

Capítulo 8. Zooplancton

Antonio Bode, M. Teresa Alvarez-Ossorio, Ricardo Anadón, Ricardo González-Gil, Ángel López-Urrutia, Ana Miranda y Luis Valdés

Resumen

Abstract

8.1. Introducción

8.2. Métodos

8.3. Variabilidad de la biomasa

8.4. Caracterización espacial de las comunidades

8.5. Ciclo estacional de las principales especies

8.6. Variabilidad del zooplancton en el océano próximo

8.7. Variabilidad del zooplancton en la costa

8.8. Aparición de nuevas especies

8.9. Variabilidad del plancton gelatinoso

8.10. Influencia climática y oceanográfica

8.11. Conclusiones

Resumen

La influencia de factores climáticos y oceanográficos sobre el zooplancton de la región norte y noroeste de la Península Ibérica fue analizada mediante cinco series temporales de observaciones de abundancia, composición específica y biomasa. Las series incluyeron la región oceánica próxima, representada por el área estándar F4 del Continuous Plankton Recorder entre 1960 y 2006, así como series costeras de Galicia (Vigo y A Coruña) y el mar Cantábrico (Cudillero, Gijón, Santander), muestreadas desde la década de 1990. En el océano se detectó un incremento interanual en biomasa y número de especies de copépodos entre 1960 y 1986, mientras que en la costa se detectaron incrementos en la abundancia y biomasa de algunas especies en Vigo y disminuciones de otras en A Coruña y Santander en los últimos años. Ninguna de las series del Cantábrico mostró tendencias ni ciclos en los valores interanuales de biomasa durante el periodo de observación. El plancton gelatinoso (medusas y tunicados) no mostró un patrón común a escalas locales, con incrementos en las medusas en Vigo y en los tunicados en A Coruña. La influencia climática y oceanográfica sobre este tipo de zooplancton parece resultar de modificar la proporción entre copépodos y plancton gelatinoso a partir de un efecto más directo del clima y las condiciones oceanográficas sobre los primeros. En Galicia el número y diversidad de especies de copépodos y su biomasa se incrementaron con la temperatura mientras que en el mar Cantábrico sólo se incrementaron en abundancia y ocupación espacial las especies de aguas cálidas (como *Temora stylifera*) mientras que las especies oportunistas típicas de afloramiento (como *Acartia clausi*) disminuyeron. La modulación local de los efectos del clima y del afloramiento sobre el zooplancton de la región sugiere la existencia de interacciones no lineales a largo plazo que favorecerían el mantenimiento e incluso el incremento de biomasa y diversidad de zooplancton a pesar de la tendencia a la disminución en el afloramiento observada en las últimas décadas.

Abstract

*The influence of climatic and oceanographic factors on zooplankton in the northern and north-western region of the Iberian Peninsula was analysed using five time-series of abundance, species composition and biomass. The series included the nearby ocean region, represented by the standard area F4 of the Continuous Plankton Recorder between 1960 and 2006, as well as coastal series from Galicia (Vigo and A Coruña) and the Mar Cantábrico (Cudillero, Gijón and Santander) sampled from the 1990s. An increase in biomass and species number of copepod species was detected in the oceanic region between 1960 and 1986. In the coast, however, the abundance and biomass of some species also increased in Vigo but decreased for other species in A Coruña and Santander in recent years. No long term trends or cycles were detected in any of the Mar Cantábrico biomass series. Gelatinous plankton (medusae and tunicates) did not show any common trend at local scales, having increased medusae in Vigo and tunicates in A Coruña. Climate and oceanographic factors appear to influence the ratio between copepods and gelatinous zooplankton through a larger effect of the environment on copepods. Temperature increased the number and diversity of copepod species in Galicia whereas in the Mar Cantábrico only warm tolerant species (as *Temora stylifera*) increased in abundance and spatial distribution while opportunistic species typical of upwelling waters (as *Acartia clausi*) decreased. Local modulation of climate and upwelling effects on zooplankton suggest non-linear interactions favouring the sustaining and even increase of zooplankton biomass and diversity despite the decadal decrease of upwelling in this region.*

8.1. Introducción

A pesar de que el fitoplancton responde rápidamente a la variabilidad ambiental, el zooplankton marino es uno de los componentes del ecosistema donde los efectos de los cambios climáticos se manifiestan con mayor claridad (Beaugrand et al., 2002; ICES, 2006). Sus ciclos de vida generalmente cortos (semanas, meses) y su elevada variabilidad a cortas escalas temporales y espaciales integran a una escala de tiempo mayor que el fitoplancton los cambios en el ambiente (ej. Valdés y Moral, 1998, Valdés et al., 2007). Entre los diversos grupos zoológicos que lo componen, destacan los copépodos por su abundancia y biomasa, siendo responsables de una gran parte de los flujos biogeoquímicos relevantes para el sostenimiento de una red trófica compleja y de la transferencia de carbono a los sedimentos (Smetacek, 1988). Además los copépodos tienen un tamaño y morfología que facilita su identificación con un equipamiento relativamente sencillo. Por estas razones los copépodos planctónicos son bien conocidos en la mayor parte del océano y constituyen uno de los indicadores más robustos en los estudios de la variabilidad a largo plazo de los ecosistemas (Valdés et al., 2007).

En el zooplankton del Atlántico se han reconocido hasta el momento distintos cambios desencadenados por variaciones regionales en el clima, generalmente relacionados con el incremento de temperatura superficial y en la consiguiente estratificación de la columna de agua (Beaugrand et al., 2002; Richardson y Schoeman, 2004; ICES, 2006). Sin embargo los efectos locales modifican la respuesta de las comunidades a las variaciones de gran escala temporal o espacial. De esta forma la mayor parte de la variabilidad en el número de especies de copépodos y su densidad relacionada con el clima y la oceanografía se registra en las aguas frías de zonas boreales en las que el calentamiento estabiliza la columna de agua y representa una importante modificación del ambiente (Beaugrand et al., 2002). Además la influencia de procesos advectivos, como los ciclos de afloramiento-hundimiento o las corrientes sobre la plataforma continental, interaccionan con los efectos climáticos y modifican las condiciones en las que se desarrolla el zooplankton.

Además de los copépodos, la comunidad del zooplankton está determinada por la dominancia ocasional de otros grupos. Uno de los más característicos es el de los organismos de cuerpo gelatinoso, principalmente cnidarios (medusas y sifonóforos) y procordados (salpas, doliólidos y apendicularias). Las medusas y sifonóforos son depredadores y los procordados planctónicos son organismos filtradores de plancton y materia orgánica de pequeño tamaño. Ambos grupos pueden alcanzar gran abundancia y biomasa en momentos determinados, bien por la existencia de numerosos individuos solitarios (ej. medusas) o por la formación de colonias con muchos individuos (ej. salpas). La dominancia de organismos gelatinosos sobre los crustáceos representa un cambio importante en la estructura trófica del plancton (Molinero et al., 2005). Un incremento de medusas implica un aumento de presión depredadora sobre los primeros

niveles tróficos (principalmente sobre los copépodos) y limita el flujo de energía hacia los peces y otros consumidores. Este incremento va acompañado de una mayor dominancia relativa de microflagelados en el fitoplancton, lo que produce un cambio importante en su estructura de tamaños (Parsons y Lalli, 2002). Estos microflagelados también favorecen la rápida multiplicación de organismos como las salpas, filtradores eficientes de partículas pequeñas y poco concentradas (Acuña, 2001). Los cambios inducidos por el clima, como el incremento de la estratificación superficial (Capítulo 2) y una mayor dominancia de flagelados (Capítulos 5 y 6), pueden favorecer este cambio fundamental en la estructura trófica y de tamaños del plancton.

El zooplancton de la región nordibérica permite el estudio de la influencia del clima y las condiciones oceanográficas a largo plazo en un ambiente de transición entre el afloramiento en Galicia y las condiciones de mayor estratificación en el mar Cantábrico (Capítulo 2). El zooplancton de esta región ha sido profusamente estudiado y se dispone de series temporales de datos de la abundancia, biomasa y diversidad taxonómica (Corral y Alvarez-Ossorio, 1978; Álvarez-Marqués, 1980; Valdés, 1993; Cabal, 1993; Villate et al., 1997; Valdés y Moral, 1998; ICES, 2006; Valdés et al., 2007; Bode et al., 2009, 2011a).

El objetivo de este capítulo es analizar la variabilidad interanual del zooplancton en el norte de la Península Ibérica en relación a los principales cambios en las condiciones climáticas y oceanográficas. En primer lugar se estudian los patrones de variación espacial de las comunidades, tomando como ejemplo representativo a los copépodos, que son el componente mayoritario de la abundancia y biomasa de zooplancton (ej. Valdés y Moral, 1998). En segundo lugar se analizan con mayor detalle las variaciones de las especies de este grupo en diferentes áreas costeras y oceánicas. Como casos de especial interés se estudia la aparición de especies nuevas y la variabilidad encontrada en la abundancia de plancton gelatinoso (medusas y salpas, principalmente). Finalmente, se analizan las correlaciones entre la biomasa de copépodos y variables climáticas y oceanográficas. Los análisis realizados pueden consultarse con mayor detalle en Valdés y Moral (1998), Valdés et al. (2007) y Bode et al. (2009, 2011a).

8.2. Métodos

Las observaciones de zooplancton (organismos mayores de 200 μm) en la región oceánica más próxima a la Península Ibérica (Fig. 8.1) se han obtenido a partir de la zona estándar F4 del Continuous Plankton Recorder (CPR, <http://www.sahfos.ac.uk/>). Éstas corresponden a observaciones de la abundancia de zooplancton realizadas a partir de recuentos al microscopio sobre muestras recogidas por una red de seda remolcada a una profundidad de 7 m de la superficie por barcos comerciales (Richardson et al., 2006). Para la zona costera se han empleado los recuentos realizados sobre muestras procedentes de pescas en toda la columna de agua en estaciones del proyecto RADIALES (<http://www.seriestemporales-ieo.com>) situadas sobre la plataforma continental con una profundidad total entre 70 y 110 m en Vigo, A Coruña, Cudillero, Gijón y Santander (Fig. 8.1). Todas las series tienen una periodicidad mensual. Los detalles del muestreo y la conservación de las muestras se pueden consultar en Bode et al. (2009, 2011a). En las series costeras se dispone de medidas de biomasa (B , mg m^{-3}), estimada como peso seco del zooplancton secado en estufa (60 °C, 48 h). Sin embargo esta medida de biomasa total está muy influida por la aparición esporádica de organismos gelatinosos (ej. Valdés et al., 1991). En las comparaciones entre series, y para evitar las grandes diferencias en abundancia entre especies de muy distinto tamaño, se emplean los valores de biomasa de copépodos (peso fresco, mg m^{-3}) disponible en las series F4, Vigo, A Coruña y Santander, transformando las abundancias mediante los tamaños medios de cada especie (Richardson et al., 2006; Bode et al., 2011a). Además de la biomasa total (B), en cada serie se determinó la riqueza específica (S , número de especies presentes) y diversidad (H , Shannon). La variación estacional se estudió en las especies más características mediante el cálculo del mes del máximo anual como el centro de gravedad de las distribuciones de las medias mensuales (Edwards y Richardson, 2004). Para el estudio del plancton gelatinoso, en las series en las que se dispone de recuentos de abundancia suficientemente detallados se agruparon los organismos en las categorías de medusas (cnidarios hidrozooos y escifozooos) y tunicados (salpas, doliólidos y apendicularias).

Las series de observaciones fueron ajustadas a un modelo aditivo para identificar los principales factores de variabilidad determinista o aleatoria con especial atención a las componentes lineales o cíclicas de variabilidad de largo plazo (Anexo I). Una vez eliminados los términos significativos, los residuos de las series de plancton fueron correlacionados con los residuos de series de variables ambientales ajustadas de forma similar.

Las variables ambientales correlacionadas con el zooplancton fueron: la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, Barnston y Livezey, 1987) promediada tanto para el periodo invernal (diciembre a marzo) como para el estival (junio a agosto), el índice de afloramiento genérico para la región en 43°N, 11°O (AFLO, Lavín et al., 2000), así como la velocidad local del viento en dos áreas representativas de Galicia y el mar Cantábrico (recuadros G y C en Fig. 8.1), la tempera-

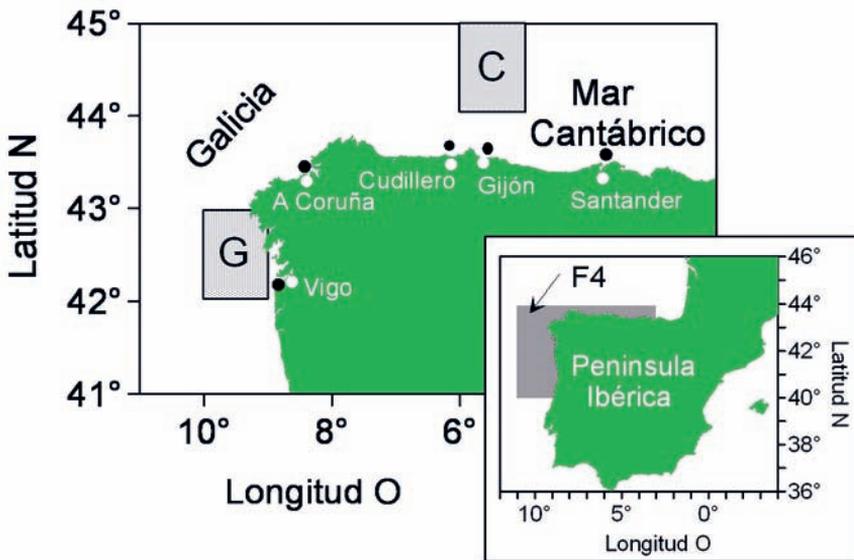


Figura 8.1. Localización de los puntos de muestreo (puntos negros) de las series temporales de zooplancton en la costa (Vigo, A Coruña, Cudillero, Gijón y Santander) y en el océano. La zona F4 muestreada por el Continuous Plankton Recorder (CPR) aparece sombreada en el mapa inferior. Las áreas sombreadas en el mapa superior indican la localización de las retículas de 1°x1° en las cuales se han obtenido medias mensuales de temperatura superficial y vientos de la base de datos ICOADS para Galicia (G) y para el Mar Cantábrico (C).

tura superficial (SST, °C) medida con CTD en el punto de muestreo (estaciones costeras) o en las áreas representativas y el incremento en densidad entre 5 y 50 m de profundidad ($\Delta\sigma_t$) como medida de la estratificación local. Los datos promediados para las áreas G y C se obtuvieron a partir del International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS, <http://dss.ucar.edu/datasets/>).

8.3. Variabilidad de la biomasa

La biomasa total de zooplancton alcanza mayores valores en las series de Galicia (Vigo y A Coruña) que en las del mar Cantábrico (Cudillero, Gijón y Santander) pero en todas ellas se destaca una marcada periodicidad estacional (Fig. 8.2). Esta estacionalidad representa al menos el 30% de la varianza de las series (Tabla 8.1) y se debe a la repetición de los máximos anuales, que generalmente se alcanzan en primavera en el Cantábrico y en verano en Galicia (Fig. 8.3). La principal diferencia en los ciclos estacionales entre ambas regiones se atribuye al efecto fertilizador del afloramiento en Galicia durante gran parte del verano (Valdés et al., 1991; 2007). En algunos casos (A Coruña y Gijón) existen dos periodos de máximos significativos en el año, siendo el más tardío a finales de verano o en otoño, siguiendo la estacionalidad observada en la biomasa de fitoplancton (Capítulos 6 y 7).

La mayor parte de las series muestran una variabilidad interanual reducida pero en el caso de Vigo y A Coruña se observa una tendencia lineal al aumento de biomasa (Tabla 8.1). En el primer caso este aumento se debe a un incremento brusco de biomasa, especialmente en los máximos anuales, a partir de 2001 (Fig. 8.2). En A Coruña, sin embargo, se observa un incremento gradual en la década de 1990 seguido de una cierta estabilización. Ninguna de las series del Cantábrico mostró tendencias ni ciclos en los valores interanuales durante el periodo de observación.

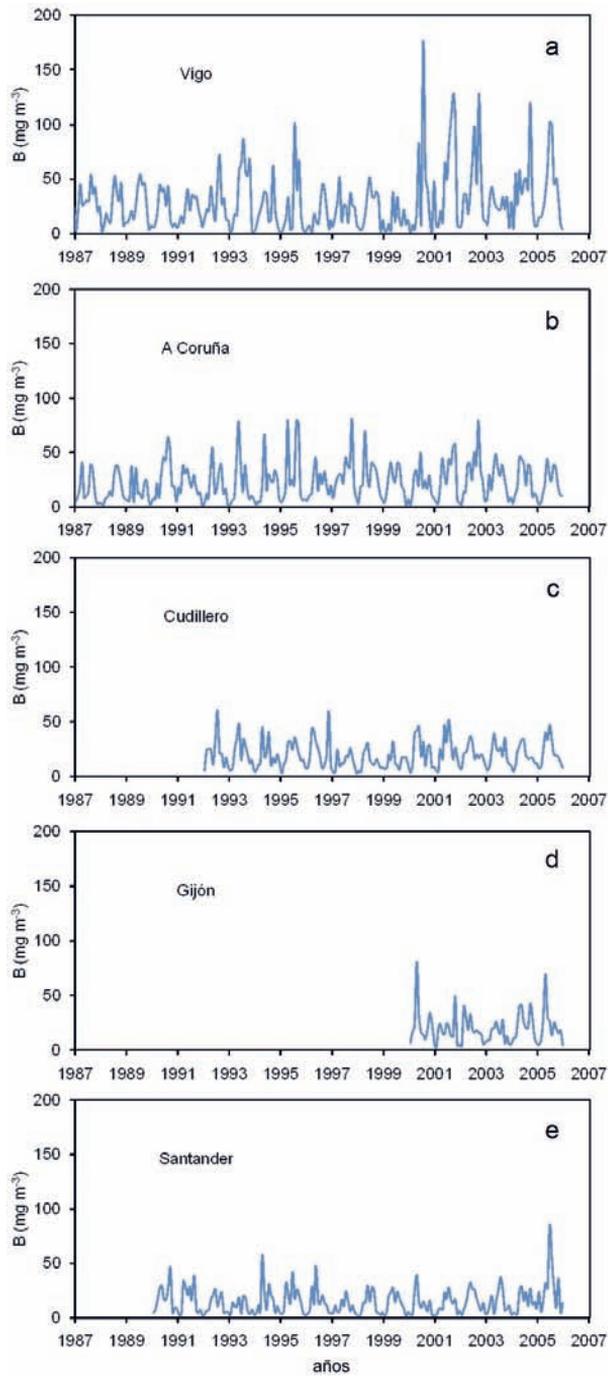


Figura 8.2. Series de medidas mensuales de la biomasa total (peso seco, mg m⁻³) de zooplancton en las series costeras de Vigo (a), A Coruña (b), Cudillero (c), Gijón (d) y Santander (e).

Serie	Periodo	Media	Tendencia lineal		Componentes periódicos				Autocorrelación		Total
		\bar{x}	b	$\%V_t$	T	A	θ_i	$\%V_{CC}$	ϕ	$\%V_{AR}$	$\%V_M$
Vigo	1987-2006	28.57	0.89	3.85	12	20.04	2.54	29.72	0.22	4.54	38.11
A Coruña	1988-2006	23.08	0.43	1.83	12	14.09	2.78	33.40	-	-	43.53
		-	-	-	6	7.02	2.57	8.30	-	-	-
Cudillero	1993-2006	19.91	-	-	12	9.81	3.24	33.65	0.19	2.34	35.99
Gijón	2001-2006	19.88	-	-	6	9.24	2.30	21.97	-	-	41.38
		-	-	-	12	8.69	3.55	19.41	-	-	-
Santander	1991-2006	14.59	-	-	12	10.40	3.12	37.12	-	-	37.12

Tabla 8.1. Componentes de la varianza de las series costeras de biomasa total de zooplancton (peso seco, mg m^{-3}). Los componentes de la varianza de cada serie son: la media (\bar{x}), la tendencia lineal (a: ordenada en el origen, b: pendiente), los componentes periódicos (T: período en meses, A: amplitud, θ_i : fase en radianes y T_{\max} : valor máximo para cada componente) y la autocorrelación para el desfase 1 (ϕ : coeficiente de autocorrelación). Sólo se indican los componentes significativos ($p < 0.05$). $\%V_t$, $\%V_{CC}$, $\%V_{AR}$ y $\%V_M$: porcentajes de varianza explicados por los diferentes componentes y por el modelo total (ver Anexo I).

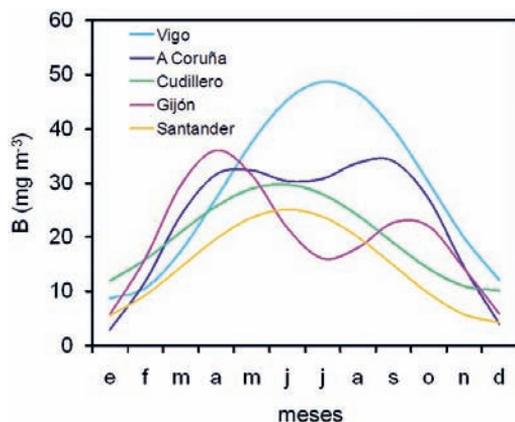


Figura 8.3. Ciclo medio estacional de la biomasa total de zooplancton (B , mg m^{-3}) en las series costeras.

8.4. Caracterización espacial de las comunidades

Las series estudiadas contienen 83 especies o categorías taxonómicas de copépodos (Richardson et al., 2006; Valdés et al., 2007) de las cuales sólo 16 son comunes a todas las series. Para compararlas, se han seleccionado 25, cada una de las cuales representa >1% de la biomasa de al menos una serie (Tabla 8.2). Las principales contribuyentes a la biomasa total en todas las series son *Calanus helgolandicus* (principalmente estadios juveniles) y *Acartia* spp. (principalmente *A. clausi*). Además de éstas, otras especies características de cada serie representaron cerca del 10% de la biomasa, como *Centropages typicus* en la serie F4, *Centropages chierchiae* y *Pseudocalanus elongatus* en Vigo, *Oncaea media* en A Coruña o *Paracalanus parvus* y *Clausocalanus* sp. en Santander (Tabla 8.2). Las especies dominantes son de distribución general y proporcionan una homogeneidad característica al zooplancton de esta región de transición boreal-subtropical (Valdés et al., 1990; Cabal, 1993; Valdés, 1993; Valdés et al., 2007). Esta homogeneidad puede apreciarse en la ordenación de las muestras de todas las series según la similitud en la composición de especies, empleando un análisis de escalado multidimensional (MDS, Fig. 8.4, Bode et al., 2011a). La ordenación obtenida refleja claramente la localización espacial de cada serie, situándose las muestras de serie F4, que tiene un ámbito temporal y espacial más amplio, rodeando a las series costeras. Sin embargo las diferencias entre las comunidades permiten separar las series de Galicia (Vigo y A Coruña) entre sí y éstas, más claramente, de la serie del mar Cantábrico (Santander). Esta separación de las series se debe fundamentalmente a las especies secundarias, mientras que las primarias son las que dan homogeneidad a cada serie. Finalmente, existe un gran número de especies con poca contribución individual a la biomasa total que son comunes a casi todas las series. Se trata de especies nerítico-oceánicas, habituales en una región con una plataforma continental de poca extensión y sometida a la influencia del afloramiento que permite un rápido intercambio de agua con el océano próximo. Estos resultados corroboran la relativa homogeneidad de los registros de especies de copépodos en la región gallega y cantábrica, debido a la amplia distribución de las especies en todas las zonas costeras del Atlántico Oriental (Valdés y Alvarez-Ossorio, 1996; Valdés et al., 2007).

Categoría	series											
	F4			Vigo			A Coruña			Santander		
	%B	media	EE	%B	media	EE	%B	media	EE	%B	media	EE
<i>Acartia clausi</i> (Giesbrecht, 1889) ^a	35.82	7.45	0.71	22.86	86.54	26.39	16.51	46.65	4.71	8.87	11.76	1.77
<i>Calanoides carinatus</i> (Kröyer, 1848)	1.49	0.31	0.05	2.51	9.50	1.57	3.37	9.51	1.72	6.31	8.36	2.44
<i>Calanus helgolandicus</i> (I-IV) (Claus, 1863)	15.50	3.22	0.68	28.50	107.88	56.12	6.24	17.63	2.64	-	-	-
<i>Calanus helgolandicus</i> (V-VI) (Claus, 1863)	3.88	0.81	0.11	2.79	10.57	2.57	3.24	9.16	1.35	23.04	30.55	5.77
<i>Candacia armata</i> (Boeck, 1872)	0.09	0.02	0.00	0.33	1.23	0.38	0.52	1.46	0.36	1.15	1.53	0.22
<i>Centropages chierchiae</i> (Giesbrecht, 1889) ^b	0.24	0.05	0.01	8.86	33.52	10.45	4.10	11.59	1.68	4.74	6.28	1.42
<i>Centropages typicus</i> (Kröyer, 1849)	8.71	1.81	0.20	0.07	0.26	0.15	0.16	0.46	0.10	3.79	5.02	0.92
<i>Centropages</i> spp. ^c	1.03	0.21	0.05	-	-	-	3.91	11.05	1.88	-	-	-
<i>Clausocalanus</i> spp. ^d	6.54	1.36	0.22	0.44	1.68	0.34	3.73	10.54	1.38	11.34	15.04	1.25
<i>Dytrichocorycaeus anglicus</i> (Lubbock, 1855)	-	-	-	0.34	1.29	0.34	1.35	3.81	2.67	2.13	2.83	0.39
<i>Eucalanus elongatus</i> (Dana, 1849)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.52	8.64	1.20
<i>Metridia lucens</i> (Boeck, 1864)	1.10	0.23	0.04	0.10	0.39	0.19	0.56	1.57	0.33	0.77	1.03	0.15
<i>Neocalanus gracilis</i> (Dana, 1849)	0.06	0.01	0.00	-	-	-	1.25	3.52	1.51	0.04	0.05	0.02
<i>Oithona plumifera</i> (Baird, 1843)	-	-	-	4.15	15.72	1.82	1.39	3.91	0.60	3.40	4.51	0.48
<i>Oithona similis</i> (Claus, 1866)	-	-	-	0.37	1.40	0.57	1.04	2.93	0.44	0.04	0.05	0.02
<i>Oithona</i> spp.	2.40	0.50	0.06	-	-	-	0.19	0.52	0.17	-	-	-
<i>Oncaea media</i> (Giesbrecht, 1891)	-	-	-	3.49	13.20	2.98	13.36	37.73	7.80	0.43	0.57	0.12
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus, 1863)	-	-	-	3.05	11.53	2.42	3.59	10.14	1.05	14.23	18.87	2.11
<i>Paraeuchaeta hebes</i> (Giesbrecht, 1888)	0.62	0.13	0.02	5.49	20.80	3.29	4.41	10.68	2.86	1.57	2.08	0.28
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)	4.47	0.93	0.14	8.14	30.83	11.57	5.72	16.14	2.74	2.44	3.23	0.80
<i>Rhincalanus nasutus</i> (Giesbrecht, 1888)	-	-	-	-	-	-	2.22	6.27	5.71	0.08	0.11	0.05
<i>Temora longicornis</i> (Müller, 1792) ^e	1.52	0.32	0.05	6.28	23.76	6.53	2.82	7.96	1.08	2.59	3.44	0.80
<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849) ^e	0.47	0.10	0.04	0.26	0.98	0.32	0.90	2.53	0.59	5.91	7.84	2.41
Other copepoda	1.95	0.41	0.04	1.90	7.19	1.29	5.48	15.48	3.59	0.57	0.76	0.28
Copepod nauplii	1.11	0.23	0.02	0.29	1.11	0.26	0.37	1.04	0.37	0.05	0.06	0.01

^a *Acartia* spp. y *A. longiremis* (Lilljeborg, 1853) (F4); incluye estados juveniles (Vigo, A Coruña)

^b incluye estados juveniles (Vigo)

^c incluye estados juveniles (A Coruña)

^d incluye *C. arcuicornis* (Dana, 1849) y *C. pergens* (Farran, 1926) (Vigo)

^e incluye estados juveniles (Vigo, A Coruña, Santander)

Tabla 8.2. Contribución porcentual a la biomasa total (%B), biomasa media (mg m⁻³) y error estándar (EE) de las principales especies de copépodos en las series estudiadas. Biomasa en peso fresco (mg m⁻³).

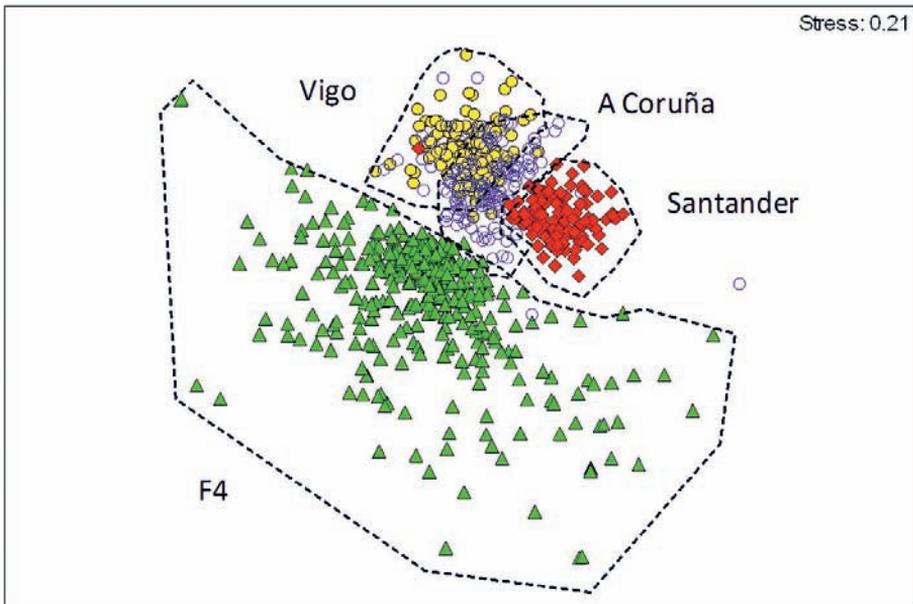


Figura 8.4. Relación espacial de las series de copépodos en las dos primeras dimensiones de un análisis de escalado multidimensional (MDS) realizado sobre los valores de biomasa.

8.5. Ciclo estacional de las principales especies

Las principales especies de copépodos presentan un ciclo estacional dominado por un máximo generalmente primaveral y máximos secundarios en verano y otoño (Fig. 8.5). Este ciclo coincide con el descrito para la abundancia y biomasa total del zooplancton en la región (Valdés et al., 1991; Valdés y Moral, 1998; Huskin et al., 2006). En el caso de *A. clausi* y *C. helgolandicus* se produce un marcado máximo anual en primavera, seguido de otros de menor entidad en verano y, a veces, en otoño (Fig. 8.5a, c). En estas especies se observa un desplazamiento temporal del mes en el que se produce el máximo primaveral, más temprano en Santander (febrero-marzo) y progresivamente más tardío hacia el oeste (abril en A Coruña y en la zona oceánica) y hacia el sur (mayo en Vigo). Bonnet et al. (2005) atribuyen la producción temprana de máximos de *C. helgolandicus* a la mayor temperatura de las aguas, que favorece un rápido desarrollo de los huevos de esta especie. En contraste *Clausocalanus* no siempre presenta el valor máximo anual en primavera (Fig. 8.5b) y no existen tantas diferencias entre los sucesivos máximos. Además en esta especie el desplazamiento temporal de los máximos a lo largo de la costa es inverso al descrito para las anteriores, apareciendo antes en Vigo (febrero-marzo) y posteriormente en A Coruña (abril) y Santander (junio).

Un análisis más detallado del mes en el que se produce el máximo anual de estas especies, calculado como el centro de gravedad de la distribución de abundancia anual (Edwards y Richardson, 2004), no ha revelado cambios significativos a lo largo de la serie temporal (Tabla 8.3). Las tres especies seleccionadas muestran una variabilidad interanual en los máximos relativamente elevada, a la que hay que unir la dificultad de precisar la fecha exacta del máximo con la resolución de muestreo mensual empleada. En todo caso estos resultados concuerdan con los obtenidos por Edwards y Richardson (2004) y refuerzan la hipótesis de que los principales cambios en fenología se deben producir en las regiones en las que las especies están en el límite de su área de distribución.

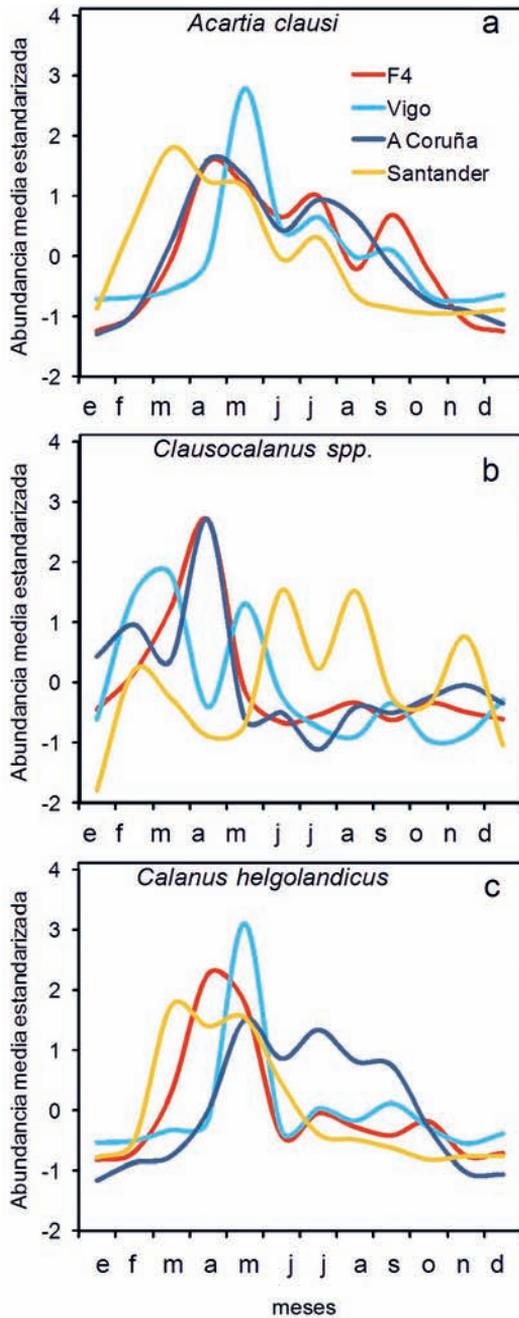


Figura 8.5. Ciclo medio estacional de *Acartia clausi* (a), *Clausocalanus spp.* (b) y *Calanus helgolandicus* (c), tres de las principales especies de copépodos característicos de la región en cada una de las series estudiadas. Las abundancias medias mensuales se presentan centradas con respecto al valor medio de cada serie y estandarizadas con respecto a su desviación típica.

Especie	serie	periodo	M_m	M_{dt}	r
<i>A. clausi</i>	F4	1960-1986	6.3	0.9	0.036
	F4	1997-2006	5.5	1.6	0.362
	Vigo	1994-2005	6.7	1.0	0.222
	A Coruña	1994-2006	6.4	0.7	0.295
	Santander	1992-2000	4.7	0.5	0.309
<i>Clausocalanus</i> spp.	F4	1960-1986	5.6	2.1	0.269
	F4	1997-2006	6.3	1.8	0.185
	Vigo	1994-2005	4.6	2.1	0.486
	A Coruña	1994-2006	5.3	1.4	0.056
	Santander	1992-2000	6.7	0.6	0.062
<i>C. helgolandicus</i>	F4	1960-1986	5.9	1.1	0.285
	F4	1997-2006	5.8	1.5	0.028
	Vigo	1994-2005	6.4	1.1	0.372
	A Coruña	1994-2006	6.1	0.8	0.052
	Santander	1992-2000	4.6	0.9	0.448

Tabla 8.3. Mes promedio (M_m) y desviación típica (M_{dt}) del máximo estacional en la abundancia y biomasa de las principales especies de copépodos en cada serie. r: coeficiente de correlación entre el año de la serie y M_m . Ninguno de los coeficientes de correlación es significativo ($p > 0.05$).

8.6. Variabilidad del zooplancton en el océano próximo

La serie de ámbito más oceánico de la zona F4 tiene un menor número de especies y biomasa que las series costeras (Tabla 8.4). Esto no sólo puede atribuirse a la menor productividad y diversidad de ambientes de la zona oceánica en comparación con la costa (Capítulo 7) sino que está también condicionado por el tipo de muestreo, que es solamente superficial en el caso de F4 e integrado en la columna de agua en las series costeras. Los valores de diversidad de todas las series, sin embargo, son bastante parecidos entre sí, lo que indica que la estructura de las comunidades de copépodos, como se había concluido del MDS, es bastante similar. A pesar de extenderse por más de 47 años, la serie F4 fue interrumpida entre 1987 y 1996, por lo que se han analizado los dos periodos de observaciones continuadas por separado. La riqueza de especies y la diversidad se incrementaron significativamente entre 1960 y 1987 pero no en el periodo más reciente (Tabla 8.4). La biomasa no mostró ninguna tendencia significativa y sólo resultó significativo el ciclo estacional anual en la serie más antigua. No obstante los valores máximos de la serie más reciente fueron claramente inferiores a los observados antes de 1987 (Fig. 8.6). La distribución temporal de las especies principales indica que las mayores biomásas se alcanzan generalmente en la primavera y verano, con máximos secundarios ocasionales en otoño y gran variabilidad interanual (Fig. 8.6). Debido a esta variabilidad entre años, no se encontraron ciclos ni tendencias significativas en estas especies y sólo se identificaron la autocorrelación de las observaciones de algunas series entre muestras mensuales sucesivas (Tabla 8.4). El análisis de las series F4 sólo recogió hasta 23% de la varianza total, lo que indica que estas series presentan una elevada variabilidad aleatoria que dificulta el reconocimiento de patrones regulares de variación a largo plazo.

Serie	periodo	Variable	Media	Tendencia lineal	Componentes periódicos				Autocorrelación		Total	
			\bar{x}	b	$\%V_t$	T	A	θ	$\%V_{CC}$	ϕ	$\%V_{AR}$	$\%V_M$
F4	1960-1986	S	8.21	0.17	15.14	-	-	-	-	0.32	7.86	23.01
		B	24.82	-	-	12.00	21.07	3.33	21.08	-	-	21.08
		H	2.12	0.02	5.20	-	-	-	-	-	-	5.20
		<i>A. clausi</i>	3.96	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Clausocalanus</i> spp.	1.46	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>C. helgolandicus</i>	4.90	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F4	1997-2006	S	12.98	-	-	-	-	-	-	0.27	7.37	7.37
		B	12.21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		H	2.48	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>A. clausi</i>	2.36	-	-	-	-	-	-	0.30	9.12	9.12
		<i>Clausocalanus</i> spp.	0.99	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>C. helgolandicus</i>	2.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vigo	1994-2006	S	14.62	-	-	-	-	-	-	0.29	8.73	8.73
		B	353.98	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		H	2.70	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>A. clausi</i>	79.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Clausocalanus</i> spp.	0.78	-	-	-	-	-	-	0.30	9.14	9.14
		<i>C. helgolandicus</i>	107.97	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A Coruña	1994-2006	S	19.66	-0.19	3.40	-	-	-	-	0.36	12.24	15.64
		B	243.66	-	-	12.00	163.29	2.68	30.61	-	-	30.61
		H	2.81	-0.02	2.96	-	-	-	-	-	-	2.96
		<i>A. clausi</i>	47.03	-	-	12.00	42.83	3.31	30.51	0.19	2.63	33.14
		<i>Clausocalanus</i> spp.	10.69	-0.82	37.29	-	-	-	-	-	-	37.29
		<i>C. helgolandicus</i>	26.78	-	-	12.00	25.85	2.83	23.82	0.37	10.58	34.40
Santander	1991-2001	S	15.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		B	125.24	-	-	12.00	88.89	3.32	27.99	-	-	27.99
		H	2.87	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>A. clausi</i>	12.29	-	-	12.00	15.63	4.12	33.57	0.27	4.79	38.36
		<i>Clausocalanus</i> spp.	14.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>C. helgolandicus</i>	17.19	-1.28	4.04	-	-	-	-	-	-	4.04

Tabla 8.4. Componentes de la varianza de las series costeras de copépodos (biomasa en peso fresco, mg m⁻³). Los componentes de la varianza de cada serie son: la media (\bar{x}), la tendencia lineal (a: ordenada en el origen, b: pendiente), los componentes periódicos (T: período en meses, A: amplitud, θ : fase en radianes y T_{max} : valor máximo para cada componente) y la autocorrelación para el desfase 1 (ϕ : coeficiente de autocorrelación). Sólo se indican los componentes significativos ($p < 0.05$). $\%V_t$, $\%V_{CC}$, $\%V_{AR}$ y $\%V_M$: porcentajes de varianza explicados por los diferentes componentes y por el modelo total (ver Anexo I).

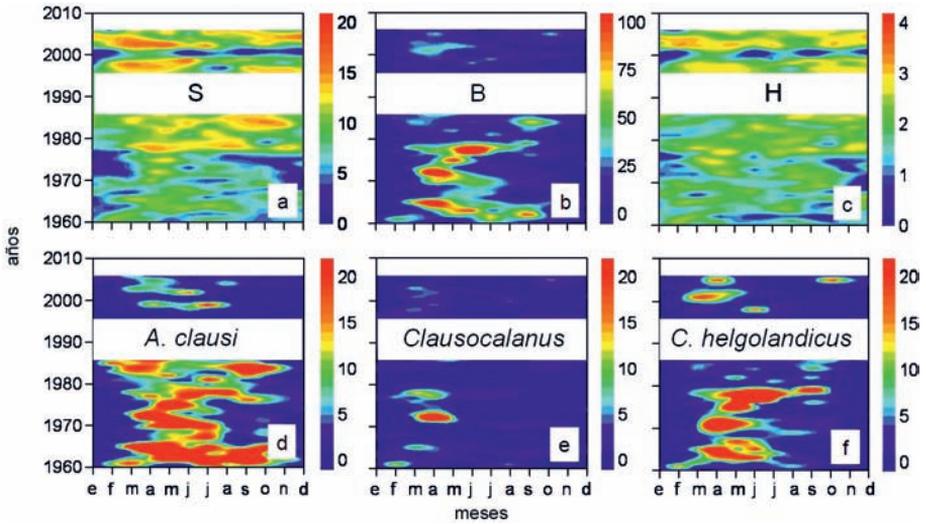


Figura 8.6. Variabilidad estacional e interanual de los copépodos en la zona F4 del CPR. a: número de especies (S), b: biomasa (B, mg peso fresco m^{-3}), c: diversidad (H, bits $indiv.^{-1}$), d: biomasa de *A. clausi* (mg peso fresco m^{-3}), e: biomasa de *Clausocalanus* spp. (mg peso fresco m^{-3}) y f: biomasa de *C. helgolandicus* (mg peso fresco m^{-3}).

8.7. Variabilidad del zooplancton en la costa

Las series costeras, a pesar de su relativa homogeneidad en la composición de especies comparadas con la más oceánica, presentaron notables diferencias en la variabilidad temporal. En la serie de Vigo no se encontró ningún factor significativo, a excepción de la dependencia de algunas series de los valores inmediatamente anteriores (Tabla 8.4). Sin embargo la secuencia interanual de la variabilidad estacional permite ver que en los últimos años se alcanzaron mayores valores de biomasa, especialmente en verano (Fig. 8.7). En A Coruña la riqueza de especies, la diversidad y la biomasa de *Clausocalanus* spp. mostraron una disminución lineal significativa, pero también se observa una marcada estacionalidad en los ciclos anuales de biomasa total, de *A. clausi* y de *C. helgolandicus*. En Santander, sólo se encontró una tendencia negativa en *C. helgolandicus* y estacionalidad en biomasa total y de *A. clausi*. La elevada variabilidad intrínseca de la serie de Vigo se refleja en el bajo porcentaje de varianza recogido por el modelo aditivo (<10%), con resultados muy similares a los obtenidos en el periodo más reciente de la serie F4. En contraste, los modelos para las series de A Coruña y Santander alcanzan casi el 40% de varianza. La estacionalidad en A Coruña y Santander viene marcada por la aparición de los mayores valores de riqueza específica, biomasa y diversidad entre marzo y octubre (Fig. 8.7), aunque en Santander los valores máximos de estas variables se concentran principalmente en verano.

En la distribución de la biomasa de las principales especies se observa que en Vigo el incremento en biomasa se puede atribuir a especies como *A. clausi* y *C. helgolandicus*, mientras que no hubo cambios notables en otras como *Clausocalanus* spp. (Fig. 8.8). En A Coruña destaca la notable disminución en la biomasa de *Clausocalanus* spp. en verano y en Santander la biomasa de *C. helgolandicus*, concentrada en la primavera, disminuyó hacia finales de la década de 1990.

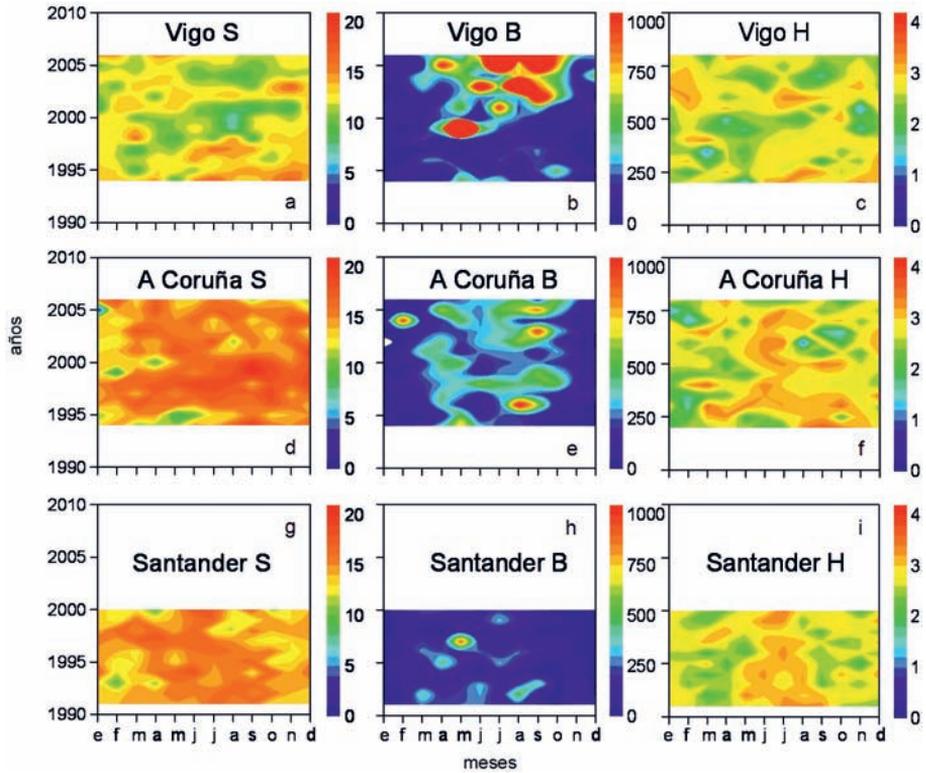


Figura 8.7. Variabilidad estacional e interanual del número de especies (S), biomasa (B, mg peso fresco m^{-3}) y diversidad (H, bits $indiv^{-1}$) de los copépodos en la costa. a,b,c: Vigo, d,e,f: A Coruña, g, h, i: Santander.

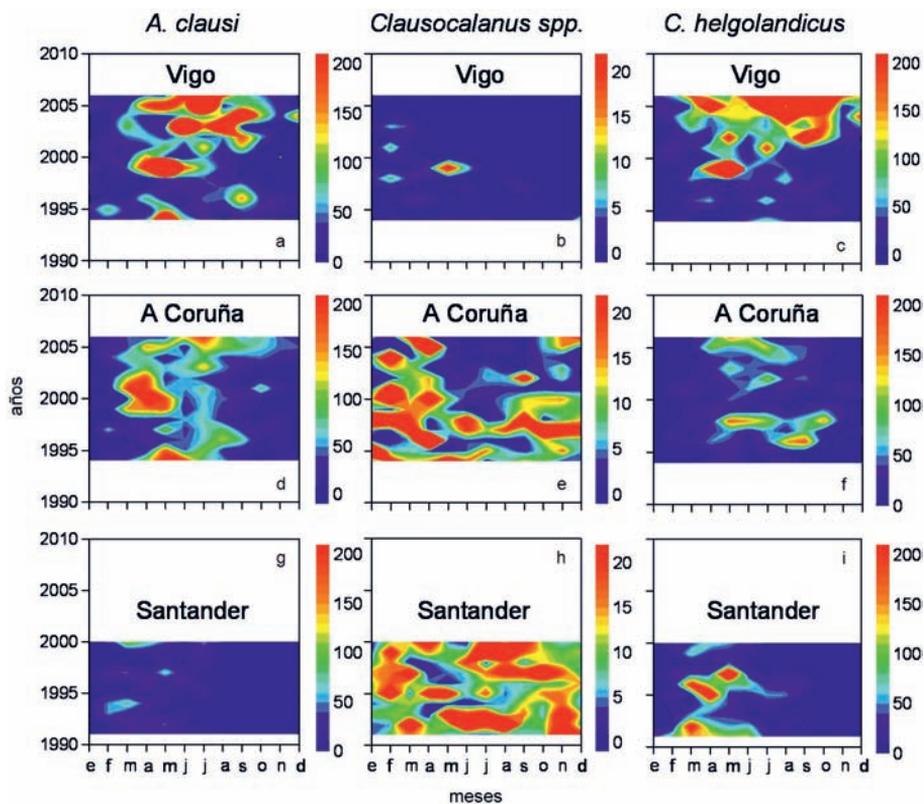


Figura 8.8. Variabilidad estacional e interanual de *A. clausi*, *Clausocalanus* spp. y *C. helgolandicus* (mg peso fresco m^{-3}) en la costa. a,b,c: Vigo, d,e,f: A Coruña, g, h, i: Santander.

8.8. Aparición de nuevas especies

Algunas especies como *Temora stylifera*, no registrada en esta región antes de 1978 (Álvarez-Marqués, 1980), han empezado a aparecer con abundancia creciente, tanto en el océano como en la costa (Fig. 8.9). En la serie F4 y en A Coruña *T. stylifera* apareció principalmente en otoño, pero en Vigo su aparición resultó ocasional y con densidades más bajas. Esta especie es característica de regiones subtropicales y del Mediterráneo (Razouls, 1996). Su abundancia parece incrementarse desde Galicia al mar Cantábrico, asociada al calentamiento de las aguas superficiales y a un incremento de la estratificación (Valdés et al., 2007) y constituye un ejemplo de cambio de distribución debido al calentamiento (Villate et al., 1997). La mayor influencia del afloramiento en Galicia, con frecuentes alteraciones de la estratificación superficial explicaría que *T. stylifera* presente menores abundancias que en el mar Cantábrico.

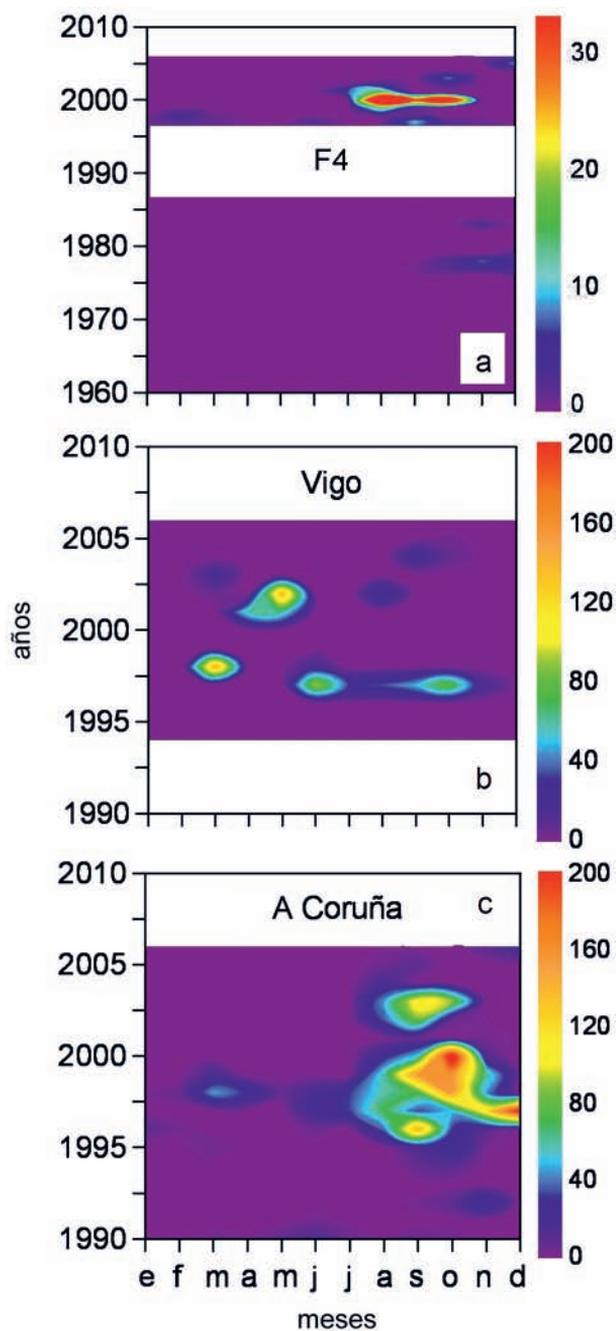


Figura 8.9. Variabilidad estacional e interanual de *T. stylifera* (n m⁻³) en la zona F4 del CPR (a), en Vigo (b) y A Coruña (c).

8.9. Variabilidad del plancton gelatinoso

En el océano próximo la abundancia de medusas disminuyó entre 1958 y 1987, mientras que los tunicados aumentaron (Tabla 8.5). Sin embargo desde 1997 se registró un ligero incremento en las primeras pero no en los segundos. Ambos tipos de organismos aparecieron a lo largo del año sin una preferencia clara por épocas determinadas (Fig. 8.10), de ahí que el análisis de las series F4 no haya revelado componentes estacionales significativas. En la costa, sin embargo, se encontró una estacionalidad marcada tanto en medusas como tunicados en ambas localidades (a excepción de los tunicados en Vigo), con los valores máximos de abundancia en primavera o a finales del verano (Fig. 8.10). Las tendencias interanuales indican un aumento significativo de las medusas en Vigo y de los tunicados en A Coruña desde la década de 1990 (Tabla 8.5).

La relación entre las abundancias de copépodos y plancton gelatinoso es un indicador de cambio fundamental en la estructura de la comunidad planctónica. La dominancia de copépodos indica la predominancia de un sistema trófico basado en el consumo herbívoro de fitoplancton de tamaño relativamente grande (diatomeas y dinoflagelados, principalmente) y que es canali-

Serie	Periodo	grupo	Media	Tendencia lineal	Componentes periódicos			Autocorrelación		Total		
			\bar{x}	b	$\%V_t$	T	A	θ	$\%V_{CC}$	ϕ	$\%V_{AR}$	$\%V_M$
F4	1958-1986	Medusas	0.01	-0.0004	1.97	-	-	-	-	-	-	1.97
	1958-1986	Tunicados	12.39	0.9427	13.31	348	9.13	6.05	5.54	0.18	3.29	22.14
F4	1997-2006	Medusas	0.01	0.0025	3.28	-	-	-	-	-	-	3.28
	1997-2006	Tunicados	13.58	-	-	-	-	-	-	0.19	3.46	3.46
Vigo	1994-2006	Medusas	169.82	22.68	4.74	12	227.24	2.01	17.75	-	-	22.49
	1994-2006	Tunicados	15.88	-	-	-	-	-	0.00	0.22	4.79	4.79
A Coruña	1989-2006	Medusas	49.41	-	-	12	71.66	2.22	12.53	0.52	23.45	35.98
	1989-2006	Tunicados	47.60	1.89	2.23	12	30.76	2.65	11.00	-	-	13.22

Tabla 8.5. Componentes de la varianza de las series de abundancia de zooplancton gelatinoso (n° individuos m^{-3}). Los componentes de la varianza de cada serie son: la media (\bar{x}), la tendencia lineal (a: ordenada en el origen, b: pendiente), los componentes periódicos (T: período en meses, A: amplitud, θ : fase en radianes y T_{max} : valor máximo para cada componente) y la autocorrelación para el desfase 1 (ϕ : coeficiente de autocorrelación). Sólo se indican los componentes significativos ($p < 0.05$). $\%V_t$, $\%V_{CC}$, $\%V_{AR}$ y $\%V_M$: porcentajes de varianza explicados por los diferentes componentes y por el modelo total (ver Anexo I).

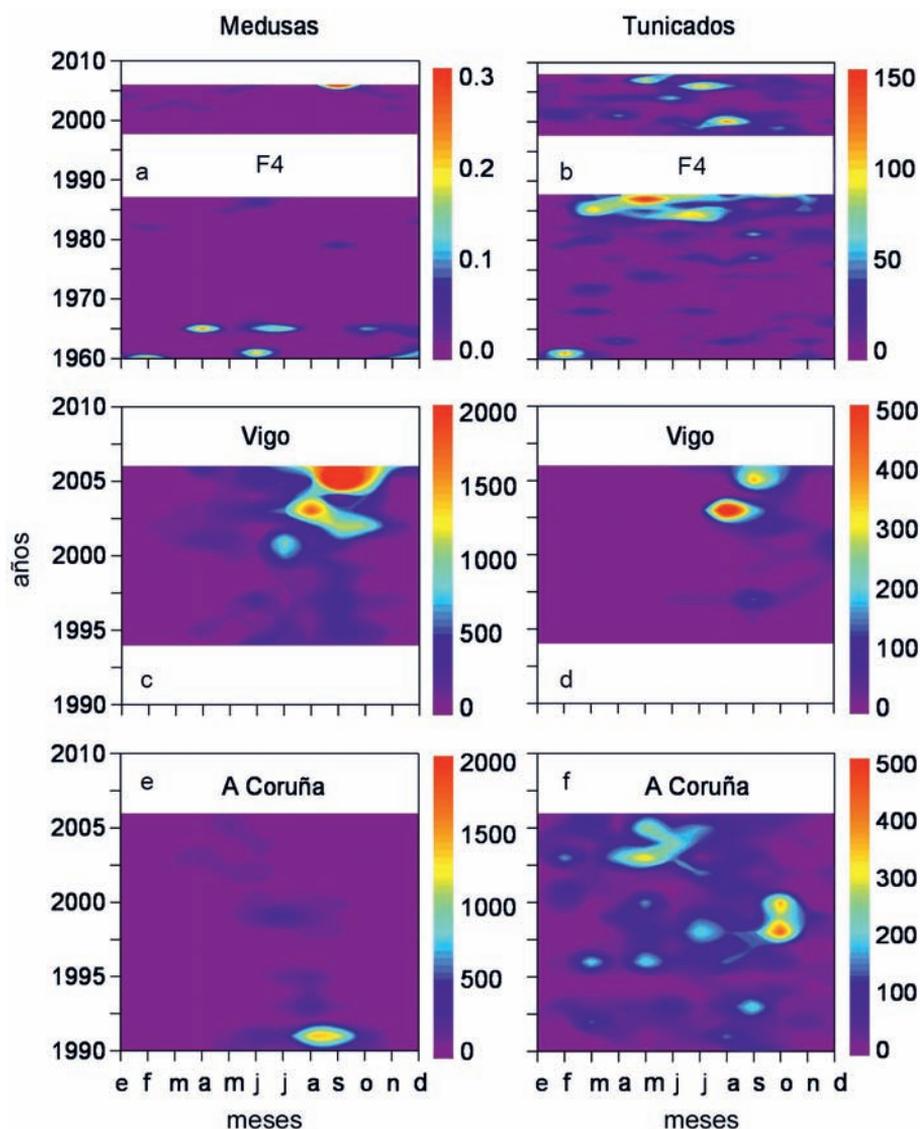


Figura 8.10. Variabilidad estacional e interanual de plancton gelatinoso (medusas y tunicados, $n\ m^{-3}$) en la zona F4 del CPR (a, b), en Vigo (c, d) y en A Coruña (e, f).

zado eficientemente hacia los peces y otros consumidores secundarios (Parsons y Lalli, 2002). Incrementos en la abundancia relativa de plancton gelatinoso suelen ir asociados a cambios en las redes tróficas. Así, en el Mediterráneo se ha encontrado una alternancia a escalas decadales entre la abundancia de copépodos y de medusas, como consecuencia de la depredación de éstas sobre aquellos (Molinero et al., 2005). En las series analizadas en el Atlántico nordibérico también se encontraron cambios interanuales en la relación entre copépodos, medusas y tunicados (Fig. 8.11). En todas las series se encontraron periodos en los que la abundancia

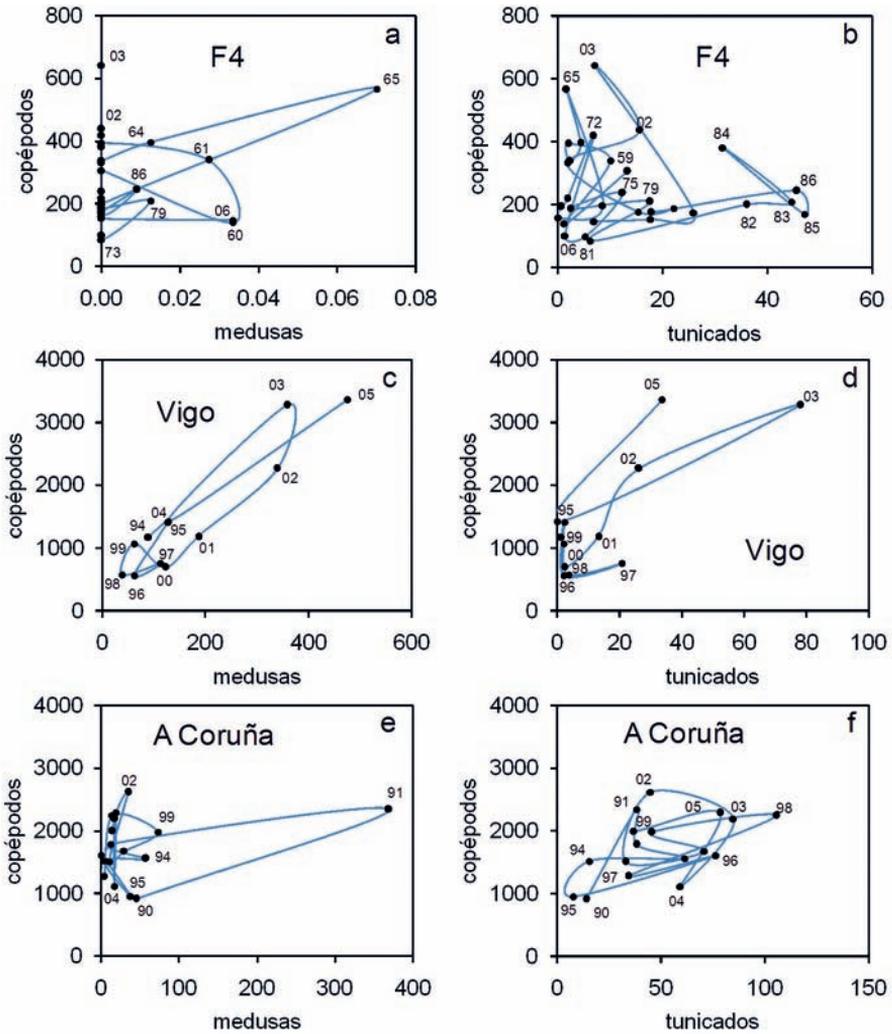


Figura 8.11. Relación entre los valores medios anuales de abundancia ($n\ m^{-3}$) de plancton gelatinoso (medusas y tunicados) y copépodos en las series de la zona F4 del CPR (a, b), Vigo (c, d) y A Coruña (e, f). Los números indican el año de cada valor promediado.

relativa de organismos gelatinosos con respecto a los copépodos era mayor. A diferencia de lo observado en el Mediterráneo (Molinero et al., 2005), en la zona de estudio estos períodos fueron en general de poca duración (1 a 3 años) y no siempre incluyeron años consecutivos. En la serie oceánica únicamente destacó la elevada abundancia de medusas en 1965, sin embargo los tunicados fueron particularmente abundantes entre 1982 y 1986. En todo caso hay que tener en cuenta que el muestreo realizado por el CPR en esta serie no es muy adecuado para registrar la presencia de organismos gelatinosos, que son destruidos generalmente por el sistema empleado. En la serie de Vigo es de destacar, a diferencia de la serie oceánica, la correlación significativa y de signo positivo entre las abundancias de copépodos y de organismos gelati-

nosos, que implica cambios simultáneos en todos estos grupos de zooplankton. En esta serie se identificaron los años 2002, 2003 y 2005 como especialmente ricos en plancton gelatinoso. En A Coruña también se encontró una correlación positiva entre tunicados y copépodos, pero no entre éstos y las medusas, destacando el año 1991 como el de mayor abundancia relativa de medusas (Fig. 8.11). A pesar de que medusas y tunicados tienen una posición trófica muy diferente, ambos tienen en común en que predominan cuando los productores primarios son microalgas flageladas, con bajas abundancias y con una red trófica poco eficiente en transferir materia orgánica y energía hacia los peces y consumidores terminales (Acuña, 2001; Parsons y Lalli, 2002). El incremento esperado en el número de pequeños fitoflagelados (Capítulo 5), junto con el incremento ya observado en el número y biomasa de dinoflagelados (Capítulo 6), permite anticipar un incremento en las proliferaciones de plancton gelatinoso en la zona de estudio. Esto supondría una reducción en la transferencia trófica de la producción primaria a los peces, que es realizada fundamentalmente por los copépodos.

8.10. Influencia climática y oceanográfica

En la mayor parte de los casos el zooplancton parece responder con un retraso de varios meses a las variables climáticas u oceanográficas, como indican los retardos observados en la mayor parte de las correlaciones entre las series (Tabla 8.6). Esto sugiere que la mayor parte de los efectos del ambiente son acumulativos o actúan mediante mecanismos no lineales probablemente amplificadas en la red trófica (Duarte, 1990). Los principales factores implicados fueron diferentes en cada localidad. Por ejemplo, la intensidad del afloramiento afectó negativamente a la diversidad de copépodos, a su biomasa total y a la de *C. helgolandicus* observadas de 2 a 4 meses después en la serie F4 y también al número de especies en A Coruña a los 4 meses. Tanto en Vigo como en A Coruña el efecto del afloramiento resultó positivo a los 2-3 meses sobre la biomasa total de copépodos, a los 3 meses sobre la de *A. clausi* y de *C. helgolandicus* en Vigo y a los 5 meses sobre la de *A. clausi* en A Coruña. El afloramiento en el mar Cantábrico también influyó positivamente en la biomasa total y en la diversidad en la serie de Santander con un retardo de 3 a 5 meses, así como incrementos en *A. clausi* y disminuciones en *C. helgolandicus* en el periodo más reciente.

La temperatura superficial afectó positivamente a los copépodos con retardos de 1 a 4 meses, como indican las correlaciones con la biomasa total, riqueza específica y diversidad en las series F4 y en A Coruña (Tabla 8.6). En Santander los incrementos en temperatura estaban asociados a aumentos en la biomasa de *C. helgolandicus* y *Clausocalanus* spp. observados un mes más tarde. A su vez la biomasa total se correlacionó negativamente con la estratificación de la columna de agua en Vigo y A Coruña con retardos de hasta 4 meses, mientras que la correlación fue negativa con *Clausocalanus* spp. a los 3 meses en A Coruña y con el número de especies y la biomasa de *C. helgolandicus* al mes siguiente en Santander. Una mayor estratificación por efecto del calentamiento superficial de las aguas se ha relacionado con la disminución de la biomasa de zooplancton en la región (Valdés et al., 2007). Estos resultados indican la importancia de la estratificación y del afloramiento como principales factores de diferenciación local, con una mayor importancia del afloramiento como causa de desestabilización de la columna de agua en Galicia que en el mar Cantábrico.

Considerando escalas de tiempo más largas (años) se ha encontrado un efecto negativo a largo plazo del índice NAO invernal tanto sobre la abundancia total de copépodos en la serie F4 como sobre la abundancia de la especie de aguas cálidas *T. stylifera* en Vigo (Tabla 8.7). Sin embargo, la abundancia media de tunicados en A Coruña disminuyó con el aumento del índice NAO de verano del mismo año. Estos efectos sugieren que el principal efecto climático sobre el zooplancton se ejerce a través del cambio de régimen de vientos asociado al índice NAO, favorables al afloramiento en fases positivas del índice y viceversa (Barnston y Livezey, 1987). Esto viene apoyado además por las correlaciones positivas del índice de afloramiento regional

serie	periodo	OC	Z	CC ₁	L ₁	CC ₂	L ₂
F4	1960-1986	-v _G	H	-0.128	2	-	-
		-v _G	B	-0.114	3	-	-
		-v _G	<i>C. helgolandicus</i>	-0.170	3	-0.114	4
		SST	B	0.113	3	-	-
		SST	<i>A. clausi</i>	0.145	3	-	-
		SST	<i>C. helgolandicus</i>	-0.070	0	-	-
F4	1997-2006	-u _C	<i>A. clausi</i>	0.248	2	-	-
		-u _C	<i>C. helgolandicus</i>	-0.209	5	-	-
		SST	S	0.188	1	-	-
		SST	H	0.197	1	-	-
Vigo	1994-2006	-v _G	S	0.204	3	-	-
		-v _G	B	0.207	3	-	-
		-v _G	<i>A. clausi</i>	0.173	3	-	-
		-v _G	<i>C. helgolandicus</i>	0.216	3	-	-
		SST	H	-0.190	1	0.174	4
		Δσ _t	B	-0.182	4	-	-
		Δσ _t	<i>A. clausi</i>	-0.197	4	-	-
A Coruña	1994-2006	-v _G	S	-0.192	4	-	-
		-v _G	B	0.221	2	-	-
		-v _G	<i>A. clausi</i>	0.225	5	-	-
		-v _G	<i>Clausocalanus</i> spp.	-0.153	0	-	-
		SST	S	0.198	2	-	-
		Δσ _t	B	-0.161	0	-	-
		Δσ _t	<i>Clausocalanus</i> spp.	0.179	3	-	-
Santander	1991-2001	-u _C	H	0.181	3	-	-
		-u _C	B	0.183	5	-	-
		SST	<i>A. clausi</i>	-0.193	4	-	-
		SST	<i>C. helgolandicus</i>	0.195	0	-	-
		SST	<i>Clausocalanus</i> spp.	0.207	0	-	-
		Δσ _t	S	0.262	1	-	-
		Δσ _t	<i>C. helgolandicus</i>	0.229	1	-	-

Tabla 8.6. Correlaciones significativas (r_r , $p < 0.05$) entre series oceanográficas o climáticas (OC) y de los copépodos del zooplankton (Z) a escalas mensuales. L_i: retardos en la correlación (meses). -v_G: índice de afloramiento para Galicia, -u_C: índice de afloramiento para el mar Cantábrico, SST: temperatura superficial, Δσ_t: estratificación, S : número de especies de copépodos, B : biomasa total de copépodos, H : diversidad de copépodos.

con la abundancia de copépodos en la serie F4 en el periodo 1960-1986 y la abundancia de *T. stylifera* en A Coruña (Tabla 8.7). No se han encontrado relaciones significativas entre la aparición de medusas y los factores climáticos y oceanográficos considerados. No obstante, como se ha indicado en el apartado anterior, la aparición masiva de plancton gelatinoso supone

serie	periodo	OC	Z	r_1	L_1	r_2	L_2
F4	1960-1986	AFLO _{AS}	Copépodos	0.485	4	–	–
		NAO _{DM}	Copépodos	–0.375	1	0.590	4
Vigo	1994-2006	NAO _{DM}	<i>T. styliifera</i>	–0.718	1	–	–
A Coruña	1994-2006	AFLO _{AS}	<i>T. styliifera</i>	0.677	1	0.621	2
	1990-2006	NAO _{JJA}	Tunicados	–0.520	0	–	–

Tabla 8.7. Correlaciones significativas (r_i) entre series oceanográficas o climáticas (OC) y abundancia de zooplancton (Z) a escalas anuales. L_i : retardos en la correlación (años). AFLO_{AS}: índice de afloramiento regional promediado entre abril y setiembre, NAO_{DM}: promedio invernal (diciembre a marzo) y NAO_{JJA}: promedio estival (junio a agosto) de la Oscilación del Atlántico Norte.

una modificación en la estructura de la comunidad zooplanctónica, desencadenada tanto por factores climáticos como ecológicos (Molinero et al., 2005). El mayor número de correlaciones significativas que presentan los copépodos con los factores climáticos y oceanográficos en la zona de estudio sugiere que el cambio en la proporción de copépodos y medusas se debe a efectos del clima sobre los primeros.

Del análisis comparativo de las distintas series se deduce que los principales factores ambientales que regulan los cambios en el zooplancton de la región son los mismos que se han identificado en estudios anteriores (Beaugrand et al., 2002; Valdés et al., 2007; Bode et al., 2009). El calentamiento superficial (Capítulo 2) facilita un incremento en la abundancia de especies termófilas (como *T. styliifera*) y contribuye a un incremento en la estratificación. Sin embargo el afloramiento, especialmente en Galicia, modera la influencia del calentamiento y hace que las fluctuaciones ambientales sean absorbidas a escalas anuales (Bode et al., 2009). Así los efectos de la temperatura son más claros en el Cantábrico que en Galicia (Tabla 8.6). Además es posible que condiciones de afloramiento intenso, como las encontradas en el periodo 1960-1986 (Lemos y Sanso, 2006) hayan causado el descenso en diversidad y biomasa de copépodos observado en la serie más oceánica. Es importante destacar que, a diferencia de ecosistemas boreales en los que la relación entre clima, oceanografía y zooplancton es más marcada (Beaugrand et al., 2002; ICES, 2006), en la región nordibérica el afloramiento introduce frecuentes perturbaciones de corta duración que permiten mantener una elevada biomasa y diversidad de zooplancton. Hasta el momento, el descenso decadal en la intensidad y duración del afloramiento en esta región (Lemos y Sanso, 2006; Bode et al., 2009) no parece haber tenido consecuencias negativas para el zooplancton, como se ha visto en otros sistemas de afloramiento (Escribano et al., 2004). Del mismo modo, aún con las series más largas del CPR (ver también el análisis del fitoplancton en Bode et al., 2009) no se han encontrado evidencias de un cambio de régimen (cambio brusco en las condiciones oceanográficas y de numerosas variables del plancton) en la región de estudio, a diferencia de lo descrito para otros mares del Atlántico norte en la década de 1980 (Beaugrand et al., 2002; Reid et al., 2009).

Las distintas especies han mostrado diferentes relaciones con los factores oceanográficos analizados como corresponde a sus distintas preferencias de nicho ecológico. Así *Clausocalanus* se incrementó en relación al calentamiento y estratificación de las aguas superficiales, lo que coincide con los resultados obtenidos para una amplia región del Atlántico norte (Beaugrand et al., 2002; Richardson y Schoeman, 2004). Especies oportunistas, más ligadas a las aguas frías del afloramiento, como *A. clausi*, mantienen su distribución geográfica característica, con mayor abundancia en Galicia (Corral y Alvarez-Ossorio, 1978; Valdés, 1993) que en el Cantábrico (Villate et al., 1997; Valdés y Moral, 1998). Otras especies, sin embargo mostraron variaciones geográficas en su relación con el ambiente. Tal es el caso de *C. helgolandicus*, que en el Cantábrico se correlaciona positivamente con el calentamiento a distintas escalas temporales (Cabal, 1993; Villate et al., 1997; Valdés y Moral, 1998), mientras que en Galicia se incrementa con aguas frías y mayor intensidad de afloramiento. En este caso Galicia resulta estar en el óptimo rango de temperatura para la especie (9-20 °C) con máximos de abundancia entre 13-17 °C (Bonnet et al., 2005), siendo de esperar un desplazamiento de las poblaciones cantábricas hacia latitudes más elevadas y aguas más frías según progresa el calentamiento.

8.11. Conclusiones

1. El zooplancton de la región nordibérica presenta menos cambios significativos a escalas interanuales que el de regiones más boreales. La naturaleza e intensidad de los cambios varía localmente y depende de las especies, aunque también hay que tener en cuenta la longitud de las series de datos analizadas. En el océano próximo se detecta un incremento en biomasa y número de especies de copépodos entre 1960 y 1986, mientras que en la costa se detectan incrementos de algunas especies en Vigo y disminuciones de otras en A Coruña y Santander desde la década de 1990.
2. El efecto de los factores climáticos (ej. NAO) y oceanográficos (ej. afloramiento) se traduce en cambios locales en factores como la temperatura y la estratificación superficial entre Galicia y el mar Cantábrico. El afloramiento favorece el incremento de biomasa y número de especies en A Coruña y Santander pero afecta negativamente a la diversidad y número de especies, así como a la biomasa de algunas de ellas (ej. *C. helgolandicus*) en el océano próximo. A su vez el calentamiento superficial también favorece el incremento de biomasa y especies en Galicia mientras que en el mar Cantábrico se asocia con el incremento de especies de aguas cálidas y disminución de las adaptadas a aguas más frías.
3. Se han detectado tendencias crecientes en la abundancia de plancton gelatinoso (medusas y tunicados). Si bien no hay un patrón común a escalas locales, con incrementos en las medusas en Vigo y en los tunicados en A Coruña desde la década de 1990, las proliferaciones de estos organismos coinciden con una reducción en las condiciones favorables al afloramiento y un incremento de los fitoflagelados. Los cambios observados en la relación entre plancton gelatinoso y copépodos sugieren que la red trófica pelágica se está haciendo menos eficiente en la transferencia de materia orgánica hacia los peces.
4. La elevada variabilidad ambiental que impone el afloramiento en la región nordibérica permite al zooplancton absorber a escalas anuales y locales gran parte de la variabilidad climática. Esto explicaría que no se haya detectado una disminución generalizada de la biomasa y diversidad del zooplancton a pesar de la disminución del afloramiento. Sin embargo no se puede excluir que se produzcan efectos a largo plazo, ya que en muchos casos se ha observado un retraso en la respuesta del zooplancton a la variabilidad ambiental.