambientales como por otras ajenas al propio sistema, siendo las pesquerías uno de los más importantes (Kenchington, 2001; Kenchington *et al.*, 2001), producen alteraciones en las que se ven implicados todos los componentes que lo integran, en una cadena de cambios y adaptaciones más o menos perdurables en el tiempo. A continuación se analiza la composición de la dieta de la platija americana en la última década, y se compara con las descritas en periodos anteriores.

4.2.1 Composición de la dieta durante primavera-verano.

En el sur del Gran Banco de un total de 69 *items* identificados en los contenidos estomacales, el 80% del peso total corresponde tan sólo a 6 presas: lanzón ($W = 34\%$), ofiuras ($W = 13\%$), bivalvos ($W = 10\%$), mysidáceos ($W = 9\%$), capelán ($W = 8\%$) y erizo plano de arena (*Echinarachnius parma*, $W = 7\%$). Más al nordeste, en la Div. 3L, se identificaron 49 *items* y el 93% del peso corresponde sólo a 3 presas: lanzón ($W = 79\%$), camarón boreal ($W = 9\%$) y eufausiáceos ($W = 5\%$). En Flemish Cap en donde se identificaron 71 *items*, el 76% del peso

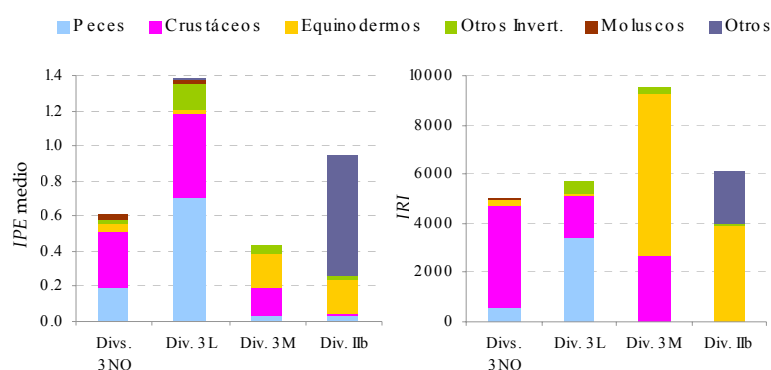


Figura IV.3 Importancia de los grupos de presas en la alimentación de primavera-verano de la platija americana en cada área (IRI = Índice de Importancia Relativa, derecha, e IPE_x = Índice de Plenitud Estomacal, izq.)

corresponde también a 3 presas: ofiuras ($W = 42\%$), hipóridos ($W = 25\%$) y camarón boreal ($W = 9\%$). En Svalbard fueron identificados 25 *items* y el 92% del peso total se debe igualmente sólo a 2 componentes: ofiuras ($W = 16\%$) y el 76% son restos descartados del procesamiento de peces, mayoritariamente de bacalao (Tabla IV.2 y Figuras IV.3 y IV.4).

El grupo principal de presas sobre el que la platija americana basa su alimentación durante la primavera-verano varía geográficamente, como muestran los índices utilizados

(Parte II: 2.7.2). En el sur del Gran Banco predominan los crustáceos ($IRI = 4105$, $IPE_x = 0.32$, $W = 15\%$), aunque en peso son los peces ($IRI = 603$, $IPE_x = 0.19$, $W = 45\%$), como en el nordeste del banco ($IRI = 3375$, $IPE_x = 0.71$, $W = 82\%$), y principalmente los equinodermos en Flemish Cap ($IRI = 6610$, $IPE_x = 0.19$, $W = 45\%$) y en Svalbard ($IRI = 3852$, $IPE_x = 0.19$, $W = 17\%$; Tabla IV.2 y Figura IV.3).

Dado su hábitat sobre el fondo marino o próximo a él, el comportamiento de la platija americana se ajusta al de un predador bentónico de epifauna y suprafauna. Preda sobre diversos grupos taxonómicos, entre ellos están los antozoos, poliquetos, equinodermos, moluscos, crustáceos y peces, incluyendo una amplia variedad de especies de cada grupo, si bien, sólo un número reducido es importante. Las variaciones geográficas se basan en la superioridad de alguno de los grupos o especies en función de su distribución y accesibilidad. La importancia relativa de las presas va cambiando gradualmente a medida que la platija crece, como consecuencia de los cambios de hábitos y morfológicos, como el propio tamaño de la boca que permite acceder a presas mayores (Wootton, 1998). Geográficamente, hacia el norte y nordeste Atlántico manifiesta una pauta general de incremento del consumo de peces, que ya inicia desde tallas más pequeñas.

En el noroeste Atlántico (Parte I: Figura I.3), en la zona de New England se observó una alimentación principalmente a base de anfípodos, camarón, poliquetos y bivalvos; en Georges Bank consume preferentemente erizos planos, junto a ofiuras, otros equinodermos, camarones, bivalvos y poliquetos; en la Bahía de Sheepscot (Maine), los poliquetos, mysidáceos, anfípodos, camarones y arenque (*Clupea harengus*) fueron sus principales presas, mientras que en la parte más costera del Golfo de Maine dominaron las ofiuras; en la Bahía de Passamaquoddy, también en Maine, las principales presas serían anfípodos, mysidáceos, eufausiáceos, poliquetos, bivalvos y arenque (Johnson *et al.*, 1999; Link *et al.*, 2002). En la Bahía de Conception (Newfoundland) presentó una elevada predación de echinoideos, y capelán por parte de los adultos (Keats, 1991); a lo largo de la plataforma de Scotian y el Golfo de St. Lawrence disminuía de sur a norte el consumo de poliquetos, moluscos y equinodermos, e incrementaban los crustáceos (Scott, 1973). En el sur del Gran Banco, en décadas anteriores, se indicó una dieta principalmente basada en mysidáceos, lanzón, capelán, ofiuras y bivalvos (Pitt, 1973b; Zamarro, 1992a; González *et al.*, 2006b), que no muestra variación con los resultados actuales (Tabla IV.2).

Los resultados muestran la gran importancia de los peces en la dieta de los individuos del Gran Banco, sobre todo en la zona nordeste, haciéndola diferente a otras descritas en el noroeste Atlántico. En las distintas zonas del Gran Banco hay diferencias en las especies de presas disponibles, pero tienen en común la distribución y abundancia del lanzón y del capelán, confiriéndoles la similaridad de una dieta energéticamente rica, aún tratándose de presas sometidas a una gran estacionalidad (Pitt, 1973b, Pitt, 1976; Zamarro, 1992a, González *et al.*, 2006b). De la misma forma, las ofiuras son comunes en las dietas en Flemish Cap y Svalbard (Tabla IV.2; Rodríguez-Marín, 1995; González *et al.*, 2003; González *et al.*, 2006a), presa de relativamente bajo aporte energético (Steimle and Terranova, 1988; Packer *et al.*, 1994).

En la dieta mostrada en la Div. 3L, el consumo de capelán, eufausiáceos, camarón boreal y poliquetos fue significativamente diferente entre hembras y machos. Y en Flemish Cap sucede lo mismo en el consumo de ofiuras e hipóridos. Las hembras son más piscívoras independientemente del área o la estación (Figura IV.4).

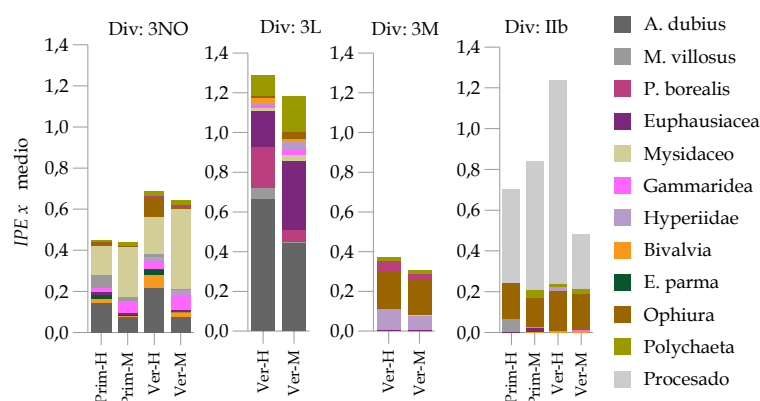


Figura IV.4 Consumo de las presas más importantes en el Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard, y variación de primavera a verano en machos y hembras. Leyenda: H = hembras, M = machos.

El espectro de las principales presas de la platija americana del sur del Gran Banco no cambia durante primavera y verano, pero hubo un consumo significativamente diferente a lo largo de este periodo estacional del lanzón, poliquetos, gammáridos, mysidáceos y camarón boreal. Como también fue significativamente diferente el consumo de bivalvos y ofiuras tanto entre ambas estaciones como entre machos y hembras (Figura IV.4).

Tampoco cambiaron las principales presas de primavera a verano en Svalbard. La elevada cantidad consumida de descarte del procesado pesquero favorece una alimentación oportunista no habitual en esta especie. De las principales presas “naturales” no hubo variación significativa de los valores del IPE_x entre ambas estaciones; y tan sólo la predación de ofiuras mostró diferencias significantes entre ambos sexos (Figura IV.4).

En las áreas de estudio es frecuente en diversas especies el consumo de restos de procesado procedentes de los buques pesqueros, como en: el perro del norte (*Anarhichas denticulatus*), perro moteado (*A. minor*), perro atlántico (*A. lupus*), raya ártica (*Amblyraja hyperborea*), raya radiata (*A. radiata*), tiburón negro (*Centroscyllium fabricii*), fletán negro (*Reinhardtius hippoglossoides*) o en el bacalao (Templeman, 1982; Rodríguez-Marín *et al.*, 1994; Rodríguez-Marín *et al.*, 1995; Punzón and Herrera, 1998; Dolgov, 2002; Román *et al.*, 2004; González *et al.*, 2006b; González *et al.*, 2006c; González *et al.*, 2006d). También se observó en otras zonas geográficas como en aguas de Islandia en el fletán negro (Solmundsson, 2007) o en el Mar de Irminger en la gallineta oceánica (*Sebastes mentella*) (González *et al.*, 2000). Sin embargo, en la platija americana es poco habitual (González *et al.*, 2006b). Normalmente se corresponde temporal o estacionalmente con el mayor esfuerzo pesquero, y no está documentado que haya ocasionado otras alteraciones más allá de los cambios temporales en la dieta, sin considerar otros efectos de la actividad pesquera. Incluso algunos estudios indicaron que para los peces planos, al menos a corto plazo, la perturbación de la pesca puede tener un efecto “no negativo”, proporcionándoles energía en forma de descartes o resuspendiendo el sedimento y bentos asociado a pequeños invertebrados de la infauna (Freese *et al.*, 1999; Jennings *et al.*, 2002; Kaiser and Spence, 2002).

Los cambios estacionales en la dieta reflejan el ciclo de producción y su repercusión en cadena sobre los integrantes del sistema. La mayoría de los peces planos exhiben estacionalidad en la dieta entre presas específicas, sin cambios drásticos entre grandes grupos de presas, originando asociaciones estacionales en la estructura trófica (*guilds* o agrupamientos) para reparto de los recursos, donde las preferencias de profundidad, la temperatura y la ontogenia son factores determinantes en los ensamblajes de las comunidades (Martell and McClelland, 1994; Garrison, 2000; Garrison and Link, 2000).

Tabla IV.2 Presas identificadas en los contenidos estomacales de la platija americana en cada área durante primavera-verano: *IPEx* (Índice de Plenitud Estomacal de la presa *x*), % Peso (*W*), % Número (*N*), Frecuencia de Ocurrencia (*FO*) e Índice de Importancia Relativa (*IRI*). Para *IPEx*: * ≤ 0.1; para los otros índices: * ≤ 0.5.

Grupo	Presa	Divs. 3NO (sur del Gran Banco)					Div. 3L (nordeste del Gran Banco)					Div. 3M (Flemish Cap)					Div. IIB (Svalbard)				
		Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI
Peces		0.19	44.7	2.9	12.6	603	0.71	82.1	25.7	31.3	3375	0.03	4.8	0.2	4.3	22	0.04	3.5	1.3	2.8	14
	<i>Ammodytes dubius</i>	0.13	33.8	2.0	7.7	274	0.59	78.7	22.3	23.0	2320	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Mallotus villosus</i>	*	7.5	*	1.9	15	*	2.2	0.6	1.8	5	*	*	*	*	*	*	1.0	*	*	*
	Pisces	*	1.7	*	1.7	3	*	*	1.4	3.8	7	*	1.0	*	1.3	1	*	1.1	0.8	1.8	3
	<i>Liparis sp</i>	*	0.7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Lumpenus lumpretaeformis</i>	*	*	*	*	*	*	*	1.0	1.5	2	*	2.4	*	1.9	5	*	*	*	*	*
	<i>Micromesistius poutassou</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1.3	*	*	*
	Larva pez	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Leptoclinus maculatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Myctophidae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Triglops murrayi</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Liparidae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Nezumia bairdii</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Sebastes spp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>H. platessoides</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Lycodes sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Pleuronectiformes	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Puesta de pez	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Sebastes marinus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Triglops sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Anarhichas lupus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Anarhichas sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Maurollicus muelleri</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Cottunculus sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Lycodes reticulatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Macruridae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Notolepis risso</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Equinodermos		0.04	21.1	3.4	9.2	227	0.02	0.9	9.4	4.9	51	0.19	44.8	65.4	60.1	6610	0.19	16.5	75.7	41.8	3852
	Ophiura	*	12.9	2.1	5.9	89	*	0.8	9.3	4.4	44	0.18	41.4	64.2	51.0	5375	0.2	15.6	74.8	39.8	3597
	<i>Echinarachnius parma</i>	*	7.2	0.7	2.3	18	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Echinoidea	*	1.0	0.5	0.8	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Echinoidea reg.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	2.0	1.1	7.6	23	*	*	0.5	1.3	1	*
	Crinoidea	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0.6	*	*	*
	Echinoidea irreg.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1.1	*	0.9	1	*	*	*	*	*	*
	Holothurioidea	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Asteroidea	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Echinodermata	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Moluscos		0.03	14.9	0.7	4.0	63	0.02	0.6	3.7	5.4	23	0.01	1.9	0.8	4.1	11	0.01	0.6	4.4	6.7	33
	Bivalvia	*	9.8	0.5	3.1	32	*	*	2.6	3.3	10	*	*	*	2.8	1	*	*	*	1.0	0.8
	Otros bivalvos	*	4.5	*	0.6	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Pectinidae	*	*	*	*	*	*	*	0.6	0.8	1	*	*	*	*	*	*	*	4.0	5.7	23
	<i>Nuculana sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	0.7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Gastropoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1.1	0.6	0.6	1	*	*	*	*	*
	Cephalopoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Mollusca	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Nudibranchia	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Scaphopoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Mesodesma sp</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Opisthobranchia	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Oegopsida	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Decapoda Cephalopoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Tabla IV.2 (cont.) Presas identificadas en los contenidos estomacales de la platija americana en cada área durante primavera-verano: *IPEx* (Índice de Plenitud Estomacal de la presa *x*), % Peso (*W*), % Número (*N*), Frecuencia de Ocurrencia (*FO*) e Índice de Importancia Relativa (*IRI*). Para *IPEx*: * ≤ 0.1; para los otros índices: * ≤ 0.5.

Grupo	Presa	Divs. 3NO (sur del Gran Banco)					Div. 3L (nordeste del Gran Banco)					Div. 3M (Flemish Cap)					Div. IIB (Svalbard)				
		Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI	Ipex medio	% Peso	% N	FO	IRI
Crustáceos		0.32	14.8	90.5	39.0	4105	0.47	14.7	40.2	32.5	1780	0.16	38.4	31.4	38.1	2662	0.013	1.0	2.5	5.0	17
	Mysidacea	0.23	9.0	77.0	21.8	1873	*	*	3.0	3.7	11	*	*	*	1.3	1					
	<i>Chionoecetes opilio</i>	*	2.90	*	*	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Gammaridea	*	1.13	7.8	9.4	84	*	*	2.9	3.4	11	*	*	*	1.5	*	*	*	0.7	1.7	1
	Euphausiacea	*	0.7	1.3	2.3	4	0.2	5.0	23.0	10.6	295	*	*	*	0.9	1	*	*	0.8	1.0	1
	Larva crust.	*	*	2.8	*	1															
	Hyperiididae	*	*	0.6	1.4	1	*	*	6.6	2.6	18	*	25.2	29.2	17.6	957					
	Crustacea	*	*	*	0.9	*	*	*	0.8	*	*	*	*	1.2	*						
	Cumacea	*	*	*	0.6	*										*	*	*	*	*	*
	<i>Pandalus borealis</i>	*	*	*	*	*	0.2	8.8	3.8	9.9	124	*	9.3	*	6.5	63	*	0.8	*	1.2	1
	<i>Spirontocaris lilljeborgii</i>											*	0.9	*	1.8	2					
	<i>Lebbeus polaris</i>											*	*	*	0.6	*					
	<i>Natantia</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1.3	1	*	*	*	*	*
	<i>Hyas</i> sp	*	*	*	*	*	*	*	0.6	*	*	*	*	*	*	*					
	Isopoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Caprellidae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Brachyura	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Copepoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Amphipoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	<i>Argis dentata</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Crust. Decapoda	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	<i>Hyas coarctatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Paguridae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Sergestes arcticus</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Sabinea sarsi</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Spirontocaris spinosus</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Pandalus montagui</i>						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	<i>Oplophorus spinosus</i>											*	*	*	*	*					
	<i>Spirontocaris</i> sp											*	*	*	*	*					
	Caridea											*	*	*	*	*					
	<i>Pontophilus norvegicus</i>											*	*	*	*	*					
	<i>Sclerocrangon ferox</i>											*	*	*	*	*					
Otros Invertebrados		0.03	4.2	2.3	7.9	51	0.16	1.3	20.3	22.0	474	0.04	9.9	2.1	18.2	218	0.02	1.3	6.5	11.0	85
	Ctenophora	*	2.2	*	1.4	4	*	*	*	*	*	*	3.2	*	0.5	2					
	Ascidia	*	0.6	*	0.6	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Polychaeta	*	0.5	0.7	2.9	3	0.15	0.9	18.5	19.5	377	*	1.8	0.7	7.7	19	*	*	1.1	2.3	3
	Anthozoa	*	0.5	0.7	1.1	1	*	*	0.6	0.6	*	*	1.7	*	1.4	3					
	Polychaeta sed.	*	*	*	*	*	*	*	0.8	0.9	1	*	*	*	1.0	1	*	0.9	4.7	7.5	42
	Chaetognata	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1.2	0.6	4.0	8					
	Polychaeta err.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0.5	*	*	*	*	*	*
	Aphroditidae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Porifera	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Scyphozoa	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Sipunculida	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Actiniaria	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	Anelida	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Siphonofora	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Bryozoa						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Cnidaria						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
	Tunicata						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
Otras presas		0.01	0.25	0.2	1.4	1	0.01	0.1	0.4	1.3	1	0.001	0.2	0.1	0.7	0	0.68	77.1	9.6	24.3	2115
	Procesado																0.08	7.9	1.2	3.0	27
	Procesado de bacalao																0.6	68.2	6.9	17.7	1332

En la variación estacional de la dieta de la platija americana en el noroeste Atlántico ha sido descrita la abundancia de equinodermos en primavera, un incremento de peces, bivalvos, camarones y poliquetos en verano, así como de ofiuroides y huevos de puestas en otoño (Pitt, 1973b; Link *et al.*, 2002; Johnson, 2004). Una pauta similar se indicó en el nordeste Atlántico (Klemetsen, 1993). Hay variaciones sobre este patrón, como las descritas en aguas de Islandia donde ofiuras y peces incrementaron de primavera a diciembre (Jaworski and Ragnarsson, 2006), o en el sur del Gran Banco donde las ofiuras, presentes todo el año, aumentaban en verano, y los peces eran predados durante primavera-verano (Zamarro, 1992b). Los resultados expuestos constatan, en el sur del Gran Banco y Svalbard, una intensificación del consumo de primavera a verano de las mismas presas y un ligero incremento del espectro específico sobre todo por parte de las hembras, pero sin que estas nuevas presas alcancen gran importancia.

4.2.2 Similitud y diversidad geográficas, y amplitud de nicho de la dieta.

Los índices que miden estos aspectos se basan en una medida diferente de la presa (ausencia/presencia, peso o número), que indudablemente puede llevar a resultados algo variables. Por ello, a continuación se muestran varios índices atendiendo a distintos criterios que permitan valorar las diferencias geográficas de la dieta de la platija americana.

Tabla IV.3 Similitud de la dieta de platija americana entre áreas durante primavera-verano.

Matriz de distancias (similitud) del Índice de Jaccard (S_j)				
	Sur del Gran Banco	NE del Gran Banco	Flemish Cap	Svalbard
Sur del Gran Banco	1	0.44	0.53	0.26
NE del Gran Banco		1	0.49	0.27
Flemish Cap			1	0.27
Svalbard				1

Índice Simplificado de Morisita (basado en el número de presas consumidas) (C_H)				
	Sur del Gran Banco	NE del Gran Banco	Flemish Cap	Svalbard
Sur del Gran Banco	1	0.10	0.04	0.03
NE del Gran Banco		1	0.25	0.21
Flemish Cap			1	0.90
Svalbard				1

Índice Simplificado de Morisita (basado en el peso de las presas consumidas) (C_H)				
	Sur del Gran Banco	NE del Gran Banco	Flemish Cap	Svalbard
Sur del Gran Banco	1	0.68	0.27	0.06
NE del Gran Banco		1	0.03	0.004
Flemish Cap			1	0.18
Svalbard				1

Con el índice de Jaccard (S_j ; Parte II: 2.7.3), midiendo ausencia o presencia de presas, la mayor similitud de dietas de la platija americana se dio entre las del sur del Gran Banco y Flemish Cap ($S_j = 0.53$; Tabla IV.3), es decir, son las áreas con el espectro específico de presas más parecido, reflejando la amplia y común gama de presas (Tabla IV.2); al contrario de lo que sucede entre las tres zonas del noroeste Atlántico y Svalbard ($S_j = 0.26$ a 0.27).

Si atendemos a la variedad y la cantidad en número de presas consumidas geográficamente, el Índice Simplificado de Morisita (C_H ; Parte II: 2.7.3) muestra la mayor similitud de dieta entre los individuos de Flemish Cap y Svalbard ($C_H = 0.90$; Tabla IV.3), debido a la importancia de las ofiuras en ambas áreas geográficas (Tabla IV.2 y Figura IV.4; González *et al.*, 2003). La similitud de las dietas de la platija americana en esas dos áreas con la que tiene en el sur del Gran Banco resultó muy baja ($C_H = 0.03$ y 0.04). En el caso del sur del Gran Banco y Flemish Cap indica que son comunidades con espectros específicos parecidos pero el esfuerzo predador se dirige a distintas presas.

Atendiendo a la importancia en peso de las presas, este último índice indica que las dietas de la platija americana en el Gran Banco (Divs. 3NO y 3L) son las más próximas ($C_H = 0.68$; Tabla IV.3), motivado por la importancia del lanzón en la alimentación de los individuos distribuidos en toda esa área (Tabla IV.2), y las más alejadas serían las dietas en la Div. 3L y en Svalbard ($C_H = 0.004$).

Estos índices orientan sobre una serie de características de cada comunidad respecto a las posibilidades de alimentación que tiene la platija. El primero informa de la distribución de las presas y el segundo indica la abundancia o accesibilidad.

En cuanto al comportamiento del predador, midiendo la diversidad específica consumida mediante el Índice de Shannon-Wiener (H' ; *Parte II: 2.7.4*) muestra predación sobre mayor diversidad en el nordeste del Gran Banco y menor en Flemish Cap ($H' = 3.20$ y 1.45 respectivamente; *Tabla IV.4*). En Flemish Cap es donde tiene importancia un menor número de especies presas ($E = 0.23$), es decir, a pesar del amplio espectro de presas consumidas, son muy pocas las fundamentales en la dieta. Al contrario, en la Div. 3L, donde independientemente del menor espectro específico, comen relativamente más de un mayor número de especies, y por lo tanto, la dieta es menos “específica” ($E = 0.57$), acorde con el mayor ancho de nicho (Índice de Levins, B_A , de 0.11 ; *Parte II: 2.7.4*), frente a la dieta tan

Tabla IV.4 Diversidad específica de presas en cada área en primavera-verano.

	Sur del Gran Banco	NE del Gran Banco	Flemish Cap	Svalbard
Índice de Shannon-Wiener (H')	1.60	3.20	1.45	1.59
Valor máximo posible (H_{max})	6.11	5.61	6.19	4.75
Índice de proporcionalidad (E)	0.26	0.57	0.23	0.33
Índice estandarizado de Levins (B_A)	0.01	0.11	0.01	0.03

específica que tienen los individuos en las otras tres áreas ($B_A = 0.01$ a 0.03 ; *Tabla IV.4*). En todos los hábitats esta especie no deja de ser especialista en su alimentación pero mucho más en el sur del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard que en el nordeste del Gran Banco.

En las campañas científicas se identificaron en torno a 141 especies de peces y 155 especies de invertebrados (o taxones mayores) en el sur del Gran Banco, 151 de peces y 189 de invertebrados en el nordeste del banco, 95 de peces y 47 de invertebrados en Flemish Cap, y 39 de peces y 29 de invertebrados en Svalbard (información procedente de los respectivos informes de campaña; *Parte II: 2.5*). Hay que tener en cuenta otras especies que no son accesibles al arte utilizado, entre las cuales se encuentran muchas de las presas de la platija americana (mysidáceos, eufausiáceos, hypéridos, etc.). Aun careciendo de datos de abundancia de esas presas, se puede apreciar que se dan características para desarrollar estrategias de alimentación totalmente diferentes, y el ecosistema del Gran Banco está formado por una considerable mayor diversidad específica.

La dinámica trófica de la platija americana en el sur del Gran Banco y Flemish Cap sigue la pauta de un aprovechamiento mínimo de la amplia y común gama de recursos, donde la contribución de la mayoría de las presas es mínima y las realmente importantes son muy pocas, y distintas, en cada área. En cambio, en el ecosistema de amplia diversidad de la Div. 3L, pero con menor biomasa de grandes predadores, la platija americana desarrolla otro comportamiento trófico, opta por menor variedad de presas, con un consumo más equilibrado de todas ellas. Svalbard es un ecosistema, más pobre, donde son utilizadas las pocas posibilidades de alimento.

4.2.3 Estabilidad temporal de la dieta.

Sólo en Flemish Cap se dispone de una larga serie temporal para analizar cambios habidos a través de un periodo considerable (*Parte II: 2.7.5, Tabla II.9*). En esta área geográfica, las ofiuras fueron un componente fundamental de la dieta de esta especie, tanto como para describirla con una alimentación especialista en equinodermos. Así, fueron la base de su dieta hasta 1999, cuando se produjo un cambio radical en su alimentación, y a partir de ahí su contribución fue muy baja (*Figura IV.5*), coincidiendo con una disminución en la intensidad

de alimentación en cuanto a cantidad consumida (Figura IV.1), pasando a predominar los hipóridos (de 1999 a 2004 aproximadamente) y, el camarón boreal, que incrementó paulatinamente a partir de 1997 (Figura IV.5). Este cambio tan drástico en las presas no es atribuible a variaciones en el periodo de muestreo ya que la campaña siempre se realizó en el mes de julio, incluyendo unos días de junio o de agosto (*Parte II: Tabla II.2*). Tampoco es atribuible al muestreo, ni al tamaño de la muestra o la talla media por rangos de talla, ya que

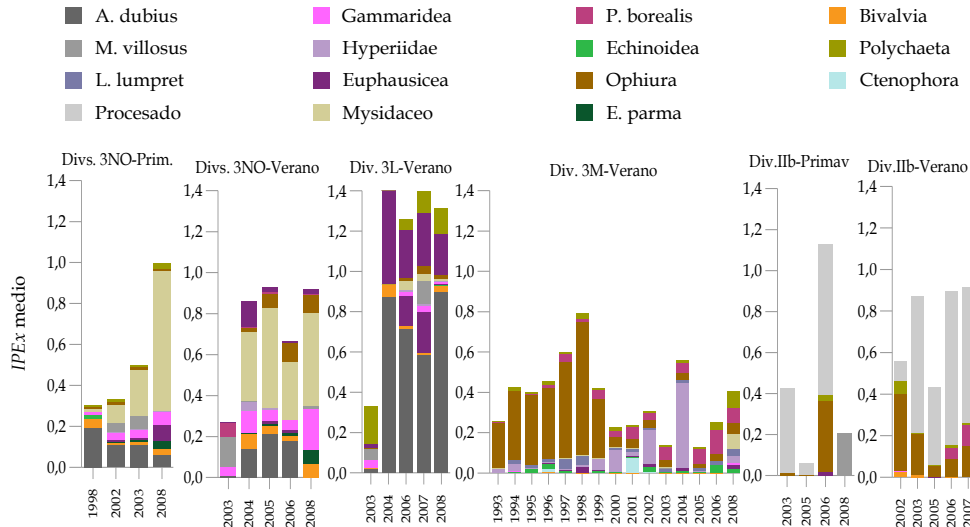


Figura IV.5 Cambios temporales del consumo de las principales presas durante primavera-verano en platija americana.

el protocolo no varió a lo largo de la serie, y aunque el tamaño de la muestra o la talla media por rango varían cada año (*Parte II: 2.7.5, Tabla II.10*), no lo hacen tanto como para originar esas diferencias entre los periodos 1993-1999 y 2000 - 2008.

Dicha variación podría estar relacionada con los cambios de distribución o con la disminución de biomasa de la platija americana (*Parte III: Figuras III.5 y III.10*). No obstante, la estructura de tallas no cambió de tal manera como para ocasionar esta alteración en los hábitos de alimentación (*Parte III: Figura III.14*). Lo más probable es que haya derivado, en parte, de los cambios de distribución y su concentración a menor fondo, y sobre todo, a los cambios en la abundancia de las propias presas, constatado en el caso del camarón boreal (Casas, 2008a; Casas, 2008b).

Como se expuso previamente (*Parte III: 3.1.3 y 3.2.3*), la biomasa de la platija americana en Flemish Cap ha caído enormemente en los últimos veinte años, y concentrándose en los últimos diez a menor profundidad, entre 127 y 182 m (Casas and González-Troncoso, 2009). A su vez, la biomasa del camarón incrementó considerablemente a partir de 1997 por combinación de ausencia de pesquería, declive del stock del bacalao que era su principal predador y condiciones climatológicas favorables. Además, el camarón amplió su distribución desde 1996 aproximadamente, y de ser más abundante entre 257 y 546 m, pasó a distribuirse a partir de 184 m (Casas, 2008a), solapándose su distribución en mayor medida con la de la platija americana, y coincidiendo con el apreciable incremento de esta presa en su dieta.

También influye la distribución de tallas de las presas; de hecho no siempre hubo en la platija un incremento del consumo de camarón boreal paralelo al aumento de la biomasa de éste, como sucedió cuando incrementó la abundancia de los individuos de camarón de edad 2 y 3 (tallas medias de 15 y 19 mm respectivamente; Casas, 2008a; Casas, 2008b), aunque la correlación negativa no fue significativa en ninguno de los casos. Sí se produjo una correlación positiva y significativa (Correlación Tau-b de Kendall, $H_b = 0.473$, $p < 0.01$; *Parte II: 2.13.2*) entre la abundancia de los individuos de camarón de edad 4 (talla media 22 mm) y su

predación por la platija. Lo cual nos indica que no sólo debe darse la disponibilidad de la presa, sino también las tallas más adecuadas.

En las otras áreas la serie temporal de datos es más corta, pero permite un análisis a corto plazo. En general, la dieta de la platija americana se muestra bastante estable, aunque no todas las presas que podríamos considerar principales en cada área están presentes todos los años. Del consumo de las presas más importantes en el sur del Gran Banco cabe destacar: los mysidáceos que fueron el componente básico tanto en primavera como en verano en estos años; la presencia del capelán fue más destacable del 2002 al 2003; el camarón sólo fue importante en el 2003; y en el año 2008 el lanzón fue mínimo e incrementaron los gammáridos y el erizo plano de arena (Figura IV.5).

Comparando estos cambios anuales con los resultados de capturas obtenidos en la campaña científica en las Divs. 3NO (información en los respectivos informes de campaña; *Parte II*: 2.5), la relación no resulta clara. El consumo de camarón tuvo una correlación negativa no significativa tanto con la biomasa como con la abundancia de las tallas hasta 25 mm de esta presa. El camarón no tiene excesiva importancia en la dieta de la platija americana del sur del Gran Banco (Tabla IV.2) dada la diferente distribución; pues se localiza en la parte nordeste de la Div. 3N entre 183 y 546 m, y está casi ausente a menos de 91 m (Casas *et al.*, 2008), mientras que la mayor parte de la biomasa de la platija americana se concentra mucho más al sur y a menos de 100 m (*Parte III*: 3.1.1 y 3.2.1). Por el contrario, sorprende la baja relación que muestra el consumo de capelán o de lanzón con el incremento de las capturas de estas presas (Figura IV.6), a pesar de solaparse su distribución y de ser fundamentales en la dieta de esta especie.

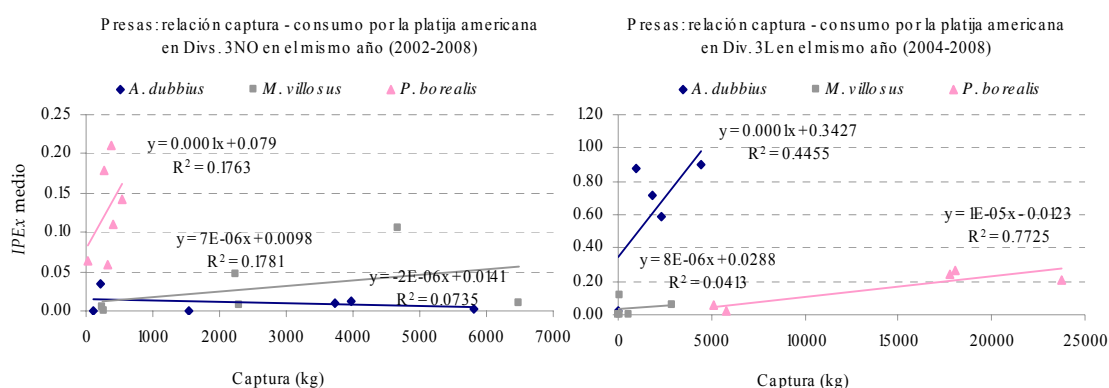


Figura IV.6 Relación entre captura (kg) e IPEX de algunas presas de la platija americana a lo largo de la serie en el Gran Banco.

La dieta de la platija americana en el nordeste del Gran Banco también ofrece relativa estabilidad. El año 2003 fue el año más anómalo debido a la realización del muestreo dos meses antes, en junio frente a agosto en los demás años (*Parte II*: Tabla II.2), mostrando los comentados cambios de intensidad de alimentación a medida que avanza el verano (Figura IV.5). El lanzón estuvo siempre presente en la dieta, con alguna oscilación anual, al igual que los eufausiáceos, pero éstos paulatinamente fueron reemplazados por el camarón boreal a partir del año 2006 (Figura IV.5), coincidiendo con el aumento de la abundancia de esta presa (Casas *et al.*, 2008), con una correlación positiva pero tampoco significativa ni con la biomasa ni con la abundancia de las distintas fracciones de edades de 1 a 4 años. El camarón en esta área se distribuye mayoritariamente entre 93 y 546 m, y es más abundante entre 183 y 364 m (Casas *et al.*, 2008), solapándose con la distribución de la platija americana (*Parte III*: 3.1.2 y 3.2.2; Román *et al.*, 2008; Román *et al.*, 2009). En esta zona se produce una mayor relación

positiva entre el consumo y abundancia del camarón o del lanzón; no sucediendo lo mismo con el capelán (Figura IV.6).

En Svalbard, el comportamiento alimenticio no varió en el periodo estudiado; la alimentación basándose en descartes y en menor medida de ofiuras se mantiene tanto en primavera como en verano desde el año 2003 hasta el 2007 (Figura IV.5).

Los estudios publicados muestran pocas variaciones de la dieta de la platija americana a lo largo de décadas en la región de Terranova, tanto cerca de la costa como en gran parte del sur del Gran Banco, manteniéndose las diferencias geográficas entre zonas relativamente próximas como en el Banco St. Pierre, el norte del Gran Banco (Div. 3L) o Flemish Cap (Methven, 1999). Comparando los resultados de Pitt (1973b) con los obtenidos aquí, las presas bentónicas (equinodermos y moluscos) dejaron de ser las más abundantes en el norte del Gran Banco, desplazadas por lanzón, camarón boreal y eufausiáceos; pero podría deberse a hábitos alimenticios a distintas profundidades. En el sur del banco durante los meses de abril-mayo-junio, Zamarro (1992b) reportó la elevada importancia de ofiuras en la dieta; teniendo en cuenta que este autor trabajó con muestras de individuos mayores de 45 cm (grandes consumidores de este componente), los resultados no difieren demasiado con los expuestos aquí; y lo mismo ocurriría en cuanto al consumo de lanzón y capelán, ambos sometidos a la variabilidad estacional. Tal vez el mayor cambio sea la disminución de echinoideos frente al incremento de crustáceos.

Donde se aprecia el mayor cambio es en la dieta de los individuos de Flemish Cap. En el periodo 1970-1982, la platija americana tuvo un comportamiento alimenticio altamente especializado en equinodermos (echinoideos y ofiuras) y escasa variación estacional o anual (Konstantinov *et al.*, 1985). Analizando la dieta de verano en 1988 llegaron a similares conclusiones Vázquez *et al.* (1989) y, Rodríguez-Marín *et al.* (1994) en la dieta de 1993, y Torres *et al.* (2000) en la del periodo 1993-2000. Sin embargo, resultados para la misma área y fechas correspondientes al periodo 2001-2003 ya ponen de manifiesto los cambios en el comportamiento trófico de esta especie, mostrándola como un predador de alta diversidad específica y con poco solapamiento de la dieta entre tallas, cuyos principales componentes fueron hipóridos, ctenóforos, camarón boreal y en menor importancia las ofiuras (Román *et al.*, 2004). Toda esta serie forma parte de los datos expuestos en el presente estudio, pero ampliando el análisis hasta el año 2008, que muestra que se mantiene ese cambio del comportamiento alimenticio iniciado en el año 2000. Una consecuencia de esa variación es una dieta más rica energéticamente con lo cual precizaría de ingestas de menores cantidades de alimento, lo que podría explicar la disminución observada del IPE. Semeja que abandonó la opción de alimentarse de las ofiuras, presas abundantes y accesibles, pero de bajo valor calórico (Packer *et al.*, 1994). Acerca de los posibles cambios en el medio bentónico se carece de información que permita saber si se produjo alguna alteración que afectase a las poblaciones de ofiuras.

En general, el análisis de los cambios en el medio marino se han centrado en los recursos explotados comercialmente, es decir, las especies de peces gestionadas como objetivo de las pesquerías. En los últimos años, y en un contexto más amplio de Enfoque de Ecosistema, es cuando se comienzan a incorporar otras especies y a valorar los cambios de la actividad humana sobre el ecosistema en su conjunto (Pope and Symes, 2000). Las presas bentónicas (poliquetos) y epibentónicas (gammáridos, hipóridos, mysidáceos, eufausiáceos, etc.) son dependientes del fondo, cuya alteración tendría una fuerte influencia sobre la dieta de muchas especies, entre ellas la platija americana. Sin embargo, con el documentado impacto sobre el fondo marino a causa de las actividades pesqueras no se ha demostrado que

afecten a la dinámica trófica de la alimentación bentónica de peces planos, ni que haya habido cambios significativos en áreas próximas a la costa del noroeste Atlántico (Link *et al.*, 2002). Posiblemente la sobreexplotación de los grupos superiores de la cadena trófica tienen efectos más directos e inmediatos en la dinámica de los ecosistemas al rebajar el nivel trófico del conjunto (Pauly *et al.*, 1998; Pauly *et al.*, 2000; Christensen *et al.*, 2003).

4.2.4 Variación de la dieta con la profundidad, la talla y el sexo durante el verano.

A continuación son analizados los cambios ontogénicos del comportamiento trófico en machos y hembras de la platija americana a diferentes profundidades en el noroeste Atlántico, durante el verano. Sólo fue considerado este periodo por ser la alimentación durante el mismo fundamental para sostener el ciclo vital a lo largo del año. No fueron incluidos en el análisis los individuos del nordeste Atlántico dada la repercusión de la actividad pesquera en su dieta y la insuficiencia de datos para analizar la alimentación natural en esa zona. Los aspectos metodológicos seguidos en este apartado están indicados en la *Parte II*: 2.7 y más concretamente en 2.7.4, 2.7.5.1 y 2.7.5.2.

4.2.4.1 Sur del Gran Banco.

Las hembras presentan ligeramente mayor diversidad específica en la dieta que los machos, con un Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') de 3.0 frente a 2.9 hasta los 200 m, y la diferencia se incrementa a mayor profundidad ($H' = 2.6$ en hembras y 1.9 en machos). En todos los individuos la diversidad específica en la dieta disminuye a medida que se distribuyen a más fondo (Tabla IV.5).

Hembras y machos muestran un considerable cambio de dieta a lo largo de sus vidas, con una baja similitud a lo largo de todo el rango de tallas. Las dietas en función de la talla aún difieren más al incrementar la profundidad, donde la Medida de similaridad de Bray-Curtis fue del 28% en hembras y 30% en machos a menos de 100 m, pasando a ser del 21% y 20% respectivamente a más de 200 m (Tabla IV.5) y, por lo tanto, los cambios ontogénicos son más acusados.

Tabla IV.5 Medida de Bray-Curtis de disimilitud del *IPEX* medio entre las especies presas de hembras (h) y machos (m) de la platija americana en función de la talla (cada 2 cm), similitud de dieta a lo largo del rango de tallas en cada sexo, e índice de diversidad en la dieta de verano a distintas profundidades en cada área.

Sur del Gran Banco	Profundidad: 0 a 99 m		Profundidad: 100 a 199 m		Profundidad: 200 a 299 m		Profundidad: 300 a 399 m	
	Hembras (h)	Machos (m)	Hembras (h)	Machos (m)	Hembras (h)	Machos (m)	Hembras (h)	Machos (m)
Rango de talla (cm)	9-69	8-48	8-69	8-47	10-63	7-35		
Índ. Div. de Shannon-Wiener (H')	3.02	2.92	3.02	2.92	2.60	1.92		
Promedio de similaridad (%)	28.15	29.7	25.9	24.0	20.7	20.3		
Promedio de disimilitud (%) h vs.m	(de 9-48 cm) 67.3		(de 8-47 cm) 74.2		(de 10-35 cm) 78.8			
Nordeste del Gran Banco								
Rango de talla (cm)			9-62	9-55	12-55	10-39	12-53	16-32
Índ. Div. de Shannon-Wiener (H')			3.11	2.64	3.04	2.82	2.15	1.74
Promedio de similaridad (%)			37.4	42.5	33.7	22.0	42.6	56.8
Promedio de disimilitud (%) h vs.m			(de 9-55 cm) 61.7		(de 12-39 cm) 71.8		(de 16-32 cm) 45.4	
Flemish Cap								
Rango de talla (cm)			12-60	12-58	12-60	14-50	12-55	26-46
Índ. Div. de Shannon-Wiener (H')			3.10	2.80	3.39	3.15	2.64	2.48
Promedio de similaridad (%)			32.2	31.8	34.2	31.8	35.0	38.5
Promedio de disimilitud (%) h vs.m			(de 12-58 cm) 68.0		(de 14-50 cm) 66.3		(de 26-46 cm) 59.1	

Comparando las mismas tallas de machos y hembras dentro del rango común hay una elevada disimilitud en la alimentación entre ambos sexos, que también se incrementa con la profundidad pasando del 67% a menos de 100 m al 79% a más de 200 m (Tabla IV.5).

Los resultados muestran un comportamiento trófico diferente de machos y hembras

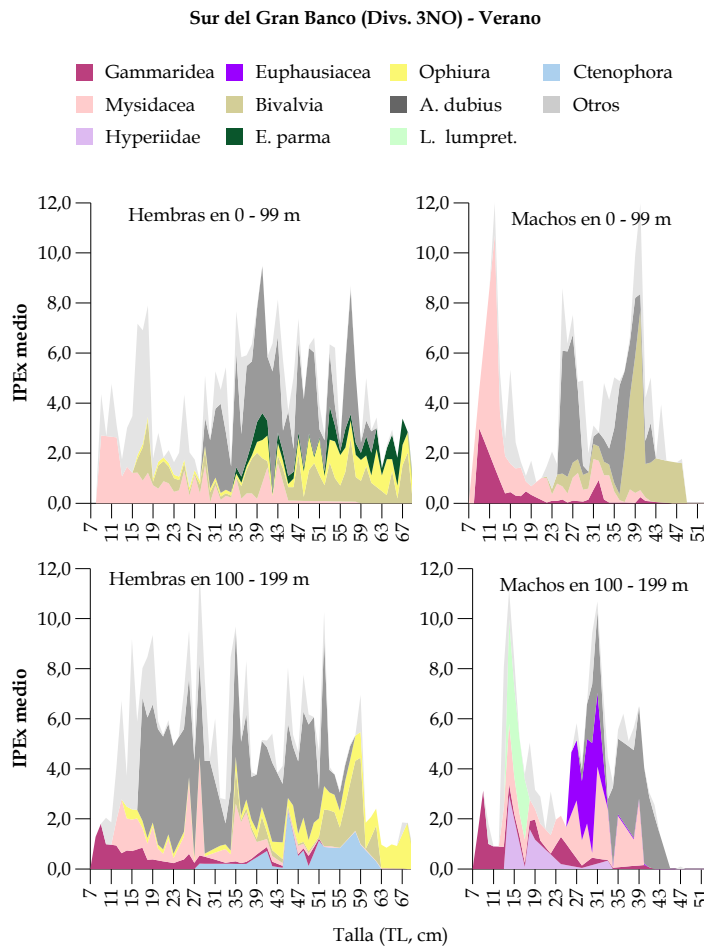


Figura IV.7 Cambios en el consumo de las principales presas con la talla y la profundidad en hembras y machos en el sur del Gran Banco durante el verano.

con igual talla, que a su vez, varía con la profundidad y manifiesta una evolución ontogénica. Este cambio está definido por las presas, bien diferenciadas, que originan tres fases tróficas: fauna suprabentónica (mysidáceos y gammáridos principalmente) durante la etapa de alimentación juvenil; seguida de la alimentación de “transición” donde incorporan nuevas presas incluyendo peces sobre todo las hembras, sin abandonar las anteriores; y en la fase adulta pasan a la dieta piscívora con predominio del lanzón que posteriormente es desplazado en los individuos de mayor talla por presas suprabentónicas como los bivalvos, y también equinodermos en las hembras (Figura IV.7).

Al incrementarse la profundidad, las hembras acortan la etapa de alimentación juvenil solapándose con una prolongada “transición” marcada por el consumo de mysidáceos, gammáridos y lanzón; y ya en la

fase final adulta tienden a alimentarse de ofiuras, bivalvos y ctenóforos. Los machos prolongan la dieta juvenil, a base de gammáridos, hipóridos y mysidáceos, hasta la incorporación del lanzón y sin incluir bivalvos y equinodermos (Figura IV.7). El camarón boreal y capelán forman parte de la dieta a partir de 200 m.

4.2.4.2 Nordeste del Gran Banco.

Los individuos distribuidos en el nordeste del Gran Banco durante el verano tienen una dieta más homogénea que en el sur del banco. Así, es más similar a lo largo de todo el rango de tallas tanto en las hembras como en los machos, con una similitud del 37% y del 43% respectivamente en 100-199 m, incrementando a 43% y 57% a más de 300 m, aunque disminuye en profundidades intermedias. Por lo tanto, los cambios ontogénicos son menores que en los individuos del sur, así como la diferencia entre las dietas de ambos sexos con una disimilitud del 62% a menor profundidad, reduciéndose al 45% a mayor fondo, al contrario que en el sur (Tabla IV.5).

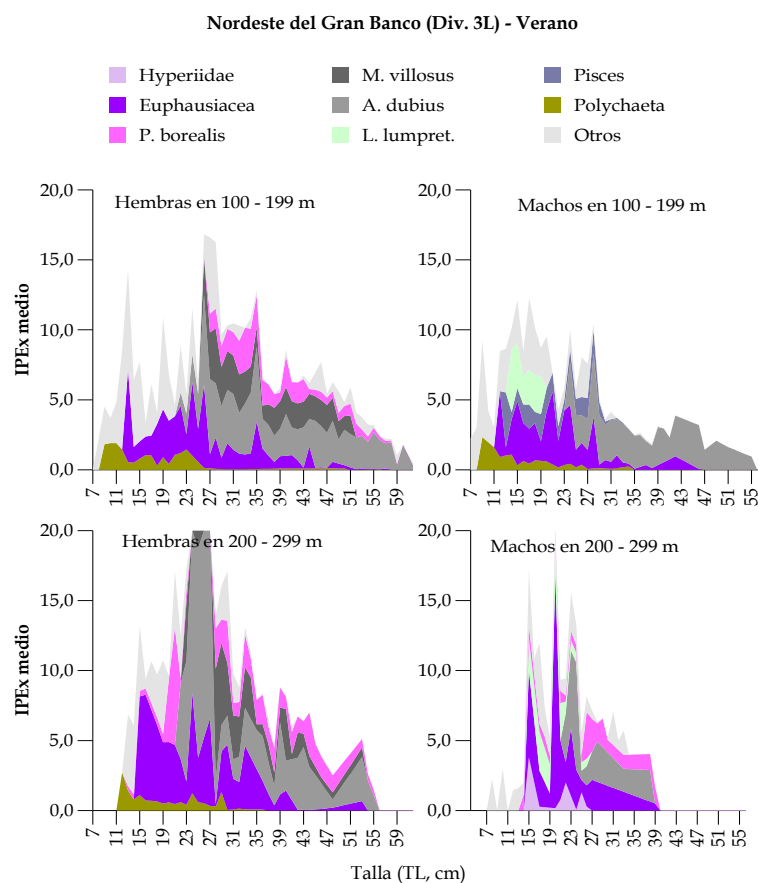


Figura IV.8 Cambios en el consumo de las principales presas con la talla y la profundidad en hembras y machos en el nordeste del Gran Banco durante el verano.

fase de alimentación juvenil. A través de un cambio gradual de presas comienzan la dieta adulta (de lanzón y capelán) más adelantada que en el sur, combinada con el consumo de camarón boreal que desplaza a los eupausiáceos (Figura IV.8).

4.2.4.3 Flemish Cap.

El espectro específico también es superior en las hembras, máximo en profundidades intermedias con valores de H' de 3.4 y 3.2 en hembras y machos respectivamente en 200-299 m, disminuyendo a mayor fondo con valores de 2.6 y 2.5. La disimilitud de la dieta entre sexos disminuye con la profundidad como sucedía en el nordeste del Gran Banco; con valores que van desde el 68% en 100-199 m a 59% a más de 300 m (Tabla IV.5).

Los cambios ontogénicos son menores que en el sur del Gran Banco. Las hembras presentan a lo largo del rango de tallas una similitud del 32% en 100-199m a 35% a más de 300 m. En los machos los valores de similitud en la dieta entre las distintas tallas oscilaron entre 32% y 39% a esas mismas profundidades, por lo tanto, en esta área los cambios ontogénicos disminuyen con la profundidad, igualándose todavía más la dieta de todos los individuos (Tabla IV.5).

Por otro lado, como ya se comentó, se produjo un notable cambio en la dieta de esta especie en esta área a lo largo del periodo analizado (apartado 4.2.3). Hasta el año 1999, la

Las hembras también predan mayor espectro de presas, independientemente de la profundidad y ambos sexos reducen el espectro específico predado al incrementar el fondo pasando de un H' de 3.1 en hembras y de 2.6 en machos a 2.2 y 1.7 a más de 300 m. En este caso la diferencia entre ellos es más marcada que en el sur del banco a igual profundidad (Tabla IV.5).

Se ponen de relieve dos fases o cambios tróficos independientes de la profundidad con cuatro presas (poliquetos, eupausiáceos, lanzón y camarón boreal) que marcan la pauta mediante un cambio gradual pero solapándose y sin ocasionar "cortes" ontogénicos bruscos.

Las presas bentónicas (poliquetos) y de suprafauna (eupausiáceos) están en la corta

pauta de alimentación y las principales presas de machos y hembras fueron similares sobre todo entre 100-199 m, a base de lumpeno (*Lumpenus lumpretaeformis*) y ofiuras e incorporando hipóridos y equinoideos a medida que aumentaban la talla. A mayor fondo, ambos sexos a partir de tallas medias incluían el camarón boreal unido a las anteriores presas en las hembras, y prácticamente sólo con ofiuras en los machos. Carecían de la fase piscívora de adultos y, sin embargo, sí había una llamativa predación inicial de lumpeno.

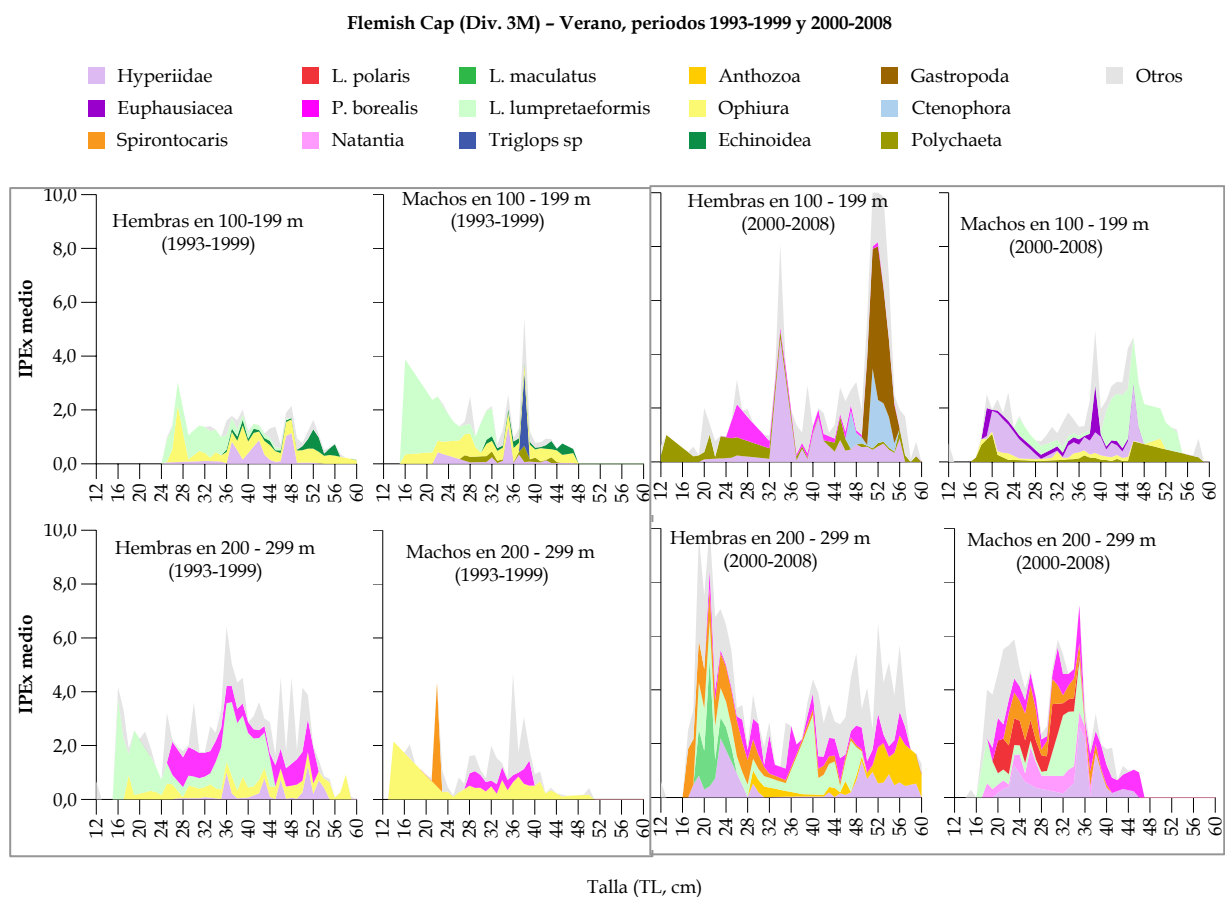


Figura IV.9 Cambios en el consumo de las principales presas con la talla y la profundidad en machos y hembras en Flemish Cap durante el verano en los periodos 1993 a 1999 (izq.) y 2000 a 2008 (derecha).

A partir del año 2000 la dieta se diversifica y, sin manifestar cambios tróficos claros, sí se observa una graduación en la cantidad consumida de las distintas presas a medida que crecen, aunque sin una clara relación entre el tipo de presa con el rango de tallas del predador, estando todas presentes, si bien en distinta cantidad. Durante este periodo, tanto en machos como en hembras, el consumo de lumpeno sigue sin estar asociado a los individuos de mayor talla, y los hipóridos, *Lebbeus polaris*, *Spirontocaris*, antozoos y camarón boreal sustituyen a las ofiuras en todos los individuos independientemente de la talla del predador (Figura IV.9).

4.2.5 Principales resultados y conclusiones.

Respecto a la intensidad de alimentación y a la dieta de la platija americana distribuida en el Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard destaca:

1. Durante el verano los individuos distribuidos al nordeste del Gran Banco muestran mayor intensidad alimenticia que en otras áreas, y sucede lo contrario en los distribuidos en Flemish Cap. La intensidad alimenticia incrementa de primavera a verano.

2. Hay mayor consumo de alimento en la etapa juvenil, disminuyendo a medida que crecen, aunque menos acusado en los individuos de las Divs. 3L y IIb.

Machos y hembras tienen un comportamiento trófico ligeramente diferente a igual talla. Al alcanzar tallas grandes, las hembras consumen algo más de alimento, excepto en Flemish Cap donde la diferencia entre ambos es mínima.

3. Los componentes esenciales en la dieta de primavera-verano de los individuos distribuidos en el sur del Gran Banco fueron mysidáceos, lanzón, capelán, ofiuras y bivalvos; los eufausiáceos, camarón boreal y lanzón en los individuos de la Div. 3L; y ofiuras y restos de procesado pesquero en los de la Div. IIb.

Son dietas estables, sometidas a la estacionalidad y abundancia de las presas, excepto en Flemish Cap donde hubo un cambio notable en el periodo: las ofiuras, base de la alimentación en el periodo 1993 a 1999, mostraron una disminución drástica en los años siguientes, siendo reemplazadas por hypéridos, camarón boreal y otros pequeños crustáceos.

4. La dieta muestra variación geográfica, estacional y con la profundidad, determinada por la disponibilidad y abundancia de presas, aunque estacionalmente predomina el cambio en la cantidad consumida, más que un cambio de las propias presas. Con la profundidad disminuye el abanico específico predado, pero siempre es más amplio en la dieta de las hembras.

5. A pesar de ser especialista en la alimentación, la platija se comporta con una plasticidad y oportunismo alimenticio con alta capacidad de cambio, lo que le permite adaptarse y evitar la alta competencia a la que puede verse sometida.

Geográficamente desarrolla diferentes estrategias tróficas. Presenta un similar y elevado espectro específico de presas en el sur del Gran Banco y Flemish Cap, pero de bajo ancho de nicho, es decir el mayor porcentaje del consumo total corresponde a muy pocas presas; es más piscívora en el Gran Banco (Divs. 3NO y 3L), cuya similitud en toda esta área viene por la predación del lanzón; y la similitud de dieta en Flemish Cap y Svalbard viene por el consumo de ofiuras.

En todos los hábitats es un predador especialista pero mucho más en el sur del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard.

6. Los cambios ontogénicos de la dieta. En el sur del Gran Banco la platija americana presenta gran variación de dieta a lo largo de la vida y distinto cambio ontogénico en machos y hembras, que se manifiesta diferente con la profundidad. Estos cambios también se dan en el nordeste pero basados en una graduación paulatina del consumo de las presas, más que en el reemplazamiento de unas por otras. En Flemish Cap no se manifiestan tales cambios ontogénicos con una dieta más uniforme en todos los individuos.

El patrón general de los cambios ontogénicos en la alimentación en el Gran Banco comenzaría con la predación de pequeñas presas de la meiofauna, incorporación paulatina de peces y después equinodermos, produciéndose a lo largo de la vida del pez dos o tres fases ontogénicas de alimentación. En Flemish Cap estas fases no son tan claras.

En el sur del Gran Banco la fase alimenticia a base de organismos de infauna y epifauna bentónica es más prolongada, y el consumo de equinodermos y bivalvos no aparece hasta tallas muy grandes, en las cuales se hace menor la importancia de los peces en la dieta. En el nordeste del Gran Banco los peces son incorporados a la dieta desde tallas muy pequeñas. Y en Flemish Cap la dinámica es distinta, con menor relevancia de los peces y más diversificación en la dieta adulta; no se produce una clara separación de presas respecto a la talla del predador, ni la habitual disminución del espectro predado a medida que crecen.

Las diferencias de dietas de machos y hembras de igual talla fue considerable en todos los casos, superior en el sur del Gran Banco. Por lo tanto, las variaciones en series temporales deben verse dentro de los cambios habidos en ese periodo en cuanto a la distribución, movimientos estacionales, composición de tallas y *sex-ratio* de la población.

4.3 ASOCIACIONES TRÓFICAS: SOLAPAMIENTO Y COMPETENCIA.

La competencia por el alimento no se da entre el conjunto de las poblaciones que ocupan un área sino que se establecen nichos con fracciones de dichas poblaciones, generados por los cambios ontogénicos de dieta y hábitos, lo que se denomina especie trófica, de forma que al crecer van formando parte de distintos ensamblajes (Ross, 1986). Se puede definir asociación o agrupamiento trófico (también denominados *guilds* o gremios) como un grupo de especies tróficas que explotan el mismo tipo de recursos del medio, dividiendo una comunidad de peces en grupos funcionales atendiendo a la ecología trófica.

A lo largo de este capítulo se analizan los agrupamientos establecidos en el Gran Banco y Flemish Cap en el rango de profundidad donde la platija americana se distribuye en mayor abundancia (*Parte III: 3.2*). Con el fin de conocer el solapamiento alimentario y la competencia en función de su distribución espacial y de la talla se estudian los correspondientes ensamblajes que se producen durante el verano en las Divs. 3L y 3M y durante la primavera-verano en las Divs. 3NO. Para ello se incluyen las especies de peces más importantes de cada área (*Parte II: 2.7.5.3, Tabla II.11*). También se analiza el grado de solapamiento intraespecífico de esta especie en cada uno de esos nichos. Los individuos del nordeste Atlántico tampoco fueron incluidos en este estudio por los motivos expuestos en el apartado anterior.

Se utilizan los muestreos de contenidos estomacales realizados a 23 especies diferentes de peces en campañas científicas desarrolladas en el noroeste Atlántico (*Parte II: 2*), cuyo protocolo de trabajo se indica en *Parte II: 2.3.2.5*.

El análisis se basó en los valores medios de *IPEX* de las presas en la dieta (*Parte II: 2.7.2*) a partir del muestreo de 12 predadores y 4311 individuos en la Div. 3L en el periodo 2003-2004, 15 especies y 33 147 individuos en las Divs. 3NO en el periodo 2002-2008 y, 20 especies y 28 802 individuos en la Div. 3M en el periodo 2001-2008 (*Parte II: 2.7.5.3, Tablas II.12, II.13 y II.14*). La nomenclatura utilizada para los predadores, presas, rangos de talla y de profundidad en las Figuras es indicada en la Tabla IV.6.

4.3.1 Asociación trófica en el sur del Gran Banco.

En el sur del Gran Banco a <100 m, el análisis de conglomerados (cluster), con una similitud de dieta del 40%, permite distinguir cinco asociaciones tróficas dispares en cuanto al número de especies tróficas que engloban. Tres de las asociaciones son monoespecíficas y, las otras formarían dos grandes grupos (Figura IV.10) con un elevado grado de solapamiento entre ellas compitiendo prácticamente por las mismas presas con escaso gradiente de variación, cuya principal diferencia sería la proporción consumida.

En el dendograma se observa que la platija americana está integrada en esas dos grandes asociaciones. Los individuos de menor talla (<10 cm) comparten estructura (grupo 3) con mendo (*Glyptocephalus cynoglossus*) de 20-39 cm, limanda (*L. ferruginea*) de <10 cm, raya radiata (*Amblyraja radiata*) de 10-29 cm, y con el fletán negro (*Reinhardtius hippoglossoides*) y bacalao (*G. morhua*) de 10-19 cm. Todos ellos presentan en común una dieta basada en pequeños crustáceos epibentónicos (mysidáceos y gammáridos) e infauna (poliquetos). En la otra gran asociación (grupo 5), los predadores consumen toda la tipología de presas; en el “subgrupo” trófico donde se sitúa la platija americana de 10-39 cm frente al “subgrupo” donde se ubica la platija de mayor talla, la importancia de los hipéridos es superior al

contrario que los peces, lanzón o capelán y la ausencia de grandes crustáceos (*Hyas* o *Ch. opilio*) o erizos. En general la gama específica de presas es compartida aunque en distinta proporción.

En agrupaciones diferenciadas aparecen el perro atlántico (*Anarhichas lupus*) y del norte (*A. denticulatus*) por las características propias de estas especies. El primero basando su alimentación en moluscos y grandes crustáceos tipo pagúridos, además de la misma gama de presas que en las agrupaciones anteriores; y el segundo con una dieta altamente especialista basada prácticamente en ctenóforos.

Tabla IV.6 Códigos utilizados para predadores y presas en las Figuras, así como los empleados para designar la talla y la profundidad.

Presas	Códigos presas	Predadores	Código predadores	Talla predador (cm)		Profundidad (m)	
				Grupos tallas	Código	Rangos (m)	Código
Perro (<i>Anarhichas</i> sp)	An	Perro del norte (<i>Anarhichas denticulatus</i>)	AD	>10	0	0-99	p1
Anfípodo	Anf	Perro Atlántico (<i>A. lupus</i>)	AL	10-19	1	100-199	p2
Ascidia	As	Perro moteado (<i>A. minor</i>)	AM	20-29	2	200-299	p3
Asterideo	At	Raya radiata (<i>Amblyraja radiata</i>)	AR	30-39	3		
Bivalvo	Bi	Raya ferreiro (<i>Bathyraya spinicauda</i>)	BS	40-49	4		
Brachiuro	Br	Granadero de roca (<i>Coryphaenoides rupestris</i>)	CR	≥50	5		
Camarón boreal (<i>Pandalus borealis</i>)	Cam	Mendo (<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>)	GC				
Capelán	Cap	Bacalao (<i>Gadus morhua</i>)	GM	granaderos			
Cefalópodo	Cef	Platija americana (<i>H. platessoides</i>)	HP	(MB, CR, NB)			
Cefalópodo decápodo	CefDc	Limanda (<i>Limanda ferruginea</i>)	LF	>4.5	0		
Cangrejo de nieve (<i>Chionoecetes opilio</i>)	Ch	<i>Lycodes reticulatus</i>	LR	5-9.5	1		
Chaetognato	Cha	Granadero berglax (<i>Macrourus berglax</i>)	MB	10-14.5	2		
Cnidario	Cn	Raya lisa (<i>Malacoraja senta</i>)	MS	15-19.5	3		
Copepodo	Co	Granadero nezumia (<i>Nezumia bairdii</i>)	NB	20-24.5	4		
Crustáceo	Cr	Bertorella (<i>Phycis chesteri</i>)	PC	≥25	5		
Crustáceo decápodo	CrDc	Raya redonda (<i>Rajella fyllae</i>)	RF				
Ctenóforo	Ct	Fletán negro (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>)	RH				
Cumáceo	Cu	Gallineta (<i>Sebastes</i> sp)	S				
Eufausiáceo	E	Gallineta juvenil (<i>Sebastes</i> juvenil)	SJ				
Echinoideo	Ech	Gallineta fasciatus (<i>Sebastes fasciatus</i>)	SF				
Equinodermo	En	Gallineta dorada (<i>S. marinus</i>)	SM				
Erizo plano (<i>Echinachmius parma</i>)	Ep	Gallineta oceánica o profundidad (<i>S. mentella</i>)	ST				
Gammárido	G	Bertorella blanca (<i>Urophycis tenuis</i>)	UT				
Gasterópodo	Gt						
<i>Hyas</i> sp	Hs						
Hypérido	Hy						
Isópodo	I						
Lanzón (<i>Ammodytes dubius</i>)	La						
<i>Lebbeus polaris</i>	Lp						
Lumpeno (<i>Lumpeno lumprataeformis</i>)	Lu						
Molusco	Mo						
Myctófido	Mt						
Mysidáceo	My						
Ofiura	O						
Puesta	P						
Pagúrido	Pg						
Poliqueto	Po						
Pez (otros y digeridos)	Pz						
Gallineta (<i>Sebastes</i> sp)	S						
<i>Sergestes arcticus</i>	Sa						
<i>Spirontocaris</i> sp	Sp						
Scyfozoo	Sy						
<i>Triglops</i>	Tr						

El análisis de componentes principales (ACP) explica el 64% de la variación en función de las presas, los valores negativos de la primera componente responderían de las presas principales en este nicho (lanzón y mysidáceos), así como los valores positivos de la segunda componente responderían de los predadores con mayor comportamiento piscívoro donde estaría el grupo 5, mientras que los valores negativos darían cuenta de las fases alimentarias iniciales, más bentófagas y de epifauna, donde estaría el grupo 2. Excepto los individuos marcados por estas fases tróficas, los restantes presentan un elevado solapamiento alimenticio (Figura IV.11).

Gomes y Haedrich (1992) reportaron que a esta profundidad en el Gran Banco se producía ensamblaje físico, no funcional, entre platija americana, bacalao, limanda, raya radiata y perro atlántico. Los resultados del análisis trófico muestran, sólo en parte, asociaciones coincidentes; efectivamente existe una gran competencia entre la platija y las tres primeras, pero también con el fletán negro y el mendo aunque, no sean especies dominantes a esta profundidad, y por el contrario, no tanta con el perro atlántico que tiene una estrategia alimentaria diferenciada que le permite evitar competidores (González *et al.*, 2006b).

Entre 100 y 199 m se distinguen siete grandes grupos tróficos separados por una similitud algo inferior al 40%, aunque la similitud intra-grupos es superior al 50% en muchos casos. La platija americana en función de la talla, forma parte de tres de estas asociaciones (Figura IV.10). Los individuos de esta especie de menor talla (<10 cm) se integran en la misma estructura trófica (grupo 6) que mendo <10 cm, gallineta (*Sebastes*) de <20 cm y raya lisa (*Malacoraja senta*) de 20-29 cm, principalmente por la importancia de los mysidáceos en sus dietas. Al incrementar la talla, la platija americana (10-19 cm) está en otra asociación (grupo 1) compitiendo con el fletán negro de 10-39 cm y el bacalao de 10-19 cm; todos ellos incorporan otros pequeños crustáceos epibentónicos (hypéridos, gammáridos y eufausiáceos) y peces.

El resto de la población de la platija (≥ 20 cm) forma parte de otro agrupamiento trófico (grupo 2), en el cual están las fracciones de mayor talla de los principales predadores en cuanto a biomasa del sur del Gran Banco: raya radiata de ≥ 40 cm y bacalao de ≥ 20 cm. Con una similitud de dieta próxima al 50 %, la relación de competencia es alta, sobre todo para la platija americana de 20 a 39 cm por la predación de lanzón y capelán. En el caso de la platija ≥ 40 cm disminuye la competencia con otras especies tróficas al reducir el comportamiento piscívoro y pasar a predaer fauna suprabentónica (ofiuras, bivalvos y erizos planos). A esta profundidad y con este grupo puede tener cierta competencia el perro atlántico (grupo 3), pues además de la especialización en equinodermos incluye estas presas en su alimentación (González *et al.*, 2006b).

En torno a estas profundidades Gomes y Haedrich (1992) identificaron ensamblaje de distribución y biomasa entre platija americana y bacalao, sin embargo, los resultados presentes indican que existen otras asociaciones multiespecíficas.

El resto de la estructura trófica la conforman tres conglomerados cuya estrategia alimentaria supone menor solapamiento con la platija americana. Un agrupamiento estaría formado por individuos que basan su dieta fundamentalmente en presas de la infauna (poliquetos), elevada predación de gammáridos y escasamente piscívoros (grupo 5): mendo (≥ 10 cm), limanda (20-39 cm) y una fracción de la población de las rayas radiata (10-39 cm) y lisa (≥ 50 cm). También estaría el perro del norte (≥ 50 cm) cuyos hábitos pelágicos le confieren una elevada especialización alimenticia (grupo 7).

El análisis de componentes principales explica el 52% de la varianza y resulta acorde con el cluster. Los valores positivos de la segunda componente responden del comportamiento más piscívoro (grupos 1, 2 y 4), mientras que el comportamiento más bentónico (grupos 5 y 6) ocasionaría los valores más bajos de ambos factores. La fase de transición alimentaria vendría explicada por los valores negativos de la primera y los altos de la segunda. El solapamiento interespecífico es menor que en el estrato de profundidad anterior (Figura IV.11).

Similaridad trófica - sur del Gran Banco (Divs. 3NO)

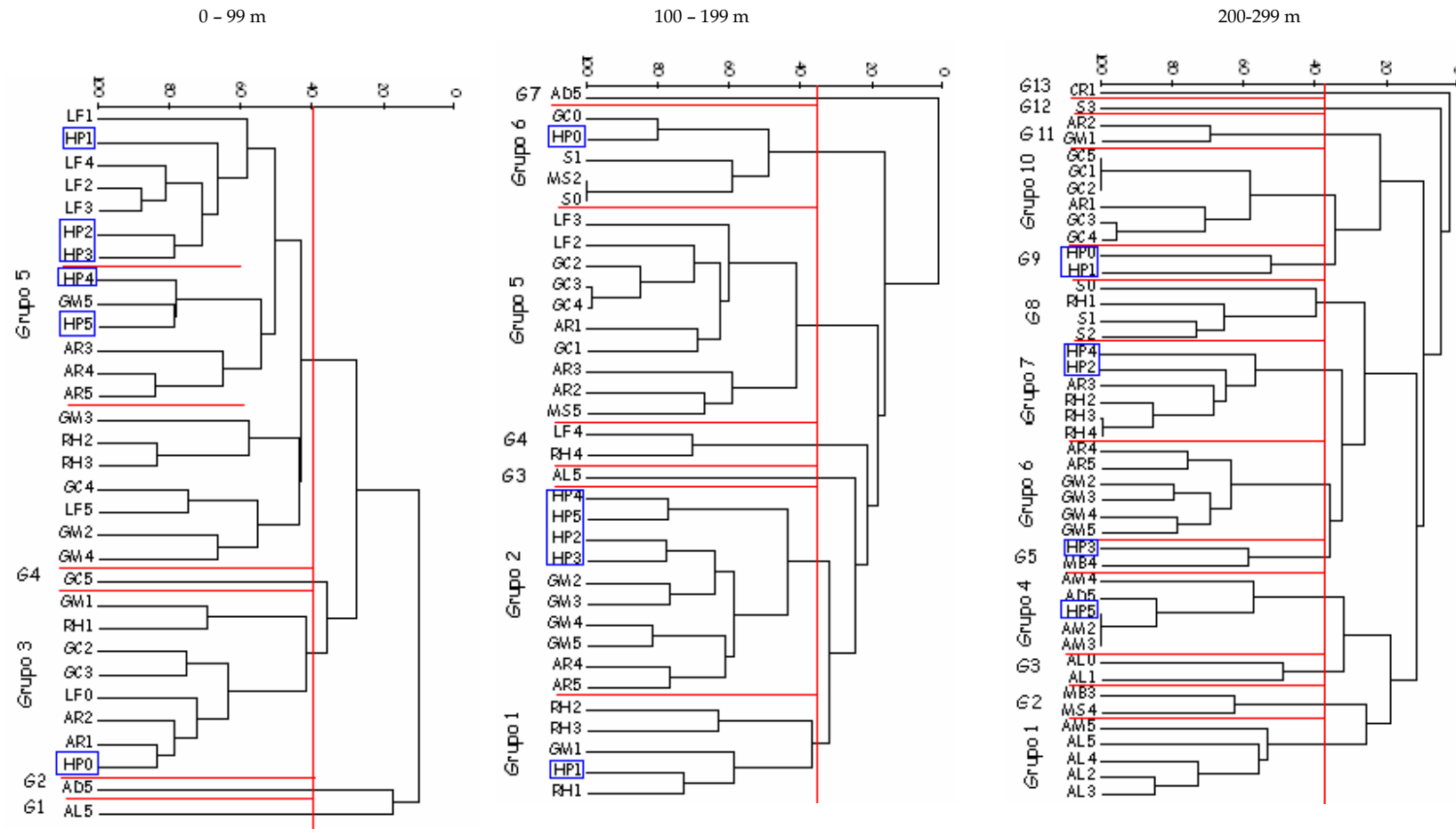


Figura IV.10 Dendrograma (Similaridad de Bray-Curtis) basado en los valores de *IPEX* de las principales presas de la dieta de primavera-verano de predadores del sur del Gran Banco. Periodo 2002-2008.

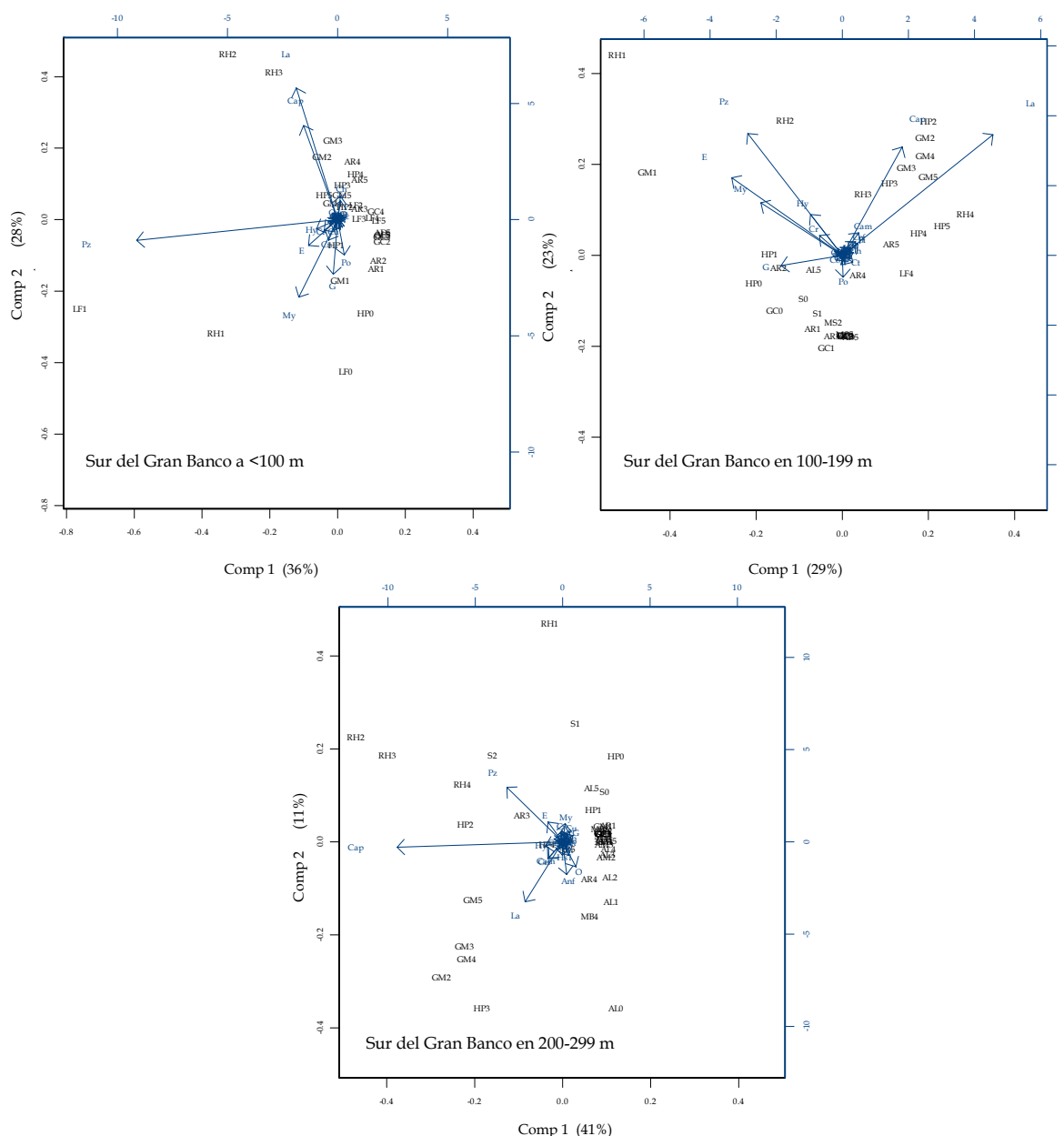


Figura IV.11 Análisis de componentes principales (ACP) de las principales presas en la dieta (*IPEX*) como variables mostrando las puntuaciones de los predadores en el sur del Gran Banco. Primavera-verano, periodo 2002-2008.

De 200 a 299 m la organización trófica cambia, hay mayor compartimentación; la diversidad específica de presas no es común a todos los individuos y el solapamiento es menor. Con una similitud de dietas algo menor al 40% se establecen 13 asociaciones compuestas por pocas especies tróficas, más distantes en hábitos alimentarios que en los estratos anteriores; e incluso, en la mayoría, la similitud interna es baja (Figura IV.10).

La platija americana forma parte de cuatro de ellas. La descripción general de la estructura a esta profundidad también se aplica a esta especie, con hábitos alimentarios diferentes en función de la talla y bajo solapamiento intraespecífico. La platija americana de <20 cm constituye un grupo separado (grupo 9) con una dieta de infauna y epifauna bentónica (poliquetos, mysidáceos y cumáceos). Otra asociación (grupo 7) la forman los individuos de 20-29 y 40-49 cm junto con el fletán negro ≥ 20 cm y la raya radiata (30-39 cm) con hábitos piscívoros compitiendo principalmente por el capelán. La platija de 30-39 cm

forma una asociación trófica (grupo 5) con el granadero berglax (*M. berglax*) de 20-24.5 cm compartiendo una alimentación variada a base de lanzón, ofiuras y poliquetos. Y la platija ≥ 50 cm (grupo 4) compite con los perros moteado (*A. minor*) de 20-49 cm y del norte (≥ 50 cm) principalmente por las ofiuras.

Algunas agrupaciones se originan por una considerable especialización predatora, como la alimentación a base de infauna donde se sitúa el mendo en todo su rango de tallas y la raya radiata más pequeña (grupo 10). Separados están los consumidores de pequeños crustáceos: el granadero de roca (*Coryphaenoides rupestris*) (grupo 13) a base de copépodos; los individuos pequeños de raya radiata y bacalao (grupo 11) consumiendo gammáridos; y la gallineta de ≥ 30 cm (grupo 12) predando principalmente hypéridos. Luego estarían los predadores más generalistas (grupo 6): la raya radiata (≥ 40 cm) y el bacalao (≥ 20 cm) compitiendo por los peces y grandes crustáceos. O aquellos que siguen una estrategia alimentaria combinando grandes crustáceos y equinodermos (grupos 1 al 3).

El ACP explica el 52% de la varianza; muestra dispersión de los individuos marcados por estrategias piscívoras o epibentónicas y gran solapamiento de los bentófagos. Los valores negativos de la primera componente se corresponden con la predominancia de peces en la dieta (grupos 6 y 7); y la basada en crustáceos epibentónicos, infauna y suprafaua (grupos 1, 9 y otros) sería explicada por sus valores positivos (Figura IV.11).

Gomes y Haedrich (1992) indicaron a más de 200 m ensamblajes físicos entre la platija americana, bacalao, raya radiata, fletán negro y perros moteado y atlántico, y también con la gallineta, granadero berglax y mendo en zonas más próximas al cantil. Éstas efectivamente son las especies implicadas en las asociaciones, pero los resultados no coinciden con lo que estos autores resaltan denominando “coherencia biológica de los ensamblajes”, es decir, integrando a toda la población, sino que la organización de la comunidad se concreta y hace más compleja, estableciendo ensamblajes tróficos que abarcan fases ontogénicas de cada especie predatora.

4.3.2 Asociación trófica en el nordeste del Gran Banco.

El dendograma resultante del análisis de las dietas en el nordeste del Gran Banco entre 100-199 m muestra siete grandes asociaciones tróficas separadas por una similitud de dieta muy baja (en torno al 20%). Excepto una de ellas que abarca diversas especies y fracciones de tallas con una similitud próxima al 50%, las demás presentan poco solapamiento, y el gradiente de asociación aparece claramente escalonado desde presas de infauna hasta crustáceos y, finalmente, peces. La platija americana aparece en 3 grupos (Figura IV.12).

Un grupo lo formarían los individuos que consumen infauna y pequeños crustáceos (grupo 1) donde entra la platija < 10 cm compitiendo con granadero berglax (10-19.5 cm), raya radiata y bacalao (de 10-19 cm ambos). En el segundo grupo los individuos amplían el espectro, incrementando el tamaño de los crustáceos predados y comienzan a ser piscívoros; la platija (10-29 cm) solapa su dieta con la raya radiata (30-39 cm). A continuación están los individuos que abandonan las presas de infauna y la gama de los crustáceos más pequeños, con mayor incorporación de peces, sobre todo lanzón y capelán (grupo 3); este grupo incluye una gran fracción de diversas especies, donde la competencia sería notable. Aquí la platija americana de ≥ 30 cm comparte agrupamiento con fletán negro (20-39 cm), raya radiata (≥ 40 cm), bacalao (30-39 cm) y perro atlántico (≥ 40 cm) y moteado (40-49 cm) (Figura IV.12). A este comportamiento piscívoro responde principalmente la componente 2 en el ACP, frente a la

componente 1 que corresponde con las demás presas. Este análisis explica el 67% de la varianza e indica que lanzón, capelán y eufausiáceos son las presas que marcan diferencias (Figura IV.13), como ya se expuso.

Los grupos restantes los forman individuos con una alimentación más especializada: perro atlántico (<30 cm) alimentándose de presas suprabentónicas (ofiuras; grupo 5); los individuos de menor talla de fletán negro a base de hypéridos, y la gallineta a base de mysidáceos (grupos 6 y 7 respectivamente).

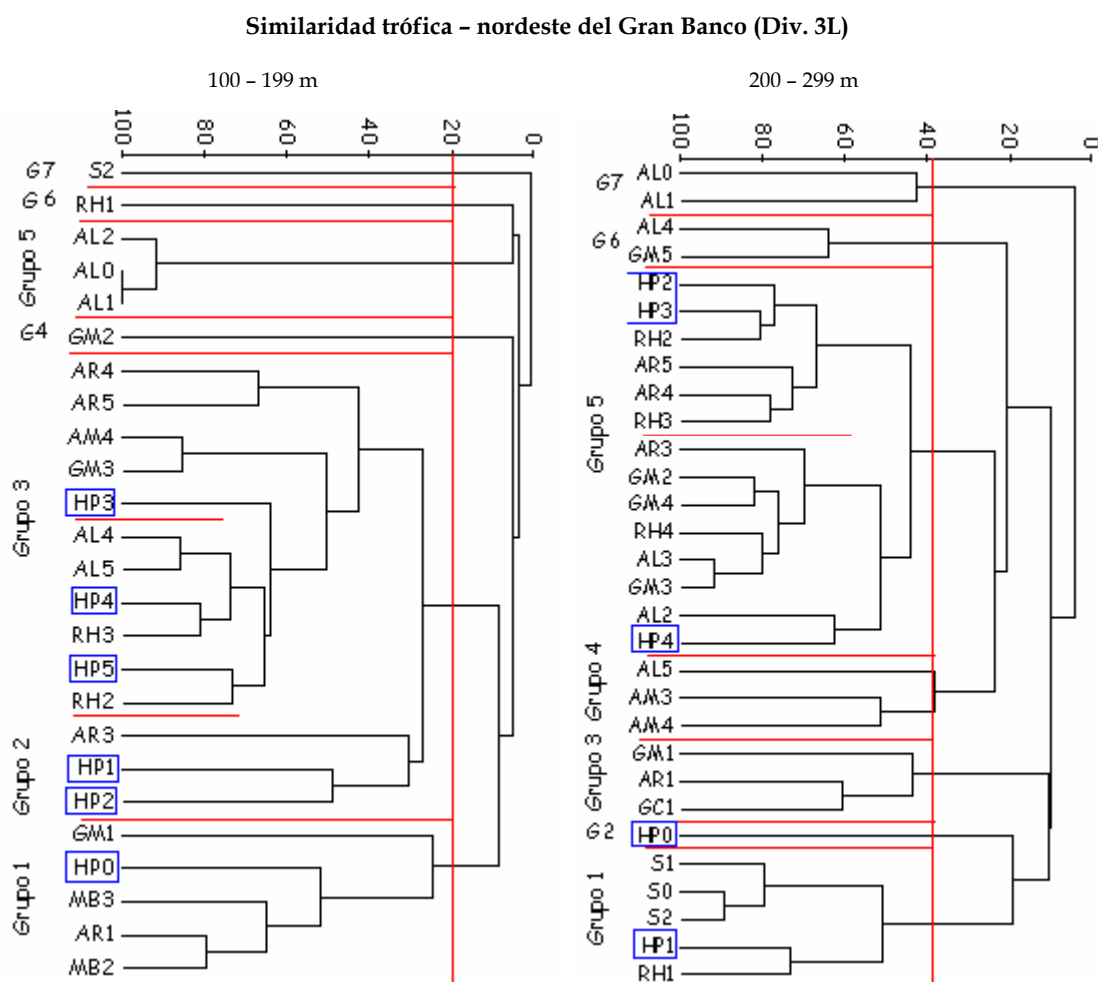


Figura IV.12 Dendrograma (Similaridad de Bray-Curtis) basado en los valores de *IPEX* de las principales presas de la dieta de verano de predadores del nordeste del Gran Banco. Periodo 2003-2004.

En el siguiente estrato de profundidad, entre 200 y 299 m, también se da una estructuración y evolución ontogénica gradual de presas. Se distinguen siete conglomerados tróficos diferenciados por una similitud de dieta próxima al 40%, y la platija americana forma parte de 3 de ellos (Figura IV.12).

La estructura va desde los individuos de la platija <10 cm (grupo 2) predadores de crustáceos epibentónicos tipo gammáridos, los comedores de infauna como los individuos de menor talla de bacalao, raya radiata y mendo (grupo 3) o del tipo eufausiáceo (grupo 1) en donde se encuentra la platija de 10-19 cm compartiendo agrupamiento con la gallineta <30 cm y el fletán negro de 10-19 cm.

Luego estarían los individuos predadores de suprafauna bentónica (ofiuras) como el perro atlántico de <20 cm (grupo 7); seguidos de aquellos que incorporan paulatinamente crustáceos de mayor tamaño (camarón; grupo 4) y peces (grupo 6) o ambas presas (grupo 5) reflejados en los valores negativos de la componente 1 y positivos de la 2 (Figura IV.13).

En el grupo 5 se distinguen dos sub-grupos, uno ligado al consumo de capelán, en donde se encuentra la platija americana de mayor talla compitiendo con la raya radiata (30-39 cm), bacalao (20-49 cm), fletán negro (40-49 cm) y perro atlántico (20-39 cm). Y el segundo sub-grupo agrupando a la platija (20-39 cm), raya radiata (≥ 40 cm) y fletán negro (20-39 cm; Figura IV.12) debido a la preferencia por el lanzón. Esto implicaría comportamientos diferentes dependientes de la talla que mejor se adaptada a las características de hábitat o movimiento de las presas.

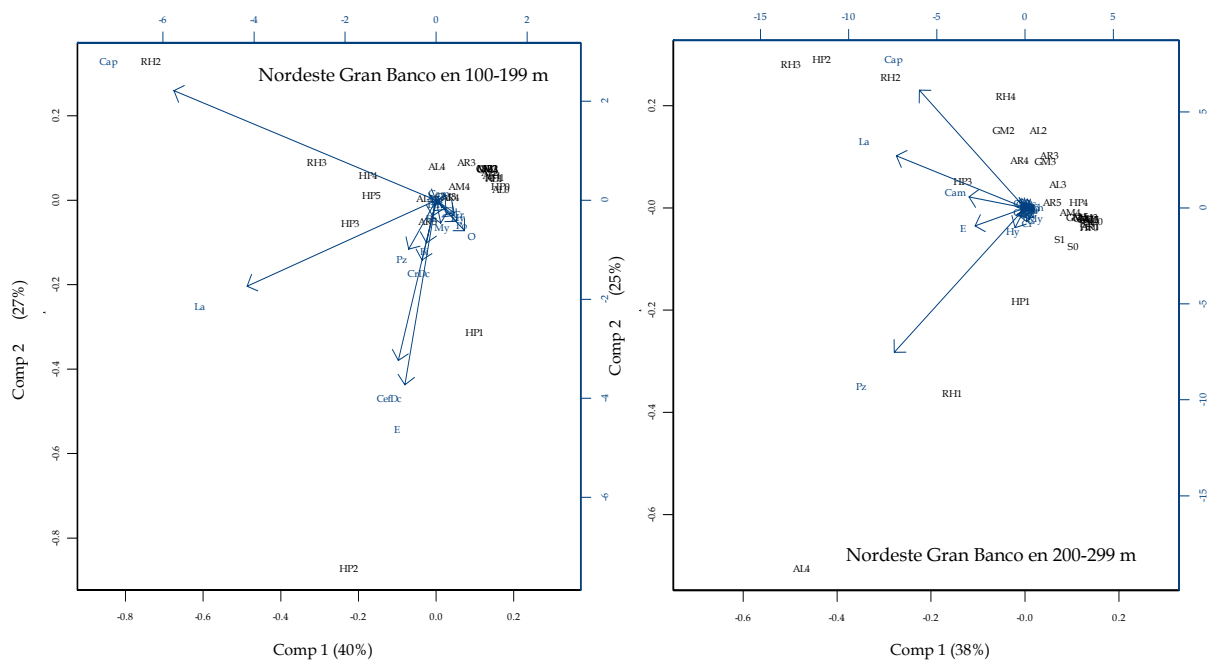


Figura IV.13 ACP de las principales presas en la dieta (IPEX) de los predadores en el nordeste del Gran Banco. Verano, periodo 2003-2004.

4.3.3 Asociación trófica en Flemish Cap.

La disposición de la estructura trófica en Flemish Cap en profundidades de 100 a 199 m distingue siete grandes asociaciones distanciadas por un grado de similitud del 40% o mayor. La platija americana está presente en tres, separando a los individuos en: <20 cm, de 20-29 cm y ≤ 30 cm (Figura IV.14).

La platija y el perro atlántico, ambos de 10-19 cm, forman parte del mismo agrupamiento trófico (grupo 6) junto al mendo ≥ 30 cm, teniendo en común, principalmente, la dieta a base de poliquetos. La platija de 20-29 cm comparte asociación trófica (grupo 4) con la mayor parte de la población del perro atlántico (20-29 y ≥ 40 cm) junto a la raya radiata (40-49 cm) con dieta epipelágica (hypéridos y camarón). Y finalmente los individuos de platija ≥ 30 cm se integran en un amplio conglomerado (grupo 3) compuesto por la población de bacalao y la raya radiata de mayor talla, con hábitos alimentarios generalistas predando

infauna, crustáceos, peces o equinodermos. Son precisamente estos últimos los que marcan una ligera separación de la platija americana con el resto de los competidores (Figura IV.14).

Las especies tróficas con una dieta bastante dirigida serían: las gallinetas (*S. marinus*, *S. fasciatus* y juveniles) y algunas fracciones de la población de los perros atlántico y del norte (grupos 1 y 2), ciñendo la dieta a hypéridos y copépodos; la raya lisa (≥ 50 cm) y el fletán negro (40-49 cm) están más dirigidos al camarón (grupo 5); y sobre todo el perro moteado (grupo 7) por su elevada predación de gallineta (Figura IV.14).

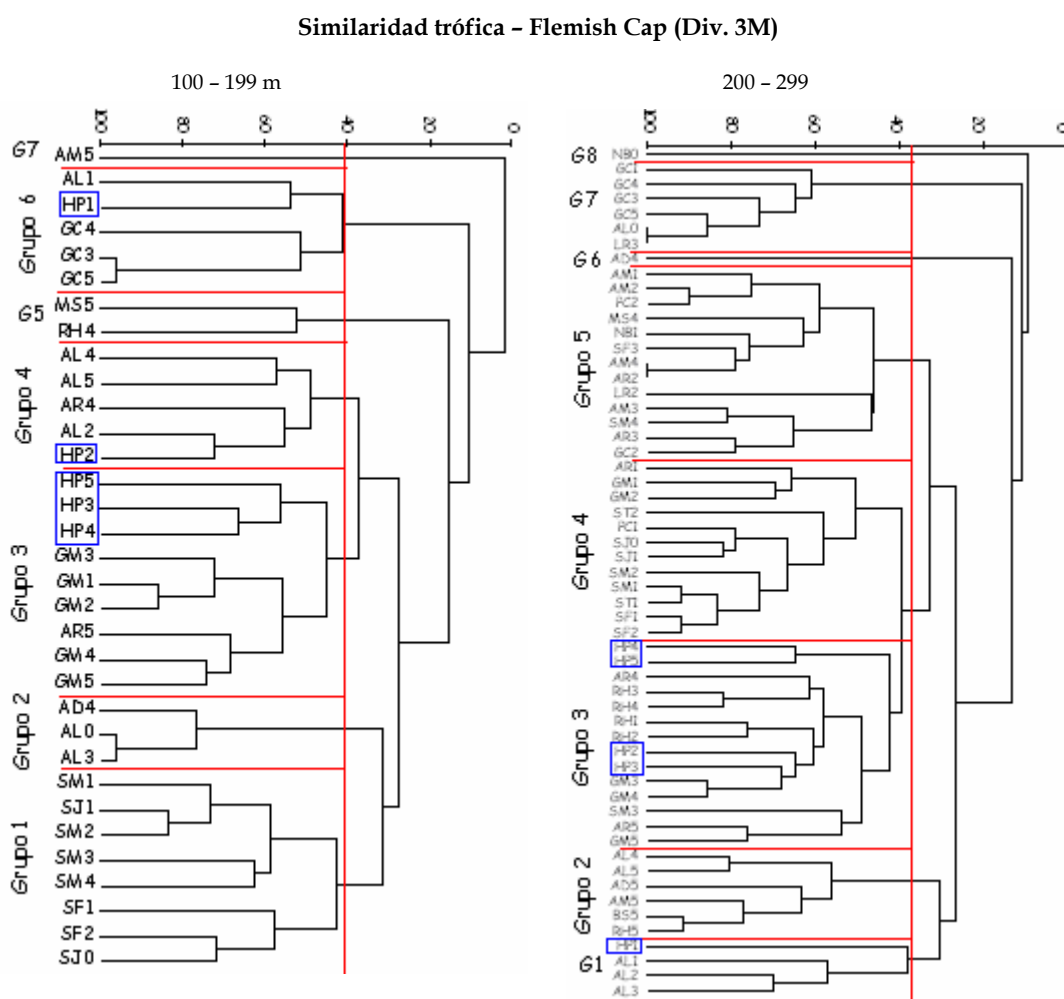


Figura IV.14 Dendrograma (Similaridad de Bray-Curtis) basado en los valores de *IPEX* de las principales presas de la dieta de verano de predadores de Flemish Cap. Periodo 2001-2008.

No existe, como tal, un gradiente de variación de presas, más bien van incorporando otras nuevas; de ahí una situación de gran solapamiento entre todos los individuos que comparten este nicho. Acorde con esta situación se muestra el análisis de componentes principales explicando el 61% de la varianza, donde camarón e hypéridos son los principales determinantes de ambas componentes (Figura IV.15), reflejando el elevado solapamiento dependiente de pocas presas a pesar del gran espectro presente en los contenidos estomacales comparado con otras áreas, como ya se indicó.

Con una similitud de dieta inferior al 40% distinguimos ocho grandes asociaciones tróficas entre 200 y 299 m, pero la platija americana está integrada sólo en dos (Figura IV.14). En casi todo su rango de tallas forma parte de un amplio agrupamiento (grupo 3) junto a los grandes predadores demersales distribuidos en Flemish Cap (en biomasa y alta capacidad predatora): bacalao (≥ 30 cm), fletán (10-49 cm) y raya radiata (≥ 50 cm). Compiten por el camarón, hipópidos y también peces, siendo estos últimos los que separan a la platija ≥ 40 cm al ser menos habituales en su dieta que en la de las tallas medias. En cuanto a la platija < 20 cm forma parte del grupo trófico (grupo 1) junto al perro atlántico < 40 cm presentando en común la predación de ofiuras, camarón y sobre todo poliquetos.

Las demás asociaciones están originadas por especies tróficas de menor amplitud de nicho trófico en sus dietas: de epifauna en el mendo, *Lycodes reticulatus* y perro atlántico de menor talla (grupo 7); de mysidáceos en *Nezumia bairdii* (grupo 8); de copépodos en individuos de < 30 cm de gallinetas y bacalao, y raya radiata de < 20 cm y bertorella (*Phycis chesteri*) (grupo 4); de camarón (grupo 5); o de camarón y peces (grupo 2) (Figuras IV.14 y IV.15).

A esta profundidad la estructura trófica aparenta un ligero cambio gradual de presas, que no aparecía a menos fondo, pero sigue siendo una comunidad con alto grado de solapamiento, sobre todo por parte de los predadores más dirigidos a infauna y pequeña epifauna. La platija americana compite con bacalao, raya radiata, perros, fletán negro y gallinetas. El camarón boreal y gallineta marcan la pauta de posibilidades para los grandes predadores. Al comportamiento piscívoro responden los valores negativos de ambas componentes del ACP, mientras que los valores positivos dan cuenta de un hábito de predación sobre infauna y epifauna (Figura IV.15).

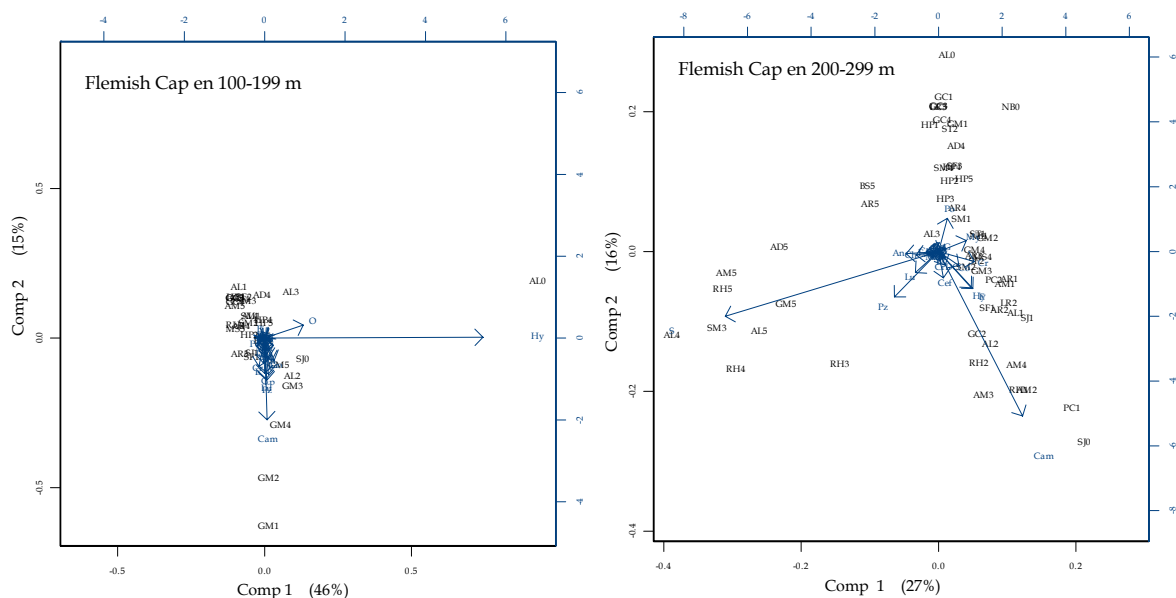


Figura IV.15 ACP de las principales presas en la dieta (IPE_x) de los predadores en Flemish Cap. Verano, periodo 2001-2008.

Se ha descrito que el ensamblaje de las especies en cuanto a distribución y biomasa en Flemish Cap presenta una zonación dependiente de la profundidad, estableciendo tres grandes asociaciones limitadas a < 300 m, 300-500 m y > 500 m, con cambios de dominancia debidos a las caídas de los principales stocks (bacalao y platija americana) (Paz and Casas,

1996; González-Troncoso *et al.*, 2006b). Al igual que veíamos en el ecosistema del sur del Gran Banco, estos ensamblajes en la distribución no coinciden exactamente con las asociaciones tróficas aquí descritas, donde la talla de los individuos juega un papel fundamental, por lo que independientemente de que una población o especie no sea dominante puede darse que algunas de sus clases de tallas ofrezcan una fuerte competencia en un nicho determinado, constituyendo una especie trófica por sí.

4.3.4 Solapamiento intraespecífico.

Hasta ahora se ha visto el reparto funcional trófico establecido en cada área geográfica, la ubicación de la platija americana frente a otras especies tróficas competidoras y a su propia población. Ahora pasamos a analizar con más detalle el grado de competencia intraespecífica de esta especie, basándonos en el Índice de Morisita (C_H ; *Parte II: 2.7.3*), cuyos resultados son acordes a la estructura reflejada mediante los cluster de los apartados anteriores.

El mayor solapamiento de dieta entre clases de talla en la platija americana se produce en el sur del Gran Banco, solapándose toda la población a partir de 20 cm ($C_H \geq 0.6$), aunque se reduce al incrementar la profundidad (Tabla IV.7); y la fracción de la población de menor talla que no muestra solapamiento corresponde a los individuos con la alimentación juvenil y de transición (Figura IV.16). Esta situación tiene total correspondencia con los conglomerados analizados anteriormente (Figuras IV.10 y IV.11), y no ofrece cambios en relación a un estudio previo para un periodo más corto (González *et al.*, 2003).

Tabla IV.7 Solapamiento intraespecífico (Índice Simplificado de Morisita basado en los valores del *IPEX*) de la platija americana en el noroeste Atlántico.

Prof. (m)	Rango de talla (cm)					Prof. (m)	Rango de talla (cm)					Prof. (m)	Rango de talla (cm)															
	0-9	10-19	20-29	30-39	40-49		0-9	10-19	20-29	30-39	40-49		10-19	20-29	30-39	40-49												
0-99 m	10-19	0.45				sur del Gran Banco (Divs. 3NO, 2002-2008)	100-199 m	10-19	0.43				noroeste del Gran Banco (Div. 3L, 2003-2004)	100-199 m	10-19	0.31				Flemish Cap (2001-2008)	100-199 m	10-19	0.45					
	20-29	0.31	0.80					20-29	0.22	0.22					20-29	0.07	0.47					20-29	0.45					
	30-39	0.19	0.62	0.77				30-39	0.27	0.25	0.90				30-39	0.05	0.35	0.57				30-39	0.13	0.44				
	40-49	0.08	0.45	0.63	0.76				40-49	0.11	0.08	0.86			0.84		40-49	0.02	0.13			0.39	0.91		40-49	0.09	0.44	0.76
	≥ 50	0.04	0.48	0.57	0.60			0.78	≥ 50	0.00	0.02	0.74			0.71	0.94	≥ 50	0.01	0.00			0.39	0.81	0.88	≥ 50	0.05	0.22	0.55
200-299 m	10-19	0.52				sur del Gran Banco (Divs. 3NO, 2002-2008)	200-299 m	10-19	0.52				noroeste del Gran Banco (Div. 3L, 2003-2004)	200-299 m	10-19	0.06				Flemish Cap (2001-2008)	200-299 m	10-19	0.53					
	20-29	0.04	0.08					20-29	0.04	0.08					20-29	0.00	0.52					20-29	0.53					
	30-39	0.02	0.04	0.60				30-39	0.02	0.04	0.60				30-39	0.00	0.70	0.94				30-39	0.16	0.58				
	40-49	0.00	0.01	0.94	0.59				40-49	0.00	0.01	0.94			0.59		40-49	0.00	0.00			0.36	0.33		40-49	0.10	0.52	0.86
	≥ 50	0.00	0.08	0.04	0.04			0.12	≥ 50	0.00	0.08	0.04			0.04	0.12	≥ 50	0.00	0.00			0.36	0.33		≥ 50	0.07	0.30	0.29

En el nordeste del banco el solapamiento alimenticio es menor, y también disminuye con la profundidad; en general los valores de este índice son muy bajos, sin embargo hay un notable solapamiento entre 100-199 m en la población a partir de 30 cm, coincidiendo con el análisis de cluster (Figuras IV.12 y IV.13).

En Flemish Cap, el valor del solapamiento es próximo a 0.6 entre la mayoría de los individuos ≥ 20 cm a cualquier profundidad, pero sólo supera ese valor en la fracción de 30 a 49 cm (Tabla IV.7). El ACP muestra la falta de gradiente en la alimentación en los individuos de esta zona, unificando la dieta y caracterizando lo poco marcados que aparecen los cambios

ontogénicos a pesar de que los índices de solapamiento no lleguen a alcanzar el valor mínimo para considerarlo como tal (Figura IV.16). Lo cual es coherente con el patrón de una dieta común pero variando la cantidad y sin cambio ontogénico claro (Figuras IV.14 y IV.15). La población de Flemish Cap en el estudio de González *et al.* (2003) mostró mayor situación de solapamiento superando el nivel de 0.6 a partir de 30 cm; teniendo en cuenta que en ese estudio no se consideran los cambios con la profundidad, no habría discordancia con los resultados aquí expuestos.

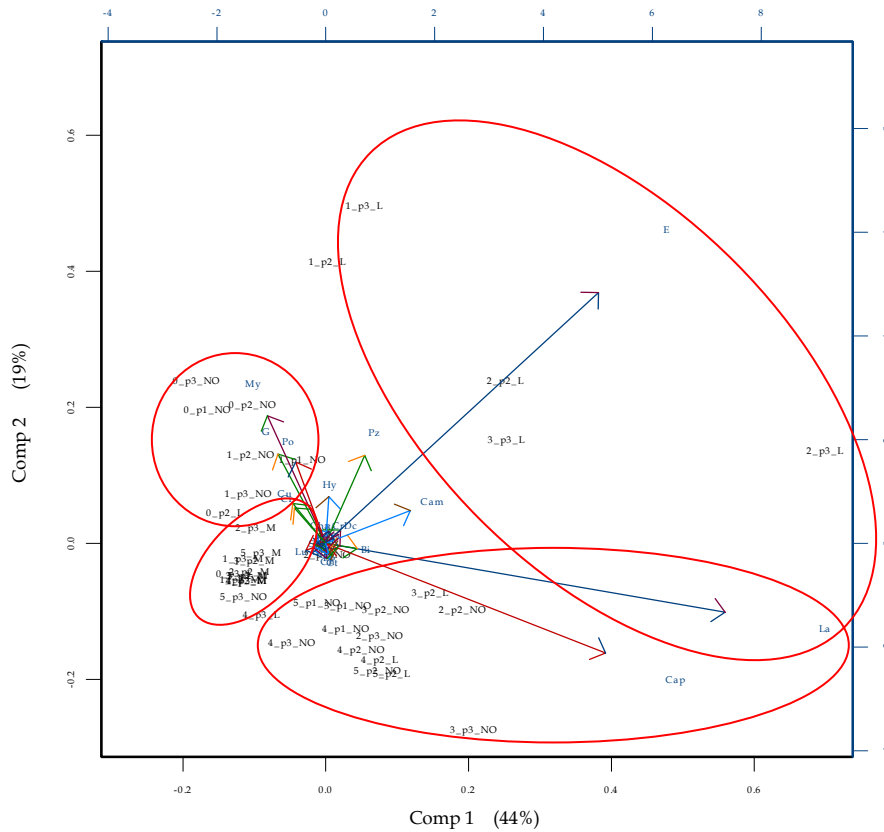


Figura IV.16 ACP de las principales presas de la platija americana en función de la talla y la profundidad en el sur y noreste del Gran Banco, y en Flemish Cap. Códigos de las observaciones especificados en Tabla IV.6 con el siguiente formato: rango talla_rango profundidad_Div.

4.3.5 Principales resultados y conclusiones.

En la estructura de las asociaciones tróficas de las principales especies distribuidas en el noroeste Atlántico y en su relación con la platija americana destaca:

1. La organización trófica en las tres áreas analizadas es diferente; además de la disponibilidad hay una clara y diferencial estrategia de evolución ontogénica y reparto de los recursos: en el sur del Gran Banco se asienta sobre una diversidad de presas con cambio gradual; en Flemish Cap se basa igualmente en una alta diversidad pero muy especializada y poco divergente entre especies e intraespecífica; y en noreste del Gran Banco se basa en pocas presas pero estructuradas en un gradiente de variación. Estas estrategias, consecuencia de las posibilidades que ofrece cada ecosistema, pueden dar cuenta de las diferencias energéticas de los individuos de cada población y sus repercusiones en los respectivos parámetros biológicos.

2. En la Div. 3L, desde el punto de vista trófico, se asentaría una comunidad más estructurada generada por cambios graduales, donde cada fracción de tallas de las distintas especies se sitúa en asociaciones separadas. Si por el contrario, no hay tal gradiente y se comparten recursos o añaden nuevos, el solapamiento ocasiona mayor competencia entre especies e intra-específica, como sucede en las Divs. 3M y 3NO.
3. Una amplia gama de especies tróficas compiten por el alimento con la platija americana en el sur del Gran Banco. Las principales, por su abundancia y alto consumo, serían el bacalao y la raya radiata en todas sus fases tróficas y, en las fases iniciales también compiten con el mendo, limanda y fletán negro. La platija de mayor talla rivaliza con los perros atlántico y moteado.
4. En la Div. 3L hasta 300 m se da una estrategia alimentaria con poca diversidad específica de presas en la dieta de la mayoría de los predadores analizados; aun así se produce un cambio gradual a medida que crecen, con un comportamiento más piscívoro a tallas menores que en otras áreas. Los principales competidores de la platija americana de menor talla son el granadero berglax y la gallineta, así como la raya radiata y el bacalao de menor talla. Los individuos de mayor talla de estas dos últimas especies, junto con el fletán y los perros atlántico y moteado, compiten con la platija de mayor talla.
5. En Flemish Cap hay una considerable diversidad específica formando parte de la dieta de las especies analizadas, sin embargo, cuantitativamente son muy pocas las importantes y, además, son comunes para casi todos los predadores; esto sucede en todo el rango de profundidad examinado, de forma que la dieta cambia poco a lo largo de la vida de los individuos. La platija americana compite en la fase adulta en mayor medida con bacalao, raya radiata y perro atlántico.
6. Al aumentar la profundidad disminuye la similaridad de la dieta tanto dentro de cada conglomerado como entre ellos, al ser las especies tróficas menos especializadas. Esta situación también sucede en la platija americana de Flemish Cap, aunque sea en menor grado, al contrario que en el sur del Gran Banco.
7. En la platija americana al ir produciéndose los cambios ontogénicos en la dieta se sitúa en distintas estructuras de asociaciones tróficas a lo largo de su vida; las diferentes clases de talla podrían considerarse funcionalmente especies “diferentes” (especies tróficas) en términos de dinámica trófica, que en la platija americana serían:
 - en las Divs. 3NO aparecen 3 ó 4 especies tróficas: en fondos menores de 100 m se dividen en los individuos <10 cm, de 10 a 39 cm y los ≥ 40 cm; de 100 a 199 m serían los individuos <10 cm, de 10 a 19 cm y los ≥ 20 cm; y de 200 a 299 m serían los individuos <20 cm, los de 30 a 39 cm, los de 20-29 y 40-49 cm, y los ≥ 50 cm.
 - en la Div. 3L aparecen 3 especies tróficas: en fondos de 100 a 199 m habría los individuos <10 cm, los de 10 a 29 cm y los ≥ 30 cm; y en 200 a 299 m se dividirían en <10 cm, de 10 a 19 cm, y ≥ 20 cm.
 - en la Div. 3M resultan 2 ó 3 especies tróficas: en fondos de 100 a 199 m serían los individuos de 10 a 19 cm, de 20 a 29 cm y los ≥ 30 cm; y en 200 a 299 m se dividen en los 10-19 cm y los ≥ 20 cm.

4.4 PATRÓN ALIMENTICIO DIARIO.

Un organismo en condiciones naturales puede presentar una periodicidad que no necesariamente responda al ritmo circadiano; dicha periodicidad puede ser simplemente exógena, donde el ambiente sea la única causa (Aschoff, 1960). Los ritmos circadianos en la actividad de los peces están sincronizados con las oscilaciones diarias de factores ambientales, siendo la luz uno de los principales; es decir, se trata de un ritmo endógeno sincronizado por la alternancia luz/oscuridad (Boujard and Leatherland, 1992). Las hormonas y metabolitos implicados en el proceso alimenticio presentan fluctuaciones a lo largo del día, sugiriendo un diferente estado fisiológico a distintas horas lo que ocasiona una respuesta diferencial a la necesidad de comida en el tiempo y en la regulación fisiológica. Sin embargo, las evidencias del metabolismo endocrino son escasas y los resultados contradictorios, por lo que sí se admite que un patrón de la variación en la intensidad alimentaria podría reflejar respuestas adaptativas a la disponibilidad de alimento, siendo dependiente de mecanismos endógenos (Boujard, 2001). Así mismo, los patrones de diferencias horarias en la intensidad alimentaria no permanecen constantes, varían a medida que los individuos crecen en función de la edad, intervalo ontogénico, sexo, estación, temperatura, etc. (Aschoff, 1960; Boujard and Leatherland, 1992).

La diferente intensidad alimentaria a lo largo de las 24 horas, como consecuencia del ritmo circadiano, fue documentada en distintas especies distribuidas en el Atlántico norte: *Myoxocephalus octodecemspinosus* (Jenkins and Green, 1977), gallineta, fletán negro y raya radiata (Pedersen, 1994), bacalao (Grant and Brown, 1998), limanda (Langton, 1983; Bruno *et al.*, 2000), platija americana (Pitt, 1976; Zamarro, 1992a; Ntiba and Harding, 1993; Bruno *et al.*, 2000, González *et al.*, 2003). Este patrón de periodicidad alimentaria de las especies que integran una comunidad es uno de los múltiples aspectos que conforman la compleja red de las relaciones tróficas establecidas en los ecosistemas marinos.

Más allá del propio conocimiento biológico de las interacciones entre las especies, está su aplicación en la gestión de los stocks. La diferente tasa de capturabilidad de las especies demersales durante el día y la noche es un fenómeno conocido (Sissenwine and Bowman, 1978; Junquera, 1995), asociado a los desplazamientos para comer. Diversos estudios realizados tratando la vulnerabilidad de la platija americana a la captura en distintos periodos del día ofrecieron resultados distintos. Beamish (1966) indicó mayor captura de gádidos y de platija americana en la plataforma de Scotian y el Golfo de S. Lawrence durante el día y menor en el caso de otros pleuronéctidos como el mendo, la solla roja o mendo limón (*Pseudopleuronectes americanus*) y la limanda; Pitt (1967b) llegó a la misma conclusión para la platija americana, con mayor captura diurna cuando estaría en contacto con el fondo. Otros estudios indican que, en general, las especies demersales, como la platija americana en el Gran Banco, son más vulnerables a la pesca de arrastre de fondo durante la noche y con mayor vulnerabilidad de los individuos de mayor talla (Walsh, 1989; Casey and Myers, 1998). En vista de ello, parece que esta especie muestra un comportamiento variable dependiendo de la profundidad de distribución y de la talla. Esto mismo fue observado en el norte del Gran Banco, de forma que a mayor profundidad hubo mayor captura diurna (Casey and Myers, 1998), o menos variabilidad de captura y mayor talla media de los individuos capturados durante el día en zonas de menor fondo (Pitt, 1967b).

El objetivo de este estudio es analizar el patrón de intensidad alimentaria de la platija americana a lo largo de un periodo de 24 horas y la relación con la composición de la dieta, con el fin de determinar si presenta un comportamiento de cronología o ciclo en la actividad predatora. En este estudio fueron revisados los datos de dos muestreos (de 970 y 928

individuos) realizados en el sur del Gran Banco (Div. 3N) a menos de 100 m en años consecutivos, con un diseño para tal fin, cuyos resultados fueron previamente presentados por Bruno *et al.* (2000) y González *et al.* (2003). Las fechas de realización y características de las pescas, así como, las características de las muestras recogidas están indicadas en *Parte II: 2.7.6, Tablas II.15 y II.16*. La metodología de recogida de estómagos y examen de los contenidos estomacales fueron descritos en *Parte II: 2.3.2.5*.

Palabras claves en el tema (Jenkins and Green, 1977):

- *Patrón*. Sólo describe la existencia de rasgos caracterizando un comportamiento. Indica una serie de actividades alimentarias sobre el tiempo, implicando una alimentación discontinua.
- *Cronología*. Describe el orden de la comida en el tiempo; sería discontinua y de acuerdo a un periodo diario.
- *Periodicidad, ritmo o ciclo*. Implican cambios de regularidad recurrente.
- *Ritmo circadiano*. Periodicidad causada por factores endógenos de los individuos, donde la periodicidad ambiental actúa sólo como un sincronizador.

4.4.1 Patrón alimentario diario.

El análisis del ritmo diario de alimentación se realizó observando los cambios en la intensidad alimentaria en los individuos, considerando tanto ausencia / presencia de contenidos estomacales a lo largo de las 24 horas (*FI*), como la cantidad de alimento que presentaron (*IPE*; *Parte II: 2.7.1*). Expuestos ya los cambios de hábitos con la talla y el sexo (apartado 4.2.4), el análisis en este estudio se realizó para machos y hembras por separado y contemplando rangos de talla de 10 cm.

La repetición del experimento en los dos años consecutivos no dio unos resultados totalmente coincidentes, aunque en ambos aparece un patrón semejante. En el muestreo del primer año, los individuos de 20 a 39 cm mostraron una actividad elevada y continuada a lo largo de las 24 horas (*FI* elevado en todos los periodos del día), ligeramente incrementada durante la mañana y el anochecer, disminuyendo un poco en la tarde. Los individuos ≥ 40 cm también presentaron mayor actividad durante el periodo diurno pero en un intervalo menor, desde el mediodía hasta la tarde en los individuos de 40-49 cm, y durante la mañana y la tarde en los ≥ 50 cm (Figura IV.17).

Los resultados en el segundo muestreo pusieron de manifiesto una pauta más marcada y homogénea en todos los individuos, con un periodo de máxima actividad desde el amanecer-mediodía hasta la tarde, y en los machos ≥ 30 cm sólo hasta el mediodía. Todos retomaron la actividad comedora por la noche. Los mínimos fueron durante el anochecer y en los machos de 40-49 cm durante la tarde. En tallas < 40 cm el comportamiento de machos y hembras fue similar (Figura IV.17). Contrastando los valores de *FI* a lo largo del día en cada rango de este segundo muestreo, la intensidad fue significativamente diferente (Contraste Chi-cuadrado; *Parte II: 2.13.1*) entre periodos en los machos de 20-29 cm ($\chi^2_{(4)} = 0.06$, $p < 0.05$) y de 30-39 cm ($\chi^2_{(4)} = 0.00004$, $p \leq 0.001$), y en las hembras ≥ 50 cm ($\chi^2_{(4)} = 0.001$, $p \leq 0.001$). En estos resultados debemos tener presente que la muestra de machos de 40-49 cm y de hembras de 20-29 cm fue escasa.

Atendiendo a la cantidad de alimento presente en los estómagos, los resultados en el primer muestreo fueron menos homogéneos entre rangos: los individuos de 20-29 cm

mostraron el máximo *IPE* de la tarde al anochecer y mínimo en la mañana; los de 30-39 cm tuvieron el máximo en el amanecer y, mínimo en la mañana con pequeña diferencia con el resto de los horarios; en los de 40-49 cm el pico máximo, con poca diferencia, fue en la mañana y, ligeramente inferior del mediodía a la tarde; y los ≥ 50 cm tuvieron un máximo y un mínimo bien marcados en el anochecer y en el amanecer respectivamente. En el segundo muestreo, en general, todos los individuos presentaron una tendencia común de incremento del *IPE* paulatinamente desde el amanecer hasta la tarde, seguido de una marcada caída en el anochecer y luego un segundo pico durante la noche (Figura IV.17). En este caso, los valores del *IPE* fueron significativamente diferentes entre periodos (Test Kruskal-Wallis; Parte II: 2.13.1) coincidiendo con el resultado a través de la intensidad de alimentación en: machos de 20-29 cm ($\chi^2_{(4)} = 14.2, p \leq 0.05$) y de 30-39 cm ($\chi^2_{(4)} = 27.0, p < 0.001$), y en hembras ≥ 50 cm ($\chi^2_{(4)} = 19.7, p < 0.001$).

La pauta de ambos índices resultó más “paralela” en el segundo muestreo, mientras que en el anterior hay un cierto desfase de los máximos y mínimos (Figura IV.17).

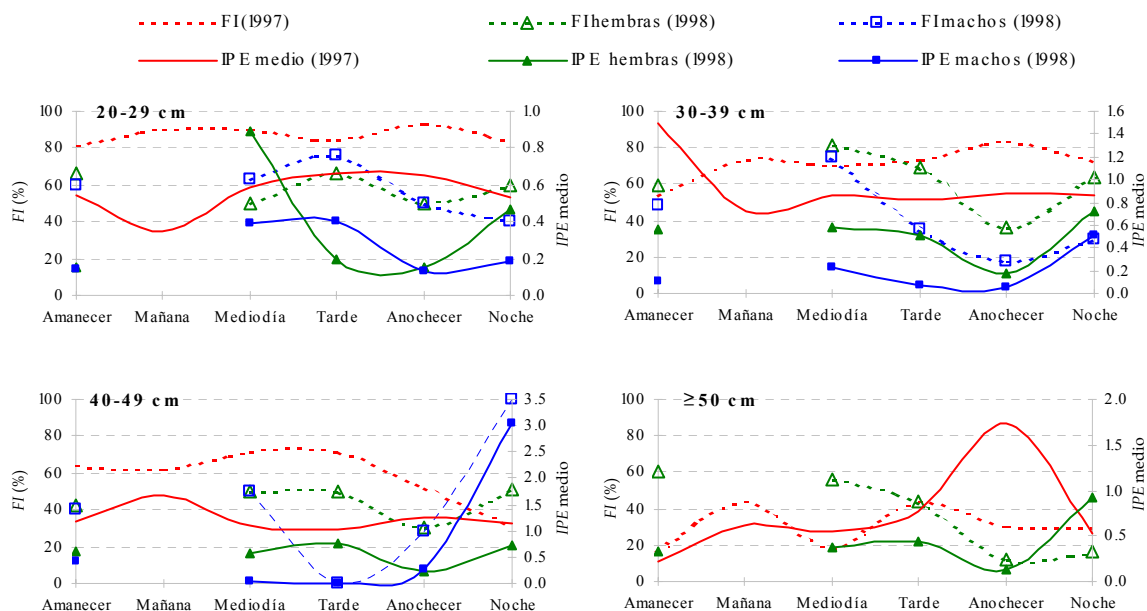


Figura IV.17 Índices de Intensidad Alimenticia (FI) y de Plenitud Estomacal (IPE) por periodo y rango de talla a lo largo de 24 horas en el sur del Gran Banco (Div. 3N) Años: 1997 y 1998.

Los pleuronéctidos están descritos como comedores diurnos que utilizan la estimulación visual; sin embargo, hay excepciones a este comportamiento (De Groot, 1971; Pitcher, 1993). La limanda con un patrón de predación diurno no deja de comer el resto de las 24 horas (Langton, 1983; Bruno *et al.*, 2000). El fletán negro presenta una actividad alimentaria relacionada con la talla: los individuos < 60 cm aproximadamente parecen mostrar un patrón predador diurno, y los > 80 cm un patrón nocturno, mientras que las tallas intermedias (60–80 cm) no tendrían un patrón definido (Junquera, 1995).

Los resultados muestran a la platija americana como un predador continuo a lo largo de las 24 horas, con mayor actividad de alimentación durante el periodo diurno aunque el intervalo varía probablemente en función de las presas más accesibles, de la talla y sexo del predador, como también concluyeron otros autores al analizar individuos del noroeste Atlántico (Beamish, 1966; Pitt, 1976), o Zamarro (1992a) en un estudio con individuos > 40 cm,

o en el estudio de Ntiba y Harding (1993) con individuos de 10 a 24 cm distribuidos en el Mar del Norte.

Los individuos a medida que crecen tienden a realizar una actividad más discontinua y por intervalos. La ingesta continuada se pone de manifiesto mejor a través del índice *FI*, con valores elevados a lo largo de todo el día, principalmente en los individuos <40 cm (Figura IV.17). Al crecer, la intensidad es menor y no tan continua, pero sin dejar de predar. Sin embargo, la cantidad ingerida es más discontinua de lo que indican los valores del *FI*; comen casi continuamente pero en determinados periodos intensifican el consumo, posiblemente dependiendo de la accesibilidad (Zamarro, 1992b) y del reparto de nichos (asociaciones tróficas) establecido como una estrategia para disminuir la competencia (Klemetsen, 1993; Martell and McClelland, 1994; Garrison and Link, 2000).

Ambas causas podrían explicar las diferencias observadas en el comportamiento entre ambos años. En el primero parecen mantener una actividad más continuada a lo largo del día, mientras que en el segundo dan muestras de horarios más marcados. También, la accesibilidad podría explicar el diferente comportamiento en el periodo de la noche. En el primer año se observó una disminución de predación en todos los individuos, mientras en el segundo muestreo aparece un segundo pico de incremento de la actividad en todos. Todo ello estaría relacionado con el marcado incremento del consumo de lanzón durante la noche en el segundo año, muy superior al consumido en los otros horarios y, diferente del año anterior cuando fue predado en gran cantidad en casi todos los periodos del día (Tabla IV.8). Sin embargo, resulta contradictorio el menor consumo de lanzón precisamente en el año 1998, cuando los resultados de la campaña científica dieron unas capturas superiores al año anterior, y por lo tanto habría mayor disponibilidad de esta presa.

Tabla IV.8 Presas (% peso) en los contenidos estomacales de la platija americana por periodo horario, indicando el máximo de ciertas presas en los dos muestreos. Sur del Gran Banco (Div. 3N), años: 1997 y 1998.

	%W por periodo											
	1997		1998		1997		1998		1997		1998	
	Amanecer	Mañana	Mediodía	Tarde	Anochecer	Noche						
CNIDARIA	0.10	0.16	0.01	0.19	0.01	0.05		1.17	0.06	0.27	0.03	
ANNELIDA	0.30	0.36	0.16	0.01	1.42	0.04	0.07	0.00	0.84	0.13	0.20	
CRUSTACEA	9.37	1.16	5.82	8.60	8.18	17.70	6.83	9.40	43.42	13.72	20.63	
Cumacea					0.02							
Isopoda	0.04	0.04	0.46	0.21	0.07	0.18	0.01	0.29	0.36	0.35		
Mysidacea	8.70	0.12	4.54	8.02	0.56	10.00	1.94	8.75	1.16	12.36	2.51	
Gammaridea	0.19	0.45	0.07	0.15	5.58	0.17	0.05		0.18	0.18	0.52	
Caprellidae				0.02	0.01	0.02	0.06	0.05		0.02		
Hyperiidea		0.02			0.07						0.13	
Amphipoda (otros)		0.05		0.21	0.28			0.21		0.15	0.98	
Larvas de crustáceo							2.97		2.20		0.18	
Natantia			0.37		0.10							
Cangrejo ermitaño (Paguridea)							0.13				15.08	
Cangrejo de nieve (<i>Ch. opilio</i>)					1.30	6.87			39.11			
Brachyura no ident.		0.44	0.35		0.03		1.59			0.35	1.12	
Crustáceos no ident.	0.43	0.03	0.04		0.16	0.46	0.09	0.09	0.42	0.31	0.10	
ECHINODERMATA	2.68	9.52	17.89	4.81	9.89	7.43	16.60	3.75	6.33	2.19		
Ophiuroidea	0.12			0.08	4.00	2.85		0.35	6.05	0.13		
Erizo plano (<i>E. parma</i>)	2.56	9.52	17.89	4.73	5.89	4.59	16.60	3.40	0.28	2.06		
MOLLUSCA BIVALVIA		49.69	0.47	4.39	41.09	0.08	12.75	0.37		0.24	1.22	
PISCES	81.32	38.79	71.12	76.58	38.90	71.34	63.61	79.65	48.77	76.66	77.51	
Lanzón (<i>A. dubius</i>)	79.45	25.51	68.73	75.48	29.41	56.80	62.97	79.65	26.19	76.19	72.09	
Capelán (<i>M. villosus</i>)							6.92					
Peces (otros, no ident. o dig.)	1.87	13.28	2.39	1.09		7.62	0.64		22.58	0.47	5.43	
Otros (no ident. o digeridas)	6.23	0.32	4.52	5.43	0.51	3.35	0.14	5.67	0.57	6.79	0.41	

4.4.2 Variación en la composición de la dieta en relación al periodo del día.

La platija americana mostró desigual predación sobre las diferentes presas a lo largo de las 24 horas, como también indicó Zamarro (1992b). Algunas de ellas están presentes en los contenidos estomacales de todos los intervalos horarios en bajas cantidades y con escasa variación, aunque en algunas se podría reseñar ligeros picos de consumo; esto sucede con los cnidarios durante el amanecer, los poliquetos al mediodía o los pequeños crustáceos desde el amanecer hasta la noche. En cambio, otras presas aparecen con notable variación horaria, como el lanzón, erizos planos y bivalvos; y otras aparecen restringidas a determinados intervalos, como el cangrejo de nieve, los caprélidos y las ofiuras que están presentes del mediodía a la tarde (Tabla IV.8). Este aspecto, en el caso de la predación de las ofiuras, coincide con el horario indicado por Zamarro (1992b).

Los mysidáceos suelen permanecer cerca del fondo durante el día y por la noche desarrollan movimientos verticales hacia la superficie, que podrían favorecer su captura, aunque normalmente los pequeños crustáceos que realizan migraciones serían predados durante su periodo de permanencia en el sedimento. Los gammáridos, caprélidos e hypéridos pueden tener un hábito similar a los mysidáceos, aunque es más habitual que permanezcan próximos al sedimento, de ahí su mínima variación en la dieta de la platija americana a lo largo de las 24 horas. La infauna y epifauna o las especies que presentan pequeños movimientos son predadas, en su mayoría, durante los periodos de luz; mientras que, la fauna de hábitos más bentopelágicos es predada en diferentes horarios (Tabla IV.8).

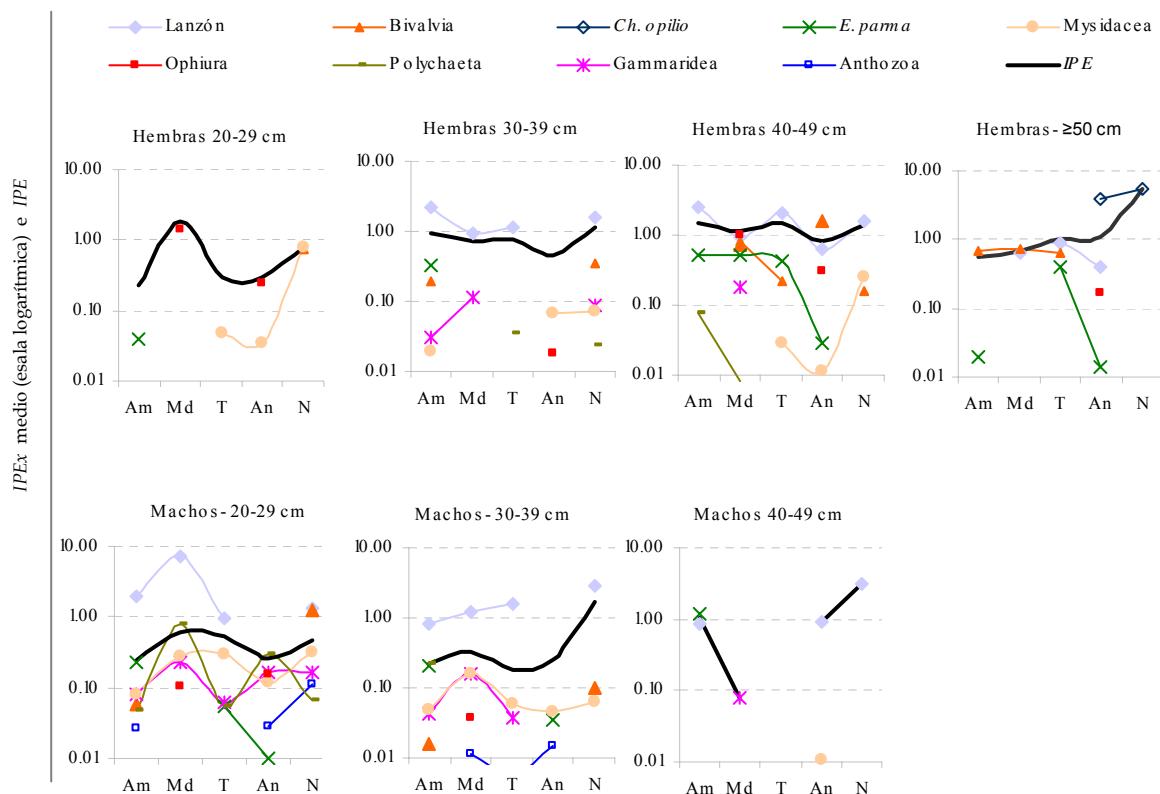


Figura IV.18 Índice de Plenitud Estomacal de las principales presas (IPE_x) e IPE en cada periodo del día por rango de talla en hembras y machos de la platija americana. Sur del Gran Banco, Div. 3N (año 1998).

No obstante, analizando la variación horaria del consumo de las presas teniendo en cuenta el sexo y la talla del predador (a partir de los datos del segundo muestreo), observamos que el comportamiento difiere, con distinto horario de ingestión máxima de las diferentes presas, destacable en el caso del lanzón. En general, las hembras presentan varios picos máximos de comida ingerida, mientras que los machos muestran un único máximo (Figura IV.18).

El lanzón es una especie que permanece enterrada en el sedimento y realiza movimientos verticales para comer, aunque están descritos diferentes periodos horarios de estos desplazamientos (Pitt, 1967b; Casey and Myers, 1998). Algo similar sucede con el comportamiento descrito de la platija americana; Beamish (1966) indicó que se movía durante la noche al contrario de lo sugerido por Casey y Myers (1998). Dada la gran importancia de esta presa en la dieta de la platija americana en el sur del Gran Banco, se puede considerar que determina en gran medida la pauta del comportamiento, tal como indicó Zamorro (1992a). Los resultados muestran que su máxima predación por parte de las hembras de 30 a 49 cm se produce al amanecer y luego de forma intermitente por la tarde y por la noche; preda el lanzón tanto cuando está enterrado como en movimiento. En cambio, los machos <30 cm predan esta presa al mediodía y los ≥ 30 cm durante la noche (Figura IV.18).

Otro aspecto reseñable que muestran los resultados es que a pesar de que el *IPE* aparentemente no es muy superior en las hembras (apartado 4.1), sí comerían mayor cantidad de alimento al hacer ingestas con periodicidad más corta.

Tanto en machos como en hembras (excepto las hembras de 20-29 cm) el valor del *IPE_x* del lanzón mostró una fuerte correlación positiva y significativa con el valor del *IPE* (correlación bilateral parcial de Pearson controlando el efecto del periodo horario; *Parte II*: 2.13.2). Ello es indicativo de que la predación sobre esta presa afecta a la cronología alimentaria de la platija americana. Esto también lo mostraron otras presas: el erizo plano en las hembras ≥ 40 cm y en los machos de 30-39 cm; los poliquetos en los machos de 20-29 cm; los mysidáceos en las hembras de 20-29 cm y en los machos <40 cm; y los bivalvos en las hembras ≥ 50 cm. Lo cual se ajusta a las presas más importantes en las distintas fases ontogénicas de la alimentación (apartado 4.2.4).

Respecto a la vulnerabilidad en la captura como consecuencia de los desplazamientos para alimentarse, como ya se comentó anteriormente, no parece claro si su mayor captura se produce cuando está posada en el fondo o se debe al movimiento. En todo caso, ambas situaciones se producen tanto de día como de noche, variando con la talla y la disponibilidad de presas, aunque estaría más activa durante el periodo diurno al intensificar la alimentación durante el mismo, por lo tanto, tendría que darse un incremento de las capturas en diversos periodos que podría explicar los distintos resultados obtenidos en la capturabilidad.

4.4.3 Principales resultados y conclusiones.

En el patrón de alimentación de la platija americana destaca:

1. La predación es continua a lo largo de las 24 horas, generalmente incrementando la actividad durante el periodo diurno; siendo más intermitente a medida que crecen.

La ingesta continuada se pone de manifiesto con la presencia de alimento en el estómago a lo largo de todo el día, sobre todo en los individuos <40 cm. En cuanto a la

cantidad ingerida es más discontinua, con mayor consumo en determinados periodos respondiendo a un patrón.

2. Sin embargo, la cronología parece variar en función de la disponibilidad de presas. Los hábitos de las presas preferentes determinarían su comportamiento en gran medida, como sería el caso del lanzón en el área de estudio.
3. En el sur del Gran Banco hay otras presas cuyo consumo varía también en los diferentes periodos del día: mysidáceos, erizos planos, poliquetos y bivalvos.
4. Las hembras suelen presentar varios picos máximos de ingestión de comida a lo largo de las 24 horas, mientras que los machos presentarían un único máximo.
5. La platija americana presenta un patrón de actividad con mayor intensidad diurna, pero no se puede concluir que sea recurrente (ciclo con periodicidad constante), sobre todo a la vista de que la variabilidad y disponibilidad de presas afecta en gran medida a su comportamiento, y cambia con la talla y el sexo del predador.

4.5 RACIÓN DIARIA Y EQUIVALENTE ENERGÉTICO.

La cantidad de energía obtenida a partir del proceso de alimentación, y luego asignada a las funciones fisiológicas en las distintas fases del ciclo vital depende de muchos factores. Algunos de ellos son específicos (fisiológicos e incluso genéticos) y otros son ambientales, como la temperatura, el oxígeno y la alimentación. La tasa de consumo alimenticio dependerá principalmente de las características ontogénicas del predador y de la distribución estacional y geográfica, donde interactúan los estados fisiológicos y fases vitales tanto de los predadores como de las presas, disponibilidad de éstas, así como la temperatura; además de afectar las condiciones de competencia.

Los peces pueden comer de forma continua (consumiendo y digiriendo simultáneamente), o de forma discontinua (copiosas comidas y digestión posterior). La ración diaria equivale a la cantidad de comida ingerida, a diferencia de la dieta que sería la calidad y composición de los alimentos ingeridos. Los patrones alimenticios varían con el tipo y la abundancia de los componentes alimentarios, como se vio en el apartado anterior, y los modelos para estimar la ración deben considerar esta variación (Pitcher, 1993; Wootton, 1998, Diana, 2004). Los factores más importantes que influyen en la evacuación gástrica son la talla del predador, composición, contenido nutritivo, volumen y superficie de la comida, frecuencia de alimentación y temperatura.

Se han realizado distintas revisiones sobre la estimación de la ración diaria y evacuación gástrica en las que fueron propuestos y comparados diferentes modelos (Bromley, 1994; Hansson *et al.*, 1996; Diana, 2004). Todos ellos están basados en distintas asunciones y son sensibles a la diferente medición de las variables que afectan al proceso de evacuación gástrica; algunos modelos resultan mejor ajustados para ciertas especies o situaciones (MacPherson, 1985; Héroux and Magnan, 1996; Maynou and Cartes, 1997).

El modelo fisiológico se asienta en las expresiones matemáticas que mejor satisfacen el cálculo de la tasa de vaciado gástrico de peces micrófagos/planctívoros que comen más o menos continuamente, y también de aquellos predadores que tienden a consumir grandes cantidades. Sin embargo, hay especies que no se ajustan a ninguna de estas categorías ecológicas; muchas comen oportunamente y a cualquier hora, por lo que en sus estómagos hay alimentos en diversos estados de digestión y, por consiguiente, los patrones de vaciado gástrico son complejos (Jobling, 1986). La temperatura es, probablemente, la variable más estudiada de las que influyen en la tasa de digestión. Normalmente, esta tasa incrementa con la temperatura, al verse afectadas las reacciones enzimáticas que son esencialmente procesos exponenciales (Bromley, 1994).

En el noroeste Atlántico, los juveniles y adultos de la platija americana muestran cambios estacionales en densidad y abundancia como ya se expuso, y también manifiestan diferencias en la distribución espacial y batimétrica dependiendo de la talla y del sexo, lo cual se relaciona con las preferencias de temperatura y salinidad (*Parte III*). Además, esta especie exhibe diferencias geográficas en el crecimiento dimórfico sexual y en la maduración (*Partes V y VI*). También presenta variaciones ontogénicas en la dieta con un gradual cambio en la selección del tipo y la talla de las presas, dentro de una gran capacidad oportunista (*Parte IV: 4.2- 4.4*). Por lo tanto, el aporte calórico que le proporcione la dieta en cada caso repercutirá en las diferencias de adquisición y excedente energético de las distintas poblaciones.

La alimentación es fundamental para el éxito de una especie y es responsable en gran medida de las diferencias geográficas en los valores de los parámetros biológicos que definen

el ciclo vital. Por lo tanto, dados por un lado los bajos niveles de biomasa de la platija americana en el área de Flemish Cap (Div. 3M) sin signos de recuperación, frente al stock del Gran Banco (Divs. 3LNO) que, aún estando por debajo de los niveles históricos, muestra signos de recuperación (NAFO, 2008), aunque forme parte de un sistema que soporta una gran biomasa multiespecífica, cabe esperar distinto beneficio energético en las respectivas dietas de ambas poblaciones y una posible relación con el crecimiento mostrado en estas áreas.

La estimación de la ración diaria proporciona la entrada de energía obtenida, y pocos estudios han tratado este aspecto, o la equivalencia energética, en la platija americana en estas áreas de distribución. Zamarro (1992a) describió la ración diaria de esta especie en el sur del Gran Banco, pero tratando un estrecho rango de tallas (individuos >40 cm), lo cual no es totalmente representativo de la población. Y Pitt (1973b) analizó las diferencias energéticas que esta especie podría obtener en algunas áreas del Gran Banco, estimadas directamente a partir de la composición alimentaria.

El presente estudio pretende analizar si las diferencias energéticas de las dietas de la platija americana en el sur y nordeste del Gran Banco y Flemish Cap pueden explicar las diferencias de crecimiento y longevidad de las poblaciones. Este estudio, más restringido, tratando sólo las áreas del sur del Gran Banco y Flemish Cap fue previamente presentado por González *et al.* (2008).

Se estimó la ración diaria para machos y hembras mediante tres modelos que podrían ajustarse a las características tróficas de esta especie, a partir de un muestreo de 928 individuos del sur del Gran Banco (Div. 3N), cuyas características de las pescas y de la muestra están indicadas en *Parte II: 2.7.6, Tablas II.15 y II.16* y en *2.7.7, Tabla II.17*.

Los valores de la ración diaria obtenidos para la platija americana del sur del Gran Banco en cada grupo de tallas con el modelo de Elliot y Persson, fueron aplicados a la dieta de esta especie en cada área y, posteriormente fue calculada la energía que obtendrían. Estos valores energéticos fueron comparados con los estimados al aplicar directamente el valor calórico de cada presa a su correspondiente composición cuantitativa (*IPEX*).

En el cálculo de la energía obtenida en la dieta se utilizaron los muestreos de 7271, 2224 y 1560 individuos del sur y nordeste del Gran Banco y Flemish Cap respectivamente, realizados durante primavera y verano del periodo 2002 al 2008 (*Parte II: 2.7.7, Tabla II.18*). La metodología de recogida de los estómagos y examen de los contenidos estomacales está indicada en *Parte II: 2.3.2.5*, y la metodología aplicada concretamente en este estudio de ración diaria está expuesta en *Parte II: 2.7.7*.

4.5.1 Modelos de ración diaria.

En el modelo para el cálculo de la ración diaria, diversos estudios sobre este tema muestran que los resultados son bastante variables, sin una clara conclusión de cuál resulta más adecuado en cada caso (Hansson *et al.*, 1996; Héroux and Magnan, 1996; Maynou and Cartes, 1997). Aquí fueron testados tres modelos de estimación:

- *Modelo de Elliott y Persson (1978)*. Es el más utilizado y se ajusta bien cuando se trata de un predador con alimentación más o menos continua.

- *Modelo de Eggers (1979)*. Es una modificación posterior de su propio modelo (Eggers, 1977) y también es ampliamente usado. Resulta menos complejo y parece dar estimaciones más robustas que el de Elliott & Persson cuando hay gran variabilidad dentro de la muestra en el peso de los componentes alimentarios. Puede ser aplicado a especies que comen un amplio espectro de presas a lo largo del día y exhiben picos ocasionales de intensidad alimentaria, sin periodos alimentarios rígidos (Héroux and Magnan, 1996), como sería el caso de la platija americana (apartado 4.4).
- *Modelo de Swenson y Smith (1973)*. Diseñado para comedores no continuos, que calcula la ración sobre varios periodos horarios del día, lo cual lo hace similar a los modelos basados en la alimentación continua.

Ninguno de los modelos de estimación de la ración diaria en peces se ajusta estrictamente a las características biológicas de las diversas especies; algunos parecen válidos para una fase de la vida y no para otras, incluso en algunas especies con marcadas diferencias en el comportamiento entre sexos pueden responder mejor a diferentes modelos.

Las principales características, asunciones y problemas de estos tres modelos se reflejan en la Tabla IV.10.

Tabla IV.10 Principales características de los modelos de ración diaria y evacuación gástrica usados en este estudio.

Modelo de Evacuación Gástrica	Asunciones	Observaciones
Elliott y Persson (1978) $C_t = (S_t - S_0) e^{-Rt} / 1 - e^{-Rt}$ R es la tasa de evacuación gástrica. S_0 y S_t son la media de los contenidos estomacales al inicio y final del intervalo (0 -t horas).	Comedores continuos. El consumo de comida es constante. La evacuación gástrica es exponencial y constante. Un intervalo de muestreo de más de 3 h podría producir estimaciones muy inexactas del consumo de comida diario.	Es inadecuado para peces de gran tamaño y aquellos que incrementan o disminuyen notablemente la comida a medida que transcurre el intervalo muestreado. No aplicable para diversas partes grandes de una comida. Si dejan de comer sólo durante una parte del período entre muestreos, cuando las muestras son cogidas en que la actividad ha cesado, C_t se infravalorará.
Eggers Modified (1979) $C_{24(E)C} = C_{24(E)} + (W_{t=24} - W_{t=0})$ $C_{24(E)} = S * R * 24$	La evacuación gástrica es exponencial. El peso de los contenidos estomacales al inicio y final del ciclo de 24 h son significativamente diferentes. El modelo modificado corrige este aspecto cuando esa asunción no se cumple.	No está recomendado para peces piscívoros que consumen grandes presas periódicamente y tienen tasas bajas de evacuación.
Swenson y Smith (1973) $C = M * n / B' * N$	Comedores no continuos pero válido para los continuos. n es el número de peces con comida en los estómagos. B' es el número de días requeridos para la evacuación gástrica. N es el número total de individuos muestreados.	Es un modelo para comedores no continuos pero la ración diaria es calculada a través de varios periodos horarios a lo largo del día cuando los peces comen sincrónicamente y a la misma hora del día o comen durante un intervalo de tiempo largo. No está recomendado para peces que no comen sincrónicamente.

En el modelo de Elliott y Persson, la tasa de evacuación gástrica (R medida en h^{-1}) está afectada por múltiples factores como la temperatura, el alimento (tipo, tamaño y cantidad) y el régimen alimenticio, siendo los más importantes la temperatura y el tipo de alimento. El cálculo de esta tasa fue hecho mediante la expresión (Elliot, 1972): $R = a * \exp(b * T)$

Se aplicó un valor de temperatura (T) de 0.98 °C, como valor aproximado para la primavera de 1998 en el sur del Gran Banco a profundidades inferiores de 100 m (Colbourne *et al.*, 2007). Los parámetros *a* y *b* son dependientes del tipo de presa, por ello, los componentes alimentarios fueron agrupados en tres categorías: alimentos blandos o pequeños (Hyperiididae, Anthozoa, Amphipoda, Gammaridea, Caprellidae, Mysidacea, Isopoda, Cumacea, Annelida y larvas de Crustacea), alimentos grandes o duros (Natantia, Crustacea, Brachyura, Paguridae, Bivalvia, Ophiura, Echinoidea, *Chionoecetes opilio*) y presas peces (lanzón y otros). Los valores empleados en cada caso se indican en la Tabla IV.11. Los cálculos de la ración diaria fueron aplicados independientemente a cada uno de estos grupos de presas atendiendo a la talla y sexo del predador.

Tabla IV.11 Parámetros utilizados para calcular la tasa de evacuación gástrica.

Tipo de alimento	<i>a</i>	<i>b</i>	R
Presas grandes o duras	0.198 ⁽¹⁾	0.115 ⁽³⁾	0.222
Peces	0.0143 ⁽²⁾	0.115 ⁽³⁾	0.117
Presas blandas o pequeñas ⁽³⁾	0.041	0.111	0.046

(1) MacDonald *et al.* (1982); (2) Dwyer *et al.* (1987); (3) Durbin *et al.* (1983).

IPEX (equivalente a gramos consumidos por cada 100 g de peso vivo del predador) de cada una de las tres categorías de presas como medida del alimento presente en los estómagos. Este índice se calculó a partir del número total de individuos muestreados, tuvieran o no alimento en sus estómagos (*Parte II: 2.7.1*).

4.5.2 Ración diaria en el sur del Gran Banco.

Los valores obtenidos a partir de los tres modelos aplicados mostraron diferencias entre ellos (Tabla IV.12). La ración diaria incrementó con la talla y resultó superior en las hembras, lo cual es consecuencia del consumo ligeramente superior y el mayor número de ingestas en ellas (apartados 4.1, 4.2 y 4.4); hecho no tan claro en relación con la talla (apartado 4.1). El cálculo en los machos de 40-49 cm y en las hembras de 20-29 cm posiblemente está sobreestimado debido al bajo número de individuos muestreado (*Parte II: 2.7.7, Tabla II.17*).

Tabla IV.12 Valores de ración diaria estimados para platija americana del sur del Gran Banco.

Ración diaria (g de alimento por 100g de predador y día)		Modelo		
Clase de tallas (cm)		Elliott & Persson	Eggers	Swenson & Smith
20-29	Hembras	1.61	1.44	1.79
	Machos	0.54	0.50	1.14
30-39	Hembras	1.57	1.72	2.68
	Machos	0.86	0.86	1.20
40-49	Hembras	1.90	1.88	2.90
	Machos	4.10	3.93	3.88
≥ 50	Hembras	2.24	2.31	2.22

Con los modelos de Elliott & Persson y Eggers resultaron valores similares en los machos y en todos los individuos ≥40 cm. Con el de Swenson & Smith se obtuvieron valores superiores, sin embargo, son bastante próximos en los correspondientes a los individuos ≥50 cm y, por otro lado, este modelo minimiza las diferencias entre sexos.

Los resultados reflejan las citadas diferencias en la estimación de la ración diaria a través de los diferentes modelos. Esto también fue mostrado en estudios con el bacalao (Hansson *et al.*, 1996), la limanda (Collie, 1987), el lenguado, *Solea vulgaris*, (Lagardère, 1987) o el camarón de profundidad, *Aristeus antennatus* (Maynou and Cartes, 1997). El hecho de que mediante los modelos de Elliott & Persson y Eggers se obtengan valores próximos, ya fue reportado en otros estudios (Bromley, 1994). En el presente estudio, las mayores diferencias entre ambos (en hembras 20-29 cm y machos 40-49 cm) corresponden con los rangos de tallas peor muestreados, pero también la temperatura, el patrón diario de alimentación y la tasa de evacuación gástrica son causas de variaciones considerables (MacPherson, 1985).

El análisis debe ser hecho considerando las asunciones realizadas. La platija americana tiende a comer en mayor cantidad durante el periodo de luz, pero muestra actividad alimenticia a lo largo de las 24 horas (hay contenidos estomacales en diferentes estados de digestión todo el día); es un comedor continuo con el pico máximo entre amanecer-mediodía-tarde y el mínimo al anochecer, como se indicó (apartado 4.4.1). Los valores estimados por los modelos tienden a aproximarse en los machos y al incrementar la talla; es decir, cuando el peso de los contenidos estomacales respecto del peso del predador y la intensidad alimenticia tienden a disminuir, lo cual indica un patrón alimenticio menos continuo.

Los resultados muestran diferencias con otros estudios previos de platija americana. Berestovskiy (1995) indicó una ración diaria de 3-4 en juveniles y 1-2 en adultos a 1.8-5.8 °C en zonas del nordeste Atlántico. Sin embargo, este autor observó considerables diferencias en la ración diaria entre las diferentes áreas incluidas en su estudio y también con las obtenidas bajo condiciones experimentales; además, en los resultados obtenidos por dicho autor, la ración diaria no siempre disminuyó con la talla del predador. Por otro lado, el número de individuos muestreado, la temperatura (superior bajo condiciones experimentales a la considerada en el presente estudio) y la talla considerada para juvenil/adulto podrían ser causas de las diferencias con los presentes resultados. La ración diaria reportada por Zamorro (1992a) para individuos entre 40-55 cm fue del 0.64% correspondiente a abril y de 0.04% en enero. El valor durante la primavera es bastante inferior a los obtenidos aquí en los individuos de similares tallas, a pesar de que ambos estudios fueron realizados en la misma zona y estación, y la diferencia es más llamativa al tener en cuenta que ese autor consideró una temperatura muy superior (2.5 °C para la primavera-verano del 1972-1986). No obstante, los individuos fueron capturados a mayor profundidad que los usados en este estudio, y en general, la intensidad alimenticia, la variedad y la cantidad de comida ingerida tienden a disminuir con la profundidad (apartado 4.2.4; González *et al.*, 2006a). El propio autor resalta que tal valor de ración diaria y energía obtenida no alcanzarían los requisitos energéticos estimados por otros autores y, posiblemente no permitiría el almacenamiento energético realizado en verano para ser usado en el metabolismo y maduración gonadal (MacKinnon, 1972).

Respecto de las diferencias entre sexos se debe tener en cuenta que mayor temperatura causa mayor consumo metabólico y, por otro lado, que al incrementar el peso del predador, éste necesita mayor consumo de oxígeno, ambos aspectos afectarían en mayor medida a las hembras de la platija americana. Por ello, condiciones óptimas de temperatura y oxígeno son requisitos específicos; de ahí que, cuando las especies tienen posibilidad de seleccionar el hábitat se distribuyan de acuerdo a las mejores condiciones de obtención energética. Cada especie muestra una temperatura óptima para un nivel de ración que se traducirá en un crecimiento máximo, como sucede en la platija americana (Morgan, 1993). Tanto en el Gran Banco como en otras áreas fueron reportadas diferencias en la distribución y agregación de la platija americana con relación al sexo, y dependientes de la temperatura (Swain and Morgan, 2001); el incremento del área ocupada es más marcado en las hembras de más edad debido a la intensa actividad comedora y la elevada competencia entre ellas (Swain and Morin, 1996). En la limanda (*Limanda limanda*) se han indicado diferencias bioenergéticas causadas por el dimorfismo sexual en la ingesta de comida motivadas por las diferencias de tamaño del tracto digestivo, índice hepatosomático, y requerimientos de respiración y temperatura que permitirían un mayor excedente de producción energético en las hembras (Lozán, 1992). El superior crecimiento de éstas debe estar sustentado en un mayor beneficio energético, conseguido mediante un mayor aprovechamiento del alimento unido a una mayor frecuencia y cantidad ingerida, estrategia que se observa en las hembras de la platija americana.

4.5.3 Valores energéticos de los componentes alimentarios.

El valor calórico utilizado para cada presa es indicado en la Tabla IV.13. Las fuentes bibliográficas de estos valores se citan en *Parte II: 2.7.7.*

Tabla V.13 Valores energéticos aplicados a cada presa.

Valores energéticos (kcal/g de presa)				
Crustacea	Pisces		Echinodermata	
Amphipoda	3.67	<i>Ammodytes dubbius</i>	5.19	Echinoidea (irreg) 2.45
Gammaridea	3.67	<i>Anarhichas</i> sp	5.00	Echinoidea (reg) 2.45
Caprellidae	3.97	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	4.23	Ophiuroidea 1.14
Copepoda	5.01	<i>Leptoclinus maculatus</i>	5.00	Holothurioidea 2.80
Cumacea	1.99	Liparidae	4.10	<i>Mollusca</i>
Euphausiacea	5.32	<i>Liparis</i> sp	4.10	Bivalvia 4.00
Hyperiidea	5.17	<i>Lumpenus lumpretaeformis</i>	5.90	Otros bivalvos 4.34
Isopoda	3.83	<i>Lycodes</i> sp	4.59	Gasteropoda 4.47
Mysidacea	3.85	Macrouridae	4.36	Opisthobranchia 4.47
<i>Lebbeus polaris</i>	3.96	<i>Mallotus villosus</i>	6.06	Mollusca no identif. 3.75
<i>Sergestes arcticus</i>	5.16	Myctophidae	5.95	Cephalopoda 4.96
<i>Spirontocaris lilljeborgii</i>	3.87	<i>Nezumia bairdii</i>	4.36	Oegopsida 5.26
<i>Argis dentata</i>	4.40	<i>Pleuronectiformes</i>	4.34	Otros invertebrados
<i>Sabinea sarsi</i>	4.40	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	4.34	Anthozoa 3.72
<i>Sclerocrangon ferox</i>	4.02	<i>Sebastes marinus</i>	4.42	Aphroditidae 3.20
<i>Pandalus borealis</i>	4.41	<i>Sebastes</i> spp	4.42	Asciacea 2.63
<i>Pontophilus norvegicus</i>	5.09	<i>Triglops murrayi</i>	4.33	Chaetognata 5.04
<i>Chionoectes opilio</i>	3.65	<i>Triglops</i> sp	4.33	Cnidaria 1.91
Crust. Decapoda	4.04	Huevos de pez	5.00	Ctenophora 1.64
<i>Hyas coarctatus</i>	2.03	Larvas de pez	5.00	Polychaeta 4.15
<i>Hyas</i> sp	2.03	Pez no identif.	5.00	Polychaeta (err) 4.15
Paguridae	3.55	<i>Echinodermata</i>		Polychaeta (sed) 4.15
Pycnogonidae	2.51	Asteroidea	2.65	Porifera 2.06
Natantia no identif.	4.26	Crinoidea	1.22	Scyphozoa 2.46
Brachyura no identif.	3.65	<i>Echinarachnius parma</i>	0.86	Siphonophora 2.46
Crustacea no identif.	4.02	Echinoidea	2.45	Sipunculida 3.11

4.5.4 Equivalentes energéticos de los componentes alimentarios.

Con el consumo diario estimado con el modelo de Elliot y Persson, esta especie en los individuos <30 cm obtendría bastante más energía (kcal por 100 g de peso húmedo del predador) con la dieta en Flemish Cap, seguida de la del nordeste del Gran Banco y considerablemente menos en el sur del Gran Banco. A partir de esa talla, la dieta en el Gran Banco incrementa su aporte energético, y a medida que crecen las diferencias se acortan e

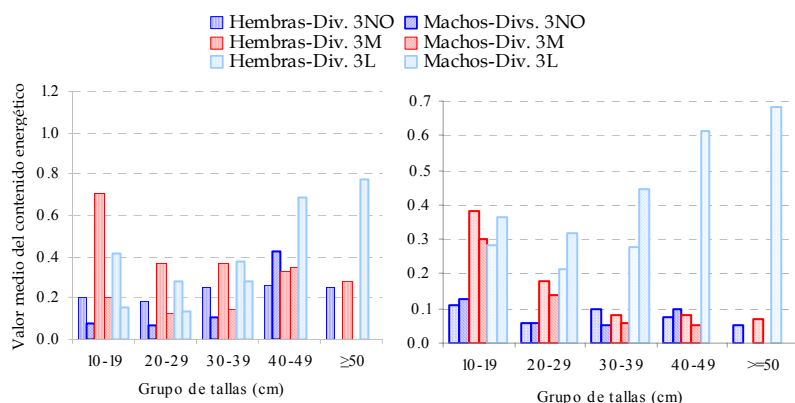


Figura IV.19 Contenido energético estimado (kcal por 100 g de peso húmedo del predador) en la dieta de la platija americana en cada área, aplicando la ración diaria (izq.) y con el IPEX de las presas (derecha).

incluso invierten (Figura IV.19 izq.).

La alimentación en los individuos >40 cm en el nordeste del Gran Banco les suministra mucha más energía, con bastante diferencia comparada con las otras áreas.

El aporte energético con la alimentación en el sur del banco, respecto del obtenido en Flemish Cap, en los machos es superior a

partir de los 40 cm y en las hembras a partir de los 50 cm casi es el mismo (Figura IV.19 izq.).

Se observa que la dieta en Flemish Cap, comparada con la de las otras áreas, proporciona considerable energía a pesar de ser el área donde la intensidad alimenticia en verano fue menor (apartado 4.1), si bien, los individuos adultos del sur del Gran Banco con el cambio de dieta acortan diferencias energéticas comparando con los de Flemish Cap.

Dentro de cada zona, la energía obtenida se incrementa con la talla y, las hembras hasta los 40 cm obtienen más que los machos. Entre 40-49 cm las diferencias geográficas se acortan o incluso se invierten. El valor calórico obtenido para los individuos <20 cm es elevado, posiblemente sobreestimado al aplicar la ración de individuos de mayor talla (de 20-29 cm), que quizá no sea la más correcta para ese grupo (Figura IV.19 izq.).

Los valores obtenidos con la segunda estima, sin utilizar la ración diaria, difieren pero se repite la tendencia general por área y sexo, aunque se agudizan más las diferencias geográficas, sobre todo entre rangos de tallas con una tendencia energética negativa que no afecta a la Div. 3L (Figura IV.19 derecha), lo cual es acorde con las distintas pautas geográficas de intensidad alimenticia al crecer (apartado 4.1, Figura IV.2), y derivado de la metodología al no considerar la ración diaria, pues se elimina el efecto de la frecuencia y sólo considera la energía obtenida a partir de la cantidad consumida puntualmente en el momento del muestreo.

La cantidad y el tipo de alimento son considerados responsables de las diferencias geográficas del crecimiento y maduración de la platija americana y otras especies (Stratoudakis *et al.*, 1997; Magnussen, 2007; Mateo, 2007; Kennedy *et al.*, 2008). Al contrario de los resultados aquí obtenidos, Pitt (1973b) indicó valores calóricos superiores en los contenidos estomacales de esta especie en la Div. 3N comparados con los obtenidos en la Div. 3L, atribuyéndolo a la mayor cantidad de peces consumidos y a la posibilidad de un gasto energético menor en la predación. Esta situación no es totalmente acorde con los resultados expuestos aquí, al menos en el comportamiento trófico de la platija americana durante el verano, con una dieta más piscívora en la Div. 3L (apartado 4.2), que efectivamente resulta muy energética, y la más beneficiosa en los adultos.

Comparando la obtención energética de las dietas de la platija americana de Flemish Cap y del sur del Gran Banco, inicialmente presenta mejor entrada bioenergética en la primera área. En este caso, el consumo de peces no sería el responsable, pues esa dieta y el comportamiento piscívoro incrementado con la talla son característicos de los individuos del sur del Gran Banco (apartado 4.2). En el banco de Flemish Cap durante el verano se producen unas condiciones hidrográficas que elevan la temperatura de las aguas, favoreciendo una elevada producción primaria y secundaria (*Parte I: 1.3.2; Maillet et al.*, 2005). Todo ello podría proporcionar mejores condiciones de alimentación, unido a la disponibilidad de presas de elevada energía (*Pandalus borealis* e *Hyperiid*), y a la menor biomasa de otras especies competidoras. Estos factores contribuirían a un buen rendimiento energético de la dieta de esta especie en Flemish Cap.

Aunque la dieta en sí no puede ser el único factor causante de las diferencias en los parámetros biológicos poblacionales, quizás los cambios ontogénicos alimentarios sean un aspecto crucial. Los cambios de dieta en los individuos del sur y nordeste del Gran Banco estarían basados en la variación de presas paralela al crecimiento del predador con fases alimentarias bastante definidas (apartado 4.2.4), frente a la alimentación en Flemish Cap con escasa variabilidad a lo largo de la vida (apartado 4.3.4). Esta última parece favorecer

energéticamente a los individuos menores de 30 cm, es decir, una dieta más adecuada para la etapa no adulta, al contrario que en el sur del Gran Banco donde la energía conseguida incrementa en los individuos de mayor talla. Así, la obtenida por los machos con la dieta del sur del Gran Banco respecto a Flemish Cap sería superior en los mayores de 40 cm, y en las hembras a partir de 40 cm las diferencias energéticas son pequeñas, y a partir de los 50 cm prácticamente obtienen la misma. Todo ello indica que la dieta disponible en el Gran Banco sería más beneficiosa en la etapa adulta.

4.5.5 Principales resultados y conclusiones.

En la ración diaria y obtención energética derivada de la dieta de la platija americana destaca:

1. De los tres modelos ensayados, el que mejor se adapta a la ecología trófica de esta especie podría ser el de Elliot & Persson.
2. La platija americana incrementa la ración diaria con la talla y es superior en las hembras. Los valores obtenidos con el modelo de Elliot & Persson para la platija distribuida en el sur del Gran Banco en primavera fueron de 1.61 a 2.24 g por 100 g de peso y día en las hembras entre 20 y ≥ 50 cm, y de 0.54 a 0.86 g en los machos entre 20 y 39 cm.
3. En general, entre primavera y verano, la dieta de esta especie en el nordeste del Gran Banco es más rica energéticamente, aunque para los individuos no adultos, hasta los 30 cm aproximadamente, resulta ligeramente más beneficiosa la dieta en Flemish Cap, y bastante menos la del sur del Gran Banco. Las diferencias entre áreas disminuyen con el incremento de talla de los individuos, sobre todo entre las dos últimas zonas. Y en todas las áreas la dieta de las hembras se puede considerar más energética.
4. Con los cambios ontogénicos de la dieta del sur del Gran Banco se produce un cambio marcado en la obtención energética a partir de los 30 cm en los machos y de los 40 cm en las hembras. Esto les permite incrementar la energía conseguida y acortar diferencias respecto de la obtenida por los individuos de Flemish Cap, y ya superarla a partir de los 40 cm en los machos (0.43 frente a 0.35 kcal por 100 g de predador) y, prácticamente igualarla en las hembras a partir de 50 cm (0.25 kcal en las Divs. 3NO frente a 0.28 kcal por 100 g en la Div. 3M). Mientras que la diferencia del rendimiento energético a favor de la alimentación en Flemish Cap en tallas inferiores resulta considerable.

Parte V

LA BIONOMÍA

DE LA PLATIJA AMERICANA

5.1 MORFOMETRÍA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD.

Las adaptaciones morfo-funcionales de los peces determinan la estrategia y los hábitos tróficos de una especie. El tamaño y la forma del cuerpo, la forma de la boca o el tamaño de las aletas están relacionados con el tipo y tamaño de las presas, condicionando la dieta.

Además de los aspectos propiamente biológicos, las características morfométricas han sido utilizadas para la identificación y separación tanto de especies, de variedades o subespecies, de poblaciones o de stocks (Minet, 1974; Saborido, 1994; Garabana, 2005). Se han realizado estudios descriptivos y comparativos sobre morfología de la platija americana; Bagenal (1961) describió aspectos morfométricos y merísticos de la población del Mar de Clyde (oeste de la costa escocesa) para compararlos con la descripción dada para la subespecie *H. platessoides limandoides*; Pitt (1963) comparó el número de vértebras de individuos de diversas áreas del noroeste Atlántico, concretamente del Gran Banco (NAFO, Divs. 3LNO) y del nordeste de Newfoundland (NAFO, Div. 3K), observando pequeñas diferencias a lo largo de toda el área. Powles (1965) también realizó un estudio merístico comparativo del número de radios de la aleta anal de individuos de diversas localidades del noroeste Atlántico (en Magdalen Shallows en el suroeste del Golfo de St. Lawrence, NAFO Div. 4T) y, de nuevo puso de relieve ciertas diferencias biológicas, no siempre significativas. Minet (1974) realizó un estudio morfológico, incluyendo morfometría y merística, comparando individuos procedentes de los bancos meridionales de Terranova y Cabo Breton (en NAFO Divs. 3Ps y 3Vn), que en la mayoría de los casos tampoco fueron significativamente diferentes. Más recientemente, Bowering *et al.* (1998) compararon características morfométricas de individuos distribuidos por diversas zonas del noroeste Atlántico (en NAFO, Divs. 2H, 2J, 3K, 3L, 3N, 3O y 3Ps), que mostraban diferencias significativas entre todas ellas a lo largo del área tratada; lo cual puso de relieve que la aplicación de estas características para la delimitación de stocks en esta especie debe ser usada con limitaciones, dado que indicaría un mayor número de stocks de los que se evidencian a través otros conocimientos biológicos.

A continuación se expone el estudio donde se comparan varios aspectos morfológicos de la platija americana del noroeste y nordeste Atlántico, a partir de 8 medidas morfométricas (*Parte II: 2.8.2, Figura II.4*) realizadas a 143 individuos, incluyendo machos y hembras de distintas tallas, procedentes del sur y nordeste del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard (*Parte II: 2.8, Tabla II.20*). Los detalles a cerca de las medidas tomadas y los aspectos relativos a la metodología aparecen indicados en *Parte II: 2.8*.

5.1.1 Características morfométricas de las poblaciones de estudio.

Las relaciones entre distintas medidas del cuerpo de la platija americana, expresadas como proporciones muestran diferencias geográficas y entre sexos, y cambian con la talla (Tabla V.1):

- La longitud estándar (L_s) en relación a la total (L_t) incrementa con la talla y es ligeramente mayor en las hembras, excepto en las de Flemish Cap. Geográficamente es superior en los individuos de Svalbard y Flemish Cap, y menor en los ejemplares del Gran Banco, resultando similar en las Divs. 3NO y 3L. Los valores variaron entre 82.0% y

84.2% en los machos de la Div. 3L y Svalbard respectivamente; y entre 82.5 y 85.0% en las hembras (considerando todo el rango de tallas) de Flemish Cap y Svalbard.

- El ancho del cuerpo (L_c) respecto de L_s incrementa con la talla y también es mayor en las hembras. Fue superior en los individuos de Flemish Cap, variando en las hembras entre el 44.9% en las de Svalbard y el 47.9% en las de Flemish Cap; y en los machos esta relación estuvo entre el 40.3% en los del sur del Gran Banco y el 43.8% también en los de Flemish Cap.
- La longitud de la cabeza (L_{ceph}) respecto de L_s fue superior en las hembras y disminuye con la talla. Geográficamente la menor proporción la mostraron los individuos de Flemish Cap y la mayor los de Svalbard y del sur del Gran Banco, con valores entre 17.4% y 19.9% en los machos de Flemish Cap y Svalbard, y entre 18.1% y 20.2% en las hembras de Flemish Cap y del sur del Gran Banco respectivamente.
- La medida de la órbita (D) respecto de L_s fue superior en los machos y disminuye con la talla (excepto en Svalbard). La menor proporción la mostraron los individuos de Flemish Cap y la mayor los del sur del Gran Banco y Svalbard, con valores de 33.2% a 36.3% en los machos de Flemish Cap y del sur del Gran Banco, y entre 29.7% y 34.8% en las hembras de Flemish Cap y Svalbard respectivamente.
- La longitud de la aleta pectoral (L_p) respecto de L_{ceph} también fue superior en los machos e incrementa con la talla. La menor proporción estuvo en los individuos de Svalbard y la mayor en los de Flemish Cap y la Div. 3L, con valores en los machos entre 60.2% en Svalbard y 69.8% en Flemish Cap, y en las hembras de 54.0% en Svalbard a 63.8% en la Div. 3L.
- El tamaño del maxilar (L_M) respecto de L_{ceph} fue superior en las hembras y también incrementa con la talla. La menor proporción correspondió a los individuos tanto del nordeste del Gran Banco como a los de Flemish Cap, y la mayor a los de Svalbard, con valores entre 48.9% y 54.9% en los machos de la Div. 3L y Svalbard, y entre 50.7% y 57.9% en las hembras de Flemish Cap y Svalbard.
- El tamaño de la mandíbula inferior (L_m) respecto de L_{ceph} fue superior en los machos (excepto en Svalbard), incrementando con la talla en los individuos de la Div. 3L y Svalbard, sucediendo lo contrario en las otras dos áreas. La menor proporción la presentaron los individuos del sur del Gran Banco, y la mayor los de Svalbard, con valores entre 58.0% y 61.9% en los machos y entre 56.6% y 64.1% en las hembras.

Las hembras presentan proporciones mayores en aspectos morfológicos como L_s , L_c , L_{ceph} y L_M , y los machos en L_p , D y L_m . Y en general a los individuos de Flemish Cap y Svalbard les corresponde los valores extremos (tanto máximos como mínimos) de estas proporciones corporales, mientras que los del sur y nordeste del Gran Banco muestran valores intermedios y además próximos, lo cual muestra homogeneidad morfológica en el stock 3LN0. Así, todas las medidas mostraron diferencias significativas entre áreas, tanto en los machos ($p \leq 0.05$, excepto en D que no fueron significantes) como en las hembras ($p \leq 0.001$); sin embargo, no hubo tales diferencias ($p > 0.05$) entre los individuos del sur y nordeste del Gran Banco. Pero dichas proporciones cambian con la talla, normalmente incrementan, excepto la L_{ceph} y D (Tabla V.1), consecuencia del crecimiento alométrico.

Tabla V.1 Características morfométricas de la platija americana en el sur y nordeste del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard.

Área	Sexo	%Lt	%Ls		%Lceph			
		Ls	Lc	Lceph	D	Lp	Lm	Lm
Divs. 3NO (S Gran Banco)	Machos	82.1	40.3	19.3	36.3	62.9	49.1	58.0
	Hembras ⁽¹⁾	81.9	40.3	20.4	35.9	55.8	50.5	57.5
	Hembras ⁽²⁾	82.5	47.2	20.2	33.2	58.7	51.3	56.6
Div. 3L (NE Gran Banco)	Machos	82.0	40.4	19.1	35.2	60.4	48.9	58.5
	Hembras ⁽¹⁾	82.4	42.9	19.4	33.7	55.7	49.9	57.6
	Hembras ⁽²⁾	83.5	47.5	18.4	31.0	63.8	50.9	58.2
Div. 3M (Flemish Cap)	Machos	84.2	43.8	17.4	33.2	69.8	50.4	61.2
	Hembras ⁽¹⁾	82.6	45.6	18.8	31.5	58.9	49.7	59.6
	Hembras ⁽²⁾	84.0	47.9	18.1	29.7	61.2	50.7	59.0
Div. IIb (Svalbard)	Machos	84.2	41.4	19.9	35.2	60.2	54.9	61.9
	Hembras ⁽¹⁾	84.5	42.2	20.8	34.5	52.5	54.8	63.0
	Hembras ⁽²⁾	85.0	44.9	19.9	34.4	54.0	57.9	64.1
Resultados de Minet (1974):								
Div. 3Ps		83.2	44.4	18.5	24.3 ⁽³⁾	62.5	49.9	62.9
Div. 4Vn		82.7	40.9	19.2	26.6 ⁽³⁾	64.8	49.3	62.6

(1) Rango de tallas en hembras similar al rango medido en machos (<390 mm).
(2) Rango de tallas total de hembras.
(3) Medida del globo ocular

donde los estudios de marcado indicaron escasa migración entre ambas (Pitt, 1969), tanto los resultados expuestos aquí como los obtenidos por Pitt (1963) indican proximidad de ambas poblaciones, aunque se distancien en ciertos parámetros biológicos, como el crecimiento (*Parte V: 5.3*). Pitt (1973a) indica la posibilidad de una fuerte entrada de larvas pelágicas en la Div. 3N procedentes de la Div. 3L, de forma que, aunque los adultos sean relativamente sedentarios, la mezcla entre ambas poblaciones se produciría en el periodo larval, lo cual explicaría la similitud de características entre ambas poblaciones. Sin embargo, se comprueba que el sedentarismo de esta especie es menor que el considerado tradicionalmente.

Comparando con los resultados presentados por Minet (1974) para los individuos de las Divs 3Ps y 4Vn (NAFO), observamos que, en esas divisiones muestran valores intermedios de los obtenidos en el presente estudio. En aspectos como L_s y L_c , los individuos de 3Ps muestran proporciones más próximas a los de Flemish Cap y Svalbard, y los de 4Vn estarían más próximos a los individuos del Gran Banco; pero no sucede lo mismo con las restantes medidas (Tabla V.1). Ello da evidencia del alto grado de mezcla entre los stocks como indicaron otros autores (Pitt, 1963, Bowering *et al.*, 1998). Las características morfométricas están influenciadas tanto por factores genéticos como ambientales, y aunque la platija americana es una especie que no realiza grandes migraciones (Pitt, 1969), sí presenta movimientos estacionales en su distribución (Pitt, 1967a; Morgan and Brodie, 1991) que podrían favorecer la mezcla de poblaciones en muchas áreas, lo que unido a la puesta dispersa y el transporte de huevos y larvas por las corrientes, contribuiría a la mezcla de estas características; así, observamos una uniformidad de las poblaciones que también indican los estudios genéticos (Stott *et al.*, 1992). Como muestran los resultados y otros estudios (Morgan and Bowering, 2004), esta mezcla de poblaciones no parece darse con la de Flemish Cap.

Tabla V.2 Coeficiente de variación (%) de las medidas morfométricas de la platija americana en las Divs. 3NO, 3L, 3M y IIb.

Grupo	Lt/ Ls	Lc/ Ls	Lceph/ Ls	D/ Ls	Lp/ Lceph	LM/ Lceph	Lm/ Lceph
Divs. 3NO-hembras	1.5	9.6	2.9	6.6	8.9	2.7	4.0
Div. 3L-hembras	1.3	7.5	5.7	10.2	11.0	4.1	3.3
Div. 3M-hembras	1.2	6.2	5.2	11.8	7.3	5.2	4.0
Div. IIb-hembras	1.2	6.6	5.3	8.3	7.7	4.2	2.5
Divs. 3NO-machos	1.2	9.3	2.4	9.4	10.6	4.1	2.2
Div. 3L-machos	1.2	7.6	5.4	6.9	8.3	3.1	1.7
Div. 3M-machos	1.9	6.7	3.3	8.7	9.1	5.9	3.6
Div. IIb-machos	0.9	6.0	3.8	7.9	7.9	2.9	2.8
Total	1.7	8.8	7.0	12.6	11.7	6.3	4.9

La elevada variabilidad que muestran las medidas morfométricas se corrobora con los resultados del coeficiente de variación tanto intra-grupos como entre ellos. Comparando todos los grupos, a excepción de

la relación L_t y L_s con un coeficiente de variación bajo (1.7%), las demás muestran coeficientes desde un 5% en la relación de la L_m con L_{ceph} hasta el 13% en la relación D y L_s (Tabla V.2).

La propia variabilidad dentro de cada grupo en las relaciones morfométricas es considerable, y sin poder atribuirse a áreas concretas. En general, existe más variabilidad interna en las medidas de las hembras de la Div. 3L y de la Div. 3M, y de los machos de las Divs. 3NO, y en las relaciones D/L_s y L_p/L_{ceph} ; y fue más homogénea en todas las medidas en los individuos de la Div. Iib (Tabla V.2).

En las relaciones de regresión lineal entre L_t , L_{ceph} y L_M con otras medidas corporales se obtuvieron los parámetros de la ecuación que se indican en la Tabla V.3. Los valores subrayados son aquellos que motivaron los peores ajustes.

Tabla V.3 Relaciones morfométricas de la platija americana en las Divs. 3NO, 3L, 3M y Iib.
Regresión lineal: $y = ax + b$.

Área	Sexo	Rango de talla (L_t , mm)	L _t (x)		L _s (x)			L _{ceph} (x)				n°	R ²
			L _s	L _c	L _{ceph}	L _p	D	L _M	L _m				
Divs. 3NO	Machos	158-334	a	0.8242	0.51	0.1840	0.82	0.3463	0.5034	0.5813	13	0.93-0.998	
			b	-0.7145	-19.32	1.46	-6.69	0.5508	-0.4629	-0.0479			
	Hembras (1)	146-385	a	0.8128	0.4580	0.2080	0.6380	0.3296	0.4715	0.5424	9	0.95-0.998	
			b	1.3102	-10.3770	-0.7380	-2.9880	1.1455	1.3202	1.2798			
	Hembras (2)	146-589	a	0.8262	0.5260	0.1990	0.6260	0.3082	0.5151	0.5670	15	0.98-0.999	
			b	-1.6173	-23.16	1.1980	-2.6760	1.9979	-0.3969	0.1599			
Div. 3L	Machos	122-397	a	0.8295	0.4890	0.1770	0.7100	0.3445	0.4904	0.5704	9	0.97-0.999	
			b	-1.9080	-13.786	2.2870	-3.2920	0.1936	-0.0305	0.4637			
	Hembras (1)	140-389	a	0.8280	0.5130	0.1810	0.7150	0.2937	0.5084	0.6070	16	0.96-0.998	
			b	-1.0876	-19.283	3.0920	-7.0450	1.9228	-0.3975	-1.3455			
	Hembras (2)	140-534	a	0.8452	0.5460	0.1730	0.7740	0.2649	0.5096	0.5836	28	0.96-0.998	
			b	-5.5051	-27.237	4.7710	-9.7240	3.2341	-0.2929	-0.2091			
Div. 3M	Machos	324-454	a	0.7911	0.6156	0.1415	1.1715	<u>0.2233</u>	0.3819	0.4535	12	0.54-0.998	
			b	19.5420	-57.325	10.625	-26.69	<u>6.1621</u>	6.8879	8.9351			
	Hembras (1)	354-377	a	0.7809	<u>0.8005</u>	<u>0.0734</u>	<u>0.1066</u>	<u>0.8711</u>	<u>0.5716</u>	<u>0.6568</u>	5	0.010-0.994	
			b	16.683	<u>-105.909</u>	<u>35.154</u>	<u>27.824</u>	<u>-31.961</u>	<u>-4.306</u>	<u>-3.502</u>			
	Hembras (2)	354-544	a	0.8544	0.5834	0.1666	0.5736	<u>0.1911</u>	0.5414	0.6033	26	0.53-0.996	
			b	-7.6374	<u>-41.33</u>	5.8669	2.38	<u>7.3985</u>	-2.5113	-0.8031			
Div. Iib	Machos	190-335	a	0.8351	0.5090	0.1750	0.7130	0.3111	0.5646	0.5309	8	0.77-0.972	
			b	1.9902	-22.652	5.8630	-5.3330	1.9748	-0.7472	4.2114			
	Hembras (1)	123-389	a	0.8462	0.4820	0.2200	0.5340	0.2617	0.5493	0.6230	24	0.77-0.994	
			b	-0.2824	-16.68	-3.3490	-0.5630	4.8100	-0.0638	0.3714			
	Hembras (2)	123-444	a	0.8554	0.5110	0.1970	0.5490	0.2863	0.5953	0.6424	32	0.79-0.998	
			b	-3.0995	-24.407	2.5660	-1.2630	3.5231	-2.4192	-0.6245			

(1) Rango de tallas de hembras similar al rango medido en machos

(2) Rango de tallas total de hembras.

5.1.2 Principales resultados y conclusiones.

En el análisis de la biometría de la platija americana distribuida en el Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard destaca:

1. A la platija americana de Flemish Cap y Svalbard les corresponden los valores máximos o mínimos de las proporciones corporales, tales como L_s , L_c , L_{ceph} , L_p , D , L_M y L_m ; mientras que la distribuida en el sur y nordeste del Gran Banco muestra valores intermedios y próximos. Dichas medidas morfológicas resultaron significativamente diferentes entre áreas, pero no entre los individuos del Gran Banco. Sin embargo, la variabilidad de algunas medidas dentro de cada área es elevada.
2. De forma general, los individuos adultos en la distribución de Svalbard presentarían mayores longitudes estándar, de la cabeza y de ambas mandíbulas, que

les permitirían estar mejor capacitados para capturar presas grandes. En Flemish Cap tendrían el mayor ancho del cuerpo y la cabeza relativamente menor, presentando también una longitud estándar mayor que en el Gran Banco. Los individuos distribuidos en el nordeste del Gran Banco presentarían la mayor longitud de la aleta pectoral, junto a los de Flemish Cap, lo cual posiblemente los capacite para un mayor movimiento en la captura de las principales presas (lanzón, capelán o camarón boreal).

3. Relacionando estas medidas y estableciendo proporciones corporales hay diferencias entre sexos. Las hembras presentan mayores proporciones en aspectos como L_s , L_c , L_{ceph} y L_M , y los machos en L_p , D y L_m . Pero dichas relaciones cambian con la talla, normalmente incrementando excepto la L_{ceph} y D que tienden a disminuir. Las características morfológicas que presentan las hembras les permitirían adaptarse mejor fisiológicamente a las ingestas de mayor cantidad de alimento o presas de mayor tamaño, así como para el desarrollo gonadal con un mayor ancho y largo del cuerpo (L_c y L_s). En cambio los machos tienen la aleta pectoral ligeramente mayor que les daría una capacidad natatoria superior. Estas diferencias en los juveniles son mínimas y se ponen de manifiesto a partir de tallas adultas.

5.2 ESTADO DE CONDICIÓN DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO, FLEMISH CAP Y SVALBARD.

Los índices del estado de condición de los peces proporcionan una valoración del bienestar fisiológico (Blackwell *et al.*, 2000), dando una medida de las reservas energéticas (Costopoulos and Fonds, 1989) que, en determinadas circunstancias, permitiría explicar o predecir aspectos biológicos de las poblaciones, tales como, la intensidad alimenticia, la reproducción, la fecundidad, el crecimiento o la tasa de mortalidad (Lambert and Dutil, 1997); también pueden ser un medio indirecto de evaluar las relaciones ecológicas, en aspectos como las condiciones del hábitat, la disponibilidad de presas y los cambios estacionales (Murphy *et al.*, 1991).

Los efectos de una continuada condición deficitaria a lo largo de años sobre la situación actual de un stock fueron analizados en poblaciones del bacalao del noroeste Atlántico, observándose un aumento de la mortalidad natural y disminución de la inversión energética en reproducción que afectaría al potencial reproductor y al reclutamiento (Dutil and Lambert, 2000; Lambert and Dutil, 2000).

Como ya se comentó (*Parte I: 1.5*) y fue expuesto (*Parte III: 3.2*), la biomasa del stock de la platija americana del Gran Banco permanece muy por debajo de los niveles históricos, y sin buenos reclutamientos desde hace décadas (NAFO, 2008). Desde el año 1995 los índices estimados de biomasa y abundancia han mostrado una tendencia creciente (González-Troncoso *et al.*, 2009a; Román *et al.*, 2009). En cuanto al stock de Flemish Cap ha sufrido un fuerte declive desde 1988, con síntomas mínimos de recuperación en la actualidad (Alpoim and Ávila, 2008; NAFO, 2008; Casas and González-Troncoso, 2009). De la situación del stock del Mar de Barents (ICES, Divs. I, IIA y IIB) no se tienen datos precisos; sometido a grandes fluctuaciones durante los años 80, a mediados de los 90 se estimó una biomasa entre 150.10^3 y 200.10^3 t (Walsh, 1996a).

A continuación se analizan los cambios en el estado de condición en las poblaciones de la platija americana que componen los tres stocks mencionados (NAFO Divs. 3LNO y Div. 3M, e ICES en Div. IIB) en el periodo 1992 al 2007, y su posible repercusión en la situación actual de las poblaciones. En el análisis se tuvo en cuenta la relación con variables como el sexo y la talla; así como la interrelación con las pautas estacionales alimenticias y de reproducción.

El análisis fue hecho a través de los datos de los muestreos biológicos obtenidos en las campañas científicas y comerciales desarrolladas en las áreas de estudio en el periodo 1992-2007 (*Parte II: Tablas II.1 y II.2*), incluyendo 40 962 individuos (*Parte II: 2.9.1, Tablas II.21 y II.22*). Los aspectos de material y métodos del protocolo de muestreo están indicados en *Parte II: 2.3.2.2* y, aquellos específicos para este análisis aparecen detallados en *Parte II: 2.9*. Previamente, fue realizado un estudio sobre este aspecto biológico abarcando el periodo 1992 a 2003 (González *et al.*, 2006a), la presente actualización permite ver si se mantienen las tendencias observadas anteriormente.

5.2.1 Diferencias geográficas, ontogénicas y entre sexos del estado de condición, y variaciones estacionales.

Los valores medios del Factor de Condición Relativo (K_r) del conjunto de los individuos analizados mostraron diferencias significativas con respecto a las cinco variables

contempladas: área, año, estación, talla y sexo (Tabla V.4 A; test GLM, Parte II: 2.13.4). Los individuos de platija americana de Flemish Cap (Div. 3M) en verano e invierno tienen una condición ligeramente superior que en las otras áreas y menor variación entre ambas estaciones, con un valor promedio durante el verano de 1.03 y 0.97 en hembras y machos respectivamente, y en invierno de 1.07 y 1.39 también en hembras y machos respectivamente.

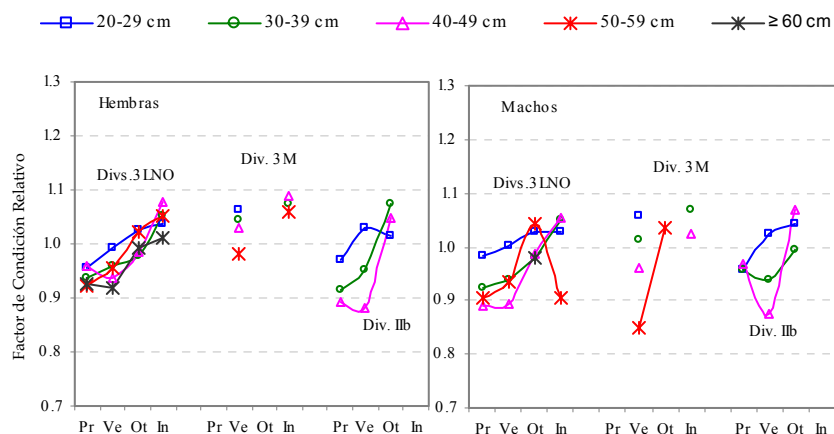


Figura V.1 Variación estacional del estado de condición en la platija americana, en hembras y machos. Stocks del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard. Parámetros *a* y *b* calculados para el conjunto de los individuos (Parte II: 2.9.3, Tabla II.23).

Las poblaciones del Gran Banco y de Svalbard acusan un notable cambio estacional, mayor en la primera, alcanzando valores máximos que no obtienen los individuos de Svalbard. El valor medio de la condición en las hembras del Gran Banco osciló entre 0.94 y 0.95 de primavera y verano a 1.05 en invierno, y en los machos fue de 0.93-0.94 a 1.01 en las mismas estaciones. Estos valores

Tabla V.4 Test GLM de los efectos de cinco variables (área, año, estación, talla y sexo) sobre el estado de condición en la platija americana.

A.- Condición de los individuos de las tres áreas							
Variable	F	Sig.		Variable	F	Sig.	
Área	65.25	p≤0.0001	s	Área * Año * Talla * Sexo	2.05	p≤0.01	s
Año	7.37	p≤0.0001	s	Área * Año * Estación * Talla	5.29	p≤0.001	s
Estación	52.25	p≤0.0001	s	Año * Estación * Talla * Sexo	2.20	p≤0.001	s
Talla	17.79	p≤0.0001	s	Área * Año * Estación * Sexo	1.47	p>0.05	ns
Sexo	4.95	p≤0.01	s	Área * Estación * Talla * Sexo	1.51	p>0.05	ns
B.- Condición de los machos de las tres áreas			C.- Condición de las hembras de las tres áreas				
Variable	F	Sig.	Variable	F	Sig.		
Área	61.09	p≤0.0001	Área	11.25	p≤0.0001		
Año	3.05	p≤0.0001	Año	10.28	p≤0.0001		
Estación	21.09	p≤0.0001	Estación	33.18	p≤0.0001		
Talla	14.39	p≤0.0001	Talla	7.88	p≤0.0001		
Área * Año * Talla	3.08	p≤0.0001	Área * Año * Estación * Talla	6.91	p≤0.0001		
Año * Estación * Talla	6.34	p≤0.0001					
Área * Estación * Talla	15.79	p≤0.0001					
Área * Año * Estación * Talla	0.72	p>0.05					
D.- Condición de los individuos del Gran Banco (Divs. 3LNO)							
Variable	F	Sig.	Variable	F	Sig.		
División	6.36	p≤0.005	División * Año * Talla* Sexo	0.72	p>0.05		
Año	2.08	p≤0.05	División * Estac. * Talla* Sexo	1.09	p>0.05		
Estación	8.31	p≤0.0001	Áño * Estación * Talla* Sexo	1.18	p>0.05		
Talla	12.79	p≤0.0001					
Sexo	6.50	p≤0.005					
E.- Condición de los individuos de Flemish Cap (Div. 3M)			F.- Condición de los individuos de Svalbard (Div. IIb)				
Variable	F	Sig.	Variable	F	Sig.		
Año	11.18	p≤0.0001	Año	7.71	p≤0.0001		
Estación	70.84	p≤0.0001	Estación	20.02	p≤0.0001		
Talla	27.33	p≤0.0001	Talla	3.24	p<0.05		
Sexo	9.83	p≤0.0001	Sexo	1.15	p>0.05		
			Año * Talla * Sexo	2.75	p≤0.005		
Año * Talla* Sexo	1.67	p≤0.05	Áño * Estación * Talla* Sexo	2.64	p>0.05		

en las hembras de platija de Svalbard oscilaron entre 0.93 y 0.95 en primavera y verano hasta 1.05 en invierno, y en los machos de 0.96 y 0.95 a 1.04, también en las mismas estaciones (Figura V.1).

Los individuos al crecer tienden a perder condición y acusan mayor variación estacional, pero en todos los casos pasan por un mínimo en verano, excepto los <30 cm (Figura V.1). Los que presentan el mínimo estival serían los adultos tras la puesta. Burton y Maddock (1995)

describieron para esta especie un umbral de riesgo en el estado de condición durante la pre o postpuesta, por debajo del cual anularía el ciclo reproductivo del año siguiente. La posterior recuperación de la condición fisiológica se produce a partir de otoño, como indicaron otros estudios (Bagenal, 1957; MacKinnon, 1972, Maddock and Burton, 1999).

Machos y hembras presentan el mismo patrón estacional de cambios en la condición, pero tanto los máximos como los mínimos son más acusados en las hembras. En los machos, este índice fue significativamente diferente entre las tres áreas, así como con respecto al año, estación y talla (Tabla V.4 B). Igual resultado mostraron las hembras, pero en éstas, además, las interacciones de las cuatro variables tratadas también fueron significativas (Tabla V.4 C).

El estado de condición depende de la tasa de ingestión alimenticia, la cual varía con la talla de los individuos (*Parte IV: 4.5.2*) y estacionalmente (*Parte IV: 4.1*). En la platija americana la mayor intensidad alimenticia suele producirse a partir de la primavera y se prolonga durante el verano e incluso hasta otoño. Durante este periodo deben recuperarse somáticamente y almacenar reservas para cubrir las necesidades energéticas, cuyos mayores gastos son ocasionados por el crecimiento y la reproducción, y así enfrentarse al periodo invernal de reducción de la alimentación. En algunas especies como la solla (*Pleuronectes platessa*) y la platija americana se observó un periodo de “ayuno” o de mínima alimentación durante el invierno (Basimi and Grove, 1985; Zamarro, 1992a; González *et al.*, 2006a), que les ocasionaría una baja condición durante esta estación, aspecto no tan extremo como muestran los resultados del presente estudio (Figura V.1), aunque en los valores de K_r expuestos durante el invierno influye el peso de las gónadas, en pleno proceso de desarrollo vitelogénico.

Unas adecuadas condiciones de temperatura y de dieta parecen llevar a un buen estado de condición con un efecto directo en el crecimiento, como se observó en el bacalao distribuido en el Banco de Faroe con unas características hidrográficas, de alimentación y de aislamiento especiales con relación a otras distribuciones de esa especie (Magnussen, 2007). Esta misma situación podría darse en la platija americana de Flemish Cap, e incluso, tal como señalaron Fonseca y Cabral (2007), la relación entre la condición y el crecimiento, principalmente en la etapa juvenil, podría servir para caracterizar un patrón de discriminación de las especies atendiendo al hábitat, distribución latitudinal y estrategia vital, patrón que respondería de la biología y ecología de las mismas.

5.2.2 Cambios temporales de la condición.

En el stock del Gran Banco, los valores medios del K_r fueron significativamente diferentes con relación a las variables sexo, año, estación y talla, siéndolo también entre los individuos de las tres divisiones de NAFO que integran el stock (Divs. 3L, 3N, 3O), pero no hubo diferencias significativas entre la mayoría de sus interacciones (Tabla V.4 D).

A lo largo de la serie temporal estudiada hubo oscilaciones del estado de condición que, aún afectando ligeramente diferente a cada grupo de tallas, en general, incrementó en 1999-2000 seguido de una disminución hasta el 2002-2003 y, a partir de ahí, de nuevo comenzó una tendencia creciente, reflejando una situación bastante paralela a la evolución de la biomasa estimada (*Parte III: Figura III.8*).

En todas las estaciones, las hembras mostraron mejor condición que los machos. En ambos sexos la recuperación durante otoño-invierno es superior en los individuos de mayor talla; por el contrario, los individuos <30 cm prácticamente no evidencian el ciclo estacional y las variaciones estarían más relacionadas con la condición corporal, tal como señaló MacKinnon (1972), pero mostrando mayor variación inter-anual (Figura V.2).

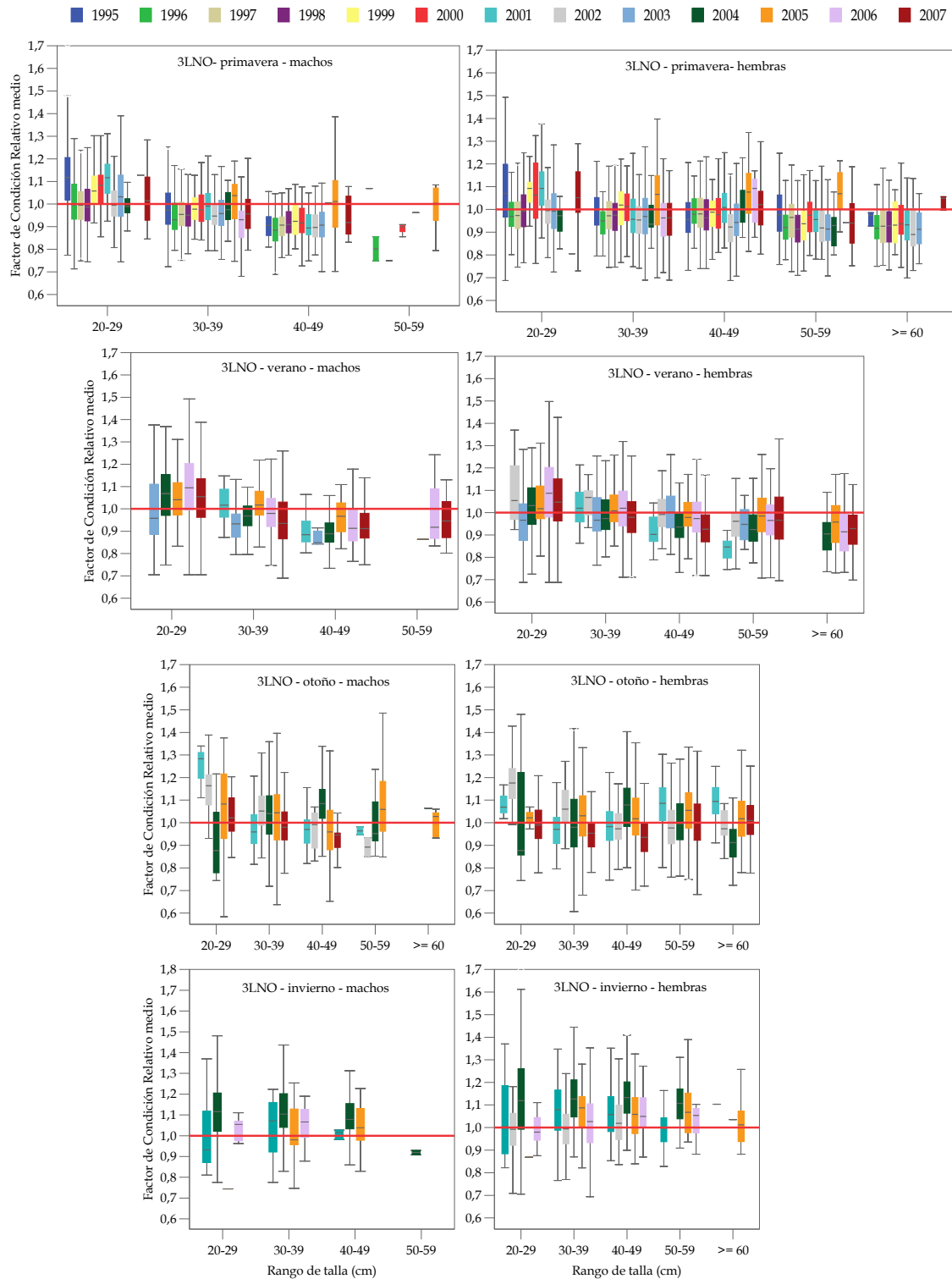


Figura V.2 Evolución anual y estacional del estado de condición en hembras y machos de platija americana por rango de talla en el Gran Banco (stock Divs. 3LNO). Periodo 1995-2007. Gráfica de cajas mostrando la mediana, caja con la amplitud intercuartil (percentil de 75 y de 25) y barra hasta 1.5 de la amplitud intercuartil. Parámetros *a* y *b* calculados para esta área (Parte II: Tabla II.23).

A pesar de la gestión conjunta de las Divs. 3LNO, en este stock se manifiestan diferencias poblacionales, incluso en la pauta estacional. La condición más baja corresponde a los individuos distribuidos en la Div. 3O (Tabla V.5), lo cual se contradice con el elevado crecimiento observado en la platija americana de esta zona del suroeste del Gran Banco (Pitt,

1967a). El mejor estado de condición con menor variación estacional aparece en los individuos de la Div. 3L, como también indicó Morgan (2003a). En las tres zonas, en general,

Tabla V.5 K_r medio estacional por grupo de talla en machos y hembras de la platija americana de las tres divisiones del stock de 3LNO.

División del stock 3LNO	Rango de talla (cm)								
	20-29	30-39	40-49	50-59	≥ 60				
Div. 3L Hembras	Primavera	0.881	0.05	0.973	0.10	1.002	0.10	0.978	0.06
	Verano	0.953	0.15	0.994	0.10	1.043	0.11	1.003	0.09
	Invierno	0.986	0.16	1.088	0.13	1.122	0.10	1.052	0.08
Machos	Primavera	0.984	0.06	0.963	0.07	0.965	0.10		
	Verano	0.974	0.17	0.942	0.08	0.902	0.04		
	Invierno	0.990	0.17	1.039	0.15				
Div. 3N Hembras	Primavera	0.994	0.13	0.994	0.10	1.016	0.10	0.999	0.10
	Verano	1.137	0.17	1.042	0.09	0.964	0.09	0.888	0.06
	Otoño	1.152	0.10	1.036	0.10	1.026	0.10	1.097	0.13
Invierno	1.254	0.10	1.108	0.02	1.054	0.11	1.066	0.10	
Machos	Primavera	1.022	0.13	0.974	0.09	0.940	0.08	0.947	0.10
	Verano	1.107	0.37	1.015	0.08	0.916	0.09		
	Otoño	1.136	0.11	1.038	0.10	0.996	0.08	0.982	0.06
Invierno			1.080	0.04	1.040	0.07			
Div. 3O Hembras	Primavera	0.970	0.13	0.954	0.09	0.968	0.10	0.972	0.10
	Verano	1.081	0.16	1.067	0.07	1.037	0.09	1.006	0.08
Machos	Primavera	0.997	0.13	0.955	0.09	0.919	0.05	0.795	

los machos presentan los valores mínimos de K_r en primavera, al igual que las hembras de las Divs. 3L y 3O, y las de 30-39 cm de la Div. 3N. El resto de las hembras adultas de la Div. 3N alcanzan los mínimos durante el verano y sufren un marcado cambio estacional a lo largo del año (Tabla V.5). Estas diferencias estacionales serían reflejo de la diferente pauta y estacionalidad de la puesta en toda el área.

En el stock de Flemish Cap durante el verano, este índice mostró diferencias significativas con relación al sexo, la talla y el

año, así como a las interacciones de los tres factores (Tabla V.4 E). En general, las hembras presentan valores superiores a los machos y ambos están en mejor condición que los individuos de las Divs. 3LNO (Figura V.3).

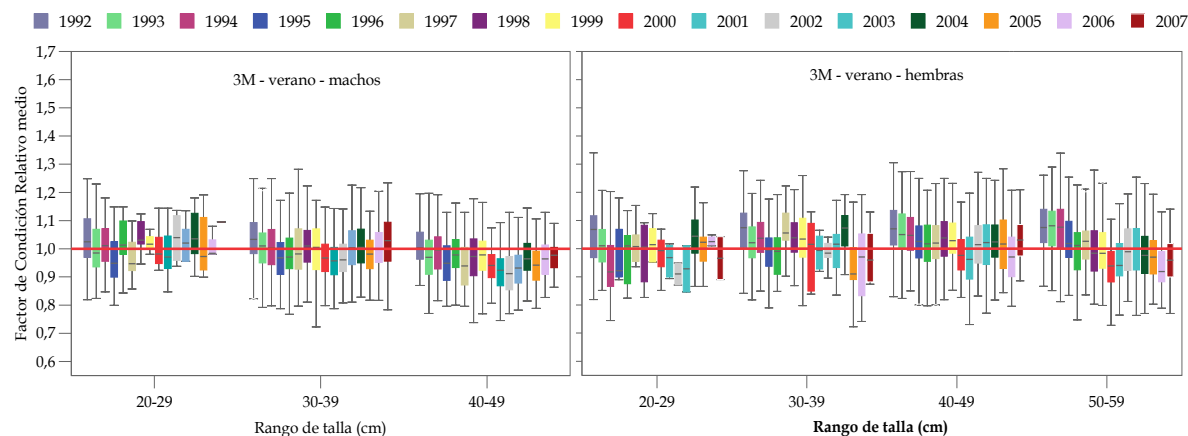


Figura V.3 Evolución anual del estado de condición en hembras y machos de platija americana por rango de talla durante el verano en el stock Div. 3M (Flemish Cap) en el periodo 1992-2007. Aclaración del tipo de gráfica en Figura V.2. Parámetros a y b calculados para esta área (Parte II: Tabla II.23).

Las variaciones inter-anales son menos marcadas que en el Gran Banco, pero se observa una tendencia negativa, más acusada entre 1999 y 2003, con una recuperación posterior, hasta que de nuevo tendió a disminuir en los años 2006-2007, afectando en mayor medida a los individuos ≥ 40 cm y principalmente a los machos. Las mayores oscilaciones inter-anales se observan en los individuos < 30 cm, como sucedía en el stock 3LNO, aunque con menor diferencia entre las tallas (Figura V.3).

En el área de Svalbard, los valores de la condición fueron significativamente diferentes con relación al año, la estación y la talla, pero no al sexo ni a casi ninguna de las interacciones entre las variables (Tabla V.4 F). El estado de condición mejora de verano a otoño en ambos sexos, destacando en las hembras ≥ 30 cm, mientras que los individuos < 30 cm no se ven tan

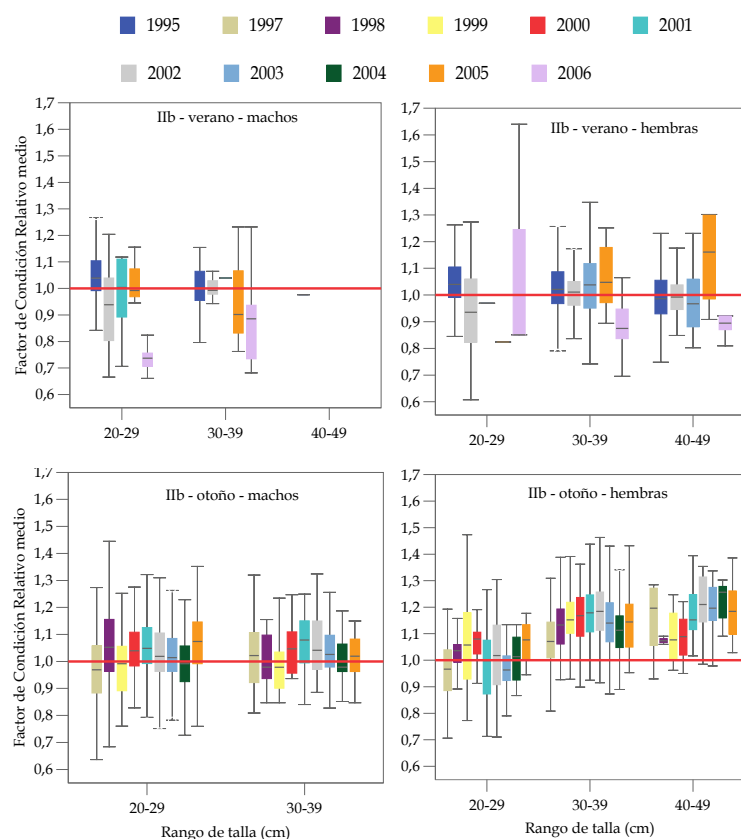


Figura V.4 Evolución estacional y anual del estado de condición de hembras y machos de platija americana por rango de talla en el área de Svalbard (Div. IIb), periodo 1995-2005. Aclaración del tipo de gráfica en Figura V.2. Parámetros a y b calculados para esta área (Parte II: Tabla II.23).

alimentación y reproducción, y corresponderse con el estado general de la población. En la platija americana vemos diferencias geográficas claras de condición, no sólo en áreas de distribución alejadas como el oeste y este Atlántico, sino que también afectan a zonas más próximas, como sucede dentro del Gran Banco o entre el nordeste de esta zona y Flemish Cap. Los resultados en este estudio abarcando hasta el año 2007, constatan continuidad de los obtenidos para el periodo 1992-2003 (González *et al.*, 2006a), y afines con los mostrados por Morgan (2003a) para el área 3LNO.

La reproducción marca una nueva fase ontogénica en los individuos, caracterizada por nuevas necesidades y un nuevo reparto energético. Al analizar el estado de condición de las poblaciones podemos considerar dos grupos diferenciados: los menores y los mayores de la talla de primera maduración. Estos dos grupos corresponderían a dos fases del ciclo vital; el primer período con importante crecimiento somático y escasas reservas, en el cual la energía sería usada en el crecimiento; y el segundo período con una baja tasa de crecimiento, la energía sería utilizada mayoritariamente en las funciones reproductoras. Así, el hipotético mecanismo de la distribución de energía de Rijnsdorp (1990) a lo largo del año podría extrapolarse al ciclo vital de la población donde el valor del índice de condición representaría el umbral de la distribución energética. Sería esperable que los primeros presentaran valores de K_r bajos y poca variabilidad estacional, mientras los segundos presentarían valores altos con fluctuaciones estacionales.

afectados por la estacionalidad. Las hembras presentan valores superiores a los machos, y las oscilaciones inter-anales no afectaron de forma uniforme a ambos, ni a los distintos rangos de talla (Figura V.4). En este caso estamos tratando individuos que habitan en condiciones ambientales totalmente distintas, la muestra de verano procede de hábitats siempre inferiores a 500 m frente a la de otoño correspondiente a la distribución superior a los 500 m (Parte II: Tablas II.1 y II.2); por lo tanto es difícil saber si las diferencias se deben a la influencia de las variables analizadas, o bien se trata de individuos sometidos permanentemente a condiciones diferentes.

Considerando el estado de condición como una medida del “bienestar” de los individuos, sus cambios a lo largo del año deberían responder principalmente a las pautas de

Los resultados obtenidos en parte son acordes con este planteamiento. Efectivamente los individuos menores de 30 cm están menos afectados por la estacionalidad y lo contrario les sucede a los de tallas mayores. Sin embargo, independientemente del área geográfica, la condición media de los individuos disminuyó con la talla, aunque en determinadas estaciones sus valores sean elevados, contradiciendo esa idea inicial planteada, donde los individuos adultos presumiblemente tendrían siempre mejor condición aunque sensible a la estacionalidad. De la misma forma, los individuos menores de 30 cm (en su mayoría no habrían alcanzado la primera maduración; *Parte VI: 6.3*) presentan una condición superior a la esperada y más sujeta a variación inter-anual de lo planteado inicialmente. Esto indica el diferente reparto energético que se produce entre ambas fases de la vida de la platija americana, favoreciendo inicialmente el crecimiento y después atendiendo también a la reproducción en detrimento del crecimiento y de la condición somática con unos requerimientos energéticos elevados que la hace más vulnerable a condiciones adversas.

5.2.3 Relación condición-biomasa.

Para ver la posible influencia del estado de condición con el nivel de biomasa actual de estas poblaciones, se contrasta el valor de la biomasa estimada en las campañas científicas (*Parte II: Tabla II.2*) con los valores medios de K_r correspondientes a los mismos años y estación.

En el sur del Gran Banco (Divs. 3NO) durante la primavera-verano en el periodo 1995-2007, los valores de K_r mostraron oscilaciones pero dentro de una tendencia general estable que se corresponde con la biomasa estimada (Figura V.5), a pesar de no darse una correlación significativa (contraste bilateral del coeficiente de correlación de Pearson $r = 0.254$; $p > 0.05$; *Parte II: 2.13.2*). Esta falta de correlación, en este caso con la abundancia, también fue reportada por Morgan (2003a).

Una posible causa podría ser la ligera reacción contraria aparente a partir del 2005, coincidiendo con el destacable incremento de biomasa y el proceso de concentración (*Parte III: 3.2*). Esta situación podría aumentar la competencia y llevar a la caída de la condición. También podría relacionarse con la composición de tallas de la población; la fracción juvenil en esta área representa aproximadamente 3/4 del total, incrementándose a partir del año 2005 la presencia de individuos adultos (*Parte III: 3.4*). El hecho de aumentar la fracción adulta podría ocasionar una pérdida de condición en el conjunto de la población, pues como se mostró, la condición disminuye con la talla.

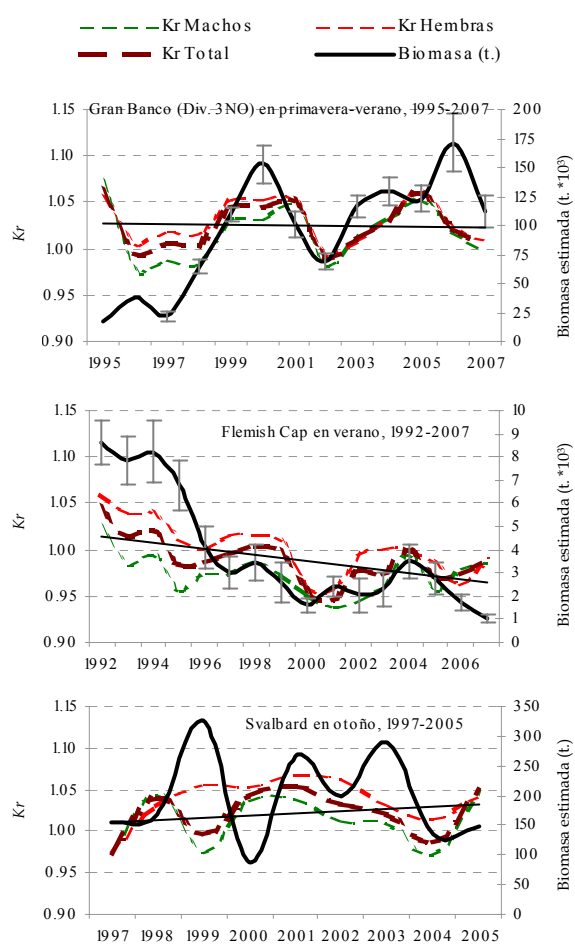


Fig. V.5 K_r medio y biomasa estimada de platija americana. Parámetros a y b calculados para el área y periodo de las campañas (*Parte II: Tabla II.23*).

En Flemish Cap, durante el verano a lo largo del período 1992-2007, los individuos fueron perdiendo condición de forma ostensible, en paralelo al declive de la biomasa (Figura V.5), con una significativa correlación positiva entre ambos índices ($r = 0.786$; $p \leq 0.01$). A partir de 1996, coincidiendo con la mayor caída de biomasa, la platija en esta zona restringió su área de distribución batimétrica (*Parte III: 3.2*), pero no es probable que ocasionara repercusiones en la población por competencia alimenticia; sin embargo, sí que a partir de ahí la proporción de juveniles es casi inexistente, se trata de una población constituida mayoritariamente por adultos y, sólo en los últimos años aparece una fracción mínima de juveniles (*Parte III: 3.4*). Por lo tanto, la condición general de la población volvería a manifestar la composición de la estructura de tallas.

En Svalbard, por el contrario, la condición durante otoño en el periodo 1997-2005, a pesar de las oscilaciones tuvo una tendencia ligeramente creciente, pero su relación con la biomasa no es tan evidente (Figura V.5), presentando tendencias opuestas sobre todo hasta el año 2001, con una correlación negativa no significativa ($r = -0.052$; $p > 0.05$).

Contradictoriamente, los individuos de Flemish Cap con mejor estado de condición, al menos en verano e invierno, constituyen una población en prolongado declive; por el contrario, el stock del Gran Banco, en la presente década, está mostrando una situación poblacional estable y de recuperación, a pesar de estar compuesto por individuos con una condición inferior. Podríamos estar ante respuestas diferentes de las poblaciones a situaciones de densodependencia; así, la más reducida población de la Div. 3L podría ser un ejemplo de ausencia de respuesta de recuperación poblacional, al no haber sufrido una caída tan drástica de biomasa; se trataría de una población joven que no manifiesta pérdida gradual de condición con la talla (Tabla V.5), favorecida por una mejor alimentación (*Parte IV: 4.2*) y sometida a menor competencia. Aún así, la condición parece más dependiente de la estructura de tallas de la población, que de la biomasa en sí. Este hecho en Flemish Cap, unido a la pérdida de condición en los adultos a lo largo de estos años podría ser sintomático de una alimentación deficitaria para el elevado coste en el mantenimiento de las funciones vitales de crecimiento y reproducción. Estamos ante situaciones poblacionales muy diferentes, que en el caso de estas dos últimas apoyarían la ausencia de intercambio entre las poblaciones de Divs. 3L y 3M en la zona del nordeste del Gran Banco, como indicó el estudio de Morgan y Bowering (2004) basándose en otros aspectos biológicos.

5.2.4 Relación de la condición con el ritmo alimenticio y la pauta reproductiva.

La evolución anual de la condición en los individuos adultos daría una visión del patrón de obtención y uso de la energía a lo largo del año (MacKinnon, 1972; Rijnsdorp *et al.*, 1983; Maddock and Burton, 1999), el cual debería mostrar una "sincronía" con el periodo alimenticio y el reproductivo.

Tanto en los machos como en las hembras de la Div. 3L, la tendencia del porcentaje de individuos en pre-puesta/puesta es inversa a la condición (K_r) y a la intensidad de alimentación (FI ; *Parte II: 2.7.1*). A su vez, estos dos últimos índices aumentan de forma simultánea hasta octubre; después, en las hembras, la alimentación disminuye considerablemente y la condición se incrementa paralelamente al desarrollo gonadal (en vitelogénesis avanzada), no así en los machos, que parecen retrasar hasta diciembre el inicio del desarrollo de la gónada. Condición y alimentación disminuyen en mayo-junio a la vez que aparece el máximo de hembras en puesta y, ya en julio-agosto el porcentaje de puesta es mínimo produciéndose un notable aumento de FI acompañado del K_r (Tabla V.6).

Tabla V.6 Relación entre el estado de condición, el desarrollo gonadal y la puesta y, la intensidad de alimentación en la platija americana adulta a lo largo del año.

Mes	Hembras ⁽¹⁾								
	Div. 3L			Divs. 3NO			Div. IIb		
	Kr	% puesta ⁽³⁾	% FI	Kr	% puesta ⁽³⁾	% FI	Kr	% puesta ⁽³⁾	% FI
Enero	1.04		4						
Febr.	1.06		11						
Marzo	0.97		1						
Abril	1.06	61	18	0.98	53	58			
Mayo	1.00	75	7	0.96	56	50	1.00	85	26
Junio	1.00	100	17	0.96	41	64	1.02	66	26
Julio	1.02	5	85	0.91	6	36	1.02	35	23
Agosto	1.07	14	91	0.99	23	60	1.01		
Sept.				1.03	6	69			
Oct.	0.98		51	1.00	8	59	1.14	8	6
Nov.	1.14	60	17	1.01	16	70	1.15		4
Dic.	1.33	65	15	1.1	37	39			
Machos ⁽²⁾									
Enero	0.95	27							
Febr.	1.05	23	18						
Marzo	0.92	35							
Abril	0.99	25	7	0.98	83	14			
Mayo	0.98	56	11	1.00	43	32	0.99	48	26
Junio	0.97	51	25	1.01	8	59	1.01	39	19
Julio	1.07	6	77	0.88			1.02	58	23
Agosto	1.10	5	79	0.95		20	0.91	14	
Sept.				1.07	16	19			
Oct.	0.95	88	38	1.01	18	32	1.03	11	5
Nov.	1.12	10	22	0.97	21	43	1.03		3
Dic.	1.11	44	14	1.09	45	22			

(1) Considerando sólo hembras adultas (*Parte VI: 6.3*): ≥ 32 cm en Divs. 3NO y 3L y ≥ 25 cm en Div. IIb.

(2) Considerando sólo machos ≥ 20 y ≥ 25 cm en el nordeste y noroeste Atlántico respectivamente.

(3) En hembras corresponde con el % en pre o puesta, considerando presencia de ovocitos desde vitelogénesis avanzada hasta con folículos post-ovulatorios mediante observación histológica (*Parte II: 2.11.3*); en machos es el % en puesta mediante observación macroscópica.

En ambos sexos en las Divs. 3NO, la pauta general es la misma, pero el proceso parece más complejo y la estacionalidad varía un poco. Las tendencias de la pre-puesta/puesta, K_r y FI son las mismas desde el verano hasta diciembre. Este proceso al final de año, que se repite en ambas áreas es habitual en la ecología de esta especie (Maddock and Burton, 1999). Las diferencias respecto de la Div. 3L se producen en verano, con las hembras en el máximo de puesta en mayo acompañado de la caída de K_r y FI , pero en julio se vuelve a producir otro mínimo de los tres valores a la vez; y en los machos aparece un máximo de puesta en abril disminuyendo hasta llegar a ser mínima en junio, a la vez que FI incrementa notablemente y K_r apenas varía (Tabla V.6).

En las hembras de Svalbard, el máximo y mínimo en puesta sería desde mayo hasta julio respectivamente, pero K_r y FI varían muy poco en esos meses y son ligeramente opuestos, sin verse demasiado afectados por el proceso de pre-puesta/puesta. En los machos sucede algo parecido, salvo que el máximo de puesta aparece en julio (Tabla V.6).

Controlando el efecto de la variable “mes” en ambas zonas del Gran Banco hubo una correlación negativa (*Parte II: 2.13.2*) entre el proceso de maduración gonadal-puesta y la intensidad alimenticia, y positiva entre la condición y la alimentación. La correlación entre estos dos últimos índices en las hembras de la Div. IIb también fue negativa. Por lo tanto, la alimentación disminuye tanto durante la puesta como en el invierno con el desarrollo vitelogénico en marcha. La recuperación de la condición en los individuos se da a expensas del restablecimiento de una alimentación adecuada desde finales de primavera a principios de otoño. En Svalbard, dado que este periodo podría ser más corto, para recuperarse precisarían de una dieta muy energética.

Las diferencias en el Gran Banco aparecen en la correlación entre la condición y el desarrollo gonadal, positivo en las hembras de Divs. 3NO y negativo en la Div. 3L. Ello podría ser indicativo de un patrón de puesta diferente, prolongada e intermitente con recuperación intermedia en las primeras, y lo contrario en las hembras distribuidas en la Div. 3L.

Hay que tener presente también que, desde finales de verano hasta el otoño, se produce un periodo de crecimiento, indicado con la aparición de la zona opaca en el borde de los otolitos (Yanulov, 1962; Pitt, 1967a), lo cual desviaría más energía hacia el crecimiento, coincidiendo con el “reposo” gonadal y la recuperación somática. Luego, para sostener el ritmo de desarrollo reproductivo a pesar de la baja alimentación, esta especie y otras recurren

a las reservas somáticas del músculo blanco, ocasionándole un incremento en el contenido de agua de diciembre a julio, reflejo del uso de la proteína muscular en el proceso de vitelogénesis (Pitt, 1966; Rijnsdorp *et al.*, 1983; Maddock and Burton, 1999), lo que supone el deterioro de la condición desde diciembre hasta la primavera.

5.2.5 Principales resultados y conclusiones.

En el análisis del estado de condición de las poblaciones de la platija americana del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard destaca:

1. La platija americana presenta diferencias geográficas en el estado de condición entre las tres áreas de estudio.

La pauta estacional responde al mismo patrón para ambos sexos; pero, en individuos de igual talla, las hembras presentan mejor condición que los machos y también mayor variación estacional. La condición incrementa desde finales del verano hasta el invierno, y alcanza valores mínimos durante el final de la primavera y el verano. El proceso es más acusado al incrementar la talla; estos individuos presentan menor condición y mayor variación estacional.

Hay diferente pauta estacional entre individuos menores y mayores de 30 cm. En los primeros se produce menor variación estacional y mayor inter-anual, respondiendo a un reparto energético diferente en ambas fracciones de la población.

2. La platija americana distribuida en el Gran Banco (Divs. 3NO y 3L) muestra mayor variación estacional y es la que alcanza valores más bajos durante el verano, con una importante pérdida de condición somática. Mientras que la distribuida en Flemish Cap, respecto otras áreas, tiene valores ligeramente mejores de su condición durante el verano y el invierno, por lo que parece que no llega a perder tanta, o bien el momento más bajo puede ser anterior, en primavera.
3. Hay diferencias entre los individuos que componen el stock 3LNO. Presentan mejor condición en el nordeste del banco (Div. 3L), superando incluso a los de Flemish Cap. Y la más baja y con poca variación estacional la mostraron los individuos distribuidos al suroeste (Div. 3O).
4. A lo largo del periodo estudiado hubo bastante oscilación de la condición poblacional, sobre todo en el Gran Banco, aunque, en conjunto, en esta área se mantuvo relativamente estable, y en Svalbard incluso con una tendencia ligeramente ascendente; mientras que en Flemish Cap, al menos durante el verano, mostró una tendencia negativa.

Los cambios temporales de la condición en las poblaciones del Gran Banco y de Flemish Cap se corresponden con la evolución de la biomasa en esos stocks. En Flemish Cap, estando la población constituida por individuos con un estado de condición relativamente mejor, es la que muestra menos síntomas de recuperación. La variación temporal, aún correspondiéndose con la biomasa, podría estar más relacionada con la estructura de tallas de la población, que con la biomasa en sí.

5. La relación del estado de condición con la pauta reproductiva y el ritmo alimentario anual resultó evidente.

En el ciclo biológico anual de las hembras adultas en el Gran Banco se produce una correlación positiva entre la condición y la intensidad de alimentación; y ésta última disminuye tanto durante la pre-puesta y puesta, como durante el desarrollo vitelogénico que se lleva a cabo a lo largo del invierno. Las diferencias dentro de este stock se aprecian en la distinta correlación entre la condición y el avance del desarrollo gonadal, más indicativo de diferencias en la pauta reproductora, que de una simple diferencia estacional. En el nordeste, la pérdida de condición durante la puesta se localiza a finales de la primavera y principios de verano, mientras que en el sur del banco se prolonga con pequeñas subidas y bajadas a lo largo del verano; por lo tanto en el nordeste sería más adelantada o de menor duración.

En las hembras de Svalbard la correlación entre la condición y la intensidad de alimentación es negativa, lo cual posiblemente les obligue a hacer acopio de grandes reservas energéticas en un corto periodo del año.

5.3 EL CRECIMIENTO DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL SUR DEL GRAN BANCO Y FLEMISH CAP.

El crecimiento individual de los peces es el resultado neto de dos procesos metabólicos opuestos: anabolismo y catabolismo (von Bertalanffy, 1938). Fisiológicamente, el crecimiento somático potencial resulta del balance energético de obtención y gasto tras la alimentación. En la obtención influyen aspectos como las características fisiológicas digestivas, la cantidad y calidad del alimento, los cambios ontogénicos, las características genéticas, factores ambientales, etc. (Wootton, 1998). Y en los gastos, en base a los modelos bioenergéticos, operan los procesos de: excreción, metabolismo, locomoción, reproducción y crecimiento somático. Tras cubrir las necesidades vitales, la energía restante o excedente energético será canalizado hacia el tejido somático para el crecimiento y la condición, y hacia el reproductivo (Ware, 1980; Persson and De Ross, 2006).

González-Troncoso y Paz (2008) reportaron diferencias en el crecimiento de las poblaciones de la platija americana distribuidas en el sur del Gran Banco y en Flemish Cap, comportamiento observado en estudios previos (Yanulov, 1962; Pitt, 1967a). González *et al.* (2008) mostraron la presencia de cambios ontogénicos en las pautas alimenticias de los individuos de ambas poblaciones que podrían influir en esas diferencias de crecimiento, junto a otras causas, entre ellas la temperatura (Pitt, 1967a).

El estudio de González-Troncoso y Paz (2008) abarcó el periodo comprendido desde mediados de los años 90 hasta el año 2006, incluyendo el análisis de las cohortes de 1985 a la del 2002. A continuación se presenta una revisión y continuación del citado trabajo, utilizando datos de distribución de tallas, muestreos biológicos y lectura de otolitos de ambas áreas del periodo 1995 al 2008, así como un análisis de las cohortes de 1981 hasta la del 2004. Los aspectos de material y métodos del protocolo de muestreo están indicados en *Parte II: 2.3* y, aquellos concretos para este estudio aparecen detallados en *Parte II: 2.10*. Este análisis incluye la lectura de 13 734 otolitos (*Parte II: 2.10.2, Tabla II.24*) y, el modelado del crecimiento fue hecho mediante el modelo de von Bertalanffy (*Parte II. 2.10.3*).

Se incluye también la comparación con el crecimiento que muestra la platija americana distribuida en el nordeste del Gran Banco (Div. 3L) y en Svalbard, utilizando parámetros obtenidos en la bibliografía.

5.3.1 Relación talla-peso.

Como la mayoría de los peces, la platija americana presenta crecimiento alométrico. La relación calculada entre el peso del cuerpo y la longitud total fue hecha separadamente para ambos sexos y áreas geográficas. Observamos el habitual mayor crecimiento de las hembras en esta especie (mayor pendiente), diferencia que aumenta con la talla; aunque en los individuos de Flemish Cap la diferencia entre ambos es menor, e incluso no todos los años fue superior en las hembras (Tabla V.7).

Comparando el mismo sexo de ambas áreas, en las hembras la pendiente es superior en las distribuidas en el Gran Banco, al contrario que en los machos (Tabla V.7). En estas diferencias debemos tener en cuenta que fueron utilizados los individuos muestreados en el periodo estacional de realización de las campañas (*Parte II: Tabla II.2*), con una situación fisiológica algo diferente: en primavera-verano durante la puesta en el sur del Gran Banco y en verano ya finalizada la puesta en Flemish Cap. Al utilizar el peso vivo entero, la relación

talla-peso refleja el estado de condición fisiológica y el peso gonadal. En aquellos individuos del Gran Banco que aún no hubieran desovado, su peso se verá incrementado, pero en contrapartida en los de Flemish Cap ya tuvieron un periodo de incremento de alimentación y recuperación somática tras la puesta. A pesar de no poder medir la influencia de esos dos aspectos con los datos disponibles, la platija americana mostraría un crecimiento diferente en ambas distribuciones.

Tabla V.7 Parámetros de la relación talla-peso en la platija americana en las Divs. 3NO y Div. 3M durante primavera y verano.

Área	Sexo		1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
S. Gran Banco (Divs. 3NO)	Machos	a	0.0109	0.0050	0.0043	0.0041	0.0049	0.0024	0.0064	0.0041	0.0037	0.0075	0.0027	0.0061	0.0050	0.0042
		b	2.9374	3.1449	3.1794	3.1943	3.1454	3.3523	3.0742	3.1930	3.2287	3.0284	3.3274	3.0860	3.1406	3.1878
	Hembras	a	0.0041	0.0026	0.0027	0.0027	0.0048	0.0020	0.0039	0.0032	0.0030	0.0047	0.0027	0.0049	0.0048	0.0031
		b	3.2289	3.3441	3.3263	3.3218	3.1704	3.4049	3.2256	3.2752	3.2918	3.1757	3.3290	3.1703	3.1754	3.2870
Flemish Cap (Div. 3M)	Machos	a	0.0076	0.0031	0.0062	0.0039	0.0067	0.0037	0.0028	0.0031	0.0033	0.0080	0.0065	0.0044	0.0051	0.0030
		b	3.0654	3.3249	3.1268	3.2508	3.1020	3.2720	3.3390	3.3152	3.3003	3.0617	3.1119	3.2150	3.1846	3.3292
	Hembras	a	0.0044	0.0033	0.0031	0.0032	0.0037	0.0030	0.0040	0.0031	0.0030	0.0071	0.0045	0.0055	0.0036	0.0037
		b	3.2194	3.2915	3.3091	3.3031	3.2038	3.3184	3.2451	3.3052	3.3200	3.0955	3.2101	3.1551	3.2691	3.2650

Fuente: Datos de Divs. 3NO de la Campaña *Platuxa* en González-Troncoso *et al.*, 2009a, y datos de Div. 3M de los resultados de la Campaña *Flemish Cap* e informes de las campañas (Parte II: 2.5).

5.3.2 Talla y peso medios por edad.

En el periodo 1995-2008, el rango de edades de la platija americana en el sur del Gran Banco fue de 1 a 21 años en las hembras y, de 1 a 16 en los machos, aunque escasamente representados los mayores de 13 años. En los individuos de Flemish Cap, con diferente protocolo de lectura (Parte II: 2.10.2), el rango de edades fue de 1 a 16+ en ambos sexos (Tabla V.8).

El crecimiento de la platija americana es lento y la distribuida en Flemish Cap, inicialmente, muestra mayor tasa de crecimiento anual para una misma edad que la del sur del Gran Banco. Esta pauta de crecimiento se invierte aproximadamente a partir de los 11 años en los machos y de los 13 años en las hembras. Acorde con esto se muestra el peso medio por edad, pero la diferencia entre los machos de ambas áreas es más acusada que entre las hembras (Tabla V.8 y Figura V.6).

Tallas y pesos muestran que las hembras crecen más que los machos; desarrollan una talla media por edad mayor, pero la diferencia es pequeña hasta aproximadamente los 3 años en Flemish Cap y hasta los 5 años en el sur del Gran Banco (Tabla V.8 y Figuras V.6 y V.7). Aspecto ya indicado por Yanulov (1962), quien, al analizar varias poblaciones del noroeste Atlántico (NAFO, Divs. 1C, 2H, 2J, 3L y 3M), reportó un crecimiento similar de machos y hembras hasta 5-6 años; igual que en el suroeste del Golfo de St. Lawrence, con similar crecimiento de ambos sexos hasta los 4 años (Powles, 1965); también indicado por Pitt (1967a) hasta los 5-7 años en distintas zonas de Terranova-Labrador; y hasta los 4-5 años en Cabo Breton (Minet, 1973), o también observado por Bowering y Brodie (1994) hasta los 3 años en la población de Flemish Cap, intervalo menor que en otras poblaciones del noroeste Atlántico. En el nordeste Atlántico, en el Mar de Barents, el crecimiento de la platija americana es más lento, con gran variación individual y similar talla media por edad en ambos sexos hasta los 9 años; después las hembras también presentan mayor crecimiento y son más longevas (Fossen *et al.*, 1999).

Los presentes resultados indican que a partir de esas edades (3 y 5 años en una y otra área) y hasta los 15 años las hembras crecen mucho más rápido, y además, las diferencias en

la talla media por edad entre sexos son mayores en los individuos distribuidos en Flemish Cap (Tabla V.8 y Figuras V.6 y V.7).

Tabla V.8 Talla y peso medios por edad de la platija americana del sur del Gran Banco y de Flemish Cap. Periodo 1995-2008

Divs. 3NO (sur del Gran Banco)								Div. 3M (Flemish Cap)							
Talla media (cm)				Peso medio (g)				Talla media (cm)				Peso medio (g)			
Machos		Hembras		Machos		Hembras		Machos		Hembras		Machos		Hembras	
Edad	Media	d.t.	Media	d.t.	Media	d.t.	Media	d.t.	Edad	Media	d.t.	Media	d.t.	Media	d.t.
1	8.4	0.64	8.8	0.87	4.1	1.00	4.5	1.3	1	12.4	2.10	12.8	2.40	14.8	6.8
2	14.3	2.29	14.2	1.99	22.1	8.88	19.9	7.6	2	20.7	1.52	21.2	2.65	76.6	21.6
3	18.1	2.00	17.9	2.30	47.2	16.56	44.7	17.6	3	25.9	1.80	26.3	3.46	159.0	35.5
4	22.6	1.93	22.5	2.40	94.1	23.25	97.7	36.0	4	30.5	1.72	32.9	3.23	267.8	52.0
5	26.1	1.95	26.6	2.28	149.8	33.84	167.1	42.9	5	33.4	2.36	37.2	2.89	361.1	86.9
6	29.8	0.77	31.2	1.61	221.9	18.45	267.5	47.6	6	36.0	1.70	40.4	2.42	454.8	70.0
7	32.1	0.85	35.2	1.39	279.3	22.32	396.6	50.6	7	37.5	1.83	43.2	2.26	521.7	82.2
8	34.4	1.25	38.4	1.12	337.4	31.12	518.9	50.5	8	39.1	1.27	45.8	1.63	591.1	62.7
9	36.2	2.37	41.0	1.11	393.3	70.36	631.7	49.9	9	39.6	1.02	47.8	1.65	617.8	48.8
10	39.6	3.71	43.8	1.56	534.8	166.34	781.5	88.9	10	40.5	1.73	48.2	1.58	664.2	91.5
11	42.1	4.12	46.6	1.68	675.2	213.17	948.2	96.4	11	39.9	0.76	49.3	1.71	632.9	44.5
12	46.8	2.72	49.6	1.70	929.7	210.87	1162.1	113.1	12	40.7	1.03	50.0	1.63	672.9	58.0
13	51.3	1.83	52.6	2.01	1241.7	183.19	1403.3	170.2	13	41.0	1.59	50.9	1.58	689.2	88.9
14	57.0	.	55.8	3.92	1552.0	.	1687.4	351.7	14	41.1	1.68	52.0	1.41	698.9	98.1
15	57.0	.	58.9	2.53	1552.0	.	2034.8	290.3	15	40.7	1.25	52.7	1.90	677.4	75.1
16	57.0	0.00	60.0	3.63	1579.7	39.27	2212.8	416.7	16+	42.0	0.85	52.8	0.95	749.0	55.2
17			60.9	2.64			2307.8	365.3							
18			64.4	3.45			2752.5	525.4							
19			67.0	5.06			3136.8	699.5							
20			72.4	4.42			3999.5	741.1							
21			63.7	.			2614.6	.							

Fuente: Datos de las Divs. 3NO en González-Troncoso *et al.* (2009a). Datos de la Div. 3M a partir de las claves talla-edad y resultados de la campaña Flemish Cap; información sobre las claves talla-edad en *Parte II: 2.10.1, Tabla II.24.*

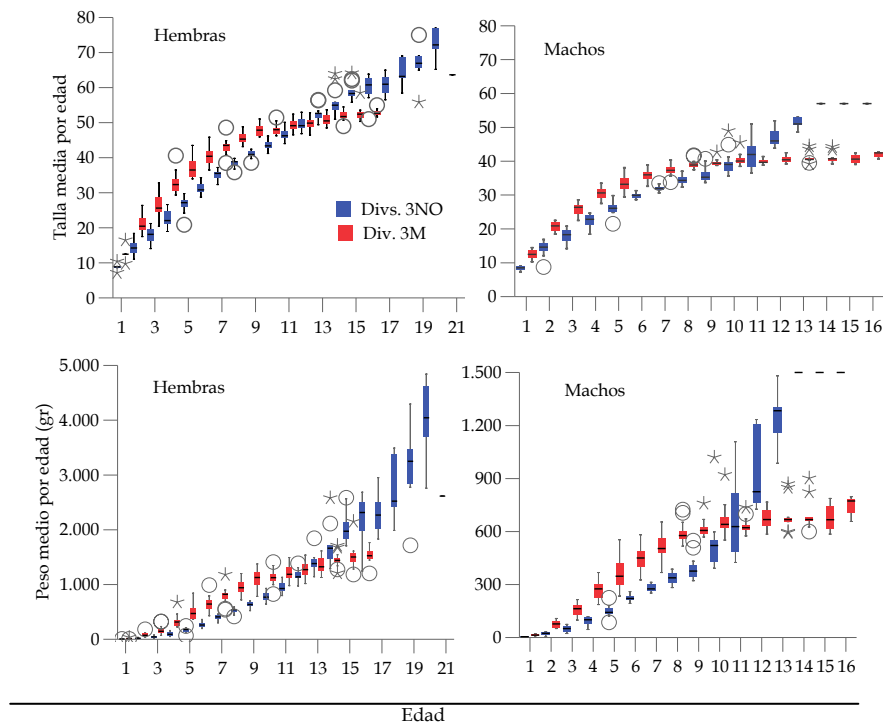


Figura V.6 Talla y peso medios por edad en la platija americana en el sur del Gran Banco y Flemish Cap. Periodo 1995-2008. Valores basados en la lectura de otolitos. Gráfica de cajas mostrando la mediana, caja con la amplitud intercuartil (percentil de 75 y de 25), barra hasta 1.5 de la amplitud intercuartil y, los casos alejados (O) y los extremos (*).

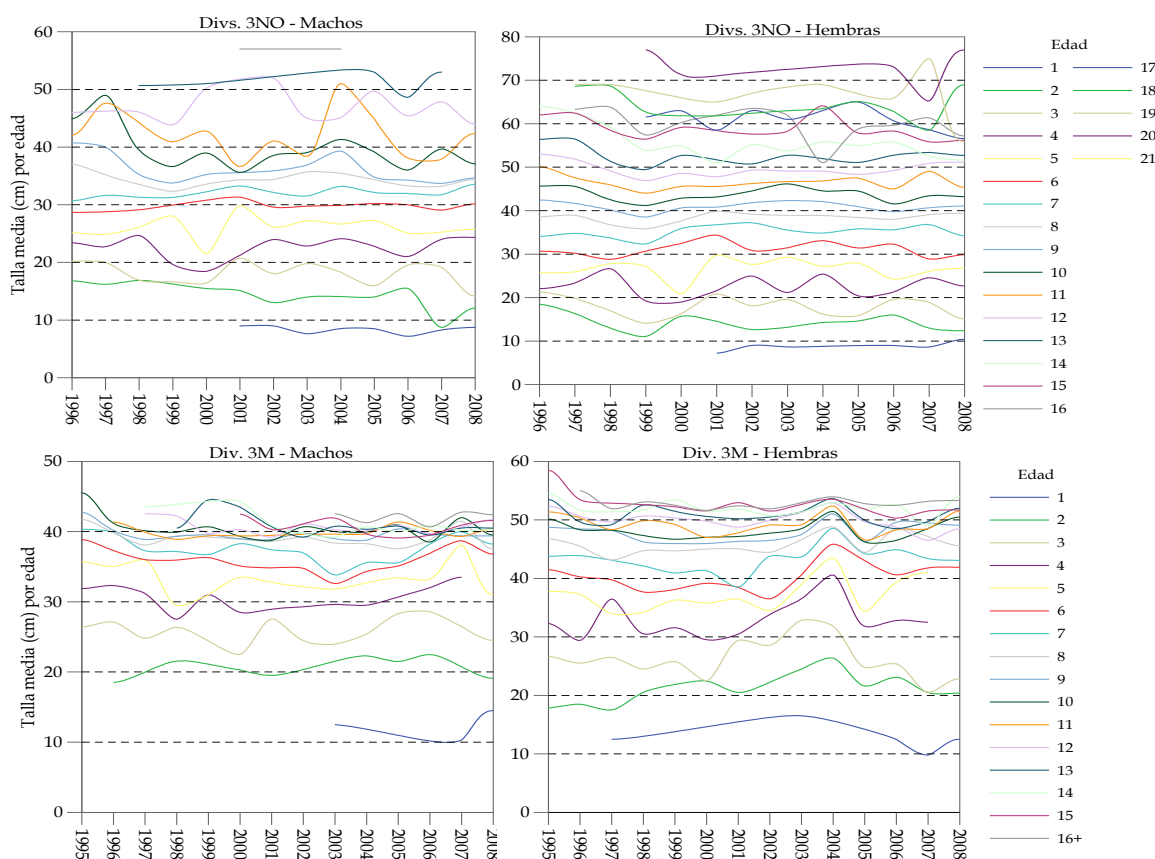


Figura V.7 Cambios en la talla media de cada edad de la platija americana en las cohortes de 1978 a la del 2007 en las Divs. 3NO y Div. 3M.

En los pleuronéctidos es habitual que las hembras crezcan más, como sucede en la platija, independientemente de su distribución. Estas diferencias están sujetas a características fisiológicas, metabólicas y de ecología del comportamiento. En las hembras de limanda (*Limanda limanda*) se observó que consumen más alimento con mayor aprovechamiento del mismo, al disponer de unas características fisiológicas diferenciales, desde un mayor tracto digestivo que incrementa la absorción superficial, hasta posiblemente superior capacidad de almacenamiento de reservas energéticas en el hígado; y todo ello con similar consumo de oxígeno que los machos (Lozán, 1992). Algunas de estas características podrían darse en las hembras de la platija americana, permitiéndoles mantener el crecimiento a pesar del esfuerzo reproductivo. Aunque la cantidad de comida en cada ingestión es poco mayor (*Parte IV: 4.1*) realizan ingestas más continuadas (*Parte IV.4.4.2*), lo que, favorecido por la preferencia que manifiestan por zonas de temperatura ligeramente superior (*Parte III: 3.3*), produciría mejores condiciones para rentabilizar el incremento de la tasa metabólica y la eficiencia de conversión energética.

5.3.3 Modelado del crecimiento de las cohortes.

De los modelos de crecimiento en peces, el de von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1938) es el más utilizado. Se han realizado modificaciones del mismo, considerando que describe mejor el crecimiento en la etapa adulta al interpretar bien el crecimiento unido a la demanda energética, pero no así en la etapa juvenil donde el patrón de crecimiento resulta más lineal (Lester *et al.*, 2004). El objetivo en este estudio es buscar la relación entre diversos parámetros

biológicos y pautas ecológicas de varias poblaciones de la platija americana y, para este fin, se consideró preferible dicho modelo.

Partiendo de los datos de las tallas medias por edad, excluyendo los casos “alejados” o “extremos” que aparecen en la Figura V.6, desde un punto de vista biológico, se obtuvo, en general, el mejor ajuste en las cohortes de los años 1990 a 1999, quizás por disponer de un amplio rango de edades, y fue peor en las cohortes anteriores a la de 1990, donde influiría la dificultad en la interpretación de los anillos en los otolitos de individuos de mayor edad. Tampoco fue bueno el ajuste en las cohortes más recientes, como se aprecia en la disminución de la L_{∞} , mostrando la limitación del modelo en la etapa juvenil indicada anteriormente (Lester *et al.*, 2004). Así, en la mayoría de los casos de estos últimos años, la talla máxima (L_{max}) observada en el muestreo de distribución de tallas en las campañas superó la L_{∞} (Tabla V.9).

Castro y Lawing (1995) analizaron la repercusión que tendría el hecho de usar pares de valores de edad y talla media por edad o bien pares con la talla y edad individuales, así como el efecto de la estrategia de muestreo (recogida de otolitos al azar, proporcional a las frecuencias de tallas de la población o ciñéndose a un número fijo), en la estimación del crecimiento mediante la curva de von Bertalanffy en individuos de estrategias- K y r . Como ejemplo de estrategia- K , estos autores ensayaron con espáridos indicados por alcanzar tallas relativamente grandes, de crecimiento lento y, ser longevos con baja mortalidad. Esta estrategia vital es también aplicable a la platija americana, frente a los pequeños pelágicos que los autores ensayaron como representantes de la estrategia- r . Dicho estudio indica que no hay una estrategia de muestreo adecuada aplicable a todos los casos y, a la vista del ajuste correspondiente, se debe definir un rango aceptable de los valores de los parámetros a utilizar (con valores “lógicos”). En el caso de las especies de la estrategia- K , usando un muestreo fijado, el ajuste debería realizarse con los valores de la talla media por edad (ambos aspectos seguidos en el presente estudio); aunque estos autores también concluyeron que, mediante un número fijo tendería a sobrestimar la L_{∞} y subestimar la k .

Tabla V.9 Parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy de machos y hembras de la platija americana de las Divs. 3NO y 3M de las cohortes desde 1981 a 2004.

Cohorte/edad (en el 2008)	Divs. 3NO								Div. 3M								
	Machos				Hembras				Machos				Hembras				
	L_{∞} ($L_{max}^{(1)}$)	k	t_0	r^2 (2)	L_{∞} ($L_{max}^{(1)}$)	k	t_0	r^2 (2)	L_{∞} ($L_{max}^{(1)}$)	k	t_0	r^2 (2)	L_{∞} ($L_{max}^{(1)}$)	k	t_0	r^2 (2)	
C04 / 4	43.2 (57)	0.197	-0.142	0.99	(68)												
C03 / 5	36.2 (47)	0.256	-0.012	0.99	(66)			44.4 (49)	0.371	0.215	1	(58)					
C02 / 6	38.1 (53)	0.206	-0.130	0.99	(68)			42.1 (47)	0.393	0.103	0.98	47.2 (57)	0.535	1.631	0.98		
C01 / 7	52.2 (46)	0.123	-0.546	0.99	(70)			43.8 (46)	0.333	0.412	0.96	55.6 (59)	0.188	-1.155	0.95		
C00 / 8	43.8 (52)	0.187	-0.134	0.99	58.6 (72)	0.143	0.240	0.99	40.8 (48)	0.460	1.110	0.96	53.7 (58)	0.241	0.142	1	
C99 / 9	42.7 (49)	0.187	-0.200	0.99	72.3 (77)	0.097	0.178	0.99	43.4 (47)	0.275	-0.130	0.99	50.3 (60)	0.392	0.706	0.98	
C98 / 10	41.2 (55)	0.200	-0.400	0.99	58.4 (68)	0.127	-0.471	0.99	43.0 (45)	0.242	-0.800	0.98	55.6 (59)	0.244	-0.082	0.98	
C97 / 11	53.3 (50)	0.137	0.240	0.98	60.0 (68)	0.135	0.558	0.99	45.8 (48)	0.208	-0.397	0.97	55.9 (58)	0.239	0.810	0.99	
C96 / 12	58.2 (50)	0.095	-1.122	0.93	84.3 (71)	0.077	0.148	0.98	42.9 (54)	0.242	-0.823	0.98	54.1 (60)	0.208	-0.216	0.98	
C95 / 13	59.8 (50)	0.137	1.230	0.95	81.4 (71)	0.077	-0.414	0.98	41.7 (49)	0.299	-0.402	0.99	52.1 (60)	0.272	0.565	0.97	
C94 / 14	47.2	0.154	-0.774	0.99	81.4	0.070	-1.381	0.99	41.8 (49)	0.303	0.118	0.99	53.8 (62)	0.218	0.014	0.99	
C93 / 15	62.1	0.084	-1.579	0.99	80.5	0.074	-0.825	0.99	41.5 (47)	0.298	-0.438	0.92	53.0 (59)	0.241	0.203	0.96	
C92 / 16	54.1	0.106	-1.194	0.99	84.2	0.073	0.032	0.99	40.7 (53)	0.408	0.329	0.97	56.5 (66)	0.180	-0.303	0.98	
C91 / 17	39.5	0.267	1.190	0.99	83.5	0.076	0.200	0.98	40.1 (52)	0.391	-0.069	0.97	55.0 (59)	0.195	-0.606	0.97	
C90 / 18	41.4	0.245	1.178	0.86	81.4	0.099	2.562	0.99	40.5 (46)	0.364	-0.840	0.84	58.8 (58)	0.121	-3.545	0.98	
C89 / 19	36.2	1.518	5.758	0.97	94.0	0.054	-1.396	0.98	39.5 (48)	0.565	-1.768	**	54.5 (59)	0.296	4.313	0.99	
C88 / 20	40.3	1.789	6.601	0.88	81.9	0.116	4.337	0.99	44.6 (48)	0.930	-13.20	0.86	55.6 (59)	0.140	-4.260	0.94	
C87 / 21	45.7	16.612	8.867	0.54	79.3	0.081	-0.126	0.91	42.2	0.301	2.582	1	54.2	0.157	-4.763	0.95	
C86 / 22	46.9	17.820	9.822	0.70	64.1	0.543	10.311	0.93	40.9	0.695	-29.43	**	53.0	0.545	6.504	0.93	
C85 / 23	61.4	0.295	7.102	1	83.4	0.085	0.809	0.91	42.5	13.80	10.737	0.99	55.4	0.134	-7.036	**	
C84 / 24					59.2	0.591	8.123	0.79					50.7	0.612	-28.19	**	
C83 / 25					62.4	8.837	14.69	0.93					55.3	0.372	6.842	1	
C82 / 26					65.2	0.709	10.507	1.00					52.6	-	-	-	
C81 / 27					63.0	16.345	14.747	0.79									
L_{∞} y k medios	55.9	0.112	-0.606	0.96	83.3	0.072	-0.488	0.98	41.1	0.343	0.141	0.96	53.6	0.230	-0.074	0.95	

(1) L_{max} es la talla máxima observada en el muestreo de distribución de tallas en la campaña.

(2) El coeficiente de determinación (r^2), indicador de la bondad de ajuste, es satisfactorio si es >0.95 ; ** indica <0.50 .

Efectivamente, en algunas de las cohortes de mayor edad, se obtuvieron valores “no razonables” de los parámetros L_{∞} , k o t_0 , como se muestra en la Tabla V.9, valores que no

fueron incluidos para calcular los parámetros medios de la población, utilizando sólo el grupo de cohortes de 1990 al de 1999. Por otro lado, al ser superior la talla en el muestreo que la L_{∞} estimada, el método de ajuste parece subestimarla, al contrario de lo sugerido por Castro y Lawing (1995).

Tabla V.10 Comparación de los valores de L_{∞} con estudios previos ⁽¹⁾.

Cohorte/edad (en el 2008)	Divs. 3NO						Div. 3M					
	Machos			Hembras			Machos			Hembras		
	L_{∞}	$L_{\infty}^{(1)}$	% (2)	L_{∞}	$L_{\infty}^{(1)}$	% (2)	L_{∞}	$L_{\infty}^{(1)}$	% (2)	L_{∞}	$L_{\infty}^{(1)}$	% (2)
C02 / 6	38.1	35.6	7									
C01 / 7	52.2	41.6	20									
C00 / 8	43.8	47.9	-9	58.6	53.5	9						
C99 / 9	42.7	60.3	-41				43.4	35.9	17	50.3	51.8	-3
C98 / 10	41.2	39.9	3	58.4	55.0	6	43.0	34.9	19	55.6	56.6	-2
C97 / 11	53.3	38.9	27	60.0	57.4	4	45.8	41.9	8	55.9	53.4	4
C96 / 12	58.2	47.5	18	84.3	60.7	28	42.9	48.6	-13	54.1	68.4	-26
C95 / 13	59.8	62.1	-4	81.4	96.7	-19	41.7	42.1	-1	52.1	55.1	-6
C94 / 14				81.4	73.7	10	41.8	44.2	-6	53.8	55.4	-3
C93 / 15				80.5	71.4	11	41.5	42.5	-2	53.0	54.9	-4
C92 / 16				84.2	96.1	-14	40.7	40.3	1	56.5	58.4	-3
C91 / 17							40.1	40.3	-1	55.0	58.4	-6
C90 / 18							40.5	41.7	-3	58.8	58.1	1
C89 / 19												
C88 / 20										55.6	68.8	-24
C87 / 21										54.2	54.0	0
C86 / 22										53.0	59.8	-13
C85 / 23										55.4	53.9	3

(1) Valor obtenido por González-Troncoso and Paz (2008).

(2) % diferencia entre la L_{∞} de ambos estudios: valor positivo indica que es superior la L_{∞} del presente estudio.

machos de las dos áreas, y en la k entre machos y hembras tanto de las Divs. 3NO como de la Div. 3M ($p < 0.05$). Las diferencias de crecimiento entre clases anuales son habituales bajo distintas condiciones de temperatura y alimentación (Pitt, 1967a). Los resultados fueron ligeramente diferentes a los obtenidos por González-Troncoso y Paz (2008); en general se obtuvo una L_{∞} algo inferior en los individuos de Flemish Cap, sobre todo en las hembras (Tabla V.10).

Los machos tienen mayor tasa de crecimiento (k) en ambas áreas, y en la población de Flemish Cap ambos sexos tienen un valor de k mayor que en el sur del Gran Banco. Lo contrario sucede con la L_{∞} (Tabla V.9 y Figura V.8), acorde con la relación inversa entre la talla asintótica y el coeficiente de crecimiento atribuido al reparto energético entre crecimiento, mantenimiento y reproducción (Roff, 1984). La tasa de crecimiento disminuye al alcanzar la madurez debido a las necesidades energéticas en el desarrollo de los productos sexuales. En el reparto del excedente energético disminuiría la energía invertida en crecer, de ahí que en los individuos inmaduros, el crecimiento y la edad mantengan una relación lineal (Ware, 1980; Roff, 1983). La maduración sexual mucho más temprana y a menor talla de los machos ocasionaría el menor crecimiento de éstos: mayor k pero menor L_{∞} .

Inicialmente la platija americana en el sur del Gran Banco desarrolla un menor crecimiento que en Flemish Cap, pero alcanzada una talla o edad, en torno a 11 años y 40 cm en los machos y de 12-13 años con 50-51 cm en las hembras, esta pauta se invierte y, a partir de ahí, los individuos de Flemish Cap crecen poco más, mientras los del sur del Gran Banco continúan hasta alcanzar tallas muy superiores (Figura V.8). Estas tallas y edades donde se produce esa intersección en el crecimiento fueron similares a las indicadas por González-Troncoso y Paz (2008).

Pitt (1975) analizó los cambios en el crecimiento de la platija americana en las zonas correspondientes a las Divs. 3L y 3N a lo largo de un amplio periodo, desde 1953 hasta 1972, observando que se produjo un incremento de la talla media por edad y de L_{∞} (Tabla V.11). Estos cambios sucedieron en un periodo en el que la biomasa había disminuido

Los valores de L_{∞} y k (de las cohortes de 1990 a 1999) tuvieron diferencias significativas tanto entre machos y hembras de la misma población, como entre las hembras y entre los machos de ambas poblaciones; también entre las cohortes de cada caso (t -test, $p < 0.001$; Parte II: 2.13.4), excepto en la L_{∞} entre los

considerablemente y la temperatura experimentaba un ligero aumento. Aunque, la correlación de ambos procesos no resultó significativa e incluso en la Div. 3N fue negativa, este autor concluyó que la temperatura era el desencadenante indirecto de las diferencias, tanto temporales como geográficas, combinada con la abundancia (de la propia especie y de otras) principalmente en la competencia por el alimento. Además, la alimentación influiría en el crecimiento, con una determinada dieta durante las primeras edades y el cambio a otra, mayoritariamente de capelán y bolo, al alcanzar los 30 cm aproximadamente (Pitt, 1973b; Pitt, 1975; Pitt, 1976).

Los cambios ontogénicos provocan fases de crecimiento compensatorio, entendido como una fase de crecimiento acelerado cuando se alcanzan condiciones favorables tras un periodo de otras menos idóneas (Ali *et al.*, 2003). A menudo conlleva un cambio en la alimentación hacia presas de mayor valor energético. El cambio, en muchos casos, es de invertebrados a peces, lo que produce la aceleración del crecimiento. Este proceso, estudiado en condiciones experimentales y naturales en la trucha (*Salmo trutta*), la anjova (*Pomatomus saltatrix*) o el salmón (*Salmo salar*) (citados en Ali *et al.*, 2003), se observa en la expuesta pauta de alimentación de la platija americana de las Divs. 3NO y Div. 3L (*Parte IV: 4.2, 4.3 y 4.5*), ya indicada décadas atrás por Yanulov (1962) y Pitt (1973b).

Esta circunstancia, al comparar la alimentación de la platija americana en el sur del Gran Banco y en Flemish Cap, la puso de manifiesto el estudio de González *et al.* (2008) y ya fue tratada ampliamente en el presente estudio (*Parte IV: 4.5*). Se observa una estrecha relación entre los cambios ontogénicos de la dieta, el aporte energético obtenido en cada fase y la pauta de crecimiento desarrollada en cada área. Los cambios en la dieta de la platija americana en el sur del Gran Banco revierten en la obtención de más energía en los individuos a partir de los 30 cm en los machos y de los 40 cm en las hembras; y, en tallas próximas a aquellas donde el crecimiento de esta población supera al que se produce en Flemish Cap, en torno a los 40 cm en los machos y 50 cm en las hembras (Figura V.8), la producción energética obtenida por los individuos del sur del Gran Banco es la misma o superior. Mientras, los individuos en Flemish Cap no tienen un claro cambio de dieta a lo largo de la vida, y aunque relativamente energética, tal vez no sea la más favorable para la etapa adulta como ya fue expuesto (*Parte IV: 4.5.4*). Además, posiblemente la población de Flemish Cap sufre mayor tasa de mortalidad y resulta menos longeva que en otras áreas próximas por la combinación de factores como: mayor temperatura, mayor necesidad de alimento, mayor riesgo de predación, mayor tasa de crecimiento, mayor esfuerzo reproductivo, etc. (Pauly, 1980; Gunderson and Dygert, 1988; Bowering and Brodie, 1994; Griffiths and Harrod, 2007).

Tabla V.11 Parámetros biológicos de crecimiento de la platija americana en las áreas de distribución a lo largo de distintos periodos.

Área	Zona	Ref.	Sexo	Crecimiento (LT, cm)			Periodo del estudio	Rango prof o mayor concentración (m)	Rango T ^a (°C) (*)	
				L _∞ [L _{máx.}] (L _{media})	Edad máx. (media)	Tasa crecimto. (k = años ⁻¹)				
Nordeste Atlántico	W de Escocia (ICES Div. VIa)	(1)	ambos	[32]	6	0.11	1995			
	Mar del Norte (ICES Divs. Iva, IVb)	(2)	ambos	[40]	10	0.08-0.17		25-200	5.0-11	
	Mar de Barents (cantil NO de Murmansk a grandes fondos)	(3)	machos	(27.4)	(9.9)					
	hembras		(34.9)	(11.4)						
	Mar de Barents (cantil N de Murmansk a poco fondo)	(3)	machos	(28.6)	(9.1)					
	hembras		(35.5)	(11.6)						
	Mar de Barents (Central Plateau)	(3)	machos	(28.6)	(9.9)					
	hembras		(36.3)	(11.6)						
	Mar de Barents (Finmarken a poco fondo)	(2)	machos	(29.7)	(10.2)					
	hembras		(38.8)	(12.1)						
Mar de Barents (ICES Div. I, IIa)	(2)	ambos	54.0	18	0.10					
Svalbard (W Barents ICES Divs I, IIb)	(2)	machos		~ 13		1994		-1.2-6.8 (13)		
		hembras		~ 20			37-590 (13)			
Noroeste Atlántico	Islandia (ICES Div. Va)	(2)	hembras	[40]	17			<500 (2)	3.4-5.7 (2)	
	W Groenlandia (NAFO Divs. 1B, 1F)	(5)	machos	[19.8]	8.8	0.049	1982-1994	<400 (2)		
	hembras		[30.5]	10.8						
	Labrador (NAFO Div. 2H)	(6)	machos	51.3		0.09	-0.48			
	hembras		60.0		0.08	-0.62				
	S Labrador (NAFO Div. 2J)	(2)	hembras	[66]	19					
	Banco de Hamilton Inlet (NAFO Div. 2J)	(6)	machos	42.6		0.10	1.27	1957-1963		
	hembras		59.0		0.08	-0.33				
	Canal de Hawke (NAFO Div. 2J)	(6)	machos	43.5		0.10	-1.71	183-274 (6)	-0.5-1.5 (6)	
	hembras		66.8		0.05	-1.99				
	NE Plataforma de Newfoundland (NAFO Div. 3K)	(6)	machos	44.9	18 (2)	0.12	-0.30			
	hembras		65.5		0.07	0.18				
	Plataforma de Bonavista (NAFO Div. 3L)	(6)	machos	49.0		0.11	0.44	1957-1963		
	hembras		60.0		0.10	1.68				
	E Gran Banco (NAFO Divs. 3L, 3N)	(6)	machos	63.0		-0.10	2.20	183-229 (6)	1-2 (6)	
	hembras		65.3		0.10	2.08				
	NE Gran Banco (NAFO Div. 3L)	(6)	machos	55.3		0.10	1.31			
	hembras		65.0		0.09	2.18				
	SE Gran Banco (NAFO Div. 3N)	(7)	hembras	64.2		0.083	1.350			
			hembras	65.9		0.084	1.78	1961-1964		
		(8)	machos	55.2		0.11	0.73		91-183 (6)	-0.5-1 (6)
			hembras	81.1		0.06	0.30	1965-1968		
		(7)	hembras	77.5		0.067	0.395			
			hembras	80.2		0.076	1.351	1969-1972		
		(6)	machos	58.8		0.12	0.65	1957-1963		
			hembras	71.0		0.10	0.91			
		(7)	hembras	64.2		0.108	0.39	1957-1960		
			hembras	70.4		0.093	-1.02	1961-1964	64-110 (6)	~ 0 (6)
	(8)	machos	58.5		0.15	0.77				
		hembras	72.5		0.11	0.57	1965-1968			
(7)	hembras	72.9		0.099	0.40					
	hembras	72.5		0.125	1.46	1969-1972				
SW Gran Banco (NAFO Div. 3O)	(6)	machos	57.7		0.12	-0.18		110-146	1-3	
hembras		73.0		0.10	0.37	1957-1963				
Flemish Cap (NAFO Div. 3M)	(2)	hembras	[57]	14				200-400 (9)	~ 3 (6)	
		machos	53.7	~ 12	0.21	1.49				
(9)	hembras	60.0	~ 15	0.20	2.18	1978-1985				
	machos	60.0		0.09	0.78	1957-1963				
Banco de St. Pierre (NAFO Div. 3Ps)	(6)	hembras	64.9		0.09	0.65				
		machos	65.6		0.08	-1.21	1971	110-183 (6)	0-3 (6)	
(10)	hembras	80.7		0.06	-1.45					
	hembras	74.0	19	0.06						
Bahía de St. Mary's (NAFO Div. 3Ps)	(6)	machos	50.0		0.09	0.13	1957-1963		-0.5-0.6 (6)	
		hembras	60.0		0.07	0.02				
Cabo Breton (NAFO 4Vn)	(10,11)	machos	54.4	~ 22	0.10	-1.17	1970-1971			
		hembras	78.1	~ 27	0.06	-1.16				
N Plataforma de Scotian (NAFO Div. 4V)	(2)	hembras	[68]	28			50-274	0-13.0		
SW St. Lawrence - Magdalen Shallows (NAFO Div. 4T)	(12)	machos	45.5		0.15	0.35	1957-1961	40-460	-1.0-6.0 (9)	
		hembras	70.6	26 (2)	0.09	0.36				
Golfo de Maine y Georges Bank (NAFO Divs. 5Y, 5Z)	(2)	hembras	[81]	24			20-700	2.0-15.0		

Fuentes: (1) Stratoudakis *et al.*, 1997; (2) Walsh, 1994 y otros autores citados por él (Saemundsson, 1925; Milinsky, 1944; Bigelow and Schroeder, 1953; Isaksen, 1977; Scott, 1982; Sullivan, 1982; Simacheva and Glukhov, 1986; Neilson and Perley, 1988; Ntiba, 1989; Pálsson *et al.*, 1989; Sparholt, 1990; Bowering and Brodie, 1991; Moquetet and Mahé, 1991; Morozova, 1991; O'Brien *et al.*, 1992; Brodie, 1993 no publicado); (3) Berestovsky and Matishov, 2001; (4) Fossen *et al.*, 1999; (5) Lloret, 1997; (6) Pitt, 1967a; (7) Pitt, 1975; (8) Pitt, 1973a; (9) Bowering and Brodie, 1994; (10) Minet, 1974; (11) Minet, 1973; (12) Powles, 1965; (13) Walsh, 1996b.

(*) Referencias sobre las temperaturas; las indicadas por Pitt (1967a) (6) corresponden al periodo de verano.

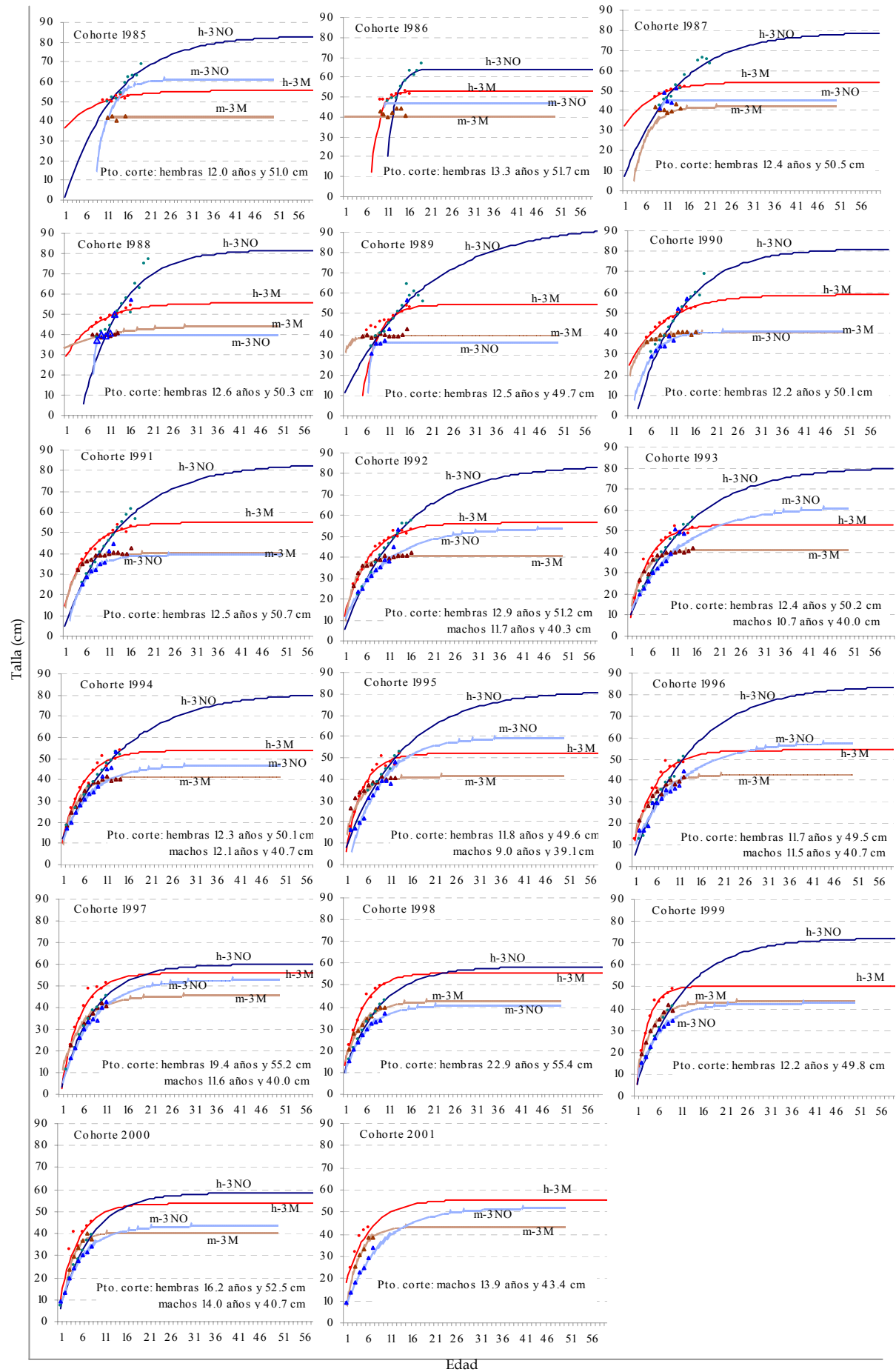


Figura V.8 Curvas de crecimiento de la platija americana en las Divs. 3NO y Div. 3M. Ajuste con la ecuación de von Bertalanffy. Cohortes de 1985- 2001. Hembras = h y machos = m.

El patrón de la platija americana de Flemish Cap con mayor crecimiento y muy rápido inicialmente, observado ya en los años 60 y anteriores (Yanulov, 1962; Pitt, 1967a), no varió a lo largo del periodo 1978-1985 (Bowering and Brodie, 1994), y se mantiene hasta la actualidad, como se aprecia en el presente análisis y otros estudios recientes (González-Troncoso and Paz, 2008). Sin embargo en el periodo aquí analizado, la L_{∞} a lo largo de las distintas cohortes en las dos poblaciones estudiadas tendió a disminuir, excepto en los machos de Flemish Cap (Tabla V.9); aunque comparando el valor medio con los obtenidos en periodos anteriores (Tabla V.11), sería menor en todos los casos excepto en las hembras de las Divs. 3NO. Estas poblaciones también notan la reducción del rango de edad, generalmente consecuencia de una intensa explotación pesquera, como sucedió en el sur del Golfo de St. Lawrence (Powles, 1965) o en el Gran Banco en periodos anteriores (Pitt, 1975). En esta última área se desarrolla una pesquería desde hace muchas décadas, y a pesar de la moratoria desde mediados de los años 90 parece que continúa repercutiendo. En Flemish Cap la pesca dirigida a la platija americana fue algo menos intensa, pero también se vio muy afectada como captura incidental en la dirigida a otras especies, principalmente al bacalao (*Parte I: 1.1*). De hecho, tras las moratorias respectivas en las mismas fechas, en ambos stocks hay presencia de un mayor número de cohortes.

5.3.4 Diferencias de crecimiento entre las poblaciones del sur y nordeste del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard.

Comparando estas poblaciones de platija americana, la de Flemish Cap presenta una tasa de crecimiento inicial muy superior tanto en las hembras como en los machos. Se trata de un crecimiento muy rápido que en pocos años se detiene, así la L_{∞} no es muy superior a la mostrada por la población de Svalbard, y resulta muy inferior a la alcanzada en el nordeste del Gran Banco y, sobre todo, en el sur de este banco, localizaciones con menor tasa de crecimiento, pero donde continúan creciendo a partir de tallas en las que los individuos de

Divs. 3NO hembras	$L_{\infty} = 83.3$ cm, $k = 0.072$, $t_0 = -0.4880$
Div. 3L hembras	$L_{\infty} = 65.3$ cm, $k = 0.1000$, $t_0 = 2.0800$
Div. 3M hembras	$L_{\infty} = 53.6$ cm, $k = 0.230$, $t_0 = -0.0740$
Div. IIb hembras	$L_{\infty} = 48.0$ cm, $k = 0.080$, $t_0 = -2.7534$
Divs. 3NO machos	$L_{\infty} = 55.9$ cm, $k = 0.1120$, $t_0 = -0.6060$
Div. 3L machos	$L_{\infty} = 58.5$ cm, $k = 0.1500$, $t_0 = 0.7700$
Div. 3M machos	$L_{\infty} = 11.1$ cm, $k = 0.343$, $t_0 = 0.1410$
Div. IIb machos	$L_{\infty} = 39.0$ cm, $k = 0.080$, $t_0 = -2.7534$

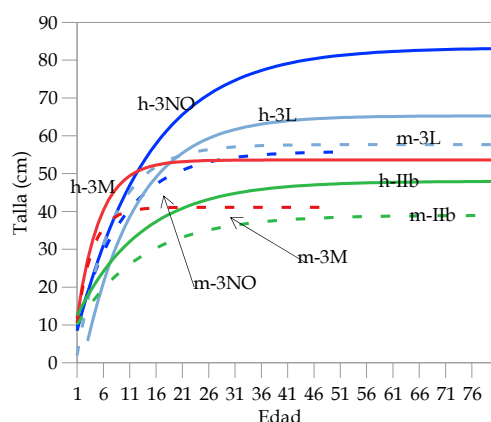


Figura V.9 Curvas de crecimiento de la platija americana distribuida en las Divs. 3NO, 3L, 3M y IIb, ajustadas con la ecuación de von Bertalanffy. Códigos: h (hembras), m (machos).

Flemish Cap ya lo detuvieron; incluso, los machos de las Divs. 3NO y 3L pueden superar en la talla asintótica a las hembras de Flemish Cap (Figura V.9). En cuanto a los individuos del Gran Banco, las discrepancias existentes en ciertas características biológicas, como el propio crecimiento, fueron motivo de plantearlos como stocks diferentes (Figuras V.10 y V.11; Pitt, 1973a).

Las diferencias de crecimiento entre distintas poblaciones de esta especie fueron descritas desde hace décadas; en la Tabla V.11 se muestran los parámetros obtenidos en distintas áreas geográficas y periodos. Bagenal (1955a, 1955b) describió el crecimiento de la platija americana en aguas europeas, en el Mar de Clyde (oeste de la costa escocesa, ICES Div. VIa) y lo comparó con estudios previos de las décadas de los años 30 y 40 en las poblaciones del Mar de Barents, de aguas de Islandia y del Mar Báltico. En todos los casos el crecimiento en el Mar de Clyde fue inferior con una edad y talla máximas de 6 años y 30.5 cm, seguido por el producido en el Mar Báltico, y el mayor se

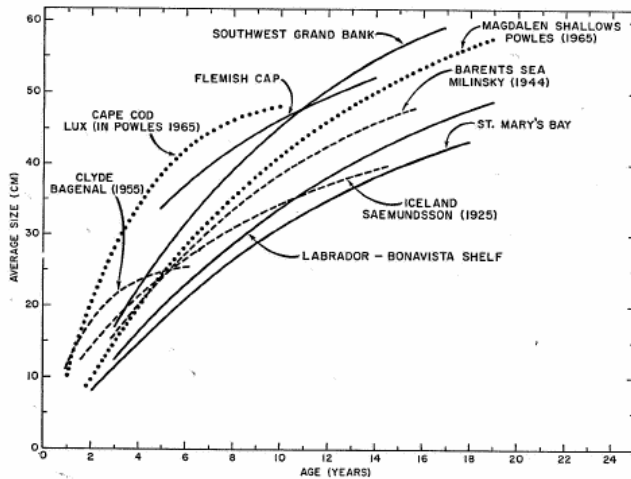


Figura V.10 Curvas de crecimiento de hembras de platija americana de distintas áreas. Fuente: Pitt, 1967a (a partir de los resultados obtenidos por este autor y de otros estudios previos).

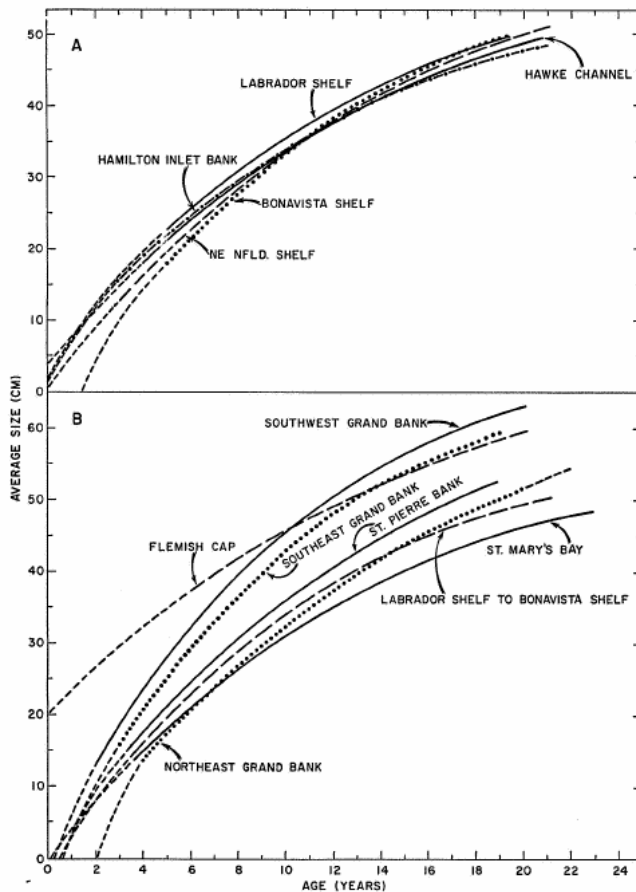


Figura V.11 Curvas de crecimiento de hembras de platija americana de distintas áreas del noroeste Atlántico. Fuente: Pitt, 1967a.

producía en el Mar de Barents con una edad y talla máximas de 19 años y 50 cm, y en todas ellas hubo menor crecimiento que el registrado en la distribución del noroeste Atlántico en un estudio datado en 1918, indicando una edad y talla máximas de más de 24 años y 61 cm (Figura V.10).

En el noroeste Atlántico, Yanulov (1962) comparó el crecimiento de la platija americana entre poblaciones distribuidas desde el este del Gran Banco hasta Labrador y oeste de Groenlandia (Figuras V.10 y V.12). Powles (1965) describió el producido en el área suroeste del Golfo de St. Lawrence (Magdalen Shallows, NAFO Div. 4T; Figuras V.10 y V.12), sin apreciar cambios respecto a décadas anteriores en esa zona, pero siendo muy superior al observado en aguas europeas por Bagenal (1955a) y similar al que se producía en Labrador indicado por Yanulov (1962). Este último autor ya mostró que el crecimiento de la platija americana era superior en Flemish Cap y disminuía hacia el norte, excepto en la Div. 3L con un crecimiento inicial muy bajo que luego incrementaba considerablemente, alcanzando el mayor de toda el área, lo cual atribuyó a condiciones de competencia en las primeras edades y al tipo de alimentación en edades mayores. El efecto de la competencia en el crecimiento de las primeras edades fue descrito también en otras especies, como la solla roja (*P. americanus*), en la cual, durante su primer año, la tasa de crecimiento está negativamente relacionada con la densidad (DeLong *et al.*, 2001).

Walsh (1994) comparó características biológicas de varias poblaciones del noroeste y del nordeste

Atlántico, constatando la considerable variación en la longevidad, en las tallas máximas y asintóticas y en la tasa de crecimiento de esta especie, denotando un gradiente latitudinal de variación, relacionado con la temperatura. Las del noroeste presentaban una pauta de edades y de tallas máximas muy superiores (de 14 a 28 años y de 53 a 81 cm) y, a su vez,

incrementaban al bajar de latitud (entre el nordeste del Gran Banco hasta el área del Golfo de St. Lawrence), frente a las del nordeste Atlántico con edades máximas de 11 a 19 años y tallas máximas de 30 a 54 cm, que al contrario de lo que sucedía en el otro lado del Atlántico, se producía un incremento de la longevidad y talla con el aumento latitudinal desde el Mar del Norte hasta el área de Svalbard (Tabla V.11, Figura V.12 y Parte I: Figuras I.2 y I.10).

Pitt (1967a) en un estudio abarcando desde el sur del Gran Banco hasta Labrador en el periodo 1957-1963, obtuvo resultados próximos a los indicados por Yanulov (1962), excepto en algunas áreas puntuales. Observó que la tasa de crecimiento para una misma edad, en general, dentro del área de los Grandes Bancos incrementaba de norte a sur y también en la parte nordeste; y fuera de estos bancos, disminuía hacia el suroeste (hacia la Bahía de St. Mary) y al norte de los mismos. En esta parte del norte, desde Bonavista hasta Labrador, el crecimiento fue similar en toda la zona. El mayor crecimiento e inicialmente muy rápido se producía en Flemish Cap atribuido a temperaturas superiores; y en orden decreciente estuvo seguido del también elevado en el suroeste del Gran Banco (Div. 3O) y, a continuación el producido en el sureste (Div. 3N); luego, con cierta diferencia y también en orden decreciente, estaría el de los individuos distribuidos en el este del Gran Banco (Div. 3N), similar al que se producía en el Banco de St. Pierre, seguido por el de la costa de Labrador, nordeste del Gran Banco, costa de Bonavista, Canal de Hawke, Banco de Hamilton Inlet, nordeste de la costa de Newfoundland, y el menor se producía en la Bahía de St. Mary (Tabla V.11 y Figuras V.11 y V.12).

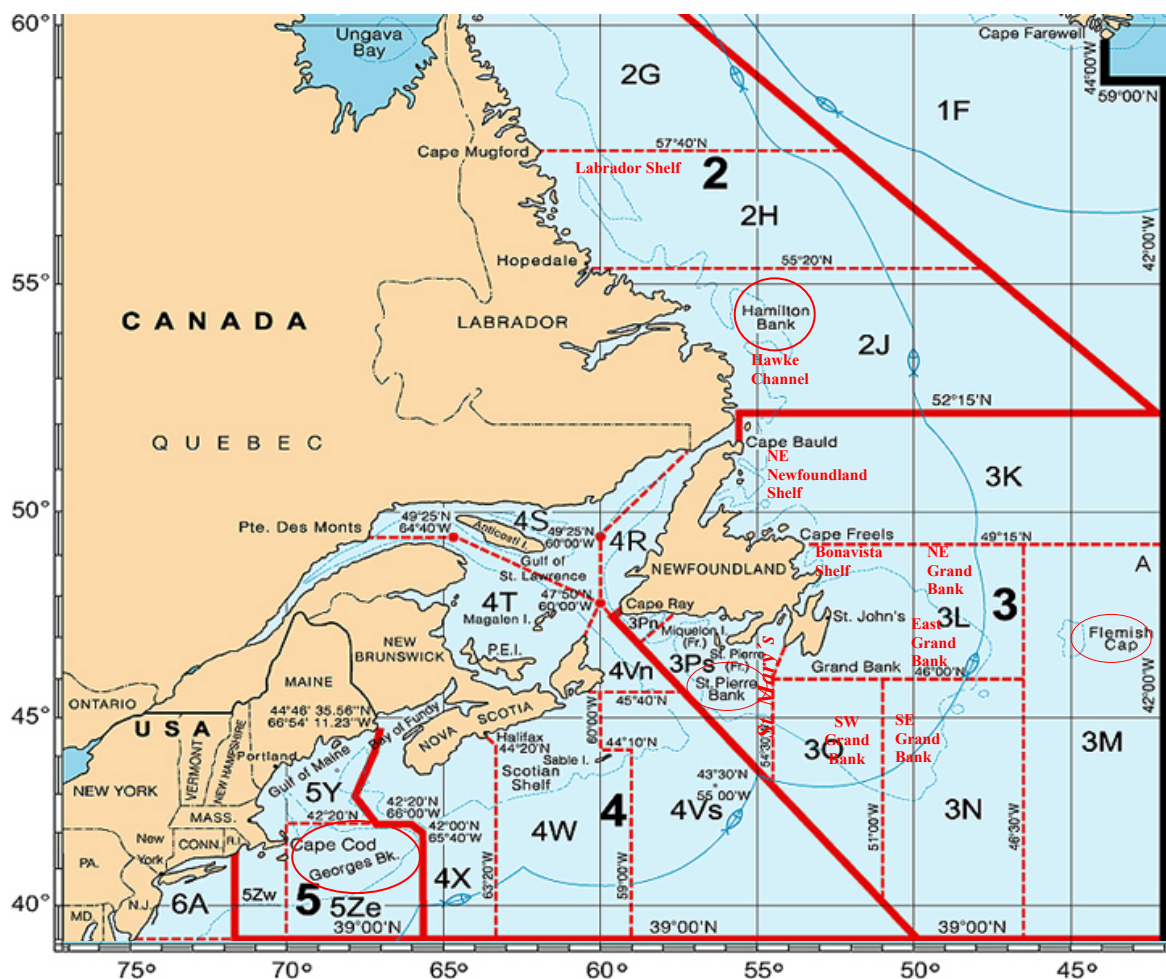


Figura V.12 Áreas del noroeste Atlántico, con las divisiones estadísticas de la NAFO, localizando las poblaciones de la platija americana de los distintos estudios de crecimiento citados.

Siguiendo esa pauta latitudinal descrita en el noroeste Atlántico, Minet (1973) indicó que el crecimiento de la distribuida en Cabo Breton (NAFO, Subdiv. 4Vn; Figura V.12) fue similar al observado previamente por Powles (1965) en el Golfo de St. Lawrence, menor que en el Golfo de Maine o en el suroeste del Gran Banco; y más rápido que el observado en Labrador o en el Banco de S. Pierre (Pitt, 1967a). Diferencias que estos autores atribuyen en gran medida a las diferentes condiciones hidrográficas.

El crecimiento de la platija americana también es diferente entre otras zonas relativamente próximas, como en Georges Bank (NAFO, Div. 5Z) y en el Golfo de Maine (NAFO, Div. 5Y; Figura V.12); siendo similar hasta los 2 años pero después se hace superior en la primera zona, lo que se atribuye también a la temperatura y la alimentación (Esteves and Burnett, 1993). Igualmente, la temperatura más fría condicionaría su bajo crecimiento en el oeste de Groenlandia en NAFO Divs. 1B y 1F (Lloret, 1997; *Parte I: Figura 1.3*).

También se describieron diferencias entre poblaciones distribuidas en el norte y en el centro del Mar del Norte (ICES, Divs. IVa y IVb), con mayor crecimiento y longevidad respecto de las distribuidas al oeste de las aguas escocesas (ICES, Div. VIa; *Parte I: Figura 1.2*). En estas últimas, a partir de los 3 años el crecimiento se reduce, alcanzando una talla máxima de poco más de 20 cm a los 6 años (edad máxima) frente al que tienen en las zonas del Mar del Norte con 23 cm a esa misma edad, pero alcanzando una edad máxima de unos 10 años (Stratoudakis *et al.*, 1997).

Estos estudios coinciden en la relación de la temperatura del hábitat con el crecimiento, limitándolo mediante la disponibilidad, el consumo y el aprovechamiento alimenticio, y el coste metabólico para ello. La temperatura en Flemish Cap, en el periodo de los citados estudios, era superior, sobre 3 °C frente a rangos de 1 a 3 °C en el suroeste del Gran Banco, de 0 °C y 1 a 2 °C en el sudeste y este del Gran Banco, de 0 a 3 °C en St. Pierre, de -0.5 a 1.5 °C desde Labrador hasta la plataforma de Bonavista, de -0.5 a 1 °C en el noroeste del Gran Banco y de -0.5 a 0.6 °C en la Bahía de St. Mary (Tabla V.11; Pitt, 1967a). Estas condiciones ambientales estarían combinadas con las de alimentación (disponibilidad y tipo de presas) y la mayor o menor competencia. Así, la formación de la zona opaca en el borde de los otolitos correspondiente al periodo de crecimiento también varía geográficamente, comenzando a finales de primavera y generalizándose en todas las áreas a partir del verano, más tardía hacia el este y norte, finalizando entre septiembre y diciembre (Yanulov, 1962; Pitt, 1967a), coincidiendo con periodos más favorables de temperatura e incremento de la intensidad alimenticia y de recuperación de la condición (apartado 5.2.1). Estas condiciones ambientales y factores asociados estarían vigentes en el periodo del presente estudio.

El crecimiento asociado a las mejores condiciones de temperatura y alimentación es habitual. El bacalao y otras especies del Banco de Faroe muestran mayor crecimiento comparado con otras áreas geográficas, hecho atribuido a la combinación de valores superiores de la temperatura y a la disponibilidad y tipo de alimento (Magnussen, 2007). Una situación similar a la mostrada por la platija americana en el presente estudio, la describe Mateo (2007) comparando el bacalao distribuido en Georges Bank y en el Golfo de Maine, el cual en la primera distribución muestra mayor tasa de consumo alimenticio y de crecimiento, y unas condiciones de mayor temperatura, sin embargo la eficiencia de conversión en crecimiento fue superior en el Golfo de Maine atribuyéndolo a condiciones más estables, temperatura menor pero probablemente más adecuada para un mejor balance metabólico, y donde tampoco hay restricciones de alimento, y aunque el autor no lo resalta, con una dieta mucho más rica en peces. En la solla (*P. platessa*), el crecimiento se produce cuando presenta mejor condición, siguiendo al periodo de máxima alimentación a partir de primavera hasta el

verano, pero el patrón cambia con la talla y el sexo. Normalmente los individuos más jóvenes tienden a comenzar antes el crecimiento y mantenerlo más tiempo que los más viejos (juzgando la deposición opaca en los otolitos), y lo mismo sucede con las hembras respecto de los machos (Basimi and Grove, 1985), reflejo de las diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos y durante la fase juvenil respecto a la adulta. Este patrón es probable que se aprecie en muchas especies, y entre ellas, en la platija americana.

La temperatura es determinante en el crecimiento; valores elevados propician el proceso metabólico, pero si incrementa excesivamente ocasiona un gran consumo de oxígeno y gasto en el mantenimiento metabólico. Esto sucede, normalmente, en los ecosistemas con temperatura relativamente elevada, que suelen ir acompañados de mayor limitación del alimento. En esos ambientes, las especies siguen una pauta de reducción de L_{∞} (Pauly, 1994) y la mortalidad incrementa (Pauly, 1980; Griffiths and Harrod, 2007). Sin embargo, dentro del rango de temperatura apropiada para cada especie, la tasa de crecimiento está positivamente relacionada con la temperatura, incrementando la tasa metabólica cuando las condiciones de alimentación no son limitantes. Estas condiciones de temperatura y respuesta son las que se dan en Flemish Cap, favoreciendo un mayor crecimiento de la platija, con temperaturas medias muy superiores a las de otros bancos (*Parte III: 3.1*), aunque también está sometida a los inconvenientes de estas condiciones (menor L_{∞} y longevidad).

MacKinnon (1973) estimó experimentalmente el consumo de oxígeno de la platija americana y la eficiencia en crecimiento utilizando individuos procedentes de la Bahía de St. Margaret en temperaturas de 1 a 6 °C, sin observar que la temperatura dentro de este rango, el sexo o el estado de madurez afectasen al consumo de oxígeno. Asumiendo que esta característica fisiológica sería común a otras poblaciones de esta especie, este autor obtiene que la eficiencia en crecimiento sería similar en las distintas poblaciones a pesar de las diferencias de temperatura, y dado que el crecimiento sí es diferente, el citado estudio indica la existencia de otros factores que afectarían al balance energético, principalmente la alimentación. Un aspecto que dicho estudio no contempla es que haya diferencias adaptativas o genéticas en las características fisiológicas metabólicas de las poblaciones y que realmente no se rijan por las mismas constantes incluidas en ese modelo bioenergético.

La denso-dependencia es otro de los factores que influyen en el crecimiento aunque sus efectos suelen ser difíciles de seguir pues, aparentemente, presentan diferente repercusión en distintos casos observados, afectando a distintas fracciones de la población, lo cual es explicable atendiendo a los cambios ontogénicos en los hábitos. En todo caso, el efecto varía según la biología y la dinámica poblacional de la especie o población dadas sus condiciones ambientales y características internas y externas al medio (abundancia, especies competidoras, presión pesquera, etc.). Una posible mayor inversión en reproducción por parte de la población la platija americana de Flemish Cap como respuesta denso-dependiente a la drástica caída del stock propiciaría la detención del crecimiento observada a partir de cierta edad, sujeta a una estrategia de disminución del gasto energético en este proceso, lo cual conlleva un crecimiento más rápido y una menor L_{∞} . Sin embargo, es una pauta ya constatada cuando todavía el stock no había caído, y que no varió independientemente del tamaño de la población, por lo que esta estrategia vital podría remitir a las condiciones estructurales del ecosistema de Flemish Cap: aislado, tamaño reducido, temperaturas más elevadas, producción primaria y secundaria superior, etc.

5.3.5 Principales resultados y conclusiones.

En el estudio del crecimiento de la platija americana del sur del Gran Banco y Flemish Cap destaca:

1. En estas dos poblaciones se produce un patrón de crecimiento distinto. La talla media por edad, la talla máxima observada y la talla asintótica (L_{∞}) presentan valores diferentes, indicando distinta estrategia vital.

Los valores de los parámetros de crecimiento fueron:

- Divs. 3NO. La L_{∞} de 55.9 y 83.3 cm, y la k de 0.112 y 0.072 en machos y hembras respectivamente.
 - Div. 3M. La L_{∞} de 41.1 y 53.6 cm, y la k de 0.343 y 0.230 en machos y hembras respectivamente.
2. En ambas poblaciones la pauta de crecimiento siguió el mismo patrón indicado en periodos anteriores, sin mostrar grandes cambios, aunque la L_{∞} tendió a disminuir a lo largo de las distintas cohortes, excepto en los machos de Flemish Cap; pero comparando el valor medio con los obtenidos en periodos anteriores sería menor en todos los casos excepto en las hembras de las Divs. 3NO.
 3. El crecimiento durante las primeras edades es similar en ambos sexos, concretamente hasta los 3 años en Flemish Cap y hasta los 5 años en el sur del Gran Banco. A partir de esa edad es superior en las hembras, incrementando la diferencia con la talla.
 4. La población de Flemish Cap muestra inicialmente mayor crecimiento para una misma edad (mayor tasa de crecimiento) que la del sur del Gran Banco, pero este comportamiento se invierte aproximadamente a partir de los 11 años y 40 cm en los machos y, de los 12-13 años y 50-51 cm en las hembras.

La talla en la que cambia la tasa de crecimiento en ambos sexos resulta similar a aquella en la que se producen los cambios ontogénicos en los individuos del sur del Gran Banco hacia una dieta más energética.

5. Las condiciones físicas y biológicas que se dan en el ecosistema de Flemish Cap serían las más adecuadas para potenciar una elevada tasa de crecimiento, teniendo en cuenta que se produce una relación inversa entre k y L_{∞} . La temperatura superior en este banco favorece una mayor tasa metabólica, lo que, junto a la dieta disponible, les proporcionaría un rendimiento energético superior. Sin embargo, estas condiciones de temperatura y alimentación parecen más favorables para el periodo inicial del ciclo vital, pero a partir de la maduración presentarían desventajas.

Parte VI

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA

DE LA PLATIJA AMERICANA

6 ESTRATEGIA REPRODUCTIVA DE LA PLATIJA AMERICANA EN EL GRAN BANCO Y SVALBARD.

La platija americana está descrita como un frezador en serie con desarrollo sincrónico de los ovocitos y fecundidad determinada (Zamarro, 1992a, Junquera, 1996; Maddock and Burton, 1999; Murua and Saborido-Rey, 2003). Normalmente los individuos de las poblaciones distribuidas más al sur maduran a menor edad y, estacionalmente la puesta es más adelantada dentro del periodo de primavera-verano. Además, desde hace décadas, diversos estudios han puesto de manifiesto la existencia de diferencias en la reproducción entre las poblaciones de la platija americana, incluso entre localizaciones relativamente próximas (Bagenal, 1957; Pitt, 1966; Minet, 1974; Zamarro, 1992a; Bowering and Brodie, 1994; Walsh, 1994; Junquera, 1996; Bowering *et al.*, 1996; Walsh, 1996a; Morgan and Colbourne, 1999; Morgan and Bowering, 2004).

A continuación serán tratados aspectos de la ecología reproductiva de la platija americana, tales como el desarrollo del ovocito, el patrón de puesta, el tipo de fecundidad y, la talla y edad de primera maduración de las poblaciones del Gran Banco (Divs. 3NO y 3L), Flemish Cap (Div. 3M) y Svalbard (Div. IIB).

Se analizan las diferencias geográficas y cambios detectados en el periodo 2001-2010 respecto de periodos anteriores, aunque la cobertura temporal y estacional en la recogida de muestras no fue la misma para todas las áreas. La información sobre material y métodos del protocolo de muestreo aparece indicada en *Parte II: 2.3* y la relacionada con este estudio de reproducción está detallada en *Parte II: 2.11*, donde se explica cómo fue realizado el procesamiento histológico, la interpretación de las estructuras de los cortes, el proceso de medición y el análisis de las estructuras. Se analizaron histológicamente un total 4736 gónadas, de las cuales 3110 son de hembras distribuidas en el sur del Gran Banco, 1102 del nordeste del Gran Banco y 524 de Svalbard (*Parte II: 2.11.1, Tabla II.25*). Para este estudio también fue medido el tamaño de 2519 ovocitos y se realizaron 285 mediciones de la pared del ovario (*Parte II: 2.11.4, Tabla II.26*). A pesar de ser escasas las muestras (28 ovarios) procedentes de Flemish Cap, en algunos de los análisis también se hace referencia a ellas, a modo indicativo.

6.1 OOGÉNESIS.

Es el proceso de transformación de oogonia a oocito, que conlleva un incremento del tamaño celular a medida que se desarrolla; se inicia con el denominado desarrollo primario en el estado de nucleolo-cromatina (*Anexo II: Fotografías a*), seguido de la fase perinuclear (*Anexo II: Fotografías b*).

A continuación el desarrollo ovocítico está marcado por la aparición de los alveolos corticales, cuyos ovocitos serían los que entrarían en el proceso reproductivo del siguiente ciclo (*Anexo II: Fotografías c*). Posteriormente, comienza a producirse la vitelogénesis durante la cual el ovocito incrementa de tamaño mucho más, a la vez que se forma el vitelo (*Anexo II: Fotografías d, e, f*), cuya función es de reserva alimenticia del futuro embrión (João *et al.*, 2008). La oogénesis finaliza con la maduración (*Anexo II: Fotografías g, h*) e hidratación (*Anexo II: Fotografías i*). Tras estos procesos se produce la ruptura de la envuelta folicular y la liberación de los oocitos fertilizables, conocida como la ovulación, que representa la fecundidad

potencial de la hembra. La puesta se considera un proceso diferente que representa la fecundidad real.

Una descripción más amplia de las fases de desarrollo del ovocito aparece en *Parte II: 2.11.3*, y en el Anexo II se exponen imágenes de cada estado del desarrollo, así como de los folículos post-ovulatorios y de ovocitos en atresia siguiendo los criterios expuestos (*Parte II: 2.11.3*; Zamarro, 1992a; Murua and Saborido-Rey, 2003). A lo largo de este capítulo, para facilitar la redacción, se utilizan las siguientes abreviaturas de las fases: N-C (nucleolo-cromatina), P-N (perinuclear), AC (alveolos corticales), V1, V2 y V3 (vitelogénesis inicial, media y avanzada), MTE (maduración temprana), MTA (maduración avanzada), H (hidratados) y POFs (folículos post-ovulatorios).

Palabras claves en el tema:

- *Estrategia reproductiva*. Conjunto de aspectos que forman el patrón de reproducción, comunes a todos los individuos de una especie.
- *Desarrollo del ovocito*. Corresponde a las fases de la oogénesis.
- *Organización y desarrollo del ovario*. Se refiere al desarrollo simultáneo o no de los ovocitos:
 - *Sincrónico*. Todos los ovocitos se desarrollan y ovulan a la vez.
 - *Sincrónico por grupos*. Presencia de al menos dos grupos de ovocitos en distinta fase de desarrollo. Unos de mayor tamaño que serían los de la puesta del ciclo inmediato, y otros de menor tamaño y más heterogéneos para el siguiente ciclo.
 - *Asincrónico*. Presencia de ovocitos en todas las fases.
- *Patrón de puesta*. Indica el ritmo de ovulación y, por lo tanto, el número de episodios de puesta o tandas (*batches*):
 - *Total* (ponedor total). Desove en una única tanda de puesta.
 - *Parcial* (ponedor parcial o en serie). Desove en varias partidas o episodios, prolongando la puesta durante un tiempo.
- *Tipo de fecundidad*. Grupos de ovocitos que son reclutados y vitelados para entrar en la puesta:
 - *Determinada*. Los ovocitos destinados a ser puestos en el ciclo inmediato son identificables al inicio de la estación.
 - *Indeterminada*. Nuevos grupos de ovocitos son introducidos y vitelados en el ciclo a lo largo del periodo de puesta.

6.1.1 Tamaño del ovocito.

El diámetro medio de los ovocitos de la platija americana durante el desarrollo primario en la fase N-C varió de 77 a 91 micras (μm) y en la fase de P-N de 129 a 146 μm , en ambos casos los valores mínimos y máximos correspondieron a ovocitos de las hembras de las Divs. 3L y IIb respectivamente (Tabla VI.1).

En el estadio de AC, el tamaño medio del ovocito osciló de 200 a 219 μm en las hembras del nordeste y del sur del Gran Banco, valores superiores al intervalo entre 100 y 250 μm indicado por Zamarro (1992a) en hembras también del sur del Gran Banco. Durante el inicio de la vitelogénesis fue de 271 a 302 μm , correspondientes a hembras de las mismas zonas. En vitelogénesis media osciló entre 419 μm en las Divs. 3NO y 490 μm en Svalbard (Tabla VI.1).

Tabla VI.1 Tamaño medio del ovocito durante el desarrollo en la platija americana, y su relación con la condición de las hembras.

Área	Fase de desarrollo ovocítico	Diámetro medio del ovocito ± dt			Tamaño del ovocito / Factor de Condición relativo (*)	
		(µm)		Nº	r ₂	Signif.
Sur del Gran Banco (Divs. 3NO)	N-C	79	16	230	0.05	p>0.05
	P-N	139	24	290	0.08	p>0.05
	AC	219	32	445	-0.08	p>0.05
	V1	302	43	268	-0.15	p≤0.05
	V2	419	58	110	0.09	p>0.05
	V3	678	87	85	-0.01	p>0.05
	MTE	703	51	81	0.01	p>0.05
MTA	861	116	35	0.17	p>0.05	
Nordeste del Gran Banco (Div. 3L)	N-C	77	14	45	-0.12	p>0.05
	P-N	129	23	48	-0.11	p>0.05
	AC	200	32	109	-0.26	p≤0.01
	V1	271	39	73	-0.32	p≤0.01
	V2	452	76	30	0.15	p>0.05
	V3	641	78	59	-0.39	p≤0.01
	MTE	698	42	17	0.33	p>0.05
MTA	739	55	3	-0.95	p>0.05	
Svalbard (Div. IIb)	N-C	91	15	53	0.04	p>0.05
	P-N	146	23	92	0.08	p>0.05
	AC	211	30	181	0.09	p>0.05
	V1	295	41	143	-0.26	p≤0.01
	V2	490	88	82	0.24	p≤0.05
	V3	627	55	15	0.12	p>0.05
	MTA	815	125	3	-0.81	p>0.05

(*) Correlación bilateral de Pearson.

A partir de la vitelogenésis avanzada los ovocitos tuvieron siempre mayor tamaño en las hembras del sur del Gran Banco, con 678 µm y el mínimo en las de la Div. IIb con 627 µm en este estadio. Durante la maduración temprana osciló de 698 a 703 µm, y en maduración avanzada de 739 µm a 861 µm; los más pequeños correspondieron en ambos casos a hembras de la Div. 3L. Sin embargo, el tamaño del ovocito sólo mostró diferencias geográficas significativas (test GLM, *Parte II: 2.13.4*) desde la fase P-N hasta la V1 (Tabla VI.2). Zamarro (1992a) indicó tamaños comprendidos entre una moda de 250 a 600 µm a lo largo de la vitelogenésis, y de unas 800 y 1200 µm en MTE e hidratados respectivamente. Este autor utilizó exclusivamente una muestra de hembras de 50 a 55 cm, aunque este aspecto no debería influir durante la vitelogenésis, pues durante estas fases no habría diferencias significativas del tamaño del ovocito con relación a la talla de la hembra (Tabla VI.2). También estudios

con la trucha arco iris (*Salmo gairdneri/Oncorhynchus mykiss*) llevaron a la conclusión de que la talla del pez apenas afectaba al tamaño del huevo, aunque si mostraron alguna diferencia en función de la edad de la hembra (Scott, 1962).

Tabla VI.2 Test GLM de los efectos las variables área, estacionalidad y talla de la hembra sobre el tamaño de los ovocitos en cada fase de desarrollo en la platija americana. Periodo 2001-2010.

Variable	Fase N-C				Fase P-N				Fase AC			
	gl	F	Sig.	ns	gl	F	Sig.	ns	gl	F	Sig.	ns
Área (1)	2	0.03	p>0.05	ns	2	3.05	p≤0.05	s	2	3.62	p≤0.05	s
Mes (2)	8	1.68	p>0.05	ns	8	1.26	p>0.05	ns	8	7.39	p≤0.0001	s
Rango de talla (3)	5	8.27	p≤0.0001	s	5	14.79	p≤0.0001	s	4	5.37	p≤0.001	s
Área - Mes	3	0.30	p>0.05	ns	4	3.23	p≤0.05	s	6	6.77	p≤0.0001	s
Área - Rango de talla	3	0.46	p>0.05	ns	5	0.82	p>0.05	ns	4	2.61	p≤0.05	s
Rango de talla - Mes	20	0.86	p>0.05	ns	23	0.71	p>0.05	ns	21	1.31	p>0.05	ns
Área - Rango de talla - Mes	3	1.26			1	1.68	p>0.05	ns	7	0.78	p>0.05	ns
N	328				430				735			

Variable	Fase V1			Fase V2			Fase V3			Fase MTE			Fase MTA			
	gl	F	Sig.	gl	F	Sig.	gl	F	Sig.	gl	F	Sig.	gl	F	Sig.	
Área (1)	2	8.66	p≤0.0001	s	2	0.94	p>0.05	ns	1	0.04	p>0.05	ns	2	0.10	p>0.05	ns
Mes (3)	8	8.63	p≤0.0001	s	8	14.38	p≤0.0001	s	6	12.79	p≤0.0001	s	2	1.57	p>0.05	ns
Rango de talla (2)	4	0.88	p>0.05	ns	4	0.49	p>0.05	ns	3	0.15	p>0.05	ns	3	4.92	p≤0.001	s
Área - Mes	5	1.93	p>0.05	ns	3	0.38	p>0.05	ns	3	2.29	p>0.05	ns	2	2.4	p>0.05	ns
Área - Rango de talla	3	2.19	p>0.05	ns	3	1.77	p>0.05	ns	2	0.65	p>0.05	ns	2	0.30	p>0.05	ns
Rango de talla - Mes	19	2.02	p≤0.01	s	15	0.78	p>0.05	ns	11	1.28	p>0.05	ns	5	2.41	p≤0.05	s
Área - Rango de talla - Mes	4	0.28	p>0.05	ns	1	0.03	p>0.05	ns	3	1.03	p>0.05	ns	0			
N	484			222			159			98			41			

(1) Área: 3NO, 3L, IIb; (2) Mes: abril a diciembre; (3) Rango de talla: <10, 10-19, 20-29, ..., ≥60 cm.

Los resultados sí indican diferencias significativas respecto a la talla de la hembra en los ovocitos desde N-C hasta AC, y posteriormente en MTE (Tabla VI.2). En estos casos donde hubo diferencias significantes, la prueba *post hoc* de Duncan (*Parte II: 2.13.4*) identificó casi siempre tres subgrupos homogéneos de tallas de la platija americana en cuanto al tamaño medio del ovocito que presentan; y el subgrupo que aparece siempre separado del resto de las tallas está formado por los individuos de menos de 20 o de 30 cm.

En cuanto al desarrollo estacional, lógicamente el tamaño del ovocito varía significativamente desde las fases P-N hasta V3, pero sólo en V1 y MTE hay una interacción significativa entre la estacionalidad y la talla de las hembras; y sólo durante AC hay una interacción significativa entre la estacionalidad y el área geográfica (Tabla VI.2). Estas diferencias serían indicativas de que el inicio y progresión de las fases de AC y V1 no se efectúan a la vez en todos los individuos, dependiendo de la talla y del área.

Analizando la posible correlación entre el estado de condición de las hembras y el tamaño de los ovocitos, destaca la relación negativa a lo largo de todo el desarrollo en las distribuidas en el nordeste del Gran Banco, a pesar del buen estado de condición de esta población (*Parte V: 5.2.1 y 5.2.2*). Dicha relación sólo durante V1 fue negativa y significativa en las tres áreas, y en algunas zonas también fue negativa durante AC, V3 y MTA (Tabla VI.1). A juzgar por los resultados, el tamaño del ovocito en las fases AC y V1 podría estar sujeto a determinados condicionantes (geográficos, condición, estación y talla de la hembra), y a su vez, estas fases serían determinantes en el resto del ciclo.

Maddock y Burton (1999) indicaron que en la platija americana de las Divs. 3LNO la mayor tasa de crecimiento del ovocito se producía a partir de diciembre. Al contrario, Zamarro (1992a) observó, durante la vitelogénesis, un crecimiento lineal hasta diciembre y después lento, e incluso interrumpido a partir de febrero, coincidiendo con el periodo donde las necesidades energéticas mayoritariamente se cubren a partir de las reservas acumuladas y movilizandolas las proteínas somáticas almacenadas hacia la gónada. Ambas fuentes de proteínas, principales componentes del vitelo, dependen de la recuperación de la condición durante el periodo de máxima alimentación en verano (*Parte V: 5.2.1 y 5.2.4*).

La alimentación parece influir en múltiples aspectos relacionados con el tamaño del ovocito, aunque hay resultados contradictorios. Se ha observado que el eglefino produce mayor número de huevos y de más peso (mejor "calidad") (Hislop *et al.*, 1978). Por otro lado, Scott (1962) indicó que en la trucha arco iris, la dieta no afectaba directamente al tamaño del huevo pero sí al número, que al ser mayor ocasionaba huevos más pequeños; a similar conclusión llegó Bagenal (1969) trabajando experimentalmente con la trucha *Salmo trutta*. Sin embargo, también experimentalmente, Wootton (1973) observó en el espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) que una mayor cantidad de alimento repercutía en más puestas a intervalos más cortos y con mayor número de huevos por puesta, sin afectar al tamaño; por el contrario, Manning y Crim (1998) observaron que la limanda sí desovaba huevos de menor diámetro a medida que avanzaba el periodo de puesta relacionándolo con una posible condición deficitaria. En el bacalao, el diámetro medio del huevo es más pequeño al inicio de la puesta, alcanzando el máximo tamaño tras desovar aproximadamente el 10%, y seguidamente el tamaño vuelve a disminuir al final del desove, relacionándolo con la disminución de reservas (Kjesbu *et al.*, 1991). Por los resultados aquí expuestos, la platija americana no parece mostrar estas últimas observaciones pero, el menor y mayor diámetro en algunas fases que se aprecia en las hembras del nordeste del Gran Banco y Svalbard respectivamente, sí podrían estar relacionados con el número final de huevos, aspecto que no se puede confirmar a falta de estudios de fecundidad.

La temperatura está descrita como otro factor que influye en el tamaño del huevo de los peces planos, disminuyendo a mayor temperatura (Pauly, 1994). Pero este aspecto es más aplicable a grandes diferencias latitudinales (por ejemplo tropical respecto a boreal), y no dentro de un rango latitudinal como el de distribución de la platija americana, donde por el contrario, el tamaño final del huevo es considerablemente menor en Svalbard, que es la zona más polar de las analizadas en este estudio.

6.2 LA REPRODUCCIÓN.

6.2.1 Índice Gonadosomático (IGS) y pared del ovario.

Este índice es usado habitualmente como indicador del estado de desarrollo de la gónada y del esfuerzo reproductivo. Los resultados indican que, desde mediados de la primavera hasta julio, hay un máximo que correspondería con la puesta: en abril en las Divs. 3NO, y en mayo, más tardía, en la Div. 3L. El mínimo, al finalizar el desove, se aprecia entre mayo y junio dependiendo de la talla y el área. En las hembras de Svalbard, el IGS presentó valores muy bajos y disminuyendo de mayo a julio, por lo que el máximo sería anterior a estos meses (Tabla VI.3), con la puesta previa al verano como indicó Junquera (1996).

Tabla VI.3 Índice gonadosomático medio (IGS) durante primavera-verano.

Área.	Rango de talla (cm)			
	Abril	Mayo	Junio	Julio
Divs. 3NO	<20		0.02	0.04
	20-29	0.01	0.01	0.02
	30-39	0.09	0.02	0.02
	40-49	0.16	0.10	0.03
	50-59	0.36	0.08	0.05
	>=60	0.04	0.14	0.05
Div. 3L	30-39	0.13	0.15	
	40-49	0.15	0.17	
	50-59	0.16		
Div. Iib	20-29		0.00	0.01
	30-39		0.04	0.03 0.03
	40-49		0.04	0.03 0.03

Maddock y Burton (1999) indicaron que en el área de las Divs. 3LNO se producía el máximo en febrero y el mínimo en junio y julio con la finalización de la puesta, pero con una previa disminución en marzo y abril, interpretado como una posible puesta en grupos. Esa observación también podría ser debida a la variación temporal en la puesta que se produce entre el norte y el sur del banco y a la asincronía de los individuos dependiendo de la talla. De lo contrario significaría un inicio del desove muy temprano y un periodo de puesta muy prolongado, ambos aspectos poco documentados; sí parece que la puesta en todas las áreas ya estaría prácticamente finalizada en junio, como también indicó Zamarro (1992a).

Lógicamente el IGS aumenta con la talla posibilitando la mayor fecundidad potencial de los individuos grandes (Bagenal, 1961; Pitt, 1964; MacKinnon, 1972). Aún así, en las hembras de las Divs. 3L y Iib muestra poca diferencia entre los grupos de tallas, así como, en todas las hembras de aproximadamente <30 cm (inmaduras; apartado 6.3) apenas varía en esos meses (Tabla VI.3; MacKinnon, 1972), manifestando ausencia de estacionalidad tal como sucedía con el estado de condición (*Parte V: 5.2*).

A la vez que se incrementa el IGS, el músculo blanco pierde proteínas y aumenta su contenido en agua, asociado a una baja condición (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Kjesbu *et al.*, 1991; Burton and Maddock, 1995; Maddock and Burton, 1999), y aunque la hidratación del músculo puede darse durante todo el año, incrementa durante el verano (Burton and Maddock, 1995). En las hembras de la platija americana este proceso se aprecia *de visu* más intensamente en las de mayor talla (Pitt, 1975); sobreviene cuando las necesidades energéticas para la reproducción exceden la cantidad de energía sobrante que puede ser canalizada desde el tejido somático al gonadal (Roff, 1983).

Paralelo al proceso de desarrollo de los ovocitos y de la gónada, la pared del ovario sufre cambios de grosor. Maddock y Burton (1999) indicaron que el menor grosor de la misma corresponde a poco antes de la puesta y el mayor tras el desove. Efectivamente, los resultados muestran que en las hembras adultas la pared del ovario es más fina desde MTE hasta la hidratación (de 191 a 255 μm) y más gruesa (de 296 a 448 μm) cuando ya hay presencia de POFs. En los estados de V1 y V2 también es bastante gruesa; luego va disminuyendo a medida que avanza la vitelogénesis (Tabla VI.4).

Si durante los meses de desove, el menor y mayor grosor de la pared del ovario son

Tabla VI.4 Grosor medio (μm) de la pared del ovario.

Estado más avanzado y POFs	Div. 3NO			Div. 3L			Div. IIB		
	Media	\pm dt	N	Media	\pm dt	N	Media	\pm dt	N
J N-C	39	25.2	9	49	26.8	3	21	.	1
J P-N	71	50.1	13	79	42.2	7	40	34.2	9
AC	97	62.6	19	71	17.3	2	83	70.6	19
V1	368	245.7	22	288	241.2	9	221	121.9	21
V2	219	126.7	16	312	187.0	6	165	167.5	26
V3	192	54.9	5	135	31.1	3	129	72.9	7
MTE	205	124.9	19	124	50.0	3			
MTA	255		1						
H	191	84.3	8						
POF	448	280.8	25	296	181.3	4	395	210.1	24
Valores medios mensuales calculados sólo con los individuos ≥ 30 cm.									
Abril	228	245.0	6	110	42.3	9			
Mayo	278	236.3	61				397	305.7	10
Junio	262	219.9	40				238	159.6	22
Julio							270	194.6	25
Agosto	256	95.0	2	295	205.3	19			
Sept.	325	187.7	2						
Oct.							134	97.2	33
Nov.	192	125.9	8						

indicativos de la pre-puesta/puesta y del final de la misma respectivamente, en el sur del Gran Banco el periodo de desove sería de abril a junio aunque podría prolongarse un poco más, lo cual indicaría que es relativamente largo, bien por la emisión de numerosas tandas, o bien por la asincronía poblacional. A este último aspecto posiblemente se deba la gran desviación (dt) de los valores medios observados (Tabla VI.4).

Este característico engrosamiento de la pared del ovario, junto a la reducción del tamaño del mismo es usado para definir *de visu* el estado de post-puesta (con POFs) y de recuperación (con V1 y V2) en la escala macroscópica de madurez.

6.2.2 Patrón y periodo de puesta.

Los ovocitos en desarrollo primario están presentes a lo largo de todo el año. Igual sucede con la fase AC, pero su frecuencia disminuye a medida que avanza la vitelogénesis y la maduración, con un mínimo cuando ya hay ovocitos en MTA e H y sobre todo con presencia de POFs (Figuras VI.1, VI.2 y VI.3). Tras el desove, cada individuo, en un proceso continuo, inicia la generación del siguiente ciclo reproductivo, que dentro de la asincronía individual, en la mayoría se iniciaría a partir de julio. Del stock de ovocitos en AC, una parte de ellos entrarían en vitelogénesis y los restantes permanecerían, o por el contrario habría formación continuada, dada la presencia de esta fase todo el año. El proceso se adelanta en las hembras de mayor talla, tanto en la formación de V3 e hidratación como en la aparición de POFs. Estos aspectos serían comunes en la platija americana independientemente del área de distribución, sin embargo, esta especie muestra diferencias geográficas en cuanto al periodo, y la secuencia y simultaneidad de las fases de desarrollo del ovocito.

En el sur del Gran Banco ya hay síntomas de puesta en abril; en los ovarios aparecen POFs junto a ovocitos hidratados y en maduración avanzada y, a la vez, se aprecia otra cohorte de ovocitos en vitelogénesis avanzada, separada por la ausencia de vitelogénesis media. Después, en los meses de mayo y junio continúa la puesta y esa discontinuidad desaparece, observándose todas, o casi todas, las fases de desarrollo del ovocito a la vez. La puesta parece ser bastante prolongada al tener varias entradas de ovocitos lo que origina sucesivas tandas, de abril a junio (Figura VI.1), como se deducía por el grosor de la pared del ovario. Las hembras de mayor talla fueron las únicas con presencia de POFs en abril; es decir, comienzan antes la puesta, fenómeno ya observado por otros autores (Bagenal, 1961; Pitt, 1966; Morgan, 2001). También en estas tallas posiblemente tenga mayor duración, ya que alcanzan los valores mínimos de condición en el verano, mientras que las hembras de tallas entre 30-39 cm muestran su condición más baja ya en primavera (*Parte V:5.2.1*). En julio finalizaría este ciclo para iniciar el siguiente; todavía hay presencia de POFs (que se mantienen hasta agosto o incluso septiembre), acompañados de ovocitos V1 y V2 para el siguiente ciclo (Figura VI.1). La elevada frecuencia de ovocitos en V1 simultáneamente a la

presencia de POFs indicaría un corto periodo de reposo tras la puesta, como sugirieron otros autores (Zamarro, 1992a, Junquera, 1996).

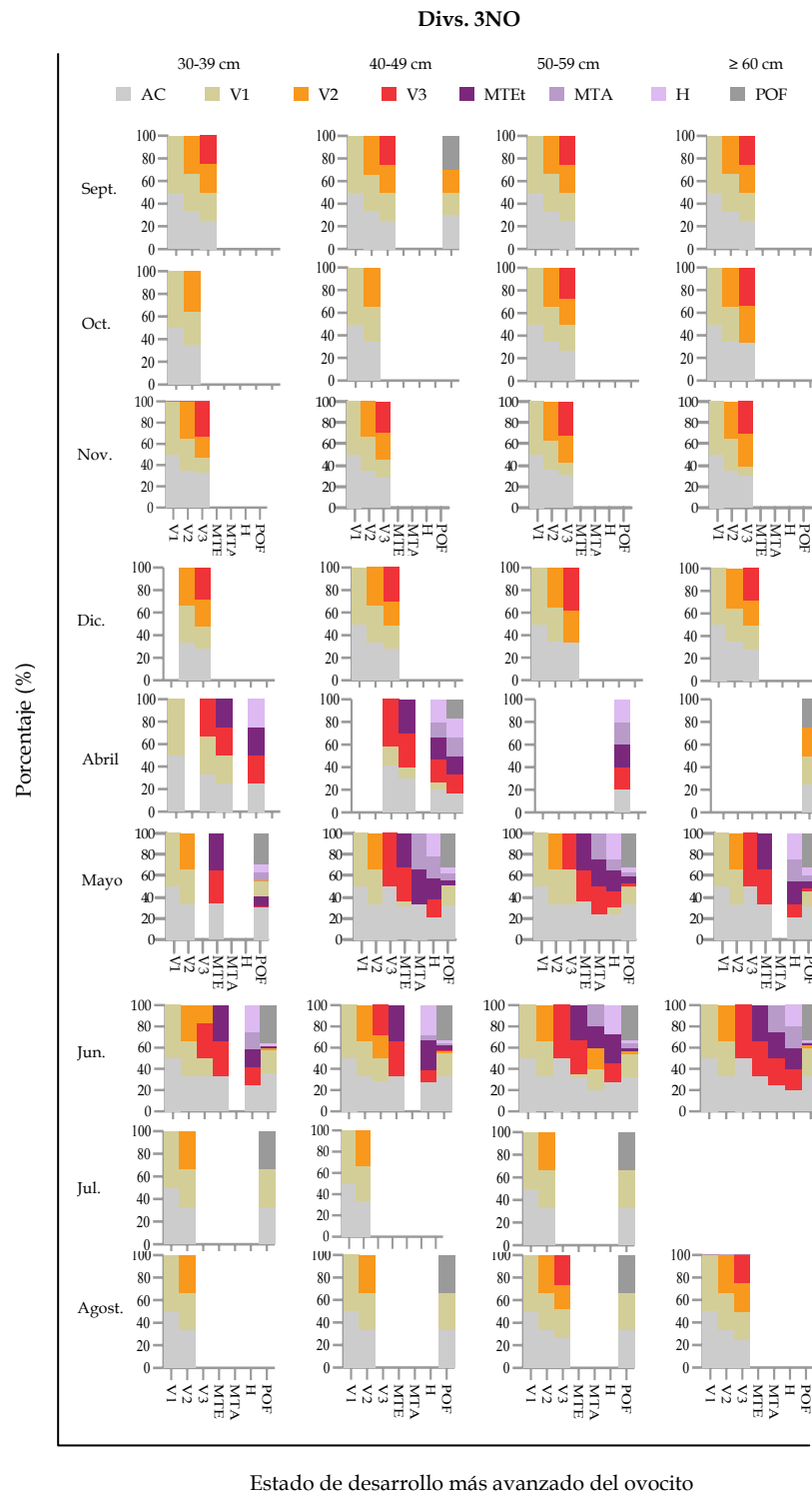


Figura VI.1 Presencia de las distintas fases del desarrollo del ovocito conjuntamente con el estado de desarrollo más avanzado. Divs. 3NO, periodo 2002-2010.

separados por la ausencia de V2. Los hidratados aparecen en junio, y en julio podría haber finalizado ya la puesta, tal como indica la ausencia de ovocitos en fases en maduración, aunque todavía haya una partida en V3 y, de hecho, se observen POFs en agosto. Esto supondría que en la Div. 3L el desove comienza más tarde que en las Divs. 3NO como

Los resultados muestran que los POFs están presentes hasta más tarde de lo habitualmente descrito en esta área en estudios anteriores (Zamarro, 1992a; Zamarro, 1992c; Maddock and Burton, 1999). Su presencia, normalmente, sería indicativa de puesta reciente, pues su duración suele ser corta, de 3 a 4 días en algunas especies a menos de 24 horas en otras (Hunter and Macewicz, 1985); aunque también fueron observados en la solla dos meses después en avanzado estado de reabsorción. La velocidad de absorción de los POFs es dependiente de la temperatura, por ello las condiciones de hábitat de la solla favorecen la permanencia de los POFs, hecho que sucedería también en la platija americana.

En las hembras del nordeste del Gran Banco, la cohorte de ovocitos procedente del invierno para desovar está en vitelogénesis avanzada o ya iniciando la maduración (en las de mayor talla) en abril y mayo. Éste sería el grupo para la puesta y, aunque hay ovocitos en vitelogénesis inicial, no parece que éstos se incorporen en este ciclo,

también indicó Morgan (2001); y posiblemente de menor duración y con mayor sincronía de las hembras, que efectuarían menor número de tandas que las del sur del banco (Figura VI.2), como se apreciaba relacionando la condición, la alimentación y la madurez (Parte V: 5.2.4). Los ovocitos hidratados aparecen más tarde que el observado máximo de IGS en mayo, pero se carece de datos de junio y julio en la Div. 3L para calcular este índice.

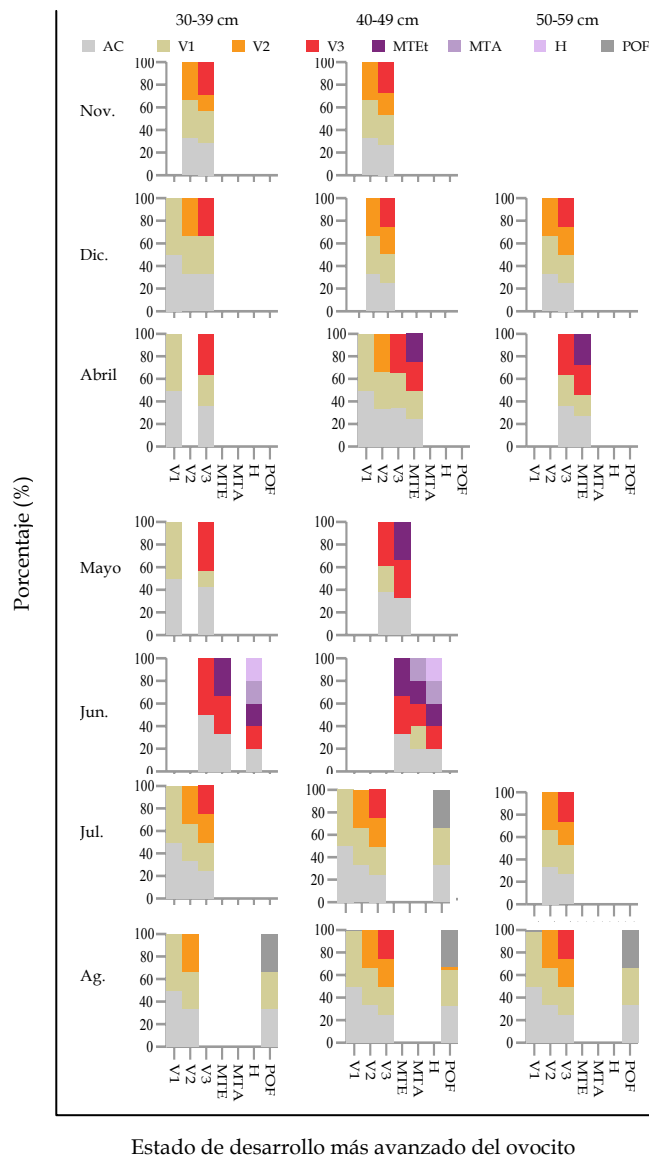


Figura VI.2 Presencia de las distintas fases del ovocito conjuntamente con el estado de desarrollo más avanzado. Div. 3L, periodo 2003-2010.

La población de Svalbard presenta la misma imagen de mayo a julio. Hay presencia de POFs y V2, junto a una mínima frecuencia de ovocitos hidratados. Las fases desde vitelogenénesis avanzada hasta la maduración están ausentes, por lo que el desove es anterior a estos meses y la puesta ya estaría también finalizada en julio (Figura VI.3), como se apreciaba con el IGS. Los ovocitos en V2 no se incorporarían a ese ciclo, indicando igualmente en esta población el corto periodo de descanso. Estos resultados coinciden con los observados para el periodo de junio y julio de 1995 por Junquera (1996).

En las hembras de Flemish Cap aparece un cuadro similar al mostrado en las Divs. 3L y IIb. Semejan tener una puesta corta con menos tandas pero bien definidas, comparadas con las hembras del sur del Gran Banco. En abril aparecen ovocitos en MTE y no fueron observados POFs; éstos estuvieron presentes en junio y a la vez ausentes los ovocitos H, por lo que el pico de puesta sería anterior (en mayo); aunque en junio todavía está presente un grupo de ovocitos en MTE que se incorporarían al ciclo (Figura VI.3).

En cada estación de puesta, los huevos son reclutados y ovulados en varios lotes durante un periodo más o menos prolongado (Murua and Saborido-Rey, 2003). Si en presencia de ovocitos hidratados hay otros en fases de maduración y vitelogénicos para ser liberados en el mismo ciclo, esto es indicativo de la puesta parcial de un frezador en serie o "múltiple" (Zamarro, 1992a; Maddock and Burton, 1999).

Los resultados obtenidos reflejan esta situación en la platija americana del noroeste Atlántico, con la presencia simultánea de dichos estados de desarrollo entre abril y junio dependiendo del área geográfica. Con la cobertura disponible del área de Svalbard no es

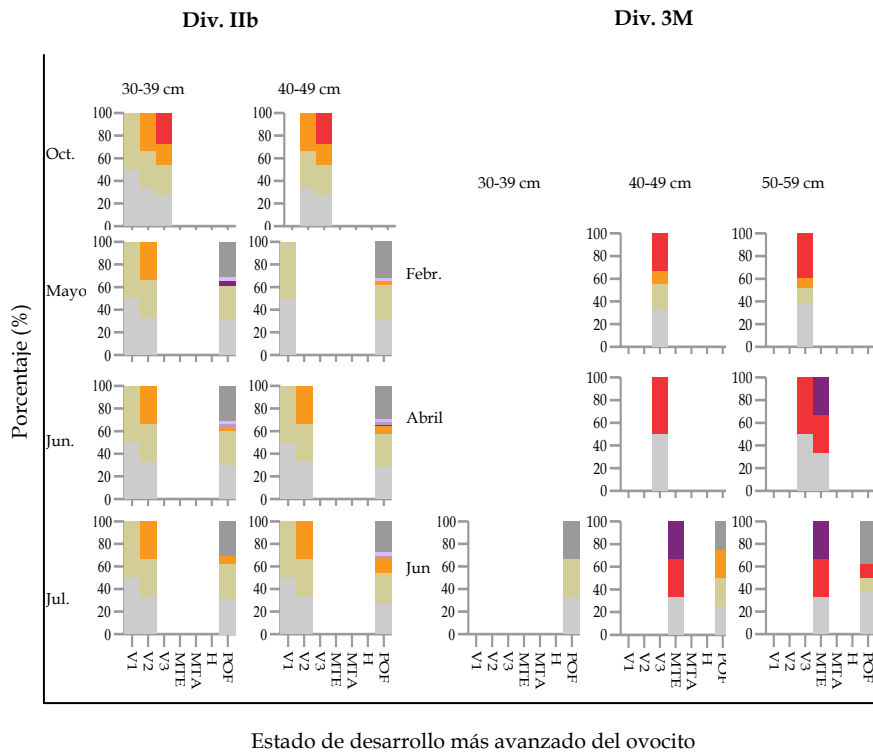


Figura VI.3 Presencia de las distintas fases del ovocito conjuntamente con el estado de desarrollo más avanzado. Div. IIB y Div. 3M, periodo 2001-2005. Leyenda en Figuras VI.1 y VI.2.

julio no habría diferencias significativas entre las distintas tallas de las hembras en cuanto a la frecuencia de los distintos estados de desarrollo presentes cada mes.

Maddock y Burton (1999) indicaron que el proceso de liberación de todos los grupos de huevos en la platija americana es relativamente prolongado. En los resultados obtenidos esto es más evidente en la población del sur del Gran Banco. La estrategia de puesta en grupos incrementa la fecundidad al no estar las hembras sometidas a limitaciones morfológicas de tamaño; además de disminuir el riesgo de predación sobre huevos y larvas, y favorecer la disponibilidad de mejores condiciones ambientales de supervivencia en alguno de los grupos desovados. En el bacalao, el tiempo entre partidas podría ser de unas 35 horas efectuando de 10 a 15 grupos (Kjesbu, 1989), en el eglefino se indicó la liberación de una media de 16.6 tandas en un periodo medio de 33.2 días (Hislop *et al.*, 1978), y en la limanda se producen de 14 a 22 tandas a intervalos de un día (Manning and Crim, 1998); pero en algunos casos también se detectó que, al prolongarse el periodo de la puesta, se produce una disminución de la hidratación y del tamaño del huevo. En la platija americana en cautividad, procedente del estuario de St. Lawrence, se observó una media de 10.4 tandas durante un periodo medio de puesta de unos 25.6 días entre mayo y julio, pudiendo llegar a un máximo de 46 días, pero el primer grupo de huevos desovados representaba un 12% del total y es en el que se daba el mayor porcentaje de huevos viables (Nagler *et al.*, 1999).

En cuanto al periodo de puesta, los resultados no ofrecen cambios sobre lo descrito. El periodo más intensivo en el noroeste Atlántico sería de abril a junio dependiendo de la zona (Tabla VI.5; Nevinsky and Serebryakov, 1973).

posible apreciarlo, aunque está indicado este tipo de puesta y posiblemente sea corta y de pocos grupos (Junquera, 1996).

El desove en varias tandas propio de los ponedores múltiples puede estar combinado con un periodo reproductivo relativamente largo debido a la asincronía poblacional, dependiente de la talla en el proceso de maduración individual, que podría confundirse con procesos asincrónicos. En este caso, aunque las hembras de mayor talla puedan comenzar antes, entre los meses de abril y

Tabla VI.5 Parámetros biológicos de reproducción de la platija americana en las áreas de distribución a lo largo de distintos periodos.

Área	Zona	Ref.	Sexo	Maduración		Periodo estudio	Puesta (presencia de huevos en el ictioplancton o hembras en puesta)		Datos madurez	
				L ₅₀	A ₅₀		Periodo	Pico		
Atlántico nordeste	Mar de Cyde (ICES Div. VIa)	(1)	hembras	19-21	3	1953-1955			macrosc.	
	Mar del Norte (ICES Divs. IVa, IVb)	(2)	hembras	14.4	2.6		enero-mayo	marzo-abril		
	Svalbard (W Mar de Barents, ICES Divs I, IIb)	(3)	hembras	27.8		1995			histología	
	Barents Sea (ICES Div. I, IIa)	(4)	machos		5.7	1994	marzo-julio (5)	abril-mayo (5)		
		(2)	hembras	35.2	11.7					
Atlántico noroeste	W Groenlandia (NAFO Divs. 1B y 1F)	(6)	machos	~ 12.5	~ 3	1982-1994	mayo-mediados de julio (13)		macrosc.	
	Banco de Hamilton Inlet - Canal de Hawke (NAFO Div. 2J)	(8)	hembras	25.5-26.5	8	1963-1964				
		(7)	machos	24.4		1977-1987	junio-julio (13)			
	hembras		42.8	14.8						
	machos		20.4	4.8						
	S Labrador (NAFO, Div. 2J)	(2)	hembras	35.0	9.0	1988-1993				
		(2)	hembras	31.5	7.8			mayo-med. julio (13)		
	S Labrador - NE Newfoundland (NAFO Div. 3K)	(8)	hembras	23.5	6.3	1963-1964	mayo a agosto (8); mediados abril-agosto (13)			
		(7)	hembras	37.3	8.5	1977-1987		primera mitad junio (8)		
	machos		19.1	5.1	1988-1993					
	hembras		32.3	8.5						
	NE Gran Banco (NAFO Div. 3L)	(8)	hembras	33.7	8.7	1953-1964		med. abril-agosto (13)		macrosc.
		(9)	machos	24.0	7.3	1961-1965	marzo a junio (2); med. marzo-agosto (2); med. marzo-mayo (13)			
	hembras		42.6	14.0						
	machos		23.6	7.6						
	SE Gran Banco (NAFO Div. 3N)	(9)	hembras	42.1	14.0	1969-1972		abril-junio (8,20)		
		(9)	machos	23.9	6.4	1957-1964				
	hembras		40.4	10.6						
	machos		24.0	5.3						
	SW Gran Banco (NAFO Div. 3O)	(8)	hembras	43.3	11.1	1951-1965	abril-junio (8); marzo-junio (13)			
		(9)	machos	24.8	5.3	1971				
			hembras	46.8	12.2					
	Gran Banco (NAFO Divs. 3LNO)	(15)	machos	25.6	4.7	cohortes de 1945 a 1990, la L ₅₀ pasó de 23 a 20 cm y la A ₅₀ de 6 a 5 años aprox. cohortes de 1991-1992 con la L ₅₀ de 20 cm y la A ₅₀ de 3 años aprox. cohortes posteriores a 1992 con la L ₅₀ de 21 a 19 cm y la A ₅₀ de 4 años aprox.				
hembras			41.5	8.8	cohortes de 1945-1975, la L ₅₀ pasó de 41 a 39 cm y la A ₅₀ de 11 a 10 años aprox. cohortes de 1975-1995, la L ₅₀ pasó de 37 a 33 cm y la A ₅₀ de 9 a 8 años aprox. cohortes posteriores a 1995, la L ₅₀ pasó de 34 a 36 cm y la A ₅₀ de 7 años aprox.					
Flemish Cap (NAFO Div. 3M)	(8)	hembras	29.3	5.5	1950-1963	abril-mayo (8); med. marzo-agosto (13)		principios abril-mediados mayo		
	(10)	hembras	53.6	13.6						
Bahía de St. Mary's (NAFO Div. 3P)	(8)	machos	41.3	7.8	1961	mediados marzo a julio (8); mediados marzo-agosto (13)		primera mitad abril (8); med. mayo-med. julio (13)		
	(10)	hembras	26.4	3.8	1978-1985					
Banco de St. Pierre (NAFO Div. 3Ps)	(8)	hembras	39.7	6.2			mediados abril a finales de mayo			
	(11)	machos	20		1957-1960	abril-junio				
hembras		40.2	15.2							
machos		27.8	7.5							
N Plataforma de Scotian (NAFO Div. 4V)	(8)	hembras	44.6	14.2	1950-1953					
	(11)	machos	28.3	6-7	1972	abril-mayo (8); marzo-mayo (13)	abril-mayo (2)			
		hembras	42.6	12						
	(14)	machos	25.3	6.2	1973-1988					
hembras		40	10							
SW St. Lawrence-Magdalen Shallows (NAFO Div. 4T)	(12)	hembras	21.2	5.1	1989-1993					
	(12)	hembras	36.7	8.9						
Cabo Breton (NAFO Div. 4Vn)	(11)	machos	25	6	1957-1961	marzo a junio (12); med. abril-julio (13)		med. abril-med. mayo (12)		
	(11)	hembras	41	10						
Golfo de Maine y Georges Bank (NAFO Divs. 5Y, 5Z)	(2)	hembras	23.9	5	1972	med. abril a julio (12); abril-junio (13)		mayo (13); mediados abril-junio (12)		
	(2)	hembras	38.1	11						

Fuentes: (1) Bagenal, 1957; (2) Walsh, 1994 y otros autores citados por él (Bigelow and Schroeder, 1953; Russell, 1976; Isaksen, 1977; Sullivan, 1982; Neilson and Perley, 1988; Ntiba, 1989; Bowering and Brodie, 1991; O'Brien *et al.*, 1992; Brodie, 1993 no publicado); (3) Junquera, 1996; (4) Fossen *et al.*, 1999; (5) Walsh, 1996b; (6) Lloret, 1997; (7) Bowering *et al.*, 1997; (8) Pitt, 1966; (9) Pitt, 1975; (10) Bowering and Brodie, 1994; (11) Minet, 1974; (12) Powles, 1965; (13) Nevinsky and Serebryakov, 1973 (y otros autores citados por ellos); (14) Bowering *et al.*, 1996; (15) Dwyer *et al.*, 2007.

Pitt (1966), en un estudio abarcando desde finales de los años 50 hasta principios de los 60, observó variaciones en el periodo de desove ligadas a la temperatura del hábitat; indicando que sería posiblemente en abril en Flemish Cap, de principios de abril a mayo en el Gran Banco y, posiblemente, en el Banco de S. Pierre; se iniciaría más tarde en áreas al norte, en mayo en Bonavista y a mediados de mayo en el nordeste de Terranova. Durante la primera

mitad de los años 90, en el Gran Banco se observó mayor proporción de ovocitos hidratados en abril (Maddock and Burton, 1999), pero también existen referencias indicando hembras en avanzado estado de madurez gonadal ya en febrero (Nevinsky and Serebryakov, 1973; O'Brien *et al.*, 1993, Morgan, 2001) y, aunque seguía produciéndose la mayor intensidad de puesta entre abril y junio, mostraba una tendencia a retrasarse desde principios de esa década, resultando un periodo más largo de puesta, hasta agosto (Morgan, 2001), lo cual coincidiría con la observación en el presente estudio de POFs hasta más tarde de lo citado. También Nevinsky y Serebryakov (1973) indicaron que la puesta, en algunas áreas, podría prolongarse hasta septiembre. En estos últimos estudios se utilizaron datos macroscópicos de madurez y pueden ser más imprecisos y no equivalentes a los resultados de trabajos histológicos, como han mostrado estudios con la faneca, *Trisopterus luscus* (Alonso, 2011) y la merluza, *M. merluccius* (Domínguez, 2006), observándose que macroscópicamente se tiende a sobrestimar las hembras inmaduras al incluir en este grupo algunas de las que están en recuperación gonadal.

Otros dos factores a tener en cuenta en relación con la variabilidad del periodo y duración de la puesta son: la temperatura y la estructura de tallas de la población. La temperatura se correlaciona positivamente con un desove más temprano, de forma que las bajas temperaturas prevalentes a lo largo de gran parte de la década de los años 90 y a principios de la siguiente década, influirían en el retraso, ya comentado, del periodo de desove, a la vez que la población estuvo situada a profundidades mayores de lo habitual durante el periodo de puesta (*Parte III: 3.1 y 3.2*), factor que normalmente la retrasa y acorta. Por otro lado, las hembras adultas de menor talla, proporción dominante en la biomasa reproductora de la población del Gran Banco en las últimas décadas, inician el desove más tarde. Ambos aspectos contribuirían al citado retraso estacional (Morgan, 2001); aunque otro estudio posterior indicó que el efecto de la edad respecto del periodo y la duración del desove no fue siempre el mismo, observándose tanto épocas donde los individuos más jóvenes presentaron una puesta más temprana y corta que los individuos de mayor edad, como lo contrario (Morgan, 2003b).

En la población del nordeste Atlántico la puesta se iniciaría ya en marzo o en abril como indicó Walsh (1996b, citando a Milinsky, 1944 y Albert *et al.*, 1994), prolongándose hasta julio (Junquera, 1996). Pero estos estudios reseñan que el pico de desove se produce en mayo, aspecto que los presentes resultados no parecen mostrar, tanto por la ausencia de ovocitos en fases de maduración e hidratados como por la poca variación del IGS desde mayo a julio.

6.2.3 Organización del ovario y tipo de fecundidad.

Se considera que esta especie desarrolla una fecundidad determinada a través de un proceso de organización del ovario sincrónico por grupos (Zamarro, 1992a; Murua and Saborido-Rey, 2003). Por lo tanto, en función del tamaño de los ovocitos habría al menos dos cohortes de éstos al mismo tiempo, de las cuales la más avanzada sería unimodal y estaría constituida por ovocitos de gran tamaño correspondientes a la ovulación de ese ciclo reproductivo, junto a otra cohorte de ovocitos de más pequeño y variado tamaño (Murua and Saborido-Rey, 2003). Por el contrario, en el desarrollo asincrónico hay ovocitos en todos los estados de desarrollo a la vez, destacando sólo la moda de los hidratados (Hunter and Macewicz, 1985).

Desde la pre-puesta hasta la finalización del desove, aproximadamente de abril a agosto, la platija americana muestra diferencias geográficas en la organización del ovario.

Analizando la frecuencia del tamaño de los ovocitos, en las hembras de la Div. 3L se ajusta al patrón definido para la sincronía por grupos. Pero en las procedentes de las Divs. 3NO no parece tan claro, sobre todo en las de mayor talla (Figura VI.4), en las cuales, las modas que ofrecen los tamaños de los ovocitos no encajan claramente con el avance sincrónico y liberados en lotes. Aunque, hay varios grupos modales correspondientes a las distintas tandas de puesta, se produce una simultaneidad de todos los estados de desarrollo, como se vio en el apartado anterior.

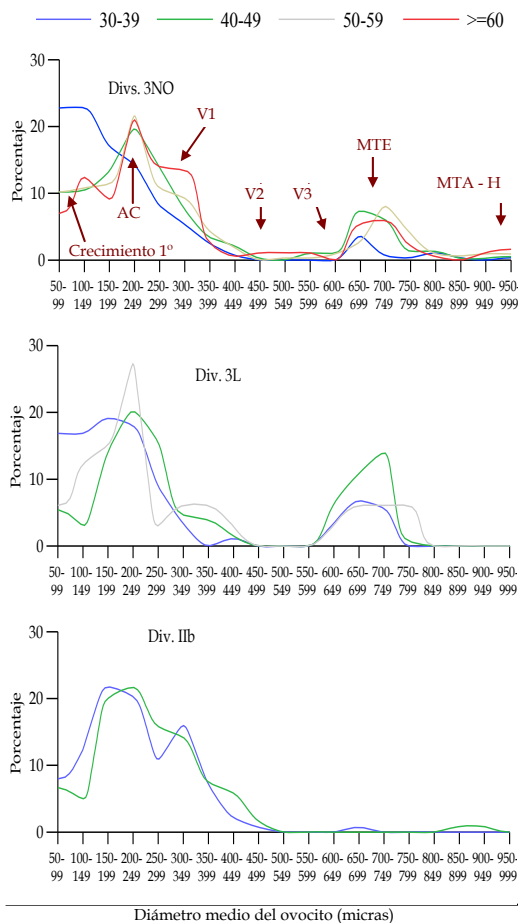


Figura VI.4 Porcentaje de ovocitos por su tamaño medio (micras) en cada área de abril a agosto, para los distintos grupos de tallas. Se indica dónde estarían situadas aproximadamente cada fase de desarrollo del ovocito.

produce un “hueco” hasta las 600 μm aproximadamente (rango que ocuparían los ovocitos entre V2 y V3), claro en las hembras de la Div. 3L (Figuras VI.4 y VI.5) y posiblemente también en las de Svalbard (Figura VI.4).

Esta discontinuidad separa al grupo que entraría en la puesta, constituido por ovocitos en V3 (en baja frecuencia), en maduración e hidratados, siendo éstos últimos los de mayor

Entre abril y agosto la frecuencia de diámetros de los ovocitos en la platija americana permite observar una continuidad de tamaño al menos con dos grandes grupos modales o *clusters*. Los de menor tamaño muestran varias modas sin discontinuidad y alcanzarían hasta las 400 μm aproximadamente, incluyendo ovocitos desde el desarrollo primario hasta V2. A continuación se

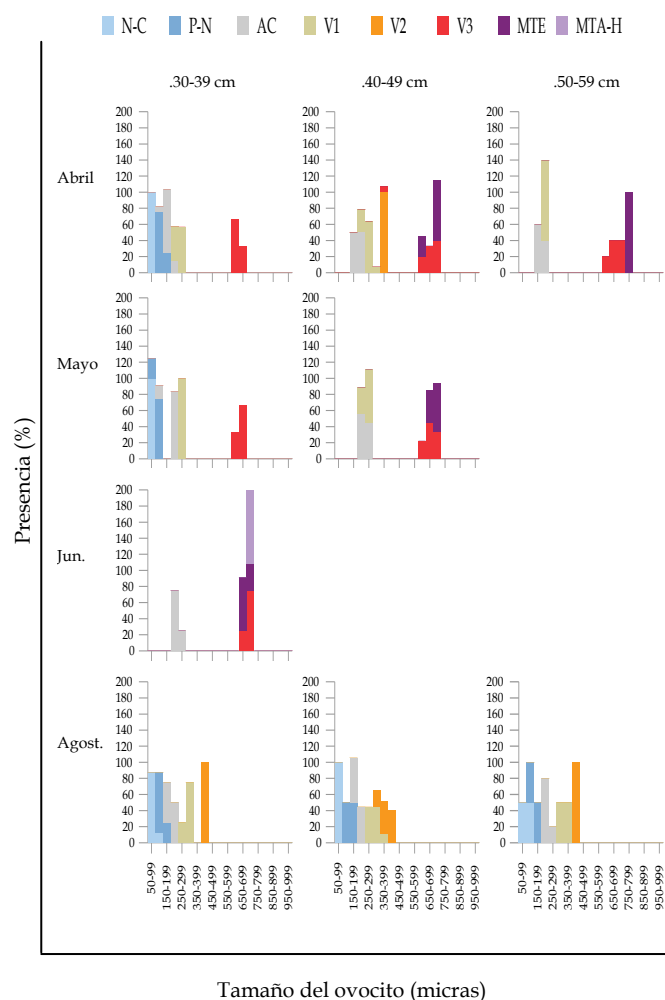


Figura VI.5 Porcentaje de ovocitos de cada fase de desarrollo por tamaño en el periodo de puesta de la platija americana en la Div. 3L (total de cada fase = 100%).

tamaño y la última moda (Figuras VI.4, VI.5 y VI.6). Serían los establecidos para liberar en las sucesivas tandas, identificables por las modas dentro de este *cluster*.

Separados aparecen aquellos que no entrarían en el ciclo de ese año, evidenciando la fecundidad determinada. Pasado junio desaparece la cohorte de mayor tamaño, manteniéndose la primera que abarca un rango mayor, como se aprecia en las hembras de Svalbard (Figura VI.4), con una situación de post-puesta comentada en el apartado anterior.

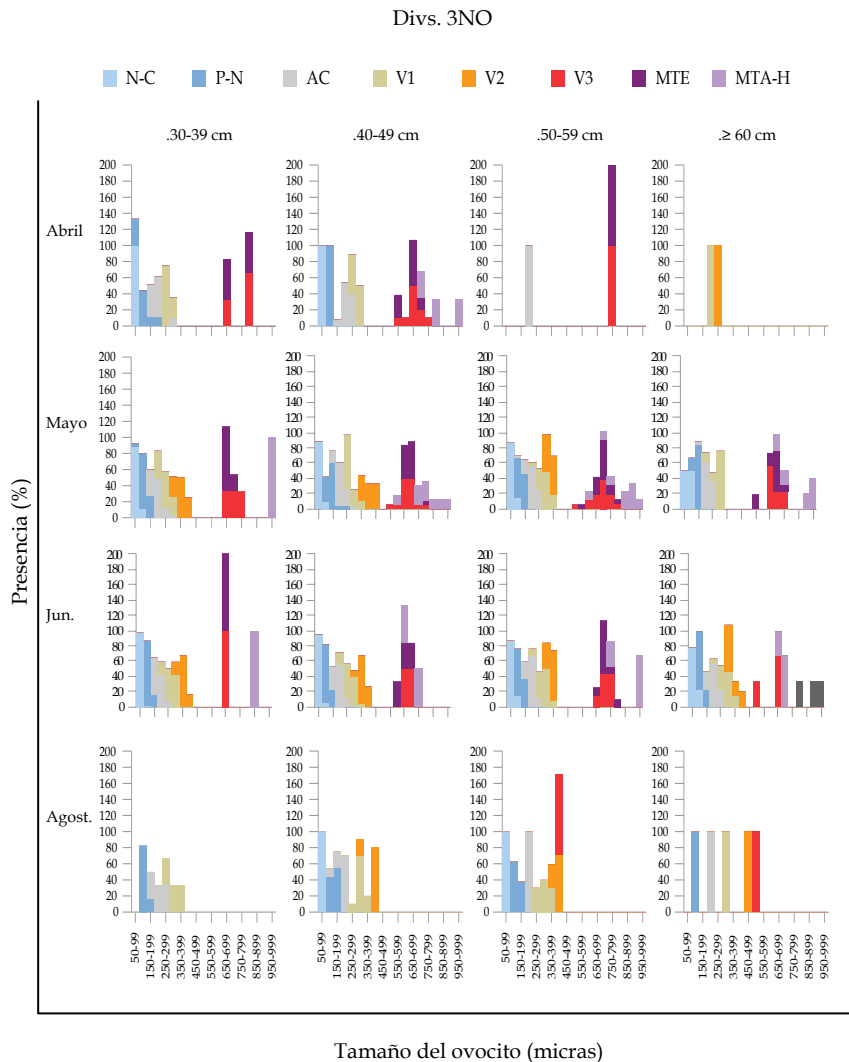


Figura VI.6 Porcentaje de ovocitos de cada fase de desarrollo por tamaño en el periodo de puesta de la platija americana en las Divs. 3NO (total de cada fase = 100%).

La presencia de un grupo de ovocitos establecido antes de la puesta, que sería aproximadamente equivalente al número de huevos a desovar, y sin nuevas de vitelogénesis durante el desove, lo que supone la ausencia de tamaños entre los ovocitos inmaduros y los vitelogénicos previa a la puesta (Hunter and Macewicz, 1985).

Teniendo en cuenta la frecuencia de los estados presentes simultáneamente y la frecuencia de los tamaños de los ovocitos, la fecundidad determinada descrita para esta especie (Zamarro, 1992a; Maddock and Burton; Murua and Saborido-Rey, 2003) no parece tan clara en la población del sur del Gran Banco, al observarse una posible incorporación de nuevas partidas de ovocitos, como también reseñaron Maddock y Burton (1999), de forma

En los ovarios de las hembras de las Divs. 3NO hay menor separación entre los dos citados grandes *clusters*, lo que sugiere cierto “asincronismo” o “nuevas entradas” de ovocitos para la vitelogénesis. Esos aspectos serían propios de la organización asincrónica o la fecundidad indeterminada; aunque, también podría ser debido a un mayor número de episodios de puesta y muy seguidos. En estas hembras los ovocitos en cada fase presentan un rango mucho más amplio de tamaños y la separación entre las dos mencionadas cohortes es menor, sobre todo por una mayor presencia de ovocitos en V2 (Figura VI.6).

La fecundidad determinada está definida por la

que no se trataría simplemente de un incremento, durante la puesta y con presencia todavía de POFs, de los ovocitos en AC y V1 para al siguiente ciclo reproductivo como indicó Zamorro (1992a).

Zamorro (1992a) observó una notable mayor proporción de ovocitos de gran tamaño en AC de noviembre a marzo, interpretada como el inicio de la vitelogénesis para la puesta del siguiente año, junto a la aparición de una discontinuidad en los diámetros a partir de enero interpretada como la separación entre los previtelogénicos y los vitelogénicos, estos últimos serían los expulsados en el ciclo inmediato. Sin embargo, Maddock y Burton (1999) encontraron, en la estación de puesta, ovocitos en diversos estadios con una frecuencia de tallas continua, y los ovocitos en AC más grandes que en diciembre, sugiriendo que los grupos iniciales desovados vendrían de una fase principal de vitelogénesis iniciada varios meses antes, y las últimas tandas serían liberadas rápidamente a través de vitelogénesis durante la propia estación de puesta usando reservas energéticas de las proteínas del músculo blanco; en cualquier caso, estos autores apoyan una fecundidad determinada en esta especie. Rideout *et al.* (1999) observaron en el fletán negro un proceso similar de vitelogénesis previo o durante la puesta, que consideraron similar al observado en la platija americana por Maddock y Burton (1999), sin embargo, en el caso del fletán negro, los autores sugieren que podría no darse el patrón de puesta determinada definido para esa especie.

Los resultados expuestos sobre los individuos del sur del Gran Banco coinciden con el estudio de Maddock y Burton (1999), notándose aspectos señalados como indicativos de sincronía y fecundidad determinada que no parecen claros.

6.2.4 Atresia folicular, atresia masiva y fallo reproductivo.

La atresia folicular es un proceso mediante el cual el folículo pierde su integridad, donde el ovocito detiene su desarrollo y es reabsorbido, y produce los denominados *corpora atretica*. Hay tres componentes que intervienen en el mecanismo: el ovocito, la teca y la granulosa (Byskov, 1978).

La atresia interviene en la reducción del número de huevos que finalizan la maduración cuando el pez sufre inanición o pobre condición nutricional (Scott, 1962), y también está asociada a temperaturas inapropiadas, aunque varía en las diferentes especies y con la condición fisiológica, así como con el tamaño del propio folículo, que puede degenerar en cualquier estado del desarrollo aunque son más propensos cuando están en vitelogénesis.

En un 45, 27 y 41% de los ovarios analizados procedentes del sur y nordeste del Gran Banco y Svalbard respectivamente se apreciaron ovocitos atrésicos. Al contrario de lo observado a finales de los años 80 y principios de los 90 por Zamorro (1992c) y Junquera (1996), una considerable parte de la población estaría afectada por este proceso, y notablemente menos en la población de la Div. 3L. La atresia apareció en todos los estados de desarrollo, pero más frecuente en ovarios con ovocitos en vitelogénesis y en los que presentaban POFs; también afectó más al finalizar la puesta, aunque también se produjo en invierno (Figura VI.7).

En las hembras del sur del Gran Banco hubo mayor porcentaje de ovarios con ovocitos atrésicos de septiembre a diciembre, donde los estados de desarrollo más avanzados eran V2 y V3, y de mayo a junio en ovocitos en V1 y MTE y con POFs. En las hembras de la Div. 3L fue más frecuente durante agosto, con ovocitos en V1 y V2, y con POFs; también durante abril

en ovocitos en V3 e inicio de la maduración. En las de Svalbard fue más habitual durante el desarrollo inicial de la gónada (septiembre-diciembre), cuando los ovocitos están en V2 y V3, y durante junio-julio con la presencia de POFs y vitelogénesis inicial (Figura VI.7). También se observó atresia en un 39% de las muestras procedentes de Flemish Cap y, a juzgar por el elevado porcentaje en tan pocas muestras, posiblemente esta población se vea bastante afectada por este proceso.

Si la atresia se incrementa durante la puesta sería indicativo del final de la misma, cuando los ovarios estarían compuestos de folículos atrésicos (degenerados), oocitos inmaduros y huevos maduros. Esta imagen sería un buen indicador de puesta reciente, que correspondería a lo observado en junio en las Divs. 3NO y IIb, y en agosto en la Div. 3L, y acorde al final de la puesta comentado anteriormente y un mes después aproximadamente de los observados valores máximos del IGS. También se correspondería con el periodo de valores mínimos de la condición en las hembras del sur del Gran Banco y Svalbard, pero no así en las de la Div. 3L cuya condición más baja fue en primavera (*Parte V: 5.2.1*).

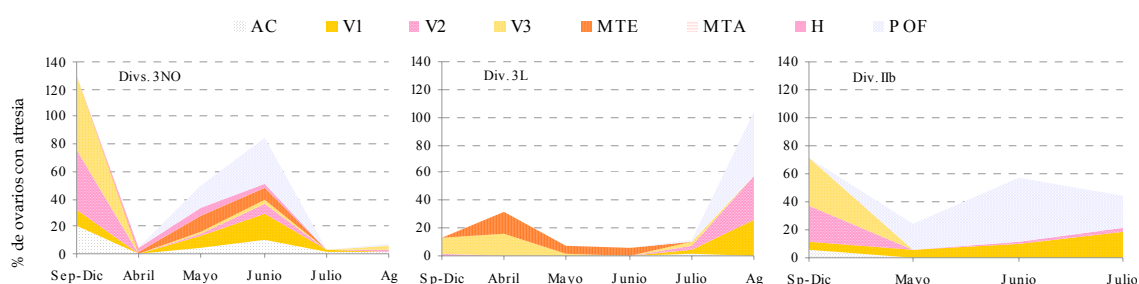


Figura VI.7 Porcentaje de ovarios con atresia observado estacionalmente en la platija americana de las distintas áreas. Las fases corresponden al estado más avanzado de desarrollo del ovocito. Periodo: 2001-2010.

Tabla VI.6 Porcentaje de ovarios con atresia (AT) masiva y la condición (Factor de Condición Relativo, K_r) que presentan las hembras respecto de las sin signos de atresia.

Área	Estado más avanzado y POF	Talla media (indivs. con AT masiva)	% indivs. con AT masiva	K_r en indivs. con AT masiva	K_r en la población sin AT
Divs. 3NO (S Gran Banco)	AC	46	9.2	0.99	1.00
	V1	49	7.3	1.00	1.00
	V2	53	8.0	1.01	1.03
	V3	49	6.5	1.12	1.06
	H	59	2.9	0.93	1.08
	POF	49	1.1	1.04	1.01
	Total		6.0	1.01	1.01
Div. 3L (NE Gran Banco)	V1	41	19.0	1.02	0.97
	V2	56	16.2	1.03	1.01
	V3	41	49.4	1.08	1.13
	Total		15.3	1.03	1.02
Div. IIb (Svalbard)	V1	44	2.6	1.00	0.88
	V2	39	2.4	1.00	1.02
	V3	36	4.2	1.04	1.02
	POF	39	4.6	1.00	0.96
	Total		2.7	1.00	1.00

La atresia está inversamente relacionada con la condición nutricional y actuaría buscando un equilibrio entre la disponibilidad energética, la fecundidad y la supervivencia. En la trucha arco iris se observó que, tras una dieta restrictiva, durante la maduración se incrementa la atresia folicular (Scott, 1962). En la solla y en el bacalao se describió afectando a los ovocitos previtelogénicos, formados tras la puesta. Pero también interviene sobre la producción de previtelogénicos durante el otoño, cuya formación está relacionada con la condición del pez (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Kjesbu *et al.*, 1991; Kennedy *et al.*, 2008). Aplicado a

la platija americana, los resultados muestran menor porcentaje de atresia en los individuos de la población con mejor condición (*Parte V: 5.2.1*); pero no parece tan claro que esta población disponga la puesta en mayor número de lotes, como ya se expuso.

En algunos ovarios analizados también se encontraron signos de atresia masiva, en los que el corte histológico mostró la mayoría de los ovocitos atrésicos. Se observó principalmente en ovarios recogidos de septiembre a diciembre, y apareció en un 6% de los

ovarios recogidos en el sur del Gran Banco, cuyos estados más avanzados eran desde AC hasta V3. En los ovarios procedentes de Svalbard fue menos frecuente (en el 3%), con ovocitos en V2 y V3. Y, el mayor porcentaje se observó en la población de la Div. 3L (15%) durante las fases de V1 a V3, contrariamente a lo que ocurría con los casos de atresia no masiva (Tabla VI.6).

Posiblemente el avance de la vitelogénesis durante el invierno precise de una gran cantidad de energía que se refleja en la relación negativa entre el estado de condición y el tamaño de los ovocitos en V1 y V3 (Tabla VI.1); así, la supresión de una parte de ellos permitiría equilibrar el gasto, de forma que en las fases siguientes dicha relación cambiaría, a excepción de las hembras de la Div. 3L que mantienen un relación negativa entre la condición y el incremento del tamaño del ovocito a lo largo de casi todas las fases de desarrollo (Tabla VI.1). Esto podría explicar el elevado porcentaje de atresia masiva que se produce en esta población.

La talla media de las hembras afectadas por la atresia masiva fue >40 cm en el área del noroeste Atlántico y próxima a los 40 cm en Svalbard. En la mayoría de los casos, estos individuos presentaron mejor condición que los de similar talla y estado de madurez sin signos de atresia (Tabla VI.6). Esto puede ser debido posiblemente, como fue observado en el bacalao, a que la condición en el momento del muestreo puede ser diferente a la que tenían cuando se desencadenó la atresia (Rideout *et al.*, 2006).

Este proceso permite una considerable reducción del esfuerzo reproductor o, incluso, llevar a la supresión total del ciclo correspondiente a ese año, ocasionando el fallo reproductivo. La atresia puede actuar al inicio de la vitelogénesis o deteniéndola una vez iniciada (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Jørgensen *et al.*, 2006; João *et al.*, 2008), como efectivamente muestran los resultados (en el periodo de septiembre a diciembre).

La supresión del ciclo en un año tendría por finalidad maximizar el rendimiento reproductor, incrementando la supervivencia parental más allá del éxito reproductivo de un año concreto (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Jørgensen *et al.*, 2006; João *et al.*, 2008). En condiciones experimentales se observó que el cese de la alimentación inhibe la vitelogénesis y puede llegar a provocar el fallo reproductivo en las hembras adultas. En esas condiciones el desarrollo gonadal se haría a partir de las reservas somáticas, de forma que, evitando la vitelogénesis, incrementarían la supervivencia (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Kennedy *et al.*, 2008). Además de una baja condición nutricional, se observó que también puede influir la baja disponibilidad de algunas presas concretas, debido a su aporte energético (Rideout and Rose, 2006). En el caso del bacalao, Rideout *et al.* (2006) indicaron que el salto reproductivo fue mayor en la población de Flemish Cap.

Pitt (1966) indicó que algunas de las hembras adultas de mayor talla de la platija americana de la población del Gran Banco no desovaban cada año y, además, se ha documentado en las hembras, tras finalizar la puesta, un periodo crítico que, en caso de ser incapaces de recuperarse durante el periodo de alimentación, desencadenaría la supresión del ciclo del año siguiente (Burton and Maddock, 1995).

En los cortes histológicos de algunos ovarios analizados en el presente estudio, pertenecientes a hembras con tallas en su mayoría >40 cm, muy superiores a la edad de primera maduración (aspecto expuesto más adelante), presentaron los ovocitos muy dispersos y de distintos tamaños, de los cuales sólo en los más grandes había una mínima presencia de alveolos corticales o ni siquiera alcanzaban esta fase. Esto se observó en un

porcentaje bajo, en el 0.2% de los ovarios procedentes de las Divs. 3NO recogidos en mayo y junio, también el 0.2% de los de la Div. 3L recogidos en julio y agosto, y el 0.02% de los de Svalbard recogidos en julio. Estas hembras sí presentaron peor condición que aquellas sin atresia.

El fallo reproductivo se ha descrito en el bacalao (Kjesbu *et al.*, 1991; Rideout and Rose, 2006), la solla (Kennedy *et al.*, 2008) y otras especies (João *et al.*, 2008), siempre asociado a un bajo estado de condición individual. Incluso hay unas tallas que parecen más expuestas, como se observó en el bacalao, pero los resultados variaron en los distintos estudios, apareciendo en hembras con las tallas de primera maduración, en las ponedoras por segunda vez, en las tallas medias o en las de mayor talla (Jørgensen *et al.*, 2006; Rideout and Rose, 2006; Rideout *et al.*, 2006). El nivel de incidencia en una población dependerá de la estructura de tallas, de la historia vital acontecida a los individuos y la estrategia bioenergética de reparto de cada población, explicando así que poblaciones con similar y baja condición se vean afectadas por la supresión del ciclo reproductivo en muy distinto grado (Rideout *et al.*, 2006). Aún siendo un proceso habitual usado por los peces especialmente ante una situación de baja condición, la respuesta de los individuos puede variar dependiendo de sus propias condiciones biológicas y condiciones ecológicas a las que ha estado sometido a lo largo de la vida.

6.3 EDAD Y TALLA DE PRIMERA MADURACIÓN.

La aparición de los alveolos corticales, cuyos componentes son sintetizados en el interior del ovocito, marca el final del desarrollo primario y los individuos pasan a ser adultos, constituyendo la población reproductora.

Para la estimación de la ojiva de madurez se utilizó el modelo de regresión logística binaria cuyos coeficientes de la ecuación y bondad de ajuste están indicados en la Tabla VI.7.

Tabla VI.7 Coeficientes de la ecuación del modelo de regresión logística binaria y bondad de ajuste del modelo en la estimación de la talla de primera maduración de la platija americana.

		2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	Total
Divs. 3NO	constante (α)		-52.073	-34.877	-22.982	-23.952	-28.788	-39.711	-20.816	-16.341	-12.929	-20.479
(S Gran	pendiente (β)	1.603	1.007	0.747	0.742	0.884	1.215	0.660	0.528	0.441	0.646	
Banco)	r^2 de Nagelkerke (**)	0.95	0.94	0.88	0.89	0.93	0.95	0.84	0.77	0.63	0.86	
	% de clasificación (***)	98.9	97.1	97.1	96.0	97.1	98.0	94.5	95.2	95.2	95.3	
Div. 3L	constante (α)				-20.401	-25.451 (*)	0.514	-20.637	-22.287	-20.402	-6.374	-15.810
(NE Gran	pendiente (β)				0.641	0.782 (*)	-16.918	0.648	0.692	0.655	0.223	0.499
Banco)	r^2 de Nagelkerke (**)				0.84		0.87	0.88	0.82	0.88	0.43	0.82
	% de clasificación (***)				92.4		90.2	93.7	93.2	95	89.6	92.3
Div. IIB	constante (α)	-222.72 (*)	-17.473	-22.690	-10.009 (*)							-18.975
(Svalbard)	pendiente (β)	9.471 (*)	0.685	0.883	0.419							0.751
	r^2 de Nagelkerke (**)		0.763	0.802	0.475							0.777
	% de clasificación (***)		94.7	96.9	96.2							96.7

(*) Significación estadística (χ^2) de los modelos: la variable independiente describe de forma significativa a la variable dependiente con $p < 0.001$, excepto (*).

(**) Corresponde al porcentaje de la variabilidad (varianza) de los datos explicada en el modelo.

(***) Porcentaje de clasificaciones (casos) correctas con el modelo.

La talla mínima de hembras en cuyos ovarios aparecieron AC en el Gran Banco (Divs. 3LNO) fue de 26 cm y en las de Svalbard fue de 22 cm. La talla de primera maduración (L_{50}) de la población fue de 31.7 cm en las hembras de las Divs. 3NO, 32.6 cm en la Div. 3L y 25.3 cm en la Div. IIB (Tabla VI.8 y Figura VI.8); resulta similar en toda el área del Gran Banco y considerablemente menor en Svalbard, incluso inferior a la reportada por Junquera (1996) de 27.8 cm, también correspondiente a hembras maduras a partir de la presencia de AC en verano.

Tabla VI.8 Edad de primera maduración de las hembras de la platija americana y posible cohorte a la que pertenece.

		2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Divs. 3NO	L_{50}		32.5	34.6	30.8	32.3	32.6	32.7	31.5	31.0	29.3
(S Gran	$A_{50}^{(1)}$		6.4	7.0	5.9	6.3	6.4	6.4	6.1	6.0	5.5
Banco)	Edad media por talla ⁽²⁾		5.6	6.1	5.9	6.6	6.7	6.8	6.3		
	Edad con mayor frecuencia para la L_{50} a partir de la clave talla edad ⁽³⁾		6	6	6	7	7	7	6		
	Posibles cohortes (C)		C96	C96-97	C98	C98-99	C99-00	C00-01	C02	C03	C04
Div. 3L	L_{50}				31.8	32.5	32.9	31.8	32.2	31.1	31.7
(NE Gran	$A_{50}^{(4)}$				8.8	9.0	9.1	8.8	8.9	8.5	8.7
Banco)	Posibles cohortes (C)				C95	C96	C97	C98	C99	C00	C01
Div. Ib	L_{50}	23.5	25.5	25.7	23.9						
(Svalbard)	$A_{50}^{(4)}$	5.7	6.7	6.9	5.9						
	Posibles cohortes (C)		C95-96	C95-96	C96-97	C98-99					

(1) Aplicando la ecuación de von Bertalanffy con los parámetros medios obtenidos (Parte V: 5.3.3, Tabla V.9).

(2) Aplicando la clave talla-edad, sería la edad media que le correspondería a la L_{50} .

(3) Edad con mayor frecuencia para una misma talla en la clave talla-edad.

(4) Aplicando la ecuación de von Bertalanffy con los parámetros medios obtenidos en la bibliografía (Parte V: 5.3.4, Figura V.9).

Al aplicar la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, estas tallas de primera maduración se corresponden con una edad (A_{50}) de 5.5 a 7.0 años en las hembras de las Divs. 3NO; de 8.5 a 9.1 años en las hembras de la Div. 3L; y las Svalbard tendrían una edad de 5.7 a 6.9 años (Tabla VI.8). Para estimar estas edades, en las Divs. 3NO se aplicaron los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio para esta zona (Parte V: 5.3.3, Tabla V.9); en las otras dos áreas fueron utilizados parámetros obtenidos de referencias bibliográficas (Tabla VI.5 y Parte V: 5.3.4, Figura V.9). Aún sin pretender analizar por separado las Divs. 3N y 3O, a modo orientativo se calculó la L_{50} y A_{50} de las hembras distribuidas en la Div. 3O, usando también parámetros de referencias bibliográficas, obteniendo un valor de 31.6 cm y de 5.0 a 6.7 años.

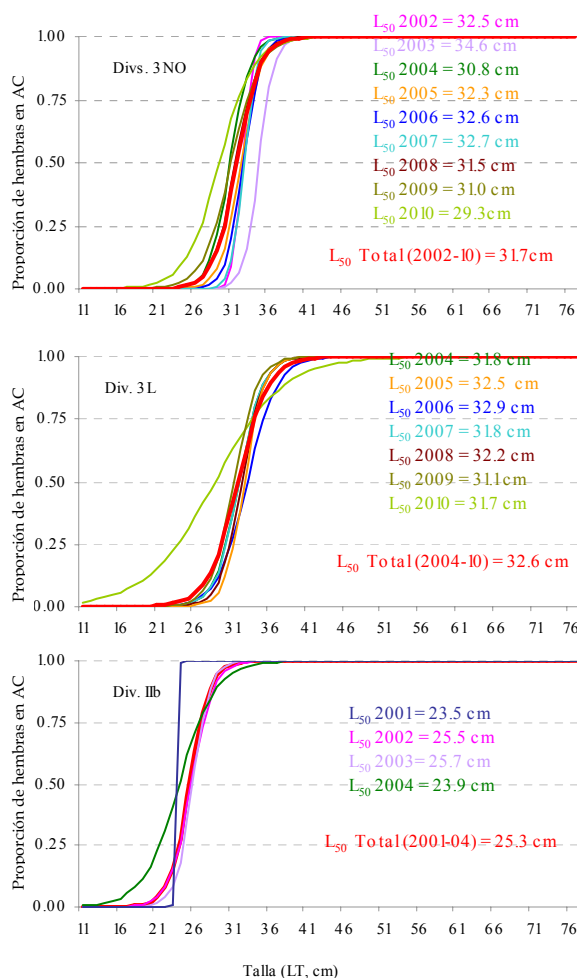


Fig. VI.8 Ojiva de madurez (curva ajustada por regresión logística). Proporción de hembras maduras por talla en platija, usando la frecuencia de AC, por año y área.

pequeñas. En cambio, las distribuidas en la Div. 3L maduran a una talla un poco superior pero a una edad relativamente mayor.

En el caso de los individuos de las Divs. 3NO se realizaron, además, otras dos estimas de la edad a partir de las claves talla-edad (Parte II: 2.10.2). La primera calculando la edad media por talla con la que se obtuvo un valor entre 5.6 y 6.8 años. La segunda estima aplicando la edad que tuvo mayor frecuencia en las claves talla-edad para la talla de la L_{50} y, en este caso, se obtuvo una edad de 6-7 años (Tabla VI.8). En los tres casos la edad resultó próxima, por lo tanto, se podría considerar que la edad de primera maduración de las hembras distribuidas en esta área se sitúa entre 6 y 7 años, similar a la de las hembras de Svalbard, con la diferencia de que estas últimas son mucho más

La tendencia entre zonas coincide con lo indicado por Pitt (1975), pero no así los valores. En los principales stocks de la platija americana del área de Terranova, desde los años 60 hasta los 90, se ha descrito que la talla y edad de primera maduración declinaron en ambos sexos (Tabla VI.5). En el Gran Banco, Pitt (1975) indicó una tendencia decreciente principalmente en la edad de maduración en las hembras, pero sin diferencias significativas ni entre los periodos temporales (1957-1964, 1961-1965, 1969-1972) ni entre áreas (Divs. 3N y 3L), decreciendo a lo largo de esos años desde 43.3 cm (11.1 años) a 41.5 cm (8.8 años) en la Div. 3N y de 42.1 cm (14 años) a 40.4 (10.6 años) en la Div. 3L. Desde mediados de los años 70 hasta los 80 continuó esa tendencia en todo el stock 3LNO (Brodie *et al.*, 1994). A continuación se estabilizó o incluso se incrementó ligeramente hasta los años 90 (Morgan and Colbourne, 1999), aunque analizando las cohortes desde 1971 a 1995, la edad media declinó de 12 a 9 años (Morgan, 2001). En las cohortes posteriores hasta las más recientes, la edad siguió mostrando una tendencia descendente, mientras la talla se incrementó ligeramente con unos valores entre 34-36 cm y de 6-7 años (Tabla VI.5; Dwyer *et al.*, 2007). Las tallas obtenidas en el presente estudio (31.7 y 32.6 cm) para el periodo 2002-2010 todavía son menores, lo cual significa una considerable disminución a lo largo de estas casi cinco décadas, de hecho incluso se aprecia en las Divs. 3NO a lo largo del periodo de 9 años del presente estudio, y no tanto en las otras áreas, quizás por tratarse de un periodo más corto (Figura VI.8).

En los parámetros de reproducción de esta especie se produjeron similares cambios entre los años 70 y 90 en otras áreas del noroeste Atlántico (Tabla VI.5), como los observados en el área de Labrador-NE de Terranova (Bowering *et al.*, 1997), en el Banco de St. Pierre en Subdiv. 3Ps (Bowering *et al.*, 1996) o en el área de la plataforma de Scotian y Golfo de St. Lawrence entre finales de los años 50 y finales de los 70 (Beachan, 1983).

En la platija americana de Flemish Cap, correspondiente al año 1961 se indicó una L_{50} de 41.3 cm y 7.8 años (Pitt, 1966), y de 39.7 cm y 6.2 años en el periodo 1978-1985 (Bowering and Brodie, 1994). Aplicando los parámetros de crecimiento de esta especie distribuida en Flemish Cap obtenidos en el presente estudio (*Parte V: 5.3.3, Tabla V.9*), para las L_{50} dadas por estos autores se obtuvieron edades próximas (6.2 y 5.8 años); de forma que maduraría a una talla mucho mayor que en el Gran Banco, pero a una edad ligeramente menor que en las Divs. 3NO, a bastante menos edad que las de la Div. 3L y en torno a 4 años antes que en otras regiones de Terranova-Labrador como indicó Pitt (1966), atribuyéndolo a la temperatura superior de la zona en el momento de la puesta, pero sobre todo durante la maduración. Bagenal (1957) también relacionó la influencia de la temperatura en la baja edad de maduración (en torno a 3 años) de esta especie en el Mar de Clyde y la correspondiente reducción de la tasa de crecimiento.

En el nordeste Atlántico, en el estudio de Walsh (1994) y otros citados por este autor, la edad de primera maduración de las hembras de la platija americana distribuida en el área de Barents-Svalbard sería de 11.7 a 12.1 años con una talla aproximadamente de 35 cm (Tabla VI.5). Fossen *et al.* (1999) indicaron que en el Mar de Barents (ICES, Div. I) en el año 1994, esta edad fue de 10.8 años, con la característica de que las hembras maduras tendieron a ser mayores que las inmaduras de la misma edad; y Junquera (1996) indicó una L_{50} de 27.8 cm en individuos recogidos en 1995; y en los resultados aquí expuestos la L_{50} es todavía menor (25.3 cm) con 6-7 años. Igual que sucedió en la distribuida en el noroeste Atlántico, aquí la talla y la edad de primera maduración también habrían disminuido. Sin embargo, no hay que obviar que la metodología mediante madurez macroscópica utilizada en algunos de los estudios citados puede llevar a resultados diferentes y, en general, menos exactos.

La talla ha sido propuesta como factor desencadenante del proceso hormonal en la edad de primera maduración, observando los cambios temporales en la misma zona, donde inicialmente hubo una reducción apreciable en la edad de maduración mientras la talla se mantenía o se reducía en menor medida (Pitt, 1975). Sin embargo, comparando distintas poblaciones, los resultados obtenidos por Pitt (1966; 1967a, 1975) indicarían contradicciones en esa relación talla/edad de la platija americana, y sugerirían que la maduración parece ser más dependiente de la temperatura del hábitat. Dichos resultados mostraron que la platija del suroeste del Gran Banco (Div. 3O), a igual edad, crecía más pero maduraba a mayor edad que en otras áreas del banco, mientras que la distribuida en Flemish Cap alcanzaba tallas todavía mayores a la misma edad, aunque madurando a edades más jóvenes. Con lo expuesto en el presente estudio, observamos que la platija distribuida en la Div. 3L madura mucho más tarde que la del sur del banco, a pesar de no haber tanta diferencia en las tallas, por lo que, viendo estas L_{50} tan próximas, a pesar de que las condiciones poblacionales y ambientales son diferentes, no cabe descartar la influencia de la talla. Sin embargo, no dejan de entrar en contradicción con la población de Flemish Cap, que tiene una A_{50} bastante próxima a la población del sur pero en la L_{50} no se parece a ninguna. Roff (1982) sugiere que la edad sería un determinante de la talla de maduración más importante que la propia talla pero que, en ciertas especies, como la platija americana, opera la influencia de la talla de forma que la maduración se produzca en aquella a la que deja de ser excesivamente vulnerable a la predación; sin embargo, los resultados y la dinámica trófica en los sistemas analizados no explicarían esas diferencias en la L_{50} .

La maduración sexual fundamentalmente está determinada genéticamente e influida por condiciones internas y externas de la población (condición, abundancia, explotación pesquera, etc.), y las condiciones ambientales. Entre las poblaciones de la platija americana del noroeste Atlántico se observó que las hembras alcanzan la madurez sexual antes, tanto en edad como en talla, aquellas que presentan mejor condición (Morgan, 2004) y también las que han vivido bajo alguna de estas circunstancias: mayor tasa de crecimiento en las edades más jóvenes, mayor mortalidad en la etapa adulta, o viviendo a mayor temperatura (Morgan and Colbourne, 1999). En el presente estudio resulta contradictoria la relación entre la edad a la que alcanzan la madurez y el estado de condición observado en la población de la Div. 3L, pues, aun teniendo la mejor condición observada, maduran a edades más tardías; lo contrario sucedería con los individuos de la Div. 3O (*Parte V: 5.2.2*); en cambio, en la población de Flemish Cap sí se dan las condiciones que favorecerían una maduración más temprana.

Como consecuencia de la disminución de biomasa también opera una reacción de incremento de la tasa de crecimiento ocasionando, a su vez, un descenso de la A_{50} y, potencialmente, un incremento de la L_{50} ; estos cambios podrían ser más habituales e inmediatos de lo considerado en la platija americana, como resultado de un proceso de selección en parte genética y, en parte, de plasticidad fenotípica a consecuencia de factores ambientales (alimentación, temperatura, etc.); pero ambos sometidos a una presión selectiva donde la mortalidad pesquera es determinante evolutivamente (Barot *et al.*, 2005). Otro tipo de manifestación de la reacción del crecimiento denso-dependiente se observó en el bacalao del Mar del Norte, sugiriendo que los cambios habidos en la madurez en este stock no se explicarían exclusivamente por la talla o la edad, sino también por un incremento del peso de cada edad en años recientes, incremento asociado a un declive tanto del stock como de la biomasa reproductora (Cook *et al.*, 1999).

Los cambios en la edad y la talla de madurez son explicables en términos de un modelo en el cual se maximiza el éxito reproductivo de un individuo durante todo su ciclo vital. La edad óptima de maduración en el modelo buscaría un equilibrio entre la necesidad

de retrasar la madurez, crecer rápido y producir más huevos, frente a la necesidad de madurar pronto y poner antes. Sería de esperar que esa maximización de huevos resultase de la selección natural, pero no es condición suficiente para una estrategia evolutiva estable (Cook *et al.*, 1999).

Las condiciones energéticas de los individuos que componen la población harían cambiar la biomasa reproductora, a través de la L_{50} y A_{50} , de los procesos de atresia y fallo reproductivo, así como del periodo-duración de la puesta de las distintas cohortes que la integran (Morgan, 2004). Con las L_{50} obtenidas el porcentaje de las hembras que serían adultas

Tabla VI.9 Abundancia (porcentaje) de hembras adultas de la platija americana en la población.

	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Divs. 3NO % del total de la población	10.6	8.4	27.4	22.4	17.6	21.4	18.4	31.9	28.8	
% de las hembras	19.6	17.1	58.1	45.0	36.0	43.7	36.9	55.7	63.9	
Div. 3L % del total de la población			28.1	14.9		33.0	32.6	30.5	33.4	18.9
% de las hembras			35.0	18.0		44.1	45.8	44.8	44.1	27.9
Div. IIb % del total de la población	42.8	36.7	25.9	33.0						
% de las hembras	90.6	92.8	77.3	96.7						

y potencialmente desovantes en las Divs. 3NO del año 2002 al 2010 estaría entre el 17% y el 64%, que representa del 8 al 32% del total de la población, con una tendencia creciente en los últimos años (Tabla

VI.9). En la Div. 3L en el periodo 2003-2010 el porcentaje de las hembras adultas respecto del total de hembras sería entre el 18 y el 46%, que constituye del 15 al 33% de la población. En la zona del talud de Svalbard en el periodo 2001-2004 supondría todavía un porcentaje superior respecto del total de individuos (del 26 al 43%), y correspondería con el 77 al 97% de las hembras, porcentaje elevado dado que se trata mayormente de hembras de tallas grandes muestreadas a gran profundidad, de ahí las posibles diferencias con otros estudios que, a partir de análisis de madurez macroscópica, indican que las hembras serían el 57% de la población (Fossen *et al.*, 1999).

6.4 PRINCIPALES RESULTADOS Y CONCLUSIONES.

En el estudio de reproducción de la platija americana del sur del Gran Banco, Svalbard y Flemish Cap destaca:

1. El ovocito, en general, tiene menor tamaño en las hembras de la Div. 3L y mayor en las hembras de las Divs. 3NO pero, a partir de vitelogénesis media, no mostró diferencias geográficas significativas. Respecto de la talla de la hembra, sólo hubo diferencias significantes en el tamaño del ovocito durante el desarrollo primario y alveolos corticales.

El tamaño del ovocito en las fases de AC y V1 parece estar sujeto a condiciones estacionales y de la propia talla de las hembras, originando las variaciones geográficas y la asincronía individual en el periodo reproductivo. Durante estas fases, en general, se produce una correlación negativa entre el estado de condición de las hembras y el tamaño de los ovocitos, manifestando el gran esfuerzo energético que requieren.

2. Periodo y duración de la puesta. El índice gonadosomático y los cambios del grosor de la pared del ovario, desde mediados de primavera hasta julio, indican un periodo de puesta entre abril y junio en el sur del Gran Banco; más tardío en el nordeste de este banco y más adelantado en Svalbard. La variabilidad de los valores en ambos aspectos denotarían la gran asincronía individual dependiente de la talla.

Mediante el análisis de las frecuencias de los estados de desarrollo del ovocito se llega a la misma conclusión sobre el periodo de puesta: en el sur del Gran Banco sería de abril a junio con un máximo en mayo. En el nordeste del Gran Banco comenzaría más tarde, en torno a junio, y posiblemente, durante un periodo algo más corto. En Svalbard aparece más adelantada, anterior a mayo, finalizando en julio. La época de puesta no ofrece grandes cambios sobre periodos anteriores, más allá de la variación que puedan provocar las condiciones hidrográficas.

3. Patrón de puesta. Esta especie realiza la puesta en grupos, de más duración y mayor número de tandas en las hembras del sur del Gran Banco, unido a una mayor asincronía entre las hembras de distintas tallas. En las otras zonas también muestra este patrón, pero parece efectuar un menor número de episodios de puesta, de forma bastante simultánea entre todas las hembras, acortando el periodo de la misma.
4. Las hembras de mayor talla comienzan antes la puesta; e independientemente de la talla, tras finalizar el desove, la elevada presencia de ovocitos en vitelogénesis inicial o media indicaría un periodo muy corto de reposo en esta especie.
5. El desarrollo sincrónico por grupos de los ovocitos, considerado propio de esta especie, parece claro en las poblaciones de las Divs. 3L y IIb. En las distribuidas en las Div. 3NO, sobre todo en las de mayor talla, este patrón no fue tan evidente debido a la presencia simultáneamente de todas las fases de desarrollo del ovocito durante el periodo de puesta.
6. Las hembras distribuidas en las Div. 3L y Div. IIb manifiestan claramente fecundidad determinada con la expulsión y utilización del stock inicial de ovocitos, dispuesto previamente al periodo de desove, como indica la gran discontinuidad en el tamaño de los ovocitos ocasionado por la ausencia de vitelogénesis media. No sucede lo mismo en las hembras del sur del Gran Banco, en las cuales este proceso no es tan evidente.

En esta última población, la sincronía por grupos y la fecundidad determinada no aparecen tan claras, a juzgar tanto por los estados de desarrollo del ovocito presentes como por sus tamaños. Aunque también podría explicarse por la combinación de un gran número y muy seguido de tandas, y el asincronismo de los individuos en el momento de desovar.

7. Una considerable parte de la población presenta atresia folicular (entre el 27 y el 45%), siendo la del nordeste del Gran Banco la menos afectada. Se produce en mayor medida tras la puesta, pero también durante la vitelogénesis en invierno.

Los casos de atresia masiva fueron menos frecuentes (del 3 al 15%), produciéndose en hembras de tallas grandes (normalmente >40 cm) durante el invierno; en este caso estuvo más afectada la población de la Div. 3L. Los individuos con ovocitos atrésicos, incluso con atresia masiva, no presentan de forma generalizada peor condición. Posiblemente, el entrar en este proceso les permita una cierta recuperación.

Las hembras con síntomas de fallo reproductivo supusieron entre el 0.02 y el 0.2% encontrándose siempre en ovarios recogidos de mayo a agosto. Todas las hembras tuvieron >40 cm y baja condición.

8. Las tallas y edades de primera maduración varían geográficamente aunque ambos parámetros no siguen la misma relación entre áreas. La talla de primera maduración (L_{50}) fue similar en el Gran Banco, de 31.7 cm y 32.6 cm en las Divs. 3NO y 3L respectivamente, y considerablemente menor en Svalbard con 25.3 cm. Estas tallas se corresponderían con una edad (A_{50}) de 6 a 7 años en las hembras de las Divs. 3NO y Svalbard, y de unos 9 años en las de la Div. 3L. En la población de Flemish Cap sería a los 39-41 cm y 6 años aproximadamente.

Tanto en el noroeste Atlántico como en el nordeste, estos parámetros continúan su disminución, siguiendo la pauta ya iniciada hace décadas.

9. En el área del Gran Banco en los últimos años está incrementando la biomasa reproductora debido tanto al aumento de biomasa como a la disminución de la talla y edad de primera maduración.

Parte VII

ESTRATEGIA VITAL

DE LA PLATIJA AMERICANA

7 ADAPTACIONES A LA ESTRATEGIA VITAL EN LA PLATIJA AMERICANA DEL GRAN BANCO Y DE FLEMISH CAP.

A lo largo de la vida del pez se produce un reparto diferencial de la energía. En las fases iniciales del ciclo vital el gasto atiende, principalmente a la consecución de alimento, evitar la predación y al propio crecimiento; después, al entrar en la fase adulta y madurar sexualmente, debe cubrir también las necesidades energéticas ocasionadas por la reproducción. Los modelos bioenergéticos aplicados a peces, consideran que, aproximadamente, el 75% del alimento ingerido se convierte en energía asimilada y de ésta, una parte se pierde en la excreción. El resto sería la disponible o energía metabolizable, de la cual, a su vez, el 26% es utilizado en el metabolismo basal, el 16% en la actividad motriz y el mantenimiento (alimentación, supervivencia, etc.), y entre 0 y 18% sería canalizada al crecimiento somático (denominado masa irreversible) y a la mejora del soma, que supondría un almacenamiento en forma de grasa o de otros compuestos orgánicos en el músculo, en el hígado o en la gónada (denominada masa reversible) ,y además, del 0 al 18% se invertiría en la actividad reproductora (Ware, 1982).

Una dieta óptima proporcionará a los individuos el máximo rendimiento energético, de forma que la alimentación adecuada, o más exactamente, su composición y aprovechamiento resultan determinantes para mejorar la condición, lo que revierte positivamente en mayor crecimiento y potencial reproductivo (Scott, 1962; Bagenal 1969; Wootton, 1973; Jørgensen *et al.*, 2006; Persson and De Ross, 2006). Se considera energía sobrante o excedente (*surplus* energético) a aquella energía neta que puede ser canalizada al crecimiento somático (gasto exclusivo en los individuos inmaduros) y a la reproducción (Ware, 1980) que, en algunas estrategias, recibe mayor inversión en detrimento de la primera (Roff, 1983; Gibson, 2005). La cantidad de energía sobrante cambia con la talla, pues está afectada por los cambios de comportamiento alimenticio y por las necesidades fisiológicas derivadas de la propia talla o edad (MacKinnon, 1972; Rijnsdorp *et al.*, 1983; Roff, 1983). Factores genéticos y pautas ecológicas ocasionan diferente reparto energético entre el crecimiento y la reproducción, reflejado en las diferencias en la misma especie en distintos hábitats, o en el mismo entorno sometida a diferentes interacciones como, por ejemplo, la pesca, ocasionando diferencias entre cohortes (Fossen *et al.*, 1999).

Tradicionalmente, se consideran dos grandes patrones de estrategias vitales que, de forma simplificada, se resumirían en especies o poblaciones que presentan un crecimiento lento y retrasan la edad de maduración permitiéndoles alcanzar tallas y edades mayores, o bien, aquellas que tienden a acelerar el crecimiento con maduración a edades tempranas, alcanzando tallas máximas y longevidad menores (Ware, 1984), lo que implicaría una mayor tasa de mortalidad (Lester *et al.*, 2004). Ambos patrones corresponderían a las estrategias clásicas, denominadas *K* y *r* (Pianka, 1970), estando la platija americana considerada dentro de la primera estrategia (Fossen *et al.*, 1999).

En los peces, el incremento de la intensidad de alimentación, que suele darse tras finalizar la puesta, desde el verano hasta el otoño, permite la obtención de la cantidad de energía fundamental para el éxito reproductivo del siguiente ciclo (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Roff, 1983; Morgan, 2004; Kennedy *et al.*, 2008).

Es conocida la importancia de la alimentación de verano también en la platija americana, pues gran parte de la energía anual utilizada proviene del periodo de alimentación estival (MacKinnon, 1972; Burton and Maddock, 1995).

Para comprobar si existen diferencias adaptativas entre los ciclos vitales de las poblaciones estudiadas se realizó una estimación del reparto energético que las hembras de esta especie asignarían en cada caso, al crecimiento y a la reproducción en función de la talla y fase vital (inmaduras o maduras). Para ello, partiendo de un aprovechamiento inicial del 75%, se aplicó el porcentaje derivado de los valores del reparto de energía en hembras maduras obtenido por MacKinnon (1972), y para las inmaduras se consideró que el 53% de la energía asimilada estaría dirigida al crecimiento (Fonds *et al.*, 1992) y ninguna a reproducción.

En el análisis que se presenta a continuación los valores estimados de la energía fueron relacionados con la tasa de crecimiento (k), la L_{50} , los cambios ontogénicos en la dieta en las poblaciones de Divs. 3NO, Div. 3L y Div. 3M y, con la talla a la cual se produce la intersección de las curvas de crecimiento correspondientes a las poblaciones del sur del Gran Banco (Divs. 3NO) y de Flemish Cap (*Partes IV, V y VI*). Los aspectos de material y métodos para este análisis aparecen indicados en *Parte II: 2.12*.

7.1 Reparto energético en crecimiento y reproducción.

Como se expuso en capítulos anteriores (*Parte V y Parte VI*), las hembras de la platija americana del sur del Gran Banco presentan una tasa de crecimiento de 0.072 y alcanzarían una talla asintótica de 83.3 cm y, la L_{50} es a los 31.7 cm que alcanzan en torno a los 5.5 - 7 años con un peso medio aproximado de 268 g (Tabla VII.1 y Figura VII.1). Esto significa que, alcanzada la maduración, todavía pueden mantener el crecimiento hasta otros 50 cm o, en base a la edad máxima observada de 21 años, podrían mantener su crecimiento durante otros 15 años. Es decir, una gran parte de su vida deben hacer frente a los requerimientos energéticos de ambas funciones vitales a la vez.

Tabla VII.1 Sumario de características y parámetros biológicos de la platija americana obtenidos en este estudio para el periodo 1992-2010, y los valores correspondientes a periodos anteriores.

Parámetros (sólo hembras, periodo del estudio de 1992-2010)	Población de Divs. 3NO	Población de Div. 3M	Población de Div. 3L
Factor de Condición relativo medio anual.	0.958 ± 0.12	1.023 ± 0.01	1.038 ± 0.13
Valor energético medio de la ración diaria (kcal por 100 g de peso vivo).	0.262	0.362	0.498
L_{∞} (cm)	83.3	53.6	65.3
k	0.072	0.230	0.100
L_{50} (cm)	32	39.7 - 41.3	32.6
A_{50} (años)	5.5 - 7	5.8 - 6.2	8.5 - 9
W_{50} (peso aproximado en g a la A_{50}).	268	645	
M (mortalidad natural) ⁽¹⁾ .	0.32	0.55	0.35
Parámetros (sólo hembras, periodos previos) ⁽²⁾	Divs. 3NO (1951-1972)	Div. 3M (1957-1985)	Div. 3L (1953-1972)
L_{∞} (cm)	entre 64.0-73.0	entre 78.7-60.0	entre 64.2-81.1
k	entre 0.13-0.09	entre 0.05-0.2	entre 0.09-0.06
L_{50} (cm)	entre 46.8-41.5	entre 41.3-39.7	entre 42.6-40.4
A_{50} (años)	entre 12.2-8.8	entre 17.8-6.2	entre 14.0-10.6
Fecundidad absoluta (hembras de 45 a 65 cm) ⁽³⁾ .	381.1*10 ³ a 1564.7*10 ³	463.1*10 ³ a 1617.7*10 ³	
Fecundidad relativa (fecundidad absoluta/peso eviscerado en hembras >40 cm) ⁽³⁾ .	439	491	

(1) Calculado con el modelo empírico de Pauly (1980).

(2) Valores más detallados en *Parte V: Tabla V.11 y Parte VI: Tabla VI.5*.

(3) Valores indicados por Zamarro (1992a).

Las hembras del nordeste del Gran Banco con una tasa de crecimiento de 0.100, alcanzarían una talla asintótica de 65.3 cm, el valor de su L_{50} es de 32.6 cm alcanzada en torno a los 8.5 - 9 años (Tabla VII.1). En esta población pasan más años invirtiendo su energía exclusivamente en crecimiento y, una vez alcanzada la maduración, lo mantienen durante 33 cm más o, durante unos 9 años, si atendemos a la edad que correspondería a la talla máxima observada de 62 cm (Román *et al.*, 2009).

Las hembras de Flemish Cap presentan una tasa de crecimiento de 0.230 alcanzando una L_{∞} de 53.6 cm, con un valor de L_{50} en torno a los 39.7 - 41.3 cm con 5.8 - 6.2 años y un peso medio aproximado de 645 g (Tabla VII.1). En este caso tendrían que mantener energéticamente la reproducción y el rápido crecimiento desde edades más tempranas. A

partir de la maduración desarrollarían un crecimiento en talla de unos 13 cm más con un alto requerimiento energético. La talla máxima observada fue de aproximadamente 59 cm con una edad de 16+, indicativo de que detienen antes el crecimiento y son menos longevas.

Con las respectivas tasas de crecimiento que presentan las hembras de la platija americana en el sur del Gran Banco y en Flemish Cap, a partir de los 50-51 cm y 12-13 años aproximadamente, para la misma edad las del sur del Gran Banco pasan a tener mayor talla que las de Flemish Cap, estas últimas hasta ese momento mayores (*Parte V: 5.3.3*) y ya próximas a la talla asintótica y, entrando en la fase de crecimiento mínimo, pudiendo entonces destinar casi la totalidad del excedente energético a la reproducción, mientras que las del sur del Gran Banco mantendrían su crecimiento durante 9 años más.

Con una talla próxima a la que se produce esta intersección entre las curvas de crecimiento de estas dos poblaciones, en las hembras del sur del Gran Banco se corresponde con el marcado cambio en su dieta que les permite incrementar de forma evidente la energía obtenida y conseguir el mismo rendimiento energético, o incluso superar, al de la dieta en Flemish Cap, hasta esa talla, o edad, muy superior (*Parte IV. 4.5.4*).

Los resultados de la distribución energética que podría tener lugar en cada población indican que de las hembras <30 cm, inmaduras en las tres áreas, las que dispondrían de mayor energía para el crecimiento, serían las de Flemish Cap seguidas de las del nordeste del Gran Banco, con bastante diferencia sobre las del sur del Gran Banco: 37, 31 y 21 kcal respectivamente (Tabla VII.2).

Tabla VII.2 Estimación de la energía que dedicarían a crecimiento y reproducción las hembras de platija americana de cada área considerando la talla y madurez.

Kcal obtenidas durante el verano y el 75% asimilado (entre paréntesis), para un peso medio de cada rango de tallas (indicado entre corchetes).

Área	20-29 cm	30-39 cm	40-49 cm	≥ 50 cm
Div. 3L	77 kcal (58) [130 gr]	329 kcal (247) [412 gr]	1315 kcal (986) [906 gr]	2720 kcal (2040) [1678 gr]
Divs. 3NO	52 kcal (39) [133 gr]	192 kcal (144) [365 gr]	464 kcal (348) [841 gr]	949 kcal (712) [1809 gr]
Div. 3M	93 kcal (70) [121 gr]	337 kcal (253) [432 gr]	716 kcal (537) [1046 gr]	911 kcal (683) [1528 gr]

Kcal invertidas en crecimiento y reproducción (a partir de la energía asimilada) en cada área, atendiendo a la talla y a la madurez.

	20-29 cm	30-39 cm	40-49 cm	≥ 50 cm
Div. 3L	(inmaduras)	(maduras)	(maduras)	(maduras)
Crecimiento	31	84	264	341
Reproducción	-	53	287	798
Divs. 3NO	(inmaduras)	(maduras)	(maduras)	(maduras)
Crecimiento	21	49	93	119
Reproducción	-	31	101	278
Div. 3M	(inmaduras)	(inmaduras)	(maduras)	(maduras)
Crecimiento	37	134	144	114
Reproducción	-	-	156	267

reproducción superará a la dedicada al crecimiento, elevadas ambas en las hembras de la Div. 3L (287 y 264 kcal en reproducción y crecimiento respectivamente) seguidas por las de Flemish Cap (156 y 144 kcal), y bastante menos en las hembras de las Divs. 3NO (101 y 93 kcal), pero aún así éstas últimas acortaron diferencias. Las hembras ≥50 cm continuarían dedicando más energía a la reproducción. Sigue siendo superior en las del nordeste del Gran Banco (798 kcal vs. 341 kcal en crecimiento) pero ya seguidas por las del sur del banco (278 y 119 kcal), y las que menos energía dispondrían serían las de Flemish Cap (267 y 114 kcal; Tabla VII.2), aunque éstas últimas estarían próximas al crecimiento máximo desarrollado por la población y tenderían a precisar menos energía en esta función.

Las hembras entre 30-39 cm en Flemish Cap todavía son inmaduras y dirigirían una considerable cantidad de energía al crecimiento (134 kcal). En cambio, las del Gran Banco disminuyen la cantidad invertida en este proceso (84 y 49 kcal en la Div. 3L y en las Divs. 3NO respectivamente) al tener que atender ya a la reproducción a la que destinarían 53 y 31 kcal respectivamente; aún así, sigue primando la dirigida al crecimiento y con mayor disponibilidad para ambas funciones en las hembras de la Div. 3L. Las hembras entre 40-49 cm serían adultas maduras en todas las áreas y la cantidad de su energía dirigida a

La dieta más energética que tienen las hembras >40 cm en el nordeste del Gran Banco (Tabla VII.1 y *Parte IV: 4.5.4*) les permitiría disponer de más energía para ambas funciones, un tanto contradictorio con la elevada tasa de atresia masiva que manifiestan (*Parte VI: 6.2.4*). Ello podría indicar que, a pesar de disponer de una dieta muy energética, quizás no tenga la duración necesaria para el almacenamiento de energía suficiente, o bien, la reducción de la capacidad reproductora se deba a otros factores biológicos y ecológicos, tal como señalaron Jørgensen *et al.* (2006) en el bacalao, mediante un modelo de reparto energético donde predice la supresión del ciclo reproductivo en situaciones de abundancia de alimento como una opción que favorece el crecimiento acelerado de algunos individuos, para optimizar su potencial reproductivo en años sucesivos. Los resultados muestran una gran diferencia de obtención energética entre las hembras del nordeste y sur del Gran Banco a favor de las primeras.

Energéticamente, las hembras de Flemish Cap parecen estar posibilitadas para hacer frente a los requerimientos de estas dos funciones vitales, pero a partir de los 40 cm, cuando comienzan a atender a ambas a la vez, deberían notar que su dieta no resulta relativamente tan ventajosa en estas tallas como lo era en tallas menores y, a medida que crecen, ya no consiguen tan marcada diferencia energética respecto a las del sur del Gran Banco (*Parte IV. 4.5.4*). Como consecuencia observamos la ya comentada repercusión en el crecimiento entre estas dos poblaciones (Figura VII.1 y *Parte V: 5.3.3*).

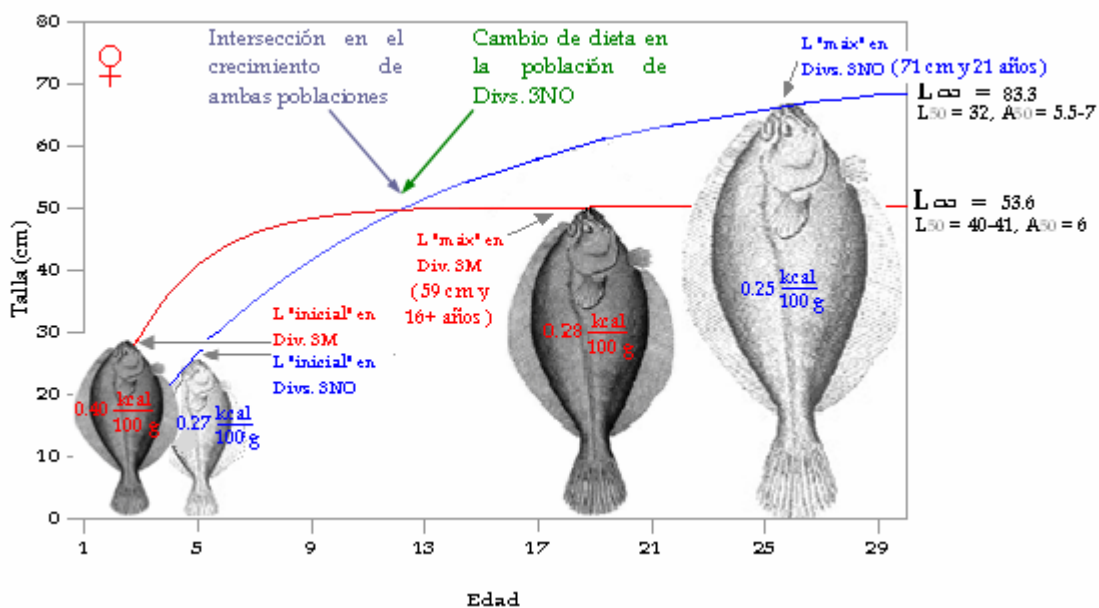


Figura VII.1 Curvas de crecimiento de la platija del Gran Banco (Divs. 3NO) y Flemish Cap (Div. 3M). El punto de intersección indica el momento del cambio a una dieta más calórica en el Gran Banco.

Igual sucede con la fecundidad de ambas poblaciones, mostrando una clara relación con los cambios ontogénicos en la dieta. La fecundidad relativa es superior en la población Flemish Cap respecto a la del sur del Gran Banco: 491 y 439 huevos por gramo de hembra respectivamente (Tabla VII.1); pero en las hembras de 45 cm la diferencia es de un 21.4% más, en las de 55 cm la diferencia pasa a ser del 11.2%, y en las de 65 cm sólo superan a las del sur de Gran Banco en un 3.4% (Zamarro, 1992a). Es decir, la fecundidad relativa en Flemish Cap y 3NO se va igualando con el aumento de talla.

7.2 Adaptaciones a la estrategia vital.

Es conocido que se produce una disminución de la tasa de crecimiento asociada a la maduración (Ware, 1980; Roff, 1983), como experimentalmente indican los resultados ofrecidos por MacKinnon (1972), con los que fueron hechas las estimaciones anteriormente expuestas. Como resultado del balance energético los peces exhiben diferentes estrategias vitales, una de ellas sería potenciar el crecimiento a base de retrasar la maduración (estrategia de la K), indicada para la platija americana y otros pleuronéctidos (Roff, 1982). Con los resultados obtenidos podríamos considerar que sigue esa estrategia. Inician la maduración a partir de los 6 años aproximadamente (en la Div. 3L todavía más tarde) pero cabe pensar cómo interviene el factor talla, pues, por un lado, en las poblaciones de las Divs. 3NO y 3M se produce a similar edad pero con muy distinta talla y, por otro, con similar talla a muy diferente edad en Divs. 3NO y 3L. Roff (1982) sugiere que en algunas especies, entre ellas la platija americana, las diferencias geográficas en la talla de primera maduración, serían consecuencia de una estrategia para evitar el riesgo de predación, donde a mayor riesgo se produce una adaptación para favorecer el crecimiento y retrasar la reproducción. A falta de un estudio concreto donde se analicen las tallas de esta especie más expuestas a esta mortalidad en las distintas áreas geográficas de distribución, presumiblemente las tallas que superaron la mayor probabilidad de riesgo y la talla de primera maduración no se correspondan en todos los casos, y aun así, esta pauta no sería causa suficiente para explicar las diferencias geográficas en sus parámetros reproductivos.

El reparto óptimo de la energía en la reproducción debe buscar el equilibrio entre el beneficio en términos de descendencia y el coste en supervivencia de los progenitores (Rideout and Rose, 2006; Jørgensen *et al.*, 2006). Este patrón de reparto en las hembras maduras puede variar entre dos extremos, mantener el crecimiento y ajustar la producción de huevos al excedente energético, o bien, producir una cantidad constante de huevos a costa de la condición y el crecimiento (Roff, 1982). En el eglefino se observó un balance energético equilibrado entre la inversión en crecimiento, condición y reproducción, realizando cualquiera de estos aspectos vitales sin reducir ninguno a límites extremos (Hislop *et al.*, 1978). Al contrario, la platija americana se ajustaría al segundo patrón, sabido los efectos sobre la tasa de crecimiento, la caída del índice de condición y la hidratación muscular (Rijnsdorp *et al.*, 1983; Roff, 1982; Roff, 1983; Kjesbu *et al.*, 1991; Burton and Maddock, 1995; Maddock and Burton, 1999).

Este comportamiento de la platija americana se ajustaría el modelo fisiológico planteado por Rijnsdorp (1990) donde el índice de condición tiende a mantenerse, resultando como un reservorio energético hasta alcanzar un determinado umbral. Si es superado dicho umbral, se produce una distribución energética hacia el crecimiento somático, mientras que si la condición del pez cae por debajo de ese límite, la energía sería destinada al mantenimiento corporal y recuperación de la condición. Una consecuencia de ello sería que, en condiciones donde no hubiese excedente energético, sería el crecimiento somático el que dejase de recibir energía pero apenas afectaría a la reproducción que recurriría al reservorio corporal.

Aun así, dentro de las estrategias de reproducción, el proceso de selección favorece genotipos con un patrón de reparto energético específico para cada edad, generando el mayor número de descendencia *per capita* inherente a una mayor duración de la vida reproductiva parental. Los peces, en situaciones de insuficiente reserva energética pueden responder con mecanismos de atresia y fallo reproductivo (Jørgensen *et al.*, 2006; Rideout and Rose, 2006), para disminuir el gasto en reproducción (Lambert and Dutil, 2000; João *et al.*, 2008) como así

parece suceder en la platija americana. Además, las diferentes adaptaciones poblacionales serían función de la calidad de la dieta.

Modulando las reacciones bioenergéticas individuales operan mecanismos dependientes del stock; Ware (1980) analiza el descenso del esfuerzo reproductivo individual cuando se incrementa la abundancia desovante, y la dependencia del crecimiento respecto de la densidad poblacional que, en última instancia, estarían ocasionados por la disminución de excedente energético en los individuos a consecuencia de la competencia. Siguiendo los mecanismos propuestos por este autor, aquellas especies que muestren elevado crecimiento denso-dependiente asignarán menos energía excedente a la reproducción, y consecuentemente, alcanzan tallas mayores y baja proporción en la relación talla de maduración/talla asintótica. A este patrón responde la platija americana en el Gran Banco.

Relacionando los comportamientos observados en esta especie con el modelo de estrategia vital indicado por Winemiller y Rose (1992) y Winemiller (2005) puede asimilarse dentro del patrón de la estrategia “periódica” (Figura VII.2) caracterizada por tener una tasa elevada de crecimiento en el primer año, alcanzar tallas grandes, elevada fecundidad y larga vida reproductiva, maximizando la fecundidad a una edad dada a base de optimizar el tiempo de rotación generacional retrasando su maduración hasta alcanzar la posibilidad de una puesta abundante en gran número de tandas de huevos pequeños y durante un corto periodo estacional. Sin embargo, cada población muestra una adaptación diferente a consecuencia de los factores limitantes de su hábitat respectivo y del consecuente distinto reparto energético.

La platija del sur del Gran Banco sería la que se ajusta más claramente al patrón “periódico”: mayor talla, crecimiento lento con el gasto energético preferentemente somático hasta los 6 - 7 años, para alcanzar sólo 1/3 de su talla asintótica, largo periodo generacional, elevado número de tandas de puesta, todo ello con menor energía hasta cierta talla, menor condición somática, mantenimiento del crecimiento hasta tallas mayores, mayor longevidad, menor mortalidad natural y maduración ligeramente más tardía (Tabla VII.1).

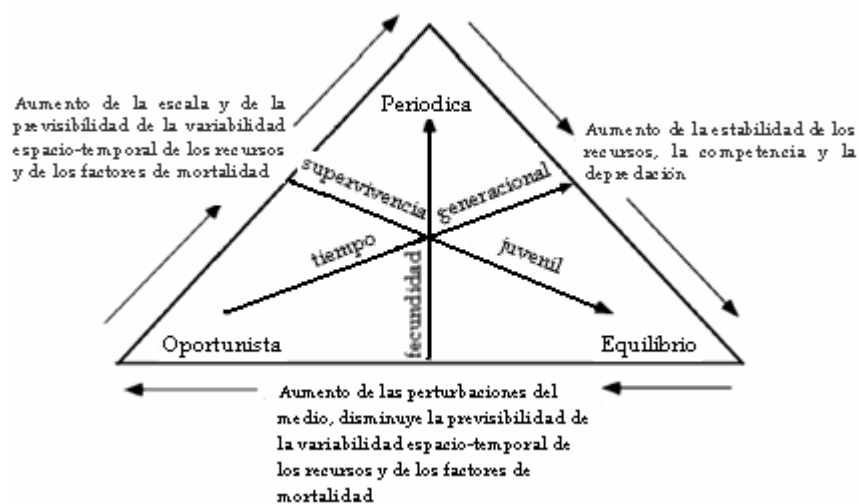


Figura VII. 2 Modelo triangular de estrategias vitales indicando los gradientes ambientales que optimizarían la supervivencia juvenil, el tiempo generacional y la fecundidad. Fuente: Winemiller (2005).

La población de Flemish Cap sigue la misma estrategia pero adaptada a una vida más corta por la mayor mortalidad natural derivada de la tasa de crecimiento superior, con un gasto energético somático hasta los 6 años que le permite alcanzar casi la talla asintótica y adelantar la maduración, así, acorta el intervalo generacional y optimiza ese tiempo con mayor fecundidad (Zamarro, 1992a; Bowering and Brodie, 1994), factores que también incrementan la mortalidad (Tabla VII.1). Todo ello le confiere rasgos del patrón “oportunista” (Figura VII.2). Esta adaptación en Flemish Cap sería producto de la combinación de factores internos y externos a la población (temperatura superior, dieta energética, mayor necesidad de alimento y riesgo de predación, etc.) (Pauly, 1980; Lester *et al.*, 2004; Griffiths and Harrod, 2007), unidos a un probable mayor stress reproductivo denso-dependiente por el menor tamaño poblacional.

En la base de estas adaptaciones están los factores limitantes en cada ecosistema que afectan a la obtención de energía de forma diferencial en cada fase ontogénica. La cantidad y calidad de las dietas respectivas, consecuencia de esos factores limitantes, podrían explicar los distintos valores estimados, adaptativos, de los parámetros biológicos.

En el sur del Gran Banco, respecto Flemish Cap, se da una menor productividad primaria y secundaria y una mayor competencia entre especies debido a su superior complejidad. Esto, aunque limita, relativamente, el valor energético de la dieta en las fases juveniles, facilita el cambio a una dieta piscívora cuando los individuos, ya adultos, pueden preda sobre presas alternativas, más ricas en energía, como el lanzón. En Flemish Cap, se produce una mayor producción primaria y secundaria y una menor riqueza específica, lo que disminuye la competencia en las fases juveniles. Estos factores posibilitan una dieta más rica energéticamente en los primeros años pero, por otro lado, la menor complejidad específica no provee de presas alternativas para una dieta adulta diferente, por lo que no se produce el cambio ontogénico descrito aquí para la población del sur del Gran Banco (*Parte IV: 4.2 y 4.3*). De esta forma, las características indicadas de los respectivos ecosistemas condicionan las adaptaciones en cada caso, modulando los ciclos vitales.

En resumen, gracias al cambio ontogénico en su dieta que se hace piscívora y más rica en energía, la platija del Gran Banco, con mayor lentitud en cada “paso” generacional, alcanza superiores niveles de abundancia y biomasa, sostenidas por mayor longevidad y tallas máximas. En Flemish Cap la reposición generacional se hace más rápida pues, al aprovechar la productividad del ecosistema consigue una dieta más rica en las fases iniciales y, así, los individuos consiguen una tasa de crecimiento mayor alcanzando su madurez sexual antes, aunque no puedan prolongar tanto su ciclo vital.

La biomasa alcanzada y las fluctuaciones sufridas en cada caso, también apoyan las diferencias adaptativas descritas, como indica la evolución de las capturas desde la década de los 60 (*Parte I: 1.5.3: Figuras I.11 y I.12*). Así, los valores históricos medios de biomasa de platija americana en las Divs. 3NO resultan muy superiores a los de la Div. 3M, mientras en ésta última el colapso se manifiesta con un descenso más acusado y escasa capacidad de recuperación. Las diferencias señaladas entre ambos ecosistemas, hacen que el Gran Banco resulte previsible, a pesar de presentar mayor variabilidad estacional y temporal que Flemish Cap, este último un ecosistema más cerrado y, por lo tanto, más estable y menos complejo, pero en el que los efectos de las perturbaciones resultan más difíciles de recuperar. Las diferencias observadas entre las dos poblaciones estudiadas son suficientes para definir criterios ajustados a cada población para su gestión, aunque, para confirmar algunas características de las adaptaciones en las estrategias vitales, sería preciso disponer de datos actualizados del esfuerzo reproductivo y la fecundidad respectivas.

Parte VIII

CONCLUSIONES FINALES

8 CONCLUSIONES FINALES.

Con datos propios y muestreos *in situ* correspondientes al período 1992-2010, este estudio actualiza el conocimiento de la biología y ecología de las poblaciones de la platija americana (*Hippoglossoides platessoides*) en el noroeste Atlántico: el Gran Banco (Divs. 3LNO) y Flemish Cap (Div. 3M) y, en algunos aspectos, de la población de Svalbard (Div. IIb) en el nordeste Atlántico. Muchas de las características biológicas que definen las diferencias entre ellas aparecen confirmandas, así como su evolución en las últimas décadas.

Se confirman notables diferencias entre estas poblaciones de platija americana, tanto en las respectivas tallas máximas y longevidades, como las tallas de primera maduración, que resultaron muy diferentes. Además, las características de la dinámica trófica, las dietas y su valor energético, el estado de condición y la pauta reproductiva también resultaron distintas.

Se establece la relación de los cambios ontogénicos de la dieta, la ración diaria y la disponibilidad energética que posibilita los distintos patrones de crecimiento y de reproducción, esta última estudiada histológicamente, en las poblaciones del Gran Banco y de Svalbard.

La visión conjunta de las respectivas funciones biológicas, así como los valores obtenidos para sus parámetros, define diferentes adaptaciones en las estrategias vitales de cada población.

A modo de recapitulación de los aspectos tratados en este estudio sobre la platija americana cabe destacar:

8.1. Biomasa y estructura de las poblaciones de platija americana.

8.1.1 La biomasa en el sur y nordeste del Gran Banco está recuperándose, no así la población de Flemish Cap. Los reclutamientos muestran una tendencia creciente en los últimos años, tras más de una década permaneciendo a niveles mínimos históricos.

8.1.2 Las características demográficas son diferentes: en el sur del Gran Banco (Divs. 3NO) la población muestra un amplio rango de tallas, con varias tallas modales; en el nordeste (Div. 3L) el rango es menor, con predominio de la fracción juvenil y un notable reclutamiento; en Flemish Cap predomina la fracción adulta, con una estructura casi unimodal y escaso reclutamiento.

El valor de la *sex-ratio* también es distinto entre estas poblaciones, sin cambios en los últimos 10-15 años: equilibrado en el sur, mayoritariamente de hembras en el nordeste y con predominio de los machos en Flemish Cap.

8.1.3 Los cambios de distribución de la población responden a la pauta de movimientos estacionales que realiza esta especie, donde la temperatura es determinante.

La platija está capacitada para habitar en un amplio rango de profundidad, desde menos de 30 m hasta 1 500 m, pero en primavera-verano el área de mayor concentración se sitúa:

- en las Divs. 3NO a menos de 100 m en temperaturas inferiores a 0 °C hasta 2 °C y salinidad de 32.5-33.9 ups
- en la Div. 3L de 93 a 274 m en temperaturas también inferiores a 0 °C hasta 2 °C y salinidad de 33.0 a 34.4 ups
- en Flemish Cap de 128 a 256 m en temperaturas de 4 a 5 °C y 33.0 a 34.4 ups de salinidad

En general, presenta una distribución batimétrica dependiente del sexo y la talla por una distinta preferencia de temperatura. Las hembras se sitúan en temperaturas ligeramente superiores y ocupan un rango batimétrico más amplio, y los individuos de tallas medias son los más abundantes al incrementar la profundidad.

8.2. La dieta y la dinámica trófica.

8.2.1 La intensidad de alimentación durante el verano fue superior en el Gran Banco sobre todo en el nordeste. Los valores del Índice de Plenitud Estomacal fueron: 1.40 en la Div. 3L, 0.92 en las Divs. 3NO, 0.44 en Flemish Cap y 0.99 en Svalbard.

8.2.2 La dieta varía geográficamente y con la profundidad. No presenta cambios destacables a lo largo del período analizado, ni con respecto a otros anteriores en el Gran Banco, más allá de los ocasionados por las variaciones anuales en la disponibilidad de las presas. Desde finales de los años 90 sí se produjo un cambio notable en la pauta alimenticia de los individuos de Flemish Cap, que pasaron de alimentarse mayoritariamente de ofiuras a hacerlo de hypéridos y camarón boreal. El resultado fue una dieta más energética.

8.2.3 Las estrategias tróficas difieren geográficamente: la platija americana en el sur del Gran Banco y Flemish Cap consume una amplia gama de presas, aunque pocas son fundamentales en sus dietas. En el nordeste del Gran Banco, dentro de un menor espectro de presas predado, realiza un consumo equilibrado de todas ellas. En Svalbard presenta un espectro reducido de presas, mayoritariamente a base de ofiuras, y suple la escasez de recursos con una alimentación oportunista, comiendo del descarte del procesado pesquero. Es un predador especialista pero todavía más en el sur del Gran Banco, Flemish Cap y Svalbard.

Los cambios ontogénicos en la alimentación resultaron diferentes:

- en las Divs. 3NO muestran tres etapas de alimentación: la juvenil predominando los mysidáceos, la de transición incorporando presas más variadas y la adulta consumiendo peces, bivalvos y ofiuras
- en la Div. 3L, a medida que crece, se produce una graduación paulatina del consumo de las presas mayoritarias (eufausiáceos, lanzón y camarón), originando también una evolución ontogénica con dos fases, aunque sin un cambio brusco
- en la Div. 3M hay escasa variación de la dieta a lo largo de toda la vida, con similar composición, diferenciándose sólo en las cantidades relativas de cada componente (principalmente hypéridos, ofiuras y camarón boreal)

8.2.4 La competencia por el alimento cambia con la talla tanto de la platija como de las otras especies competidoras, estableciéndose grupos tróficos determinados y no tanto

entre el conjunto de las poblaciones. Las principales especies que compiten por el alimento con la platija americana serían:

- en las Divs. 3NO: en las fases iniciales compite con el mendo, limanda y fletán negro; la de mayor talla con los perros atlántico y moteado; y en todas las tallas con el bacalao y la raya radiata.
- en la Div. 3L: en las fases juveniles compite con el granadero berglax y la gallineta; la de mayor talla con el fletán, perro atlántico y moteado; y en todas las tallas con el bacalao y la raya radiata.
- en Div. 3M: en todas las tallas compite con el bacalao, raya radiata y perro atlántico.

8.3. Patrón diario de alimentación, ración diaria y obtención energética.

8.3.1 La platija preda a lo largo de las 24 horas, incrementando la actividad alimenticia durante el periodo diurno, de forma más intermitente a medida que crece sobre todo las hembras, mientras los machos tienden a tener un único máximo de alimentación durante el día. Esto supone un mayor consumo de alimento por parte de las hembras.

Muestra un patrón de actividad diaria pero los periodos de mayor alimentación varían en función de la disponibilidad de presas.

8.3.2 La ración diaria, durante la primavera en la población del sur del Gran Banco (Div. 3N), estimada con el modelo de Elliot y Persson tuvo unos valores de 1.61 a 2.24 g por 100 g de peso vivo y día en las hembras entre 20 y ≥ 50 cm, y de 0.54 a 0.86 en los machos entre 20 y 39 cm. Estos valores se incrementan con la talla especialmente en las hembras.

8.3.3 Con esta ración diaria durante primavera-verano, la dieta más energética la obtendrían en la Div. 3L, con un valor medio en los machos de 0.371 kcal por 100 g de predador y en las hembras de 0.498 kcal/100 g, seguida por la de Flemish Cap con 0.207 y 0.362 kcal/100 g en machos y hembras respectivamente.

La dieta en el sur del Gran Banco tiene menor valor energético. En los machos menores de 40 cm alcanza un valor medio de 0.101 kcal/100 g y en las hembras menores de 50 cm sería de 0.265 kcal/100 g. A partir de esas tallas con el cambio ontogénico de la dieta, al iniciar la fase de alimentación adulta, obtienen similar, o incluso más, energía que la conseguida por los individuos de igual talla en Flemish Cap: en machos ≥ 40 cm 0.43 y 0.35 kcal/100 g en las Divs. 3NO y 3M respectivamente, y en las hembras ≥ 50 cm el valor medio obtenido fue de 0.25 y 0.28 kcal en las Divs. 3NO y 3M respectivamente.

8.4. Morfometría.

Las proporciones corporales muestran diferencias geográficas significativas entre áreas, pero no entre los individuos del Gran Banco (Divs. 3NO y Div. 3L). Hay diferencias entre sexos, pero las relaciones morfométricas cambian con la talla dentro de cada población.

8.5. La condición fisiológica.

8.5.1 El estado de condición muestra diferencias geográficas, con valores más bajos y mayor variación estacional en las Divs. 3LNO. Los valores medios del Factor de Condición Relativo durante el verano fueron de 0.96 en las Divs. 3LNO, 1.03 en la Div.

3M y 0.95 en la Div. IIb; y durante otoño - invierno fueron de 1.05, 1.07 y 1.05 en las mismas divisiones respectivamente.

El valor del índice de condición incrementa desde finales del verano hasta el invierno y alcanza los valores mínimos a finales de primavera y principios de verano. Las hembras presentan mejor condición y mayor variación estacional que los machos. Al incrementar la talla tienden a perder condición y manifestar el ciclo estacional más claramente; mientras que los inmaduros muestran escasa variación estacional y mayor inter-anual.

Hay notables diferencias del estado de condición entre los individuos del Gran Banco, presentando una condición muy superior en la Div. 3L y la más baja con escasa variación estacional en la Div. 3O.

8.5.2 Los cambios temporales de la condición de la población durante el verano se corresponden, en cierta medida, con la evolución de la biomasa. En las Divs. 3NO la condición de la población se mantuvo estable acompañando a la tendencia ascendente de la biomasa; en Flemish Cap la condición mostró una tendencia negativa a la vez que la biomasa no da indicios de recuperación.

8.6. El crecimiento en el sur del Gran Banco y Flemish Cap.

8.6.1 Las poblaciones del sur del Gran Banco y Flemish Cap presentan distinto patrón de crecimiento, mostrando siempre la de Flemish Cap una tasa de crecimiento inicial mayor y menor talla asintótica. Los valores obtenidos de los parámetros fueron:

- en las Divs.3NO. Machos: $L_{m\acute{a}x}$ media= 51; $A_{m\acute{a}x}$ = 16; L_{∞} = 55.9; k = 0.112; hembras: $L_{m\acute{a}x}$ media = 71; $A_{m\acute{a}x}$ = 21; L_{∞} = 83.3; k = 0.072
- en la Div. 3M. Machos: $L_{m\acute{a}x}$ media = 41; $A_{m\acute{a}x}$ = 16+; L_{∞} = 41.1; k = 0.343; hembras: $L_{m\acute{a}x}$ media = 59; $A_{m\acute{a}x}$ = 16+; L_{∞} = 53.6; k = 0.230

La talla asintótica de las distintas cohortes en ambas poblaciones tiende a disminuir, excepto en los machos de la Div. 3M, aunque comparando el valor medio con los obtenidos en periodos anteriores sería menor en todos los casos excepto en las hembras de las Divs. 3NO.

8.6.2 El rendimiento energético de la dieta y la condición estimada en los individuos de Flemish Cap permite soportar una mayor tasa de crecimiento inicial, potenciada por unas adecuadas condiciones de temperatura que rentabilizan el proceso metabólico de obtención de energía.

De forma similar, la temperatura y la cantidad de alimento contribuyen al mayor crecimiento de las hembras respecto de los machos, aunque en la población de Flemish Cap la diferencia de crecimiento entre ambos es pequeña. En ambas áreas el crecimiento de machos y hembras es similar hasta alcanzar una edad, de 3 y 5 años en Flemish y sur del Gran Banco respectivamente.

8.6.3 Los individuos de Flemish Cap alcanzan mayor talla para una misma edad que los del sur del Gran Banco. Pero en torno a los 40 cm con 11 años en los machos y de los 50

cm con 12-13 años en las hembras, el cambio en la tasa de crecimiento en el sur del Gran Banco hace que superen en talla a los de Flemish Cap.

Al coincidir las tallas en las que se produce la citada intersección en el crecimiento entre las dos poblaciones con aquellas en las que tiene lugar el incremento del rendimiento energético de la dieta en los individuos del sur del Gran Banco, como consecuencia de los cambios en su pauta de alimentación, el cambio en la tasa de crecimiento se puede explicar a partir de la evolución ontogénica de la dieta y la energía obtenida en la nueva fase vital en cada área.

8.7. La reproducción.

8.7.1 La mayoría de los aspectos conocidos de su reproducción mantienen el mismo patrón. Se constataron las variaciones geográficas descritas para esta especie. Las tallas y edades de primera maduración continúan la tendencia descendente presente desde hace décadas, aunque acelerada en los últimos 10 años.

Las hembras de Flemish mantienen una edad de primera maduración ligeramente menor aunque con mayor talla que en el sur del Gran Banco, donde se produce a igual edad y mayor talla que en Svalbard, y a similar talla pero menos edad que en la Div. 3L.

- en las Divs. 3NO: $L_{50} = 32$ cm y $A_{50} = 6-7$ años
- en la Div. 3L: $L_{50} = 33$ cm y $A_{50} = 9$ años
- en la Div. 3M: $L_{50} = 39-41$ cm y $A_{50} = 6$ años
- en la Div. IIb: $L_{50} = 25$ cm y $A_{50} = 6-7$ años

8.7.2 El desarrollo sincrónico por grupos con fecundidad determinada y puesta en tandas (*batches*) es evidente en las poblaciones del nordeste del Gran Banco y de Svalbard, posiblemente con un período de desove más corto y menor número de grupos, y con menor pérdida de condición somática asociada, que en la del sur del Gran Banco.

Los resultados no resultan tan claros en la población del sur del Gran Banco, debido a la presencia de todas las fases de desarrollo del ovocito durante la puesta, y la consecuente continuidad en las frecuencias de tamaños de los ovocitos, con presencia de las fases vitelogénicas iniciales y medias durante la puesta. Esto da una imagen más asincrónica o con una partida de ovocitos no determinada; pero esta situación podría derivarse de la asincronía en la puesta de los individuos dependiente de la talla y que esta población efectúe un mayor número y más seguido de tandas de puesta. En esta población los resultados no fueron concluyentes.

8.7.3 La atresia folicular afectó más a las poblaciones del sur del Gran Banco y Svalbard lo que indica insuficiencia energética para cubrir el gasto energético precisado por la reproducción. De septiembre a diciembre, ya iniciada la vitelogénesis, se produce mayor porcentaje de atresia masiva en todas las áreas, lo que, posiblemente, sea el resultado del balance energético entre la disponibilidad y los requerimientos energéticos. La atresia masiva resultó muy superior en la población del nordeste del Gran Banco.

8.7.4 La supresión del ciclo se determina tras la puesta ante una clara situación de baja condición somática. La mayor incidencia se produjo en las hembras del sur del Gran Banco en mayo y junio.

8.7.5 La importancia de la alimentación en verano se pone de manifiesto en la conexión entre el ritmo alimentario y la pauta reproductiva, disminuyendo la primera durante el desove y luego incrementado rápidamente, notándose en la recuperación del estado de condición; mientras que este aspecto fisiológico presenta mínimas variaciones a lo largo del año en los individuos inmaduros.

8.8. Estrategia vital en el sur del Gran Banco y Flemish Cap.

Hay una adaptación diferente de cada población al patrón de estrategia vital “periódica”, basado en retrasar la maduración para prolongar el crecimiento y, después de la maduración, dedicar una alta proporción de energía a la reproducción, a costa de las reservas somáticas. Las diferencias derivan de la energía obtenida con las respectivas dietas, y también del reparto que hacen de ella.

Las poblaciones del Gran Banco responden más claramente a este patrón, tipo “periódico”, caracterizado por el crecimiento lento, la edad de maduración tardía y gran longevidad.

La diferente adaptación viene marcada por el cambio de la dieta que, en la platija del sur del Gran Banco supone una mayor disponibilidad energética, permitiéndole la inflexión en la tasa de crecimiento, la cual aumenta a partir de ese momento.

En relación con la población de las Divs. 3NO, la de Flemish Cap, se aparta del patrón “periódico” típico por su superior tasa de crecimiento inicial, su menor talla asintótica, menor longevidad y maduración más adelantada. Esta adaptación, de tipo “oportunista”, supone acortamiento del intervalo generacional con el consiguiente incremento de la mortalidad natural, respecto de la población del Gran Banco.

Parte IX

REFERENCIAS

9 REFERENCIAS.

A.

- Ali, M.; A. Nicieza; and R. J. Wootton. 2003. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries* **4**: 147-190.
- Alonso, A. 2011. Bioenergetics approach to fish reproductive potential: case of *Trisopterus luscus* (Teleostei) on the Galician Shelf (NW Iberian Peninsula). Tesis doctoral. *Departamento de Ecología e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo, España.*
- Alpoim, R. and A. M. Ávila de Melo. 2008. An assessment of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in NAFO Division 3M. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/40, Serial No. N541, 32p.
- Alpoim, R.; D. González-Troncoso; and A. M. Ávila de Melo. 2011. An assessment of American Plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in NAFO Division 3M. *NAFO SCR Doc.* 11/041, Serial No. N5926.
- Amezaga, R. 1988. Análisis de los contenidos estomacales en peces. Revisión bibliográfica de los objetivos y metodología. *Inf. Tec. Ins. Esp. Oceanogr.* **63**: 74 p.
- Anderson, R. O. and R. M. Neumann. 1996. Length, weight, and associated structural indices. *Fisheries Techniques*, 2nd ed. (Murphy, B. R. and D. W. Willis, Eds.) pp. 447-482. Bethesda, MD: American Fisheries Society.
- Aschoff, J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **25**: 11-28.
- Ashton, W. D. 1972. The logit transformation: with special reference to its uses in bioassay. *Hafner Publishing Co., New York*, 88p.
- Bagenal, T. B. 1955a. The growth rate of the long rough dab, *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.). *J. mar. biol. Ass. U. K.* **34**: 297-311.
- Bagenal, T. B. 1955b. The growth rate of the long rough dab, *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.) -A correction. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **34**: 637-647.
- Bagenal, T. B. 1957. The breeding and fecundity of the long rough dab *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.) and the associated cycle in condition. *J. mar. bio. Ass. U.K.* **36**: 339-375.
- Bagenal, T. B. 1961. The long rough dabs of the Clyde Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **41**: 49-57.
- Bagenal, T. B. 1969. The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* **1**: 167-182.
- Barot, S.; M. Heino; M. J. Morgan; and U. Dieckmann. 2005. Maturation of Newfoundland American plaice (*Hippoglossoides platessoides*): long-term trends in maturation reaction norms despite low fishing mortality?. *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 56-64.
- Basimi, R. A. and D. J. Grove. 1985. Studies on feeding, growth and production of a recruited inshore population of *Pleuronectes platessa* (L.) at East Anglesey, North Wales. *J. Fish Biol.* **27**: 765-783.
- Beachan, T. D. 1983. Variability in size and age at sexual maturity of American plaice and yellowtail flounder in the Canadian Maritimes region of the northwest Atlantic Ocean. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 1196, 74p.
- Beamish, F. W. H. 1966. Vertical migration by demersal fish in Northwest Atlantic. *J. Fish. Res. Board Can.* **23** (1): 109-139.

- Begg, G. A. and J. R. Waldman. 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fish Res.* **43**: 34-44.
- Berestovskiy, Ye. G. 1995. Feeding habitats and strategy of American plaice, *Hippoglossoides platessoides limandoides*, in the Barents and Norwegian Seas. *J. Ichthyol.* **35** (5): 40-54.
- Berestovsky, E. G. and G. G. Matishov. 2001. New data on the population structure of long rough dab in the Barents Sea. *Doklady Biological Sciences* **376**: 67-69.
- Beverton, R. J. H. and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investment Series 2*, Vol. **19**. U.K. Ministry of Agriculture and Fisheries, London.
- Bishop, C. A. 1994. Revisions and additions to stratification schemes used during research vessel surveys in NAFO Subareas 2 and 3. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 94/43, Serial No. N2413.
- Byskov, A. G. 1978. Follicular atresia. In R.E. Jones (ed.) *The vertebrate ovary*, p 533-562. Plenum Press, New York, NY.
- Blackwell, B. G.; M. L. Brown; and D. W. Willis. 2000. Relative weight (W_r) status and current use in fisheries assessment and management. *Reviews in Fisheries Science* **8** (1): 1-44.
- Bolger, T. and P. L. Connolly. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish. Biol.* **34** 171-182.
- Boujard, T. 2001. Daily feeding rhythms and fish physiology. *Vie Milieu* **51** (4): 237-245.
- Boujard, T. and J. F. Leatherland. 1992. The circadian rhythms and feeding time in fishes. *Env. Biol. Fish.* **35**: 109-131.
- Bowering, W. R. and W. B. Brodie. 1991. Distribution of commercial flatfishes in the Newfoundland-Labrador region of the Canadian northwest Atlantic and changes in certain biological parameters since exploitation. *Neth. J. Sea Res.* **27**: 407-422.
- Bowering, W. R. and W. B. Brodie. 1994. Distribution, age, and growth, and sexual maturity of American plaice (*Hippoglossoides platessoides* (Fabricius) on Flemish Cap (NAFO Division 3M). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **16**: 49-61.
- Bowering, W. R.; M. J. Morgan; and W. B. Brodie. 1996. Changes in the abundance and certain population parameters of American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, on St. Pierre Bank (NAFO Subdivision 3Ps) during 1972-94 with implications for fisheries management. *N. Am. J. Fish. Manage.* **16**: 747-769.
- Bowering, W. R.; M. J. Morgan; and W. B. Brodie. 1997. Changes in the population of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) off Labrador and northeastern Newfoundland: a collapsing stock with low exploitation. *Fish. Res.* **30**: 199-216.
- Bowering, W. R.; R. K. Misra; and W. B. Brodie. 1998. Application of a newly developed statistical procedure to morphometric data from American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the Canadian northwest Atlantic. *Fisheries Research* **34**: 191-203.
- Bray, J. R. and J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* **27**: 325-349.
- Brodie, W. B.; M. J. Morgan; and D. Power. 1994. An assessment of the American plaice stock in Divisions 3LNO. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 94/55, Serial No. N2426.
- Bromley, P. J. 1994. The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **4**: 36-66.

- Brown-Peterson, N. J.; D. M. Wyanski; F. Saborido-Rey; B. J. Macewicz; and S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries* **3** (1): 52-70.
- Bruno, I.; G. Costas; and C. González. 2000. Feeding chronology of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on Grand Bank (NAFO Division 3N). *NAFO Sci. Coun. Studies* **33**: 103-116.
- Burton, M. P. M.; and D. M. Maddock. 1995. Reproduction, muscle hydration, and condition cycle variation in northern pleuronectids. *Proceedings of the International Symposium on North Pacific Flatfish, University of Alaska Sea Grant College Program, Report No 95-04*, pp:73-88
- C.**
- Cabanas, J. M. 2002. Hydrographic conditions on Flemish Cap in July 2001. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 02/25, Serial No. N4631, 10p.
- Cabanas, J. M. 2003. Hydrographic conditions on Flemish Cap in July 2002. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 03/32, Serial No. N4848, 9p.
- Caillet, G. M. and J. P. Barry. 1979 Comparison of food array overlap measures useful in fish feeding habit analysis. In Lipovsky, S. J., and C. A. Simenstad (eds.), *Gutshop '78 fish food habits studies; Proceedings of the 2nd Pacific Northwest Technical Workshop, October 10-13, 1978, Maple Valley, Washington*, p. 67-79. Wash. Sea Grant Publ., Univ. Wash., Seattle.
- Casas, J. M. 2004. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2003. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/21, Serial No. N4969, 36p.
- Casas, J. M. 2008a. Northern shrimp (*Pandalus borealis*) on Flemish Cap survey 2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/68, Serial No. N5600, 22p.
- Casas, J. M. 2008b. Assessment of the international fishery for shrimp (*Pandalus borealis*) in Division 3M (Flemish Cap), 1993-2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/67, Serial No. N5599, 22p.
- Casas J. M. and D. González-Troncoso. 2005. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2004. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 05/35, Serial No. N5121, 35pp.
- Casas, J. M. and D. González-Troncoso. 2007. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June-July 2006. *NAFO SCR* 07/10, Serial No. N5353, 34pp.
- Casas, J. M. and D. González-Troncoso. 2005. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2004. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 05/35, Serial No. N5121, 35p.
- Casas, J. M. and D. González-Troncoso. 2007. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June-July 2006. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 07/10, Serial No. N5353, 34p.
- Casas, J. M. and D. González-Troncoso. 2009. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June-July 2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 09/019, Serial No. N5653, 40p.
- Casas, J. M.; E. Román; and J. Teruel. 2008. Northern shrimp (*Pandalus borealis*, Krøyer) from Spanish bottom trawl survey 2008 in NAFO Div. 3LNO. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/66, Serial No. N5598, 11p.
- Casey, J. M. and R. A. Myers. 1998. Diel variation in trawl catchability: is it as clear as day and night?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55** (10): 2329-2340.
- Castro, M. and W. Lawing. 1995. A study of sampling strategies for estimating growth parameters in fish populations. *Fisheries Research* **22**: 59-75.

- Chapman, D. G. 1961. Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Stat. and Probability. *Cont. Biol. and Probl. Med.* **4**: 153-168. Univ. Calif. Press.
- Christensen, V.; S. Guénette; J. J. Heymans; C. J. Walters; R. Watson; D. Zeller; and D. Pauly. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries* **4**: 1-24.
- Colbourne, E. 1997. Oceanographic conditions on the Flemish Cap during the summer of 1997, with comparisons to the previous year and the 1961-1990 average. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 97/84, Serial N° N2930.
- Colbourne, E. 2000. Oceanographic conditions on the Flemish Cap during the summer 2000, with comparisons to the previous year and the 1961-1990 average. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 00/73, Serial No. N4330, 19p.
- Colbourne, E. B. and S. J. Walsh. 2006. The distribution and abundance of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) in relation to bottom temperatures in NAFO Divisions 3LNO based on multi-species surveys from 1990-2005. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 06/23, Serial No. N5241, 16p.
- Colbourne, E. B.; S. Narayanan; and S. Prinsenber. 1994. Climate change and environment conditions in the Northwest Atlantic during the period 1970-1993. *ICES Mar. Sci. Symp.* **198**: 311-322
- Colbourne, E. B.; C. Fitzpatrick; D. Senciall; P. Stead; W. Bailey; J. Craig; and C. Bromley. 2004. An assessment of physical oceanographic conditions in NAFO Sub-areas 2 and 3 for 2003. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/15, Serial No. N4962, 26p.
- Colbourne, E. B.; J. Craig; C. Fitzpatrick; D. Senciall; P. Stead; and W. Bailey. 2007. An assessment of the physical oceanographic environment on the Newfoundland and Labrador Shelf in NAFO Subareas 2 and 3 during 2006. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 07/20, Serial No. N5371, 15p.
- Collie, J. S. 1987. Food consumption by yellowtail flounder in relation to production of its benthic prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 205-213.
- Cook, R. M.; P. A. Kunzlik; J. R. G. Hislop; and D. Poulding. 1999. Models of growth and maturity for North Sea cod. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **25**: 91-99.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 726-738.
- Costopoulos, C. G. and M. Fonds. 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Neth. J. Sea Res.* **24** (1): 45-55.
- Cushing, D. H. 1968. Fisheries biology: a study in population dynamics. *Madison, University of Wisconsin Press*, 200 p
- DeLong, A. K.; J. S. Collie; C. J. Meise; and J. Ch. Powell. 2001. Estimating growth and mortality of juvenile winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, with a length-based model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 2233-2246.
- De Groot, S. J. 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Neth. J. Sea Res.* **5**(2): 121-196.
- Diana, J. S. 2004. Biology and ecology of fishes. *Cooper Publishing Group*.
- Dieckmann, U. and M. Heino. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **335**: 253-269.

- Dolgov, A. V. 2002. Feeding and food consumption by the Barents Sea skates. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 02/93, Serial No. N4714.
- Domínguez, R. 2006. Study on reproductive potential of *Merluccius merluccius* in the Galician Shelf. Tesis doctoral. *Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal, Universidade de Vigo, España.*
- Doubleday, W. G. 1981. Manual on groundfish surveys in the Northwest Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Studies Doc.* 81/VI/7, Serial No. N297, 78p.
- Dow, R. L. 1977. Effects of climatic cycles on the relative abundance and availability of commercial marine and estuarine species. *J. Cons. Int. Explor. Mer* **37**: 274-280.
- Durbin, E. G.; A. G. Durbin; R. W. Langton; and R. E. Bowman. 1983. Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily rations. *Fish. Bull. U.S.* **81**: 437-454.
- Dutil, J.-D. and Y. Lambert. 2000. Natural mortality from poor condition in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57** (4): 826-836.
- Dwyer, D. A., K. M. Bailey; and P. A. Livingston. 1987. Feeding habits and daily ration of walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) in the eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 1972-1984
- Dwyer, K. S.; M. J. Morgan; D. Maddock Parsons; W. B. Brodie; and B. P. Healey. 2007. An assessment of American plaice in NAFO Div. 3LNO. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 07/56, Serial No. N5408, 72p.
- Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Res. Board Can.* **34**: 290-294.
- Eggers, D. M. 1979. Comments on some recent methods for estimating food consumption by fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **36**: 1018-1019.
- Elliott, J. M. 1972. Rates of gastric evacuation of brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshw. Biol.* **2**: 1-18.
- Elliott, J. M. and L. Persson. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* **47**: 977-991.
- Esteves, Ch. and J. Burnett. 1993. A comparison of growth rates for American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, in the Gulf of Maine-Georges Bank region derived from two different data sources. NOAA, Northeast Fisheries Science Center Document 93-09.
- Fahay, M. P. 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian Shelf. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **4**: 423 pp.
- FAO. 2003. Fisheries management. The ecosystem approach to fisheries. *FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries* 4 (Suppl. 2).
- FAO. 2007. El estado mundial de la pesca y la acuicultura. 2006. FAO, *Departamento de Pesca y Acuicultura*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma.
- FAO. 2009. The state of world fisheries and aquaculture. 2008. *FAO Fisheries and Aquaculture Department*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma.
- Fonds, M.; R. Cronie; A. D. Vethaak; and P. van der Puyl. 1992. Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Neth. J. Sea Res.* **29** (1-3): 127-143.

- Fonseca, V. F. and H. N. Cabral. 2007. Are fish early growth and condition patterns related to life-history strategies?. *Rev Fish Biol Fisheries* **17**: 545-564.
- Ford, E. 1933. An account of the herring investigations conducted a Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **19**: 305-384.
- Fossen, I; O. T. Albert; and E. M. Nilseen. 1999. Backcalculated individual growth of long rough dab (*Hippoglossoides platessoides*) in the Barents Sea. *ICES J. Mar. Sci.* **56**:689-696.
- Freese, L.; P. J. Auster; J. Heifetz; and B. L. Wing. 1999. Effects of trawling on seafloor habitat and associated invertebrate taxa in the Gulf of Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **182**: 119-126.
- G.**
- Garabana, D. 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics. Tesis Doutoral. *Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo*, España.
- Garrison, L. P. 2000. Spatial and dietary overlap in the Georges Bank groundfish community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 1679-1691.
- Garrison, L. P. and J. S. Link. 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser.* **202**: 231-240.
- Gibson, R. N. 2005. Flatfishes. Biology and exploitation. *Ed. Blackwell Science Ltd.*, Blackwell Publishing.
- Gil, J.; R. Sánchez; R. Gancedo; and V. Valencia. 1999. Physical oceanographic conditions on Flemish Cap in summer 1998. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 99/92, Serial No. N4164.
- Gomes, M. C. and R. L. Haedrich. 1992. Biogeography of groundfish assemblages on the Grand Bank. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **14**: 13-27.
- González, C. and X. Paz. 2005. Distribution of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the Grand Bank (NAFO Divisions 3NO), 1995-2004. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 05/30, Serial No. N5118, 16p.
- González, C.; I. Bruno; and X. Paz. 2000. Food and feeding of deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the North Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Studies* **33**: 89-101.
- González, C.; E. Román; and X. Paz. 2003. Food and feeding chronology of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the North Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 03/23, Serial No. N4832, 21p.
- González, C.; E. Román; and X. Paz. 2006a. Condition and feeding of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the north Atlantic with emphasis on the Flemish Cap. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **37**: 87-102
- González, C.; X. Paz; E. Román; and M. Hermida. 2006b. Feeding habits of fish species distributed on the Grand Bank (NAFO Divisions 3NO, 2002-2005). *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 06/31, Serial No. N5251, 22p.
- González, C.; X. Paz; E. Román; and M. Álvarez. 2006c. Feeding habits of wolffishes (*Anarhichas denticulatus*, *A. lupus*, *A. minor*) in the north Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 06/52, Serial No. N5284, 16p.
- González, C.; E. Román; X. Paz; and E. Ceballos. 2006d. Feeding habits and diet overlap of skates (*Amblyraja radiata*, *A. hyperborea*, *Bathyraja spinicauda*, *Malacoraja senta* and *Rajella fyllae*) in the north Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 06/53, Serial No. N5285, 17p.

- González, C.; X. Paz; and Á. Armesto. 2008. Daily ration and energy content obtained from the diet of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the Grand Bank and the Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/52, Serial No. N5559, 17p.
- González Troncoso, D. and J. M. Casas. 2005. Calculation of the calibration factors from the comparative experience between the R/V *Cornide de Saavedra* and the R/V *Vizconde de Eza* in Flemish Cap in 2003 and 2004. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 05/29, Serial No. N5115, 8p.
- González-Troncoso, D. and X. Paz. 2008. Growth features of American plaice *Hippoglossoides platessoides* in Northwest Atlantic. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/53, Serial No. N5566, 21p.
- González Troncoso, D.; J. M. Casas; and F. Saborido-Rey. 2006a. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July-August 2005. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 06/16, Serial No. N5231, 40p.
- González-Troncoso, D.; X. Paz; and X. Cardoso. 2006b. Persistence and variation in the distribution of bottom-trawl fish assemblages over the Flemish Cap. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **37**: 103-117.
- González-Troncoso, D.; E. Román; and X. Paz. 2009a. Results for Greenland halibut and American plaice of the Spanish survey in NAFO Div. 3NO for the period 1998-2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 09/008, Serial No. N5634, 40p.
- González-Troncoso, D.; C. González; and X. Paz 2009b. Atlantic cod and yellowtail flounder indices from the Spanish Survey conducted in Divisions 3NO of the NAFO Regulatory Area. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 09/009, Serial No. N5635, 29p.
- Grant, S. M. and J. A. Brown. 1998. Diel foraging cycles and interactions among juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) at a nearshore site in Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1307-1316.
- Griffiths, D. and Ch. Harrod. 2007. Natural mortality, growth parameters, and environmental temperature in fishes revisited. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **64**: 249-255.
- Gunderson, D. R.; and P. H. Dygert. 1988. Reproductive effort as predictor of natural mortality rate. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **44**: 200-209.
- Halliday, R. G. and A. T. Pinhorn. 1990. The delimitation of fishing areas in the northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **10**: 1-30.
- Hansson, S. 1980. An evaluation of different methods for the determination of food composition of fish. *ICES C.M. Doc.*, No. F:28, 14 p.
- Hansson, S.; L. G. Rudstam; J. F. Kitchell; M. Hildén; B. L. Johnson; and P. E. Peppard. 1996. Predation rates by North Sea cod (*Gadus morhua*) – predictions from models on gastric evacuation and bioenergetics. *ICES J. mar. Sci.* **53**: 107-114.
- Heino, M. and O. R. Godø. 2002. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.* **70**: 639-656.
- Héroux, D. and P. Magnan. 1996. In situ determination of food daily ration in fish: review and field evaluation. *Environ. Biol. Fish.* **46**: 61-74.
- Hilborn, R. and C. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. *Routledge, Chapman y Hall, New York*, 570 pp.
- Hislop, J. R. G.; A. P. Robb; and J. A. Gauld. 1978. Observations on effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) in captivity. *J. Fish Biol.* **13**: 85-98.

- Horn, H. S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *The American Naturalist* **100** (914): 419-424.
- Hunter, J. R. and B. J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. *NOAA Tech. Rep. NMFS* **36**: 79-93.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* **59**: 67-77.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* **17**: 411-429.
- Iglesias, S.; X. Paz; and E. De Cárdenas. 1996. Occurrence of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) at non-habitual depths in the Northwest Atlantic, 1990-1993. *NAFO Sci. Coun. Studies* **24**: 91-95.
- J.**
- Jaworski, A. and S. Á. Ragnarsson. 2006. Feeding habits of demersal fish in Icelandic waters: a multivariate approach. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1682-1694.
- Jenkins, B. W. and J. M. Green. 1977. A critique of field methodology for determining fish feeding periodicity. *Environ. Biol. Fish.* **1** (2): 209-214.
- Jennings, S.; M. D. Nicholson; T. A. Dinmore; and J. E. Lancaster. 2002. Effects of chronic trawling disturbance on the production of infaunal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **243**: 251-260.
- João, M.; A. Arukwe; and B. G. Kapoor. 2008. Fish reproduction. *Science Publishers*.
- Jobling, M. 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environ. Biol. Fish.* **16** (1-3): 35-50.
- Johnson, D. L.; P. L. Berrien; W. W. Morse; and J. J. Vitaliano. 1999. Essential fish habitat source document: American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, life history and habitat characteristics. *NOAA Tech. Memo. NMFS-NE-123*, 31p.
- Johnson, D. L. 2004. Essential fish habitat source document: American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, life history and habitat characteristics (2^a ed). *NOAA Tech. Memo. NMFS-NE-187*, 72p.
- Jónsdóttir, I. G.; S. E. Campana; and G. Marteinsdóttir. 2006. Otolith shape and temporal stability of spawning groups of Icelandic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES J. mar. Sci.* **63**:1501-1512.
- Jørgensen, Ch.; B. Ernande; Ø. Fiksen; and U. Dieckmann. 2006. The logic of skipped spawning in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **63**: 200-211.
- Junquera, S. 1995. Effect of the feeding activity on the catch rates in the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) fishery in Flemish Pass Area (1991-92). *NAFO. Sci. Coun. Studies* **23**: 55-64.
- Junquera, S. 1996. Histological assessment of the sexual maturity of the female long rough dad (*Hippoglossoides platessoides*) from the western Barents Sea and Svalbard in summer. *ICES CM 1996/G:22*.
- Kaiser, M. J. and F. E. Spence. 2002. Inconsistent temporal changes in the megabenthos of the English Channel. *Marine Biology* **141**: 321-331.
- Keats, D. W. 1991. American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius), predation on green sea urchins, *Stroglyocentrotus droebachiensis* (O. F. Muller) in eastern Newfoundland. *J. Fish Biol.* **38**: 67-72.

- Kenchington, E. 2001. The effects of fishing on species and genetic diversity. *FAO Reykjavik conference on responsible fisheries in the marine ecosystem*. 1-4 October 2001, Reykjavik, Iceland 2001.
- Kenchington, E. L. R.; J. Prena; K. D. Gilkinson; D. C. Gordon, Jr.; K. MacIsaac; C. Bourbonnais; P. J. Schwinghamer; T. W. Rowell; D. L. MacKeown; and W. P. Vass. 2001. Effects of experimental otter trawling on the macrofauna of a sandy bottom ecosystem on the Grand Banks of Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 1043-1057.
- Kennedy, J.; P. R. Witthames; R. D. M. Nash; and C. J. Fox. 2008. Is fecundity in plaice (*Pleuronectes platessa* L.) down-regulated in response to reduced food intake during autumn?. *J. Fish Biol.* **72**: 78-92.
- Kjesbu, O. S. 1989. The spawning activity of cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.* **34**: 195-206.
- Kjesbu, O. S.; J. Klungøy; H. Kryvi; P. R. Witthames; and M. Greer Walker. 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 2333-2343.
- Klemetsen, A. 1993. The food of the long-rough dab (*Hippoglossoides platessoides limandoides* Bloch) in Balsfjorden, North Norway. *Sarsia* **78**: 17-24.
- Krebs, Ch. J. 1989. Ecological methodology. *Harper Collins Publishers*, New York, NY, 654 p.
- Konstantinov, K. G.; T. N. Turuk; and N. A. Plekhanova. 1985. Food links of some fishes and invertebrates on Flemish Cap. *NAFO, Sci. Coun. Studies* **8**: 39-48.
- L.**
- Lagardère, J. P. 1987. Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic coast. *J. Fish Biol.* **30**: 91-104.
- Lambert, Y. and J.-D. Dutil. 1997. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54** (Suppl. 1):104-112.
- Lambert, Y. and J.-D. Dutil. 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**(4): 815-825.
- Langton, R. W. 1983. Food habits of yellowtail flounder, *Limanda ferruginea* (Storer), from off the northeastern United States. *Fish. Bull.* **81** (1): 15:22.
- Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J Mar. Sci.* **57**: 659-668.
- Law, R. 2001. Phenotypic and genetic changes due to selective exploitation. In: J. D. Reynolds, G. M. Mace, K. H. Redford, J. G. Robinson (eds). *Conservation of Exploited Species*. Cambridge Univ. Press, London, 2001; 323-342.
- Lawson, J. W.; A. M. Magalhães; and E. H. Miller. 1998. Important prey of marine vertebrate predators in the Northwest Atlantic: proximate composition and energy density. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **164**: 13-20.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* **20**: 201-219.
- Lester, N. P.; B. J. Shuter; and P. A. Abrams. 2004. Interpreting the Von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**: 1625-1631.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. *Princeton University Press, Princeton, N.J.*

- Link, J. S.; K. Bolles; and Ch. G. Milliken. 2002. The feeding ecology of flatfish in the northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **30**: 1-17.
- Lloret, J. 1997. Population dynamics of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) off west Greenland (NAFO Divisions 1B-1F), 1982-94. *NAFO Sci. Coun. Studies* **30**: 89-107.
- Lozán, J. L. 1992. Sexual differences in food intake, digestive tract size, and growth performance of the dab, *Limanda limanda* L. *Neth. J. Sea Res.* **29** (1-3): 223-227.
- M**
- MacDonald, J. S.; K. G. Waiwood; and R. H. Green. 1982. Rates of digestion of different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), ocean pout (*Macrozoarces americanus*), winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**(5): 651-659.
- MacDonald, J. S. and R. H. Green. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 635-637.
- MacKinnon, J. C. 1972. Summer storage of energy and its use for winter metabolism and gonad maturation in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *J. Fish. Res. Board Can.* **29**: 1749-1759.
- MacKinnon, J. C. 1973. Metabolism and its relationship with growth rate of American plaice, *Hippoglossoides platessoides* Fabr. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* **11**: 297-310.
- MacPherson, E. 1985. Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **26**: 253-260.
- Maddock, D. M. and M. P. M. Burton. 1999. Gross and histological observations of ovarian development and related condition changes in American plaice. *J. Fish Biol.* **53**: 928-944.
- Magnussen, E. 2007. Interpopulation comparison of growth patterns of 14 fish species on Faroe Bank: are all fishes on the bank fast-growing?. *J. Fish Biol.* **71**: 453-475.
- Maillet, G. L.; P. Pepin; J. D. C. Craig; S. Fraser; and D. Lane. 2005. Overview of biological and chemical conditions on the Flemish Cap with comparisons of the Grand Banks Shelf and Slope waters during 1996-2003. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **37**: 29-45.
- Manning, A. J. and L. W. Crim. 1998. Maternal and interannual comparison of the ovulatory periodicity, egg production and egg quality of the batch-spawning yellowtail flounder. *J. Fish Biol.* **53**: 954-972.
- Martell, D. J. and G. McClelland. 1994. Diets of sympatric flatfishes, *Hippoglossoides platessoides*, *Pleuronectes ferrugineus*, *Pleuronectes americanus*, from Sable Island Bank, Canada. *J. Fish Biol.* **44**: 821-848.
- Marteinsdóttir, G. and H. Pardoe. 2008. Effects of fishing on inter and intra stock diversity of marine resources. *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008*, pp. 27-43. K. Tsukamoto, T. Kawamura, T. Takeuchi, T. D. Beard, Jr. and M. J. Kaiser, eds.
- Marteinsdóttir, G.; D. Ruzzante; and E. Eg Nielsen. 2005. History of the North Atlantic cod stocks. *ICES CM 2005/A*.
- Mateo, I. 2007. A bioenergetics based comparison of growth conversion efficiency of Atlantic cod on Georges Bank and in the Gulf of Maine. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **38**: 23-35.
- Maynou, F. and J. E. Cartes. 1997. Field estimation of daily ration in deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda) in the western Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **153**: 191-196.

- McCallum, B. R. and S. J. Walsh. 1994. Campelen 1800. Survey trawl reference manual. *Department of Fisheries and Oceans Newfoundland. Canada.*
- McMillan, D. B. 2007. Fish histology. Female reproductive systems. *Published by Springer.*
- Ménard, C. 2008. La pesca gallega en Terranova, siglos XVI-XVIII. Tesis doctoral. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas, España.*
- Methratta, E. T. and J. S. Link. 2007. Ontogenetic variation in habitat associations for four flatfish species in the Gulf of Maine-Georges Bank region. *J. Fish Biol.* **70**: 1669-1688.
- Methven, D. A. 1999. Annotated bibliography of demersal fish feeding with emphasis on selected studies from the Scotian Shelf and Grand Banks of the northwestern Atlantic. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 2267.
- Minet, J. P. 1973. Age and growth of the American plaice, *Hippoglossoides platessoides*, off Cape Breton Island in ICNAF Subdivision 4Vn. *ICNAF Res. Bull.* **10**: 99-105.
- Minet, J.-P. 1974. Données sur la biologie de la plie américaine *Hippoglossoides platessoides* des bancs méridionaux de Terra-Neuve et du Plateau du Cap Breton. Tesis doctoral. *Universidad de Montpellier II. Rev. Inst. Pêches marit.* **38** (4): 343-434.
- Morgan, M. J. 1992. Low-temperature tolerance of American plaice in relation to declines in abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **121**: 399-402.
- Morgan, M. J. 1993. Ration level and temperature preference of American plaice. *Mar. Behav. Physiol.* **24**: 117-122.
- Morgan, M. J. 2001. Time and location of spawning of American plaice in NAFO Divisions 3LNO. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **29**: 41-49.
- Morgan, M. J. 2003a. A preliminary examination of variability in condition of American plaice in NAFO Divisions 3LNO. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 03/11, Serial No. N4817, 14p.
- Morgan, M. J. 2003b. Variation with age in the timing and duration of spawning in American plaice. *J. Fish Biol.* **62**: 464-473.
- Morgan, M. J. 2004. The relationship between fish condition and the probability of being mature in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *ICES J. Mar. Sci.* **61**:64-70.
- Morgan, M. J. and W. B. Brodie. 1991. Seasonal distribution of American plaice on the Northern Grand Banks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **75**: 101-107.
- Morgan, M. J. and E. B. Colbourne. 1999. Variation in maturity-at-age and size in three populations of American plaice. *ICES J. Mar. Sci.* **56**: 673-688.
- Morgan, M. J. and W. R. Bowering. 2004. Is there mixing of American plaice populations in the Flemish Pass?. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/62, Serial No. N5023, 9p.
- Morgan, M. J.; W. B. Brodie; D. Maddock Parsons; and B. P. Healey. 2003. An assessment of American plaice in NAFO Divisions 3LNO. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 03/56, Serial No. N4874, 70p.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)* **3**: 65-80.
- Murphy, B. R.; D. W. Willis; and T. A. Springer. 1991. The relative weight index in fisheries management: status and needs. *Fisheries* **16** (2): 30-38.
- Murua, H. and F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. North. Atl. Fish. Sci.* **33**: 23-31.

- Murua, H. 2006. Reproductive fundamentals for the estimation of egg production of the European hake, *Merluccius merluccius*, in the Bay of Biscay. Tesis doctoral. *Departamento de Zoología y Biología Celular Animal. Universidad del País Vasco*. España.
- NAFO. 2008. Report of Scientific Council Meeting, 5-19 June 2008. *NAFO Sci. Coun. Studies Doc.* 08/19, Serial No. N5553, 248p.
- NAFO. 2009. Report of Scientific Council Meeting, 4-18 June 2009. *NAFO Sci. Coun. Studies Doc.* 09/23, Serial No. N5553, 328p.
- NAFO. 2010. Report of Scientific Council Meeting, June 2010. *NAFO Sci. Coun. Studies Doc.* 10/18, Serial No. N5808, 249p.
- Nagler, J. J.; B. A. Adams; D. G. Cyr. 1999. Egg production, fertility, and hatch success of American plaice held in captivity. *Trans. Am. Fish. Soc.* **128**: 727-736.
- Nevinsky, M. M. and V. P. Serebryakov. 1973. American plaice, *Hippoglossoides platessoides* Fabr., spawning in the northwest Atlantic area. *ICNAF Res. Bull.* **10**: 23-36.
- Ntiba, M. J. and D. Harding. 1993. The food and the feeding habits of the long rough dab, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius 1780) in the North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **31** (2): 189-199.
- Norman, J. R. 1934. A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata). Vol. 1. Biodiversity Heritage Library. Contributed by: Natural History Museum, London.
- O'Brien, L.; J. Burnett; and R. K. Mayo. 1993. Maturation of nineteen species of finfish off the northeast coast of the United States, 1985-1990. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 113. 66 p.
- Olaso, I. 1990. Distribución y abundancia del megabentos invertebrado en fondos de la plataforma cantábrica. Tesis doctoral. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr. Publ. Esp.*, No. 5, 128 p.
- Orlova, E. L.; A. V. Dolgov; G. B. Rudneva; and V. N. Nesterova. 2005. The effect of abiotic and biotic factors on the importance of macroplankton in the diet of Northeast Arctic cod in recent years. *ICES J. Mar. Sci.* **62**(7): 1463-1474.
- Ottersen, G.; D. Hjermann; and N. C. Stenseth. 2006. Changes in spawning stock structure strengthens the link between climate and recruitment in a heavily fished cod stock. *Fish Oceanogr.* **15**(3): 230-243.
- P.**
- Packer, D. B.; L. Watling; and R. W. Langton. 1994. The population structure of the brittle star *Ophiura sarsi* Lütken in the Gulf of Maine and its trophic relationship to American plaice (*Hippoglossoides platessoides* Fabricius). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **179**: 207-222.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* **39** (2): 175-192
- Pauly, D. 1994. A framework for latitudinal comparisons of flatfish recruitment. *Neth. J. Sea Res.* **32** (2): 107-118.
- Pauly, D.; V. Christensen; J. Dalsgaard; R. Froese; and F. Torres, Jr. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* **279**: 860-863.
- Pauly, D.; V. Christensen; R. Froese; M. L. Palomares. 2000. Fishing down aquatic food webs: industrial fishing over the past half-century has noticeably depleted the top most links in aquatic food chains *Am. Sci.* **88** (1): 46-51.
- Paz, J. and J. M. Casas. 1996. Zonation and associations of dominant fish fauna on Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Studies* **25**: 67-75.

- Paz, X.; D. González Troncoso; and P. Durán Muñoz. 2002. Comparative exercise of efficiency between C/V *Playa de Menduïña* and R/V *Vizconde de Eza* in the NAFO Divisions 3NO in May 2001. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 02/5, Serial No. N4603, 25p.
- Pianka, E. R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *Am. Nat.* **104**: 592-597
- Percy, J. A. and F. J. Fife. 1981. The biochemical composition and energy content of Arctic marine macrozooplankton. *Arctic* **34** (4): 307-313.
- Pedersen, S. A. 1994. Shrimp trawl catches and stomach contents of redfish, Greenland halibut and starry ray from West Greenland during a 24-hour cycle. *Polar Research* **13** (2): 183-196.
- Persson, L. and A. M. De Ross. 2006. Food-dependent individual growth and population dynamics in fishes. *J. Fish Biol.* **69** (Supplement C): 1-20.
- Pinkas, L.; M. S. Oliphant; and I. L. K. Iverson. 1971. Food habits of albacores, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *Calif. Fish Game* **152**: 1-105.
- Pitcher, T. J. 1993. Behaviour of teleost fishes (2nd Edition) *Chapman & Hall*.
- Pitt, T. K. 1963. Vertebral numbers of American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius), in the northwest Atlantic. *J. Fish. Res. Board Can.* **20**: 1159-1181.
- Pitt, T. K. 1964. Fecundity of the American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabr.) from Grand Bank and Newfoundland areas. *J. Fish. Res. Board Canada* **21** (3): 597-612.
- Pitt, T. K. 1966. Sexual maturity and spawning of the American plaice, *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius), from Newfoundland and Grand Bank areas. *J. Fish. Res. Bd Can.* **23**: 651-672.
- Pitt, T. K. 1967a. Age and growth of American plaice, (*Hippoglossoides platessoides*), in the Newfoundland area of the Northwest Atlantic. *J. Fish. Res. Bd Can.* **24**: 1077-1099.
- Pitt, T. K. 1967b. Diurnal variation in the catches of American plaice, *Hippoglossoides platessoides* Fabr., from the Grand Bank. *ICNAF Res. Bull.* **4**: 53-58.
- Pitt, T. K. 1969. Migrations of American plaice on the Grand Bank and in St. Mary's Bay, 1954, 1959, and 1961. *J. Fish. Res. Bd Can.* **26**: 1301-1319.
- Pitt, T. K. 1973a. Assessment of American plaice stocks on the Grand Bank, ICNAF Divisions 3L and 3N. *ICNAF Res. Bull.* **10**: 63-77.
- Pitt, T. K. 1973b. Food of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Grand Bank, Newfoundland. *J. Fish. Res. Bd Can.* **30**: 1261-1273.
- Pitt, T. K. 1975. Changes in abundance and certain biological characteristics of Grand Bank American plaice, *Hippoglossoides platessoides*. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**: 1383-1398.
- Pitt, T. K. 1976. Food of yellowtail Flounder on the Grand Bank and a comparison with American plaice. *ICNAF Res. Bull.* **12**: 23-27.
- Pope, J. G. and D. Symes. 2000. An ecosystem-based approach to the common fisheries policy: defining the goals. *English Nature*.
- Powles, P. M. 1965. Life history and ecology of American plaice (*Hippoglossoides platessoides* F.) in the Magdalen Shallows. *Ibid.* **22**: 565-598.
- Punzón, A. and M. A. Herrera. 1998. Feeding of *Centroscyllium fabricii* (Reinhardt, 1825) and the influence of the fishery on its diet in Flemish Pass (NAFO Divisions 3LM). *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 98/34, Serial No. N3021, 11p.

- Rice, J. 2002. Changes to the large marine ecosystem of the Newfoundland-Labrador Shelf. In: Sherman, K.; Skjoldal, H.R. (2002). *Large marine ecosystems of the North Atlantic: changing states and sustainability. Large Marine Ecosystems Series*, pp. 51-103.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 382 pp.
- Rideout, R. M. and G. A. Rose. 2006. Suppression of reproduction in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **320**: 267-277.
- Rideout, R. M.; D. M. Maddock; and M. P. M. Burton. 1999. Oogenesis and the spawning pattern in Greenland halibut from the north-west Atlantic. *J. Fish Biol.* **54**: 196-207.
- Rideout, R. M.; M. J. Morgan; and G. R. Lilly. 2006. Variation in the frequency of skipped spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 1101-1110.
- Rijnsdorp, A. D.; F. van Lent; and K. Groeneveld. 1983. Fecundity and the energetics of reproduction and growth of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *ICES, C.M.* 1983/G: 31.
- Rijnsdorp, A. D. 1990. The mechanism of energy allocation over reproduction and somatic growth in female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Neth. J. Sea Res.* **25**: 279-290.
- Rochet, M-J. and V. M. Trenkel. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing?. A review and proposals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**: 86-99.
- Rodríguez-Marín, E. 1995. Feeding relationships of demersal fish in Flemish Cap in summer, 1993-1994. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 95/104, Serial No. N2627.
- Rodríguez-Marín, E.; A. Punzón; J. Paz; and I. Olaso. 1994. Feeding of most abundant fish species in Flemish Cap in summer 1993. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* No. 35, Serial No. N2403.
- Rodríguez-Marín, E.; A. Punzón; and J. Paz. 1995. Feeding patterns of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Flemish Pass (Northwest Atlantic). *NAFO Sci. Coun. Studies* **23**: 43-54.
- Roff, D. A. 1982. Reproductive strategies in flatfishes: a first synthesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 1686-1698.
- Roff, D. A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1395-1404.
- Roff, D. A. 1984. The evolution of life histories parameters in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 989-1000.
- Román, E.; C. González; and E. Ceballos. 2004. Food and feeding of most abundant fish species in Flemish Cap. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 04/58, Serial No. N5018, 17p.
- Román, E.; C. González-Iglesias; Á. Armesto; and D. González-Troncoso. 2008. Results for the Spanish Survey in the NAFO Regulatory Area of Division 3L for the period 2003-2007. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/20, Serial No. N5514, 25p.
- Román, E.; C. González-Iglesias; Á. Armesto; and D. González-Troncoso. 2009. Results for the Spanish Survey in the NAFO Regulatory Area of Division 3L for the period 2003-2008. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 09/23, Serial No. N5658, 26p.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* **2**: 352-368.

- Ruzzante, D. E.; C. T. Taggart; and D. Cook. 1999. A review of the evidence for genetic structure of cod (*Gadus morhua*) populations in the Northwest Atlantic and population affinities of larval cod off Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence. *Fish. Res.* **43**: 79-97.
- S.
- Saborido, J. F. 1994. El género *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) en el Atlántico norte: identificación de especies y poblaciones mediante métodos morfométricos; crecimiento y reproducción de las poblaciones en Flemish Cap. Tesis Doctoral. Departamento de Zoología, Facultad de Biología. Universidad Autónoma de Madrid, España.
- Saborido-Rey, F. and A. Vázquez. 2001. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2000. NAFO SCR Doc. 01/22, Serial No. N4390, 56 pp.
- Saborido-Rey, F. and A. Vázquez. 2003. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2002. NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 03/42, Serial No. N4860, 41 pp.
- Scott, D. P. 1962. Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Board Can.* **19**(4): 715-731.
- Scott, J. S. 1973. Variation in the food of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) with fish length and locality in the Scotian Shelf and Gulf of St. Lawrence. *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.*, No. 411.
- Salvanes, A. G. V.; J. Egil Skjæraasen; and T. Nilsen. 2004. Sub-populations of coastal cod with different behaviour and life-history strategies. *Mar Ecol Prog Ser* **267**: 241-251.
- Sissenwine, M. P. and E. W. Bowman. 1978. An analysis of some factors affecting the catchability of fish by bottom trawls. *ICNAF Fish. Res. Bull.* **13**: 81-87.
- Smith, P. J. 1996. La diversidad genética de los recursos pesqueros marinos: posibles repercusiones de la pesca. *FAO Documento Técnico de Pesca*. N° 344. Roma, FAO.
- Solmundsson, J. 2007. Trophic ecology of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) on the Icelandic continental shelf and slope. *Marine Biology Research* **3**: 231-242.
- Sparre, P. and S. C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1: Manual. *FAO Documento Técnico de Pesca*. 306/1 Rev. 2. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. FAO
- Steimle, F. W. J. and R. J. Terranova. 1985. Energy equivalents of marine organisms from the continental shelf of the temperature Northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **6**: 117-124.
- Steimle Jr., F. W. and R. J. Terranova. 1988. Energy contents of northwest Atlantic continental slope organisms. *Deep-Sea Research* **35** (3): 415-423.
- Stein, M. 2007. Oceanography of the Flemish Cap and adjacent waters. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **37**: 135-146.
- Stott, W.; M. M. Ferguson; and R. F. Tallman. 1992. Genetic population structure of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 2538-2545.
- Stratoudakis, Y.; R. J. Fryer; G. J. Pierce; and R. M. Cook. 1997. Differences in life history features of long rough dab *Hippoglossoides platessoides* within Scottish waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **158**: 303-306.
- Swain, D. P. 1997. Sex-specific temperature distribution of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and its relation to age and abundance. *Can. L. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 1077-1087.

- Swain, D. P. and R. Morin. 1996. Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 106-119.
- Swain, D. P. and M. J. Morgan. 2001. Sex-specific temperature distribution in four populations of American plaice *Hippoglossoides platessoides*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **212**: 233-246.
- Swain, D. P.; G. A. Chouinard; R. Morin; and K. F. Drinkwater. 1998. Seasonal variation in the habitat associations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 2548-2561.
- Swenson, W. A. and L. L. Smith. 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity and food conversion efficiency in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. *J. Fish. Res. Bd Can.* **30**: 1327-1336.
- Templeman, W. 1982. Stomach contents of the thorny skate, *Raja radiata*, from the northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **3**: 123-126.
- Torres, P.; E. Rodríguez-Marín; and I. Loureiro. 2000. Preliminary results from feeding analysis for the most abundant demersal fishes in Flemish Cap during summer (1993-2000). *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 00/60, Serial No. N4302.
- Trippel, E. A.; O. S. Kjesbu; and P. Solemdal. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: R. C. Chambers and E. A. Trippel (eds). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, London, pp. 31-62.
- V.**
- Vázquez, A. 1996. Results from bottom trawl survey of Flemish Cap in July 1995. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 96/54, Serial No. N2730, 27pp.
- Vázquez, A. 1997. Results from bottom trawl survey of Flemish Cap in July 1996. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 97/28, Serial No. N2860, 30 pp.
- Vázquez, A. 1999. Results from bottom trawl survey of Flemish Cap in July 1998. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 99/22, Serial No. N4073, 37 pp.
- Vázquez, A. 2000. Results from the bottom trawl survey on Flemish Cap of July 1999. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 00/9, Serial No. N4228, 50 pp.
- Vázquez, A. 2002. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of July 2001. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 02/12, Serial No. N4613, 43 pp.
- Vázquez, A. and D. González-Troncoso. 2008. Results from bottom trawl survey on Flemish Cap of June-July 2007. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 08/34, Serial No. N5535, 31 pp.
- Vázquez, A.; A. Ávila de Melo; and F. Saborido-Rey. 1998. Results from bottom trawl survey of Flemish Cap in July 1997. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc.* 98/30, Serial No. N3017, 38 pp.
- Vázquez, F. J.; F. J. Paz; J. M. Casas; E. de Cárdenas; E. Álvarez; y A. Fernández-Arroyo. 1989. La alimentación de la platija americana, fletán negro, gallineta nórdica y el bacalao en Flemish Cap en julio de 1988. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **5** (2): 43-56.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* **10**: 181-213.
- Wacasey, J. W. and E. G. Atkinson. 1987. Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **39**: 243-250.
- Walford, L. A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **90**: 141-147.
- Walsh, S. J. 1982. Distribution and abundance of pre-recruit and commercial-size American plaice on the Grand Bank. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* **3**: 149-157.

- Walsh, S. J. 1989. Diel influence on fish escapement beneath a groundfish survey trawl. *ICES C.M. Doc. No. B:23. Ref. G*, 22 p.
- Walsh, S. J. 1991. Commercial fishing practices on offshore juvenile flatfish nursery grounds on the Grand Banks of Newfoundland. *Neth. J. Sea Res.* **27** (3/4): 423-432.
- Walsh, S. J. 1994. Life history traits and spawning characteristics in populations of long rough dab (American plaice) *Hippoglossoides platessoides* (Fabricius) in the north Atlantic. *Neth. J. Sea Res.* **32** (3/4): 241-254.
- Walsh, S. J. 1996a. Ecology, resource surveys and management of long rough dab (American plaice), *Hippoglossoides platessoides*, (Fabricius) in the Barents Sea and the Newfoundland-Labrador Shelf. Tesis doctoral. *Departament of Fisheries and Marine Biology. Univesity of Bergen, Norway*.
- Walsh, S. J. 1996b. Life history and ecology of long rough dab *Hippoglossoides platessoides* (F) in the Barents Sea. *J. of Sea Res.* **36**(3/4): 285-310.
- Walsh, S. J.; W. B. Brodie; C. A. Bishop; and E. F. Murphy. 1995. Fishing on juvenile groundfish nurseries on the Grand Bank: a discussion of technical measures of conservation. *In Marine Protected Areas and Sustainable Fisheries*, pp 54-73, N. L. Shackell and J. H. M. Wilson (eds.).
- Walsh, S. J.; M. Simpson; M. J. Morgan; K. S. Dwyer; and D. Stansbury. 2001. Distribution of juvenile yellowtail flounder, American plaice and Atlantic cod on the southern Grand Bank: a discussion of nursery areas and marine protected areas. *NAFO Sci. Coun. Res. Doc. 01/78, Serial No. N4457*, 49p.
- Wallace, R. K., Jr. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **110**: 72-76.
- Waples, R. S. and O. Gaggiotti. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**: 1419-1439.
- Ware, D. M. 1980. Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 1012-1024.
- Ware, D. M. 1982. Power and evolutionary fitness of teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39** (1): 3-13.
- Ware, D. M. 1984. Fitness of different reproductive strategies in teleost fishes. *In G. W. Potts and R. J. Wootton (ed.) Fish reproduction Academic Press, London and New York*.
- Whitehead, P. J. P.; M.-L. Bauchot; J.-C. Hureau; J. Nielsen; and E. Tortonese. 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. *UNESCO*.
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**: 872-885.
- Winemiller, K. O. and K. A. Rose. 1992. Patters of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **49**: 2196-2218.
- Wootton, R. J. 1973. The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish. Biol.* **5**: 89-96.
- Wootton, R. J. 1998. Ecology of teleost fishes. 2nd ed. Fish and Fisheries Series 24. *Kluwer Ac. Publish. Dordrecht*.
- Yanulov, K. P. 1962. Age and growth of the American plaice in the northwest Atlantic. Soviet Fisheries Investigations in the Northwest Atlantic. *In: Soviet fisheries Investigations in the Northwest Atlantic*, Yu. Yu. Marti(ed), VNIRO-PNRO, Moscow (In Russian-English

- translation for U. S. Dept. Interior and Nature Science Foundation Office of Technical Services 63-11102) p. 355-360.
- Zamarro, M. J. 1992a. Comportamiento alimenticio y reproducción de la platija americana (*Hippoglossoides platessoides* Fabricius 1780) (Pisces, Pleuronectidae) en el sur del Gran Banco de Terranova. Tesis doctoral. *Departamento de Biología Fundamental, Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Santiago de Compostela, España.*
- Zamarro, F. 1992b. Feeding behaviour of the American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the southern Grand Bank of Newfoundland. *Neth. J. Sea Res.* **29** (1-3): 229-238.
- Zamarro, F. 1992c. Determination of fecundity in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and its variation from 1987 to 1989 on the tail of the Grand Banks. *Neth. J. Sea Res.* **29** (1-3): 205-209.
- Zaret, T. M. and A. S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* **52**: 336-342.

Anexo I

**ESTADILLOS DE REGISTRO DE DATOS Y
MUESTREO**



ESTADILLO DE PUENTE

CAMPAÑA:	AÑO:
BARCO:	DISTINTIVO DE LLAMADA:

Nº DE LANCE:	DIVISION:	ESTRATO (CUADRIC.):	()
VALIDO (S/N):	FECHA:	/	/
DIURNO o NOCTURNO (D/N):	ARTE UTILIZADO:		

RUMBO (grados):	DISTANCIA RECORRIDA (Millas):
VELOCIDAD (Nudos):	DIREC. VIENTO (Grados):
CABLE LARGADO (Metros):	VEL. VIENTO (0 a 12):
TEMP. SUPERFICIE (° C Barco: otro:	ESTADO MAR (0 a 12):
TEMP. FONDO (° C): ITI: SCA: CTD:	ESTADO CIELO (0 a 8):

	LARGADA	VIRADA
HORA UTC (hh:mm):	_____	_____
LATITUD (gg.mm):	_____	_____
LONGITUD (gg.mm):	_____	_____
PROFUNDIDAD (metros):	_____	_____

Arte: _____	Copo: _____	Tamaño de malla (mm): _____	
	NO	SI	Observaciones:
<u>ITI:</u>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Plomo: <input type="checkbox"/> Corcho: <input type="checkbox"/> Puertas: <input type="checkbox"/>
<u>SCA</u>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	Plomo: <input type="checkbox"/> Corcho: <input type="checkbox"/> Puertas: <input type="checkbox"/>
<u>CTD:</u>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	
<u>Mini-Log:</u>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<u>Tiempo caída:</u> _____
<u>Abertura Vertical</u>	_____		<u>Distancia recorrida:</u> _____
<u>Abertura Horizontal</u>	_____		<u>Terreno:</u> _____

INCIDENCIAS

- | | |
|---|--|
| <input type="checkbox"/> ROTURAS LEVES | <input type="checkbox"/> PERDIDA DE ALGUN ELEMENTO |
| <input type="checkbox"/> ROTURAS GRAVES | <input type="checkbox"/> ARTE TRABAJANDO MAL |
| <input type="checkbox"/> EMBARRE | <input type="checkbox"/> _____ |
| <input type="checkbox"/> PERDIDA TOTAL DEL ARTE | <input type="checkbox"/> _____ |

OTRAS INCIDENCIAS Y OBSERVACIONES:

Figura 1 Modelo de estadillo de registro de las pescas en las campañas científicas.



ESTADILLO DE PUENTE

BARCO:	DISTINTIVO DE LLAMADA:
OBSERVADOR:	AÑO: MAREA:
Nº DE LANCE:	DIVISION (Largada):
VALIDO (S/N):	FECHA (Largada):
DIURNO o NOCTURNO (D/N):	ARTE UTILIZADO (Código):
RUMBO (grados):	DISTANCIA RECORRIDA (Millas):
VELOCIDAD (Nudos):	DIREC. VIENTO (Grados):
CABLE LARGADO (Metros):	VEL. VIENTO (0 a 12):
TEMP. SUPERFICIE (° C):	ESTADO MAR (0 a 12):
TEMP. FONDO (° C):	ESTADO CIELO (0 a 8):
LARGADA VIRADA	
HORA UTC (hh:mm):	
LATITUD (gg.mm):	
LONGITUD (gg.mm):	
PROFUNDIDAD (metros):	
Tamaño de malla del arte (mm):	Observaciones:
NO SI	Observaciones:
SENSOR <i>Pro-log</i> : <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	En el plomo: <input type="checkbox"/> En el corcho: <input type="checkbox"/> _____
SC: <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	_____
R: <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	_____
_____ <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	_____
_____ <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	_____
_____ <input type="checkbox"/> <input type="checkbox"/>	_____

INCIDENCIAS

- | | |
|---|--|
| <input type="checkbox"/> ROTURAS LEVES | <input type="checkbox"/> PERDIDA DE ALGUN ELEMENTO |
| <input type="checkbox"/> ROTURAS GRAVES | <input type="checkbox"/> ARTE TRABAJANDO MAL |
| <input type="checkbox"/> EMBARRE | <input type="checkbox"/> _____ |
| <input type="checkbox"/> PERDIDA TOTAL DEL ARTE | <input type="checkbox"/> _____ |

OTRAS INCIDENCIAS Y OBSERVACIONES:

Figura 3 Modelo de estadillo de registro de las pescas en las campañas en buques comerciales.



MUESTREO DE TALLAS

CAPTURA TOTAL / DESCARTE

CAMPAÑA:	BARCO:	DIVISION:
Nº LANCE:	FECHA:	CUADRICULA:
ESPECIE:	Peso muestra (gr):	Peso captura total (kg):
TIPO DE MEDIDA UTILIZADA (Longitud Total; Long. Preanal;):		
OBSERVACIONES:		

TALLA CM.		SUMA	TALLA CM.		SUMA
0			0		
1			1		
2			2		
3			3		
4			4		
5			5		
6			6		
7			7		
8			8		
9			9		
0			0		
1			1		
2			2		
3			3		
4			4		
5			5		
6			6		
7			7		
8			8		
9			9		
0			0		
1			1		
2			2		
3			3		
4			4		
5			5		
6			6		
7			7		
8			8		
9			9		
0			0		
1			1		
2			2		
3			3		
4			4		
5			5		
6			6		
7			7		
8			8		
9			9		

Figura 5 Modelo de estadillo de registro de los muestreos de tallas (medición al cm inferior).



MUESTREO DE TALLAS (1/2 cm.)

CAPTURA TOTAL / DESCARTE

CAMPAÑA:	BARCO:	DIVISION:
Nº LANCE:	FECHA:	CUADRICULA:
ESPECIE:	Peso muestra (gr):	Peso captura total (kg):
TIPO DE MEDIDA UTILIZADA (Longitud Total; Long. Preanal;):		
OBSERVACIONES:		

TALLA CM.	SUMA	TALLA CM.	SUMA
0		0	
.5		.5	
1		1	
.5		.5	
2		2	
.5		.5	
3		3	
.5		.5	
4		4	
.5		.5	
5		5	
.5		.5	
6		6	
.5		.5	
7		7	
.5		.5	
8		8	
.5		.5	
9		9	
.5		.5	
0		0	
.5		.5	
1		1	
.5		.5	
2		2	
.5		.5	
3		3	
.5		.5	
4		4	
.5		.5	
5		5	
.5		.5	
6		6	
.5		.5	
7		7	
.5		.5	
8		8	
.5		.5	
9		9	
.5		.5	
0		0	
.5		.5	
1		1	
.5		.5	
2		2	
.5		.5	
3		3	
.5		.5	
4		4	
.5		.5	
5		5	
.5		.5	
6		6	
.5		.5	
7		7	
.5		.5	
8		8	
.5		.5	
9		9	
.5		.5	

Figura 6 Modelo de estadillo de registro de los muestreos de tallas (medición al 1/2 cm inferior).



MUESTREO BIOLÓGICO

CAPTURA TOTAL / DESCARTE

CAMPAÑA:	BARCO:	DIVISION:
Nº LANCE:	FECHA:	CUADRICULA:
ESPECIE:	Peso muestra (gr):	Peso captura total (kg):
TIPO DE MEDIDA UTILIZADA (Longitud Total; Long. Preanal;):		
OBSERVACIONES:		

Nº PEZ	TALLA	SEX	MAD	PESO vivo	PESO evis	EST.	Nº PEZ	TALLA	SEX	MAD	PESO vivo	PESO evis	EST.
1							51						
2							52						
3							53						
4							54						
5							55						
6							56						
7							57						
8							58						
9							59						
10							60						
11							61						
12							62						
13							63						
14							64						
15							65						
16							66						
17							67						
18							68						
19							69						
20							70						
21							71						
22							72						
23							73						
24							74						
25							75						
26							76						
27							77						
28							78						
29							79						
30							80						
31							81						
32							82						
33							83						
34							84						
35							85						
36							86						
37							87						
38							88						
39							89						
40							90						
41							91						
42							92						
43							93						
44							94						
45							95						
46							96						
47							97						
48							98						
49							99						
50							100						

Figura 8 Modelo de estadillo de registro de los muestreos biológicos.

CAMPAÑA

CÓDIGO CAMPAÑA DE ALIMENTACIÓN



LANCE

PREDADOR

CÓDIGO PREDADOR

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

Nº	Talla (cm)	Sexo	Madurez	Replecc (cc/gr)		Peso pred (gr)			Regurg (si=1/no=0)		
Vesícula											
Presa	Código			%Replecc	Nº	Dig	Tall Min.	Talla Máx.	Talla (mm)	Piezas duras	Otros

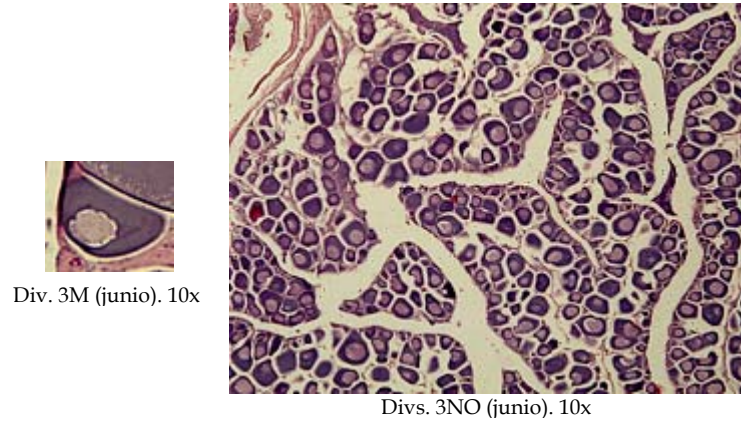
Figura 9 Modelo de estadillo de registro de los muestreos de contenidos estomacales.

Anexo II

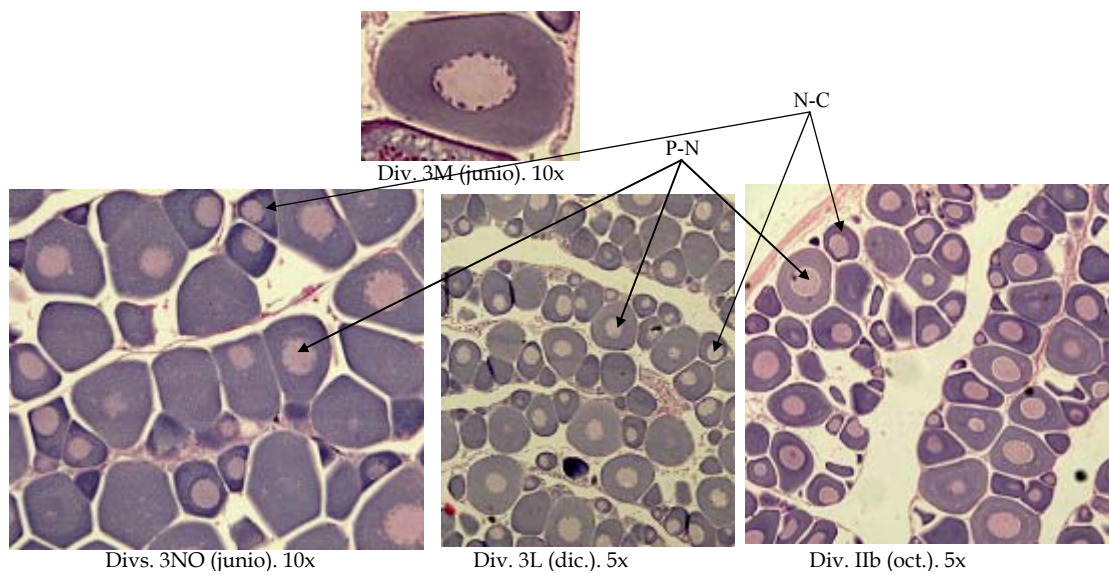
IMÁGENES HISTOLÓGICAS DE LOS OVARIOS DURANTE EL CICLO REPRODUCTIVO EN PLATIJA AMERICANA

FASES DE DESARROLLO DEL OVOCITO

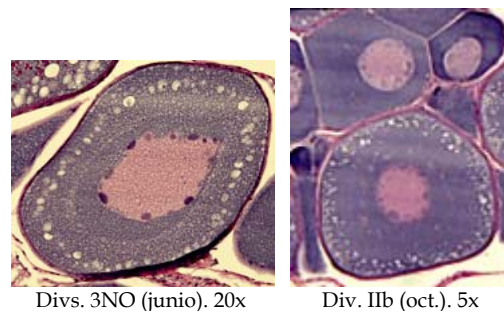
- a. Ovocitos en crecimiento primario de **nucleolo cromatina (N-C)**.



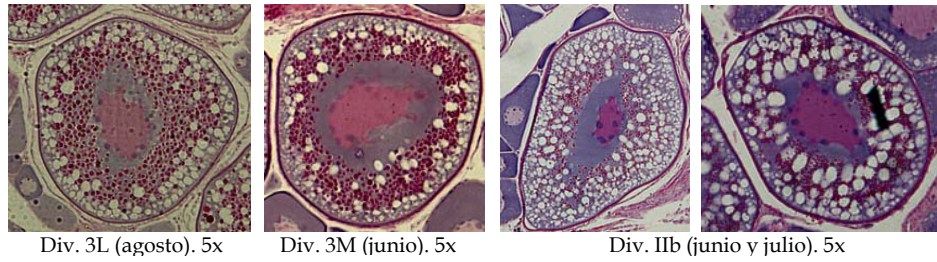
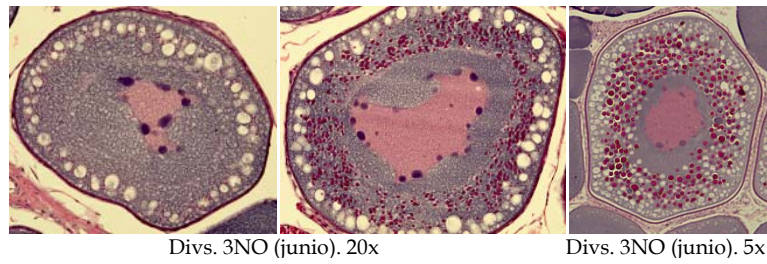
- b. Ovocitos en crecimiento primario de **estado perinuclear (P-N)**.



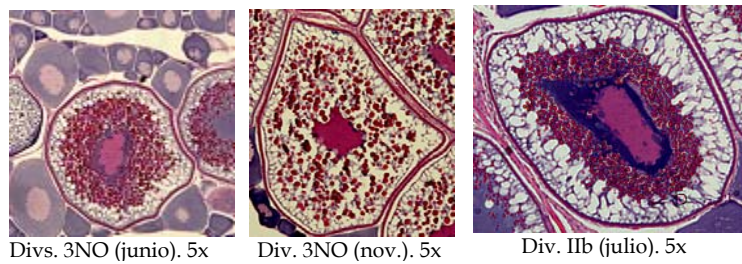
- c. Ovocitos en fase de **alveolos corticales (AC)**.



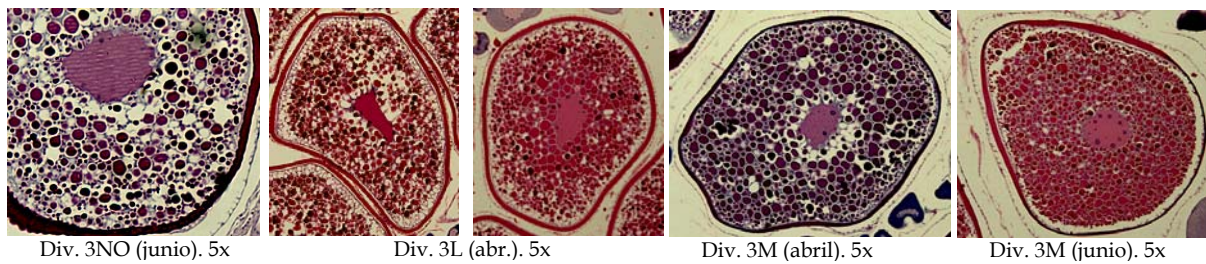
d. Ovocitos en fase de **vitelogénesis 1 (V1)**.



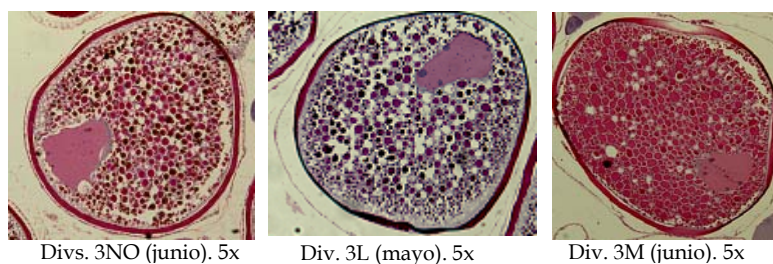
e. Ovocitos en fase de **vitelogénesis 2 (V2)**.



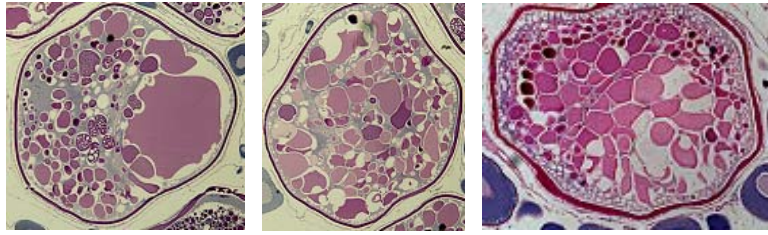
f. Ovocitos en fase de **vitelogénesis 3 (V3)**.



g. Ovocitos en fase de **maduración temprana (MTE)**.

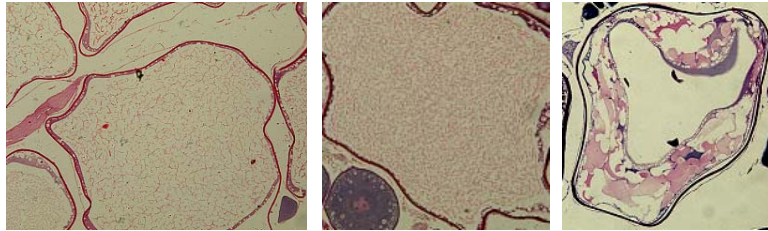


h. Ovocitos en fase **maduración tardía (MTA)**.



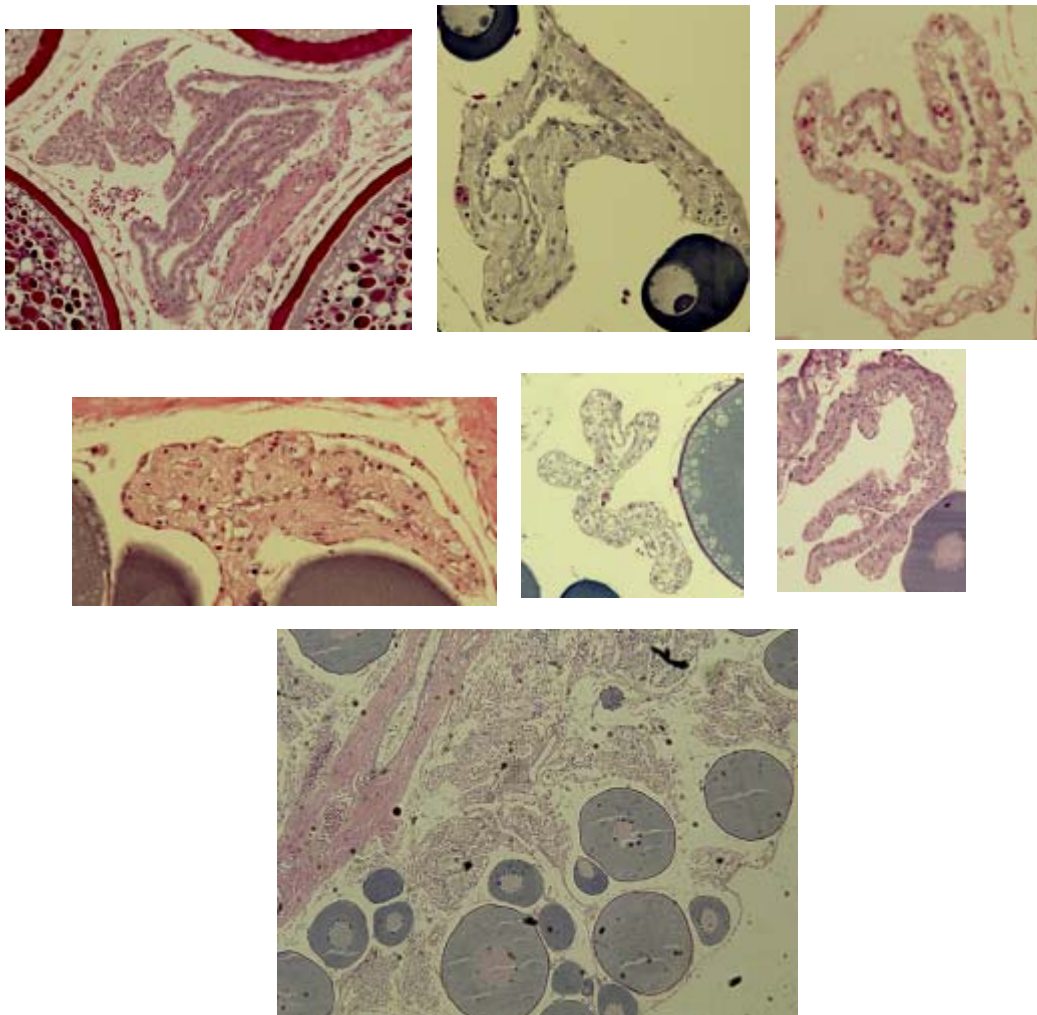
Divs. 3NO (junio). 5x

i. Ovocitos en **hidratación (H)**.

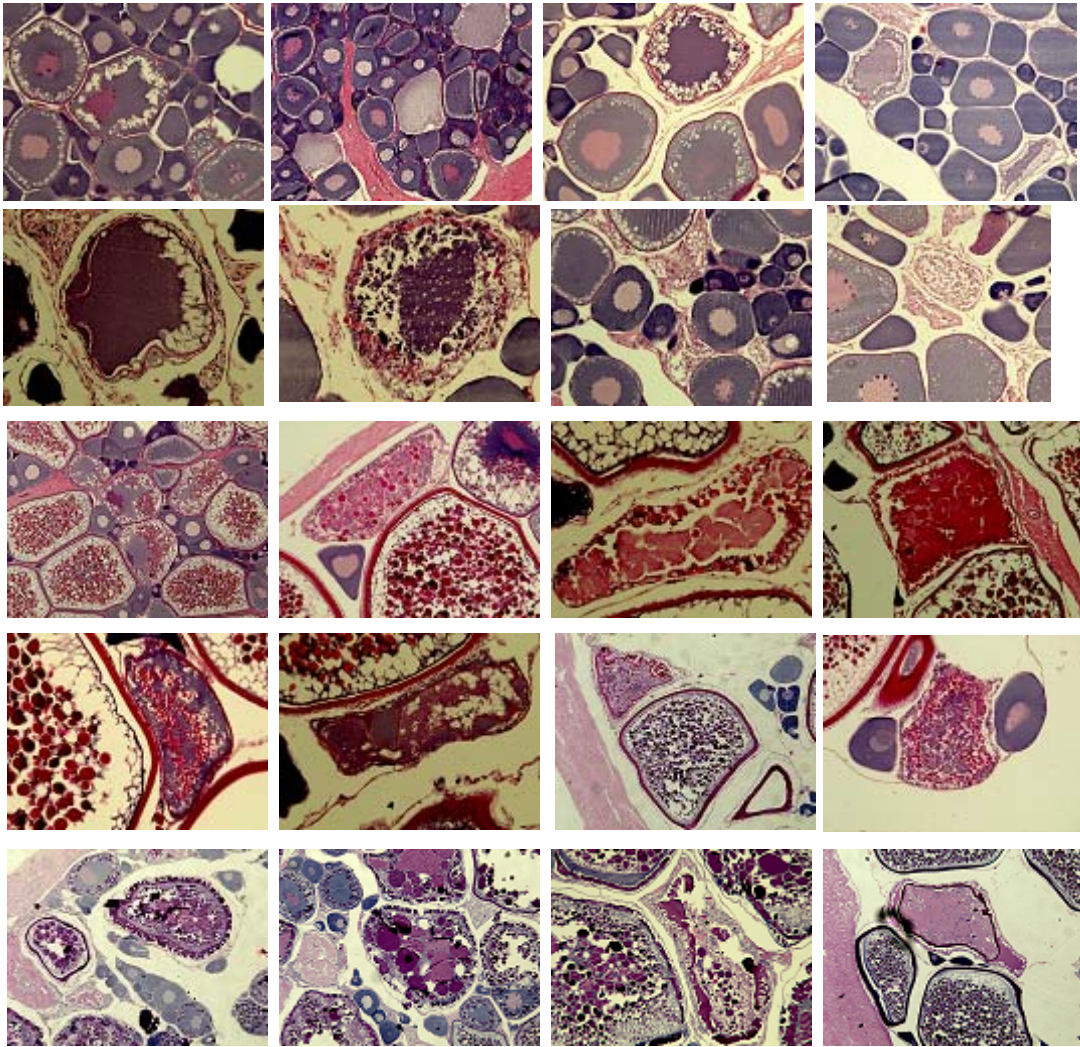


Divs. 3NO (mayo y junio). 5x

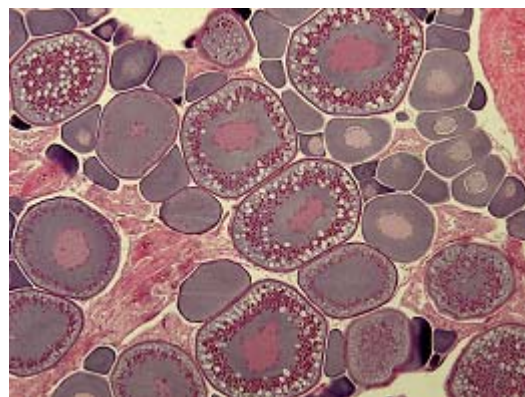
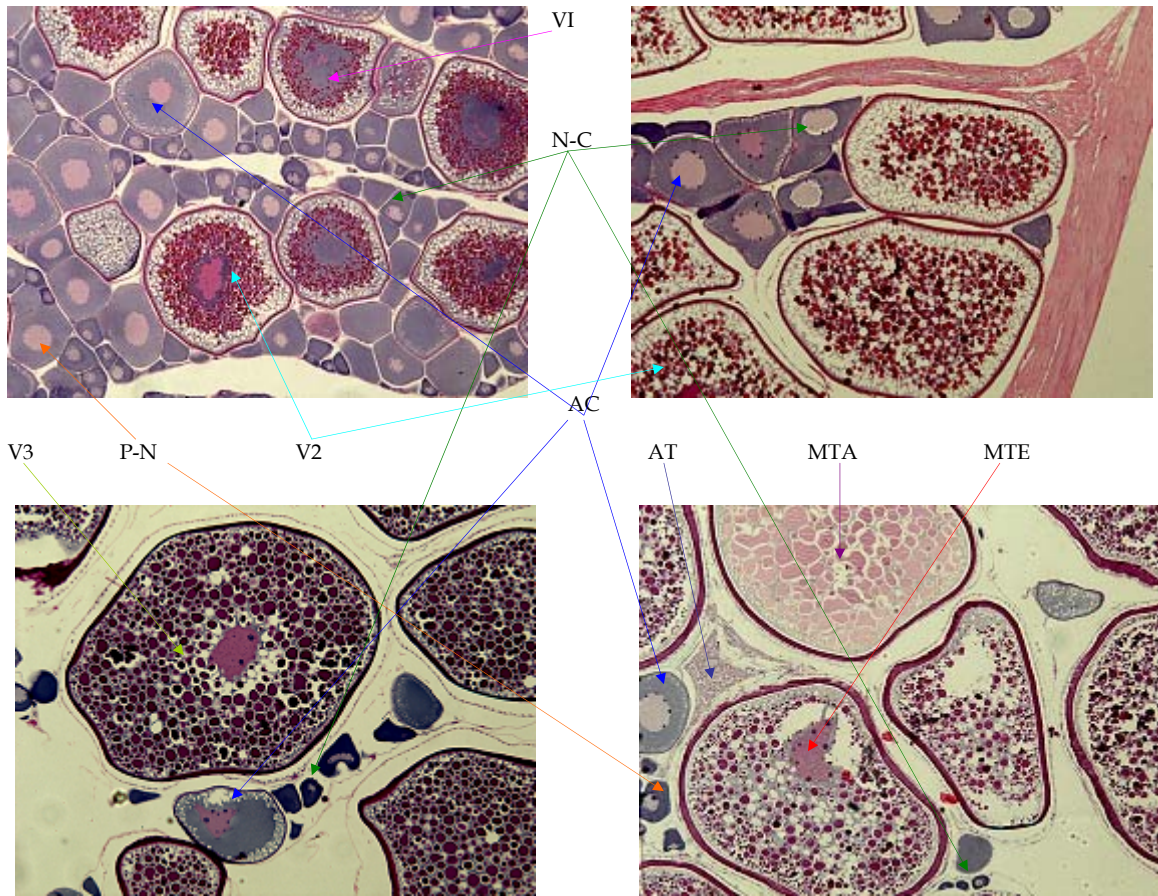
FOLÍCULOS POST-OVULATORIOS



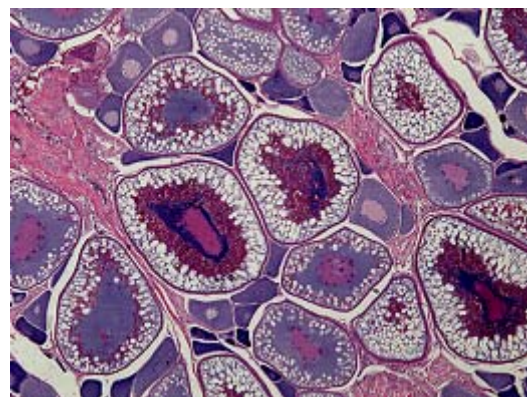
ATRESIA



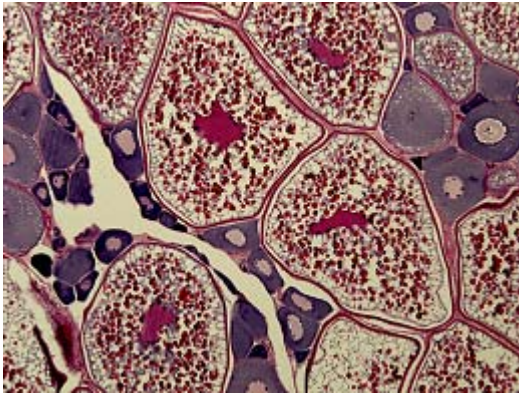
IMÁGENES MOSTRANDO LA PRESENCIA SIMULTÁNEA DE DISTINTAS FASES DE DESARROLLO DEL OVOCITO



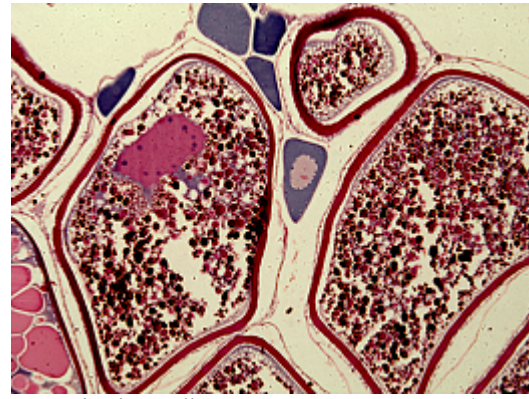
Fases de desarrollo primario, diferente grado de V1 y POFs (Div. 3M, junio)



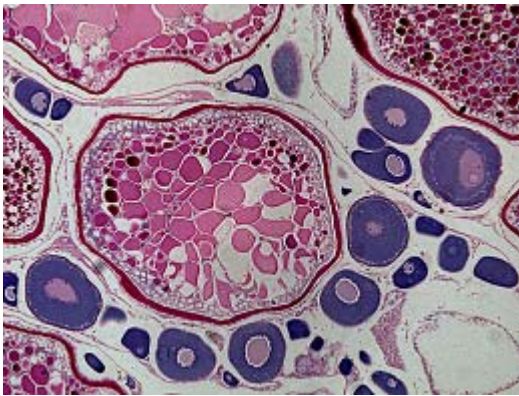
Fases de desarrollo primario, AC, V1 y V2 (Div. IIb, julio)



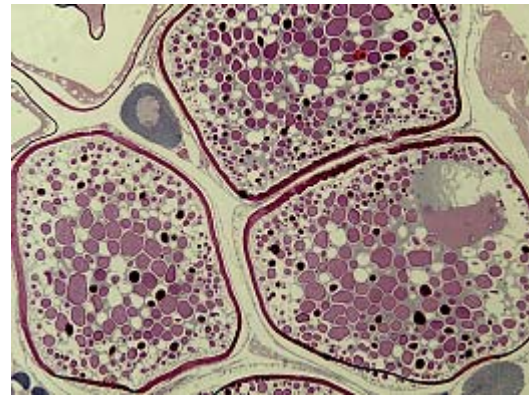
Fases de desarrollo primario, AC, V1 y V2 (Divs. 3NO, noviembre)



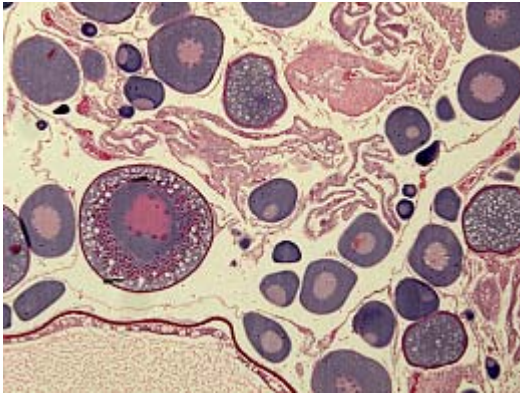
Fases de desarrollo primario, MTE y MTA (Divs. 3NO, junio)



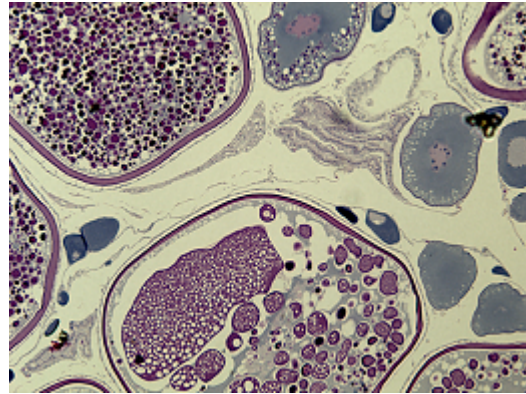
Fases de desarrollo primario, AC, V3, MTA y POFs (Divs. 3NO, junio)



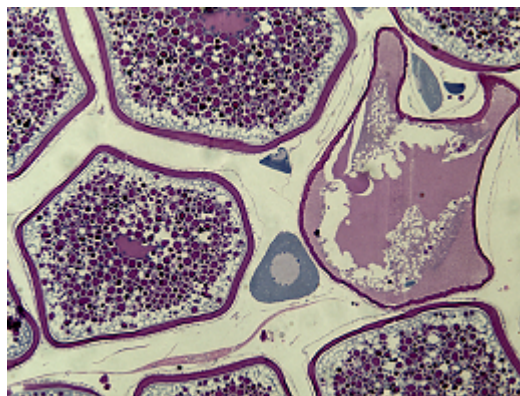
Fases de desarrollo primario, MTA y H (Divs. 3NO, junio)



Fases de desarrollo primario, AC, V1, H y POFs (Divs. 3NO, junio)

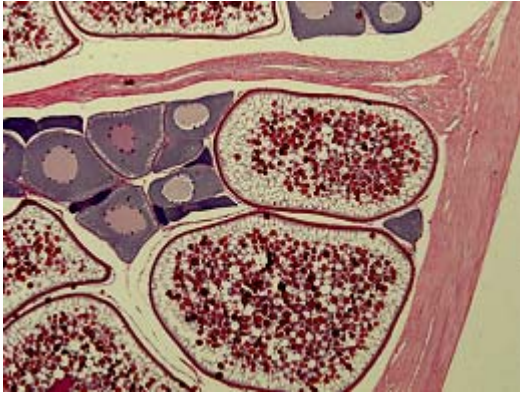


Fases de desarrollo primario, AC, V1, V3, MTA y POFs (Divs. 3NO, junio)

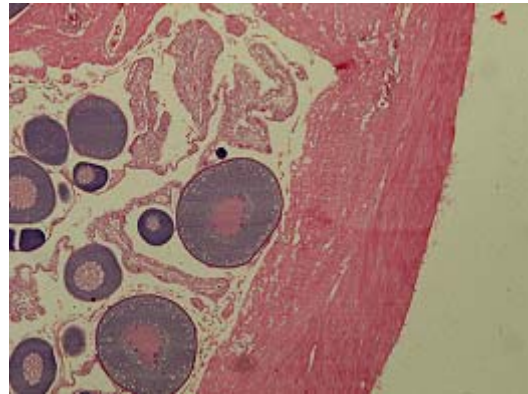


Fases de desarrollo primario, V3 y H (Div. 3M, abril)

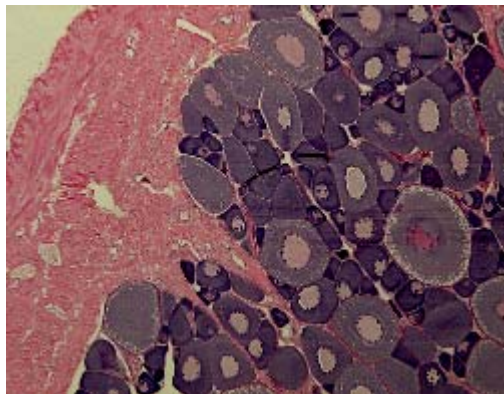
IMÁGENES MOSTRANDO EL GROSOR DE LA PARED DEL OVARIO



Pared fina durante vitelogénesis avanzada, correspondiente al desarrollo según Brown-Peterson *et al.* (2011)



Pared gruesa con presencia masiva de POFs correspondiente al final de la puesta, e inmediata regresión según Brown-Peterson *et al.* (2011)



Pared muy gruesa reiniciando el ciclo correspondiente a la regeneración según Brown-Peterson *et al.* (2011)

Tesis Doctoral.
Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo

