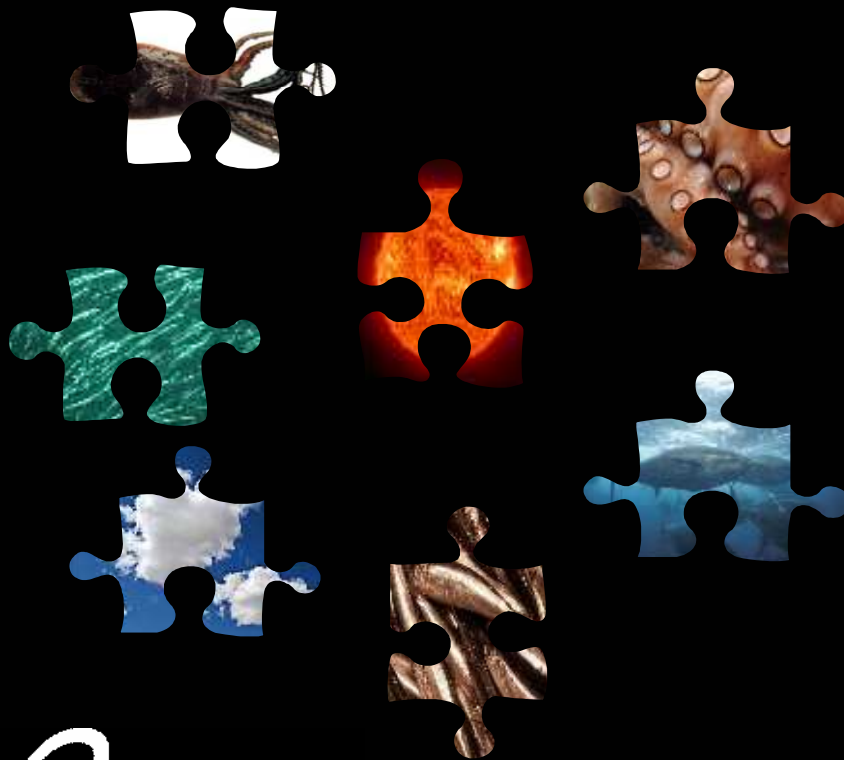


TESIS DOCTORAL

*Recent and historical climate  
variability effects on the population  
dynamics of several marine species*

*Ángela María Caballero Alfonso*



  
UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS  
DE GRAN CANARIA  
Departamento de Biología

*Las Palmas de Gran Canaria  
Abril 2011*

**D/D<sup>a</sup> Juan Luis Gómez Pinchetti SECRETARIO/A DEL  
DEPARTAMENTO DE Biología DE LA UNIVERSIDAD DE LAS  
PALMAS DE GRAN CANARIA,**

**CERTIFICA,**

Que el Consejo de Doctores del Departamento en sesión extraordinaria tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación, a la tesis doctoral titulada "*Recent and historical climate variability effects on the population dynamics of several marine species*" presentada por el/la doctorando/a D/D<sup>a</sup>. Ángela María Caballero Alfonso y dirigida por el Dr. José Juan Castro Hernández, el Dr. Unai Ganzedo López y el Dr. Ángelo Santana del Pino.

Y para que así conste, y a efectos de lo previsto en el Artº 73.2 del Reglamento de Estudios de Doctorado de esta Universidad, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria, a 1 de Marzo de 2011.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA  
Departamento de Biología

Programa de doctorado de Oceanografía.

Bienio 2006-2008. Con Mención de Calidad de la ANECA.

Título de la Tesis:

*Recent and historical climate variability effects on the population dynamics of several marine species*

*(Efecto de la variabilidad climática reciente e histórica en la dinámica poblacional de varias especies marinas)*

Tesis doctoral presentada por D<sup>a</sup>. Ángela María Caballero Alfonso para obtener el grado de Doctor por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Dirigida por Dr. D. José Juan Castro Hernández

Dr. D. Unai Ganzedo López

Dr. D. Ángelo Santana del Pino

**El/la Director/a   El/la Co-Director/a   El/la Co-Director/a   El/la Doctorando**

*A mis padres, M<sup>a</sup> Carmen y José*  
*Porque sin todo lo que me han dado, no*  
*habría llegado hasta aquí.*

*A mi hermano, Néstor J.*  
*Por ser “el pequeño” y, sin embargo,*  
*el que siempre me marca el ritmo.*  
*Por ser mi mayor confidente, por*  
*tener siempre palabras de aliento*  
*para mí.*

*A Fedé*  
*Por su incondicional apoyo,*  
*comprensión y paciencia.*

*Recent and historical climate  
variability effects on the population  
dynamics of several marine species*



*Efectos de la variabilidad climática  
reciente e histórica en la dinámica  
poblacional de varias especies  
marinas*

## ***Binding references***

The images of the puzzles were obtained from:

- The *Ocythoe tuberculata*:  
<http://www.sealifebase.org/Summary/speciesSummary.php?id=58224&lang=laos>
- The *Octopus vulgaris tentacles*:  
[http://panoramaacuicola.com/noticias/2010/03/18/disenan\\_nuevas\\_estructuras\\_de\\_en\\_gorde\\_para\\_pulpo\\_en\\_cautevidad\\_en\\_espana.html](http://panoramaacuicola.com/noticias/2010/03/18/disenan_nuevas_estructuras_de_en_gorde_para_pulpo_en_cautevidad_en_espana.html)
- The sun image:  
<http://www.astro-digital.com/11/sol.html>
- The *Sardinops caeruleus*:  
<http://www.esacademic.com/dic.nsf/eswiki/1098242>
- The *Engraulis mordax*:  
<http://blog.pescaderiascorunesas.es/blog/el-boqueron-o-anchoa-del-cantabrico>
- The clouds:  
<http://firmas.lasprovincias.es/antoniorivera/las-nubes-no-son-vapor-de-agua>
- The *Thunnus thynnus*:  
<http://fishindex.blogspot.com/2008/08/northern-bluefin-tuna-thunnus-thynnus.html>



## ***Referencias de la portada***

Las imágenes del puzzle se obtuvieron de:

- La de *Ocythoe tuberculata*:  
<http://www.sealifebase.org/Summary/speciesSummary.php?id=58224&lang=laos>
- La de *Octopus vulgaris tentacles*:  
[http://panoramaacuicola.com/noticias/2010/03/18/disenan\\_nuevas\\_estructuras\\_de\\_en\\_gorde\\_para\\_pulpo\\_en\\_cautevidad\\_en\\_espana.html](http://panoramaacuicola.com/noticias/2010/03/18/disenan_nuevas_estructuras_de_en_gorde_para_pulpo_en_cautevidad_en_espana.html)
- La de del sol:  
<http://www.astro-digital.com/11/sol.html>
- La de *Sardinops caeruleus*:  
<http://www.esacademic.com/dic.nsf/eswiki/1098242>
- La de *Engraulis mordax*:  
<http://blog.pescaderiascorunesas.es/blog/el-boqueron-o-anchoa-del-cantabrico>
- Las nubes:  
<http://firmas.lasprovincias.es/antoniorivera/las-nubes-no-son-vapor-de-agua>
- La de *Thunnus thynnus*:  
<http://fishindex.blogspot.com/2008/08/northern-bluefin-tuna-thunnus-thynnus.html>

## ACKNOWLEDGEMENTS / AGRADECIMIENTOS

*Han pasado los años, casi doce ya, y aún recuerdo con claridad el verano de 1999 cuando me matriculé en la licenciatura de Ciencias del Mar. Quién me iba a decir ese día que llegaría a este momento en que puedo compartirlo contigo.*

*Por aquel entonces, ésta no era para mí Mi Profesión, yo tenía claro que quería trabajar en la rama sanitaria... Mi primera opción era Medicina, soñaba con hacer Neurología; en segundo lugar me preinscribí en Fisioterapia y como tercera alternativa, en Enfermería. De ahí para abajo, hasta completar las 8 opciones de la preinscripción para la Universidad, todo eran rellenos. No muy lejos, en cuarto lugar, estaba Ciencias del Mar; en la que me matriculé para usarla como "trampolín" para acceder luego al campo de Ciencias de la Salud. Lo que yo en ese momento desconocía era que al poco tiempo se me abriría un mar (y nunca mejor dicho) mucho más profundo de lo que creía. No eran sólo peces y cetáceos lo que me mostraban, era todo un compendio de ciencias (física, química, matemáticas, geología, biología,...) que me dieron una visión nueva de lo que nos rodea, un medio tan complejo y desconocido que estaba lleno de un encanto que las cámaras de vídeo y fotografía jamás lograrán captar... Pero justo cuando empecé a considerar el hacer de esta carrera Mi Profesión, alguien que creía conocerme se cruzó en mi camino y tras la típica conversación protocolaria y sin interés de: "¿Cómo estás?, ¿qué estás haciendo?", le faltó tiempo para que su rostro dibujara una sonrisa sarcástica, medio torcida, y me dijera: "¿Con lo mal que se te dan las Matemáticas?. Tú no sirves para eso, no conseguirás acabarla." ¿Cómo me senti? Es difícil de describir, pero creo que dolida, insegura y soberbia en proporciones iguales, es una buena combinación de adjetivos para describir los días (incluso puede que semanas) que siguieron a esa conversación. Sin embargo, tras unos primeros pasos temblorosos e inseguros, conseguí comenzar a pisar con más fuerza, logrando esforzarme por dar lo mejor de mí cada día. En ese momento aprendí que nadie tiene derecho a poner límites a lo que*

*podemos ser, excepto nosotros mismos. En ese instante decidí que mis metas las marco yo, con mayor o menor acierto, con más o menos dificultad, pero siendo yo la que diga hasta dónde.*

*¿Sencillo? No, desde luego no me resultó fácil llegar a esa confianza en mí misma que aún hoy a veces se tambalea, pero como entonces, tengo a mi lado a mis padres, José y M<sup>a</sup> Carmen, y a mi hermano, Néstor. Para quienes va mi mayor agradecimiento. Sin ellos desde luego no sería quien soy, ni podría haber llegado hasta aquí. No tendré tiempo, palabras ni sentimientos lo suficientemente grandes para poder agradecerles todo lo que me dan en cada instante, por estar siempre ahí, a mi lado, haciendo de guía cuando el camino me parecía muy complicado, por tener siempre las palabras necesarias para calmarme y la infinita paciencia que en ocasiones les ha requerido el ayudarme a sacar los pies de un bache...muchas veces sin ni siquiera ellos saberlo. Por todo eso y por todo lo que dejo sin escribir, para ellos siempre va lo mayor, mejor y más importante de mí.*

*Casi a la vez que comencé con esta andadura, entró en mi vida una de las personas que mejor me conoce y que más me soporta, Fede. Sé que no me equivoco al decir que tú eres quien, después de 10 años, mejor sabe todo lo que estas páginas encierran y una gran parte de haber conseguido poner ese punto y final, te lo debo a ti. Gracias por tu apoyo incondicional, tu paciencia en los bajos momentos y tu mesura cuando todo parecía ser mejor de lo previsible. Gracias por estar dispuesto a seguir acompañándome en la etapa que se abre al cerrar este capítulo. Gracias por todo lo que eres.*

*Son muchas las personas que en este tiempo han formado parte de mi vida, de forma más o menos cercana, pero siempre importante y aunque no me pare a nombrarlas, más por miedo a dejarme a alguien atrás que por ninguna otra razón, a todos les tengo algo que agradecer. A todos ellos, gracias. Sin embargo, quizás por estar más próximos actualmente, permítanme que haga una mención especial a quienes han estado conmigo en los últimos años de esta andadura: Francis (por hacerme ver que la programación es una herramienta útil y, si me apuras, hasta con cierto encanto), Anna (por*



ser siempre tan positiva y hacer que el momento de las comidas fuera realmente una pausa en el camino cada día), Pep, Alex, Sheila, Iván, Vero, Mine, Inma, Gara, Lidia, Marta, Claire, Ico,... (por estar ahí, por esas sonrisas entre carreras en medio de los pasillos intentando ganarle unos minutos al reloj para acabar algo o durante algún instante de calma para comer o al final del día). Y, por supuesto, a Isis, Mónica, Ari, Idaira y Borja (aunque con ustedes dos he compartido bastantes años más). Con ustedes, hay infinidad de recuerdos, pero uno que siempre me hace sacar una sonrisa es el de la famosa "noche de Métodos": integrales, derivadas, desarrollos matemáticos y modelos de programación que aún hoy me parecen abstractos, luchando contra reloj para acabar a tiempo... y con la música del Rey León en algún momento bajo para levantar el ánimo; sin duda fueron 24 horas de encierro en la Facultad muy duras, pero lo cierto es que también lo pasé muy bien y al cabo del tiempo la única sensación que me queda es la alegría de haber compartido ese momento con ustedes. Así que gracias por hacerlo más llevadero, y gracias por la amistad, el apoyo, los ánimos y consejos que me han dado, por empatizar tan bien conmigo en todo lo que implica la realización de una Tesis y por haber estado codo con codo para los trámites burocráticos y las "luchas" con la Administración.

Aunque lo cierto es que no se puede generalizar, porque han habido personas que han hecho que las cuestiones de papeleo sean más sencillas de lo que en un principio parecían ser, personas dispuestas a ayudar, muchas veces anticipándose a nuestros ruegos y preguntas. En especial me acuerdo de Alejandro, Cristina y también de Lola. Gracias por toda la ayuda y, sobre todo por el trabajo que hacen; sin ellos los trámites de matrícula y de becas seguramente habrían sido más complicados.

En mi caso, tuve el privilegio de poder dedicarme exclusivamente a realizar esta Tesis por haber disfrutado de becas para ello (la del Cabildo de Gran Canaria de mayo a septiembre de 2007, la de la ULPGC de octubre 2007 a septiembre de 2008 y, finalmente desde entonces hasta mayo de

2011, la del Ministerio de Educación, dentro del Programa de Formación del Profesorado Universitario). Pero eso de nada me habría servido sin el apoyo y la confianza de mis Directores de Tesis: José Juan Castro Hernández, Unai Ganzedo López y Angelo Santana del Pino. A ellos, en primer lugar, gracias por darme la oportunidad de hacerlo y en segundo, por la paciencia al explicarme las cosas, por tantas horas ayudándome a que los programas funcionaran correctamente y por tener siempre un plan B para cuando el A fallaba. Si esta Tesis es lo que es por el apoyo de mucha gente, sin duda una gran parte lo es por ustedes tres. Gracias.

Desde luego no puedo decir que me haya visto sola durante los cuatro años de la Tesis, ¿no les parece? Además en el despacho muchos han compartido ratos conmigo. Algunos ya estaban antes de yo llegar e hicieron que me sintiera cómoda y pusieron su granito para ayudarme a empezar, por eso gracias Eduardo, Gonzalo, Yeray, Aldo y Vicente. Otros se han unido al grupo más recientemente, como David y Lorena; gracias por los ratitos compartidos. Animo a los dos y mucha suerte, estoy segura que en un par de añitos estarán también redactando las líneas finales de su trabajo y dejándole sitio a otros, a fin de cuentas todo es un sistema dinámico regido por complejas interacciones, ¿no?. Pero si con alguien he compartido horas ahí dentro, ha sido contigo Aarón. Después de pasar durante 12 años tantos días en la Facultad, te vengo a conocer en estos últimos 4 años y al final de esta etapa, me alegra llevarme conmigo la complicidad que compartimos en el despacho y sobre todo el apoyo que fuiste durante tantas horas de pelea con R. Fuiste de más ayuda de lo que imaginas y parte de esta Tesis tiene algo de ti, así que por eso: Gracias. Siempre tendré un pedacito de ti.

A lo mejor tú que lees estas líneas no lo sabes, aunque lo podrás intuir, pero todas estas personas son bastante cercanas a mí. Sin embargo, hay otras a las que no conozco de nada, personas con las que sólo me he mandado un par de correos electrónicos cuando necesitaba algo de ayuda de fuera, y que siempre tuvieron buena disposición frente a mis preguntas. Gracias al Dr. Javier

*Martín-Vide, al Dr. David Pozo-Vázquez y al Dr. J. Fidel González-Rouco. Otros han colaborado dando su opinión a cerca de los trabajos que he ido realizando y respondiendo a mis preguntas tantas veces como fue necesario, lo que ha ayudado a mejorar las publicaciones y me ha hecho aprender, no sólo cosas nuevas, sino también, en cierta forma, como hacer un trabajo mejor. Por eso gracias al Dr. Guzmán Díez-Díez, Josué Polanco, al Dr. Agustín Ezcurrea, y muy en especial, al Dr. Gabriel Ibarra-Berastegi, al Dr. Jon Sáenz y al Dr. Eduardo Zorita.*

*No quiero despedirme sin darle las gracias al Dr. Henk van der Veer por permitirme realizar una estancia de un total de seis meses bajo su supervisión en el NIOZ (Royal Netherlands Institute for Sea Research), así que permitanme que estas palabras sean para él y para la bibliotecaria del centro. Thank you very much Dr. van der Veer for being so kind with me, attending my requests and helping me to use the Library of the Institute. I want to take the chance to thank also the librarian, who was so kind helping me with my searches.*

*Pero tampoco quiero dejar de mencionar a Javier, Nandy, Gerhard y Bettina, por ese cariño especial que los tengo, por haberme acogido como lo han hecho y por los buenos consejos y opiniones que me han ido dando. Y por supuesto, muchas gracias al personal de Conserjería (en especial a Rito, Pedro, Geno, Elisa y Olivia), Administración (Inma, Laureano y Reinaldo) y de la Biblioteca (Ricardo, Paqui y, por supuesto a Avelina) de la Facultad, por siempre tener una sonrisa y estar dispuestos a ayudar cuando hace falta.*

*Me despido y quiero hacerlo dándoles las gracias a todos por haber formado parte del hilo conductor para llegar hasta aquí y por dedicar un ratito a leer estas palabras, pero también pidiendo disculpas si alguien se me ha quedado entre las teclas. Y ruego que si van a seguir leyendo las páginas que siguen a éstas, perdonen los posibles errores que puedan contener.*

*“One has to learn the communal past in order to understand the present and avoid destruction in the future”*

(Luisa Isabel Álvarez de Toledo y Maura, XXI Duchess of Medina Sidonia)



*“Debemos conocer el pasado para comprender el presente y evitar la destrucción en el futuro”*

(Luisa Isabel Álvarez de Toledo y Maura, XXI Duquesa de Medina Sidonia)

## ❧ ABSTRACT ❧

The fluctuations in the abundance of the fisheries resources have been largely evaluated due to their economical interest, but also because of their ecological repercussions. However it is important to keep in mind that the ecosystems and the environment acts like a unit. It is well known that the behaviours of the atmosphere and the oceans vary on multiple time-scales and that they are in a continuous interaction through fluxes of energy and mass between both realms, as well as with the terrestrial one. Beside all the physical, chemical or biological factors that could be conditioning different populations, temperature has remained as the key factor studied for almost all the populations because it affects the metabolisms and behaviours of the species (particularly in poikilothermic ones) and because it is easier to measure. But the results within this Thesis highlights the fact that is important to consider the temperature as an intermediate parameter which is in turn controlling the population dynamics in marine ecosystems, but knowing that there are other predominant climate factors.

To have a more extensive knowledge of which climate factor controls the temperature in a way that it affects the ecosystems, a historical climate perspective has to be taken into account. Herein it is concluded that the solar activity, mainly the minimum phases, plays a key role on ecosystems fluctuations. To see the relationship between long-term trend variables and ecosystems, long-time and complete series are needed to conduct more accurate statistical analyses (models). In this way, the reconstruction of climate and biological series is a fundamental instrument to know what happened in the past and to understand what is going on today. This will allow the prediction of the future evolution of the ecosystems, always associated to the natural climate variability.

The present work contributes to the comprehension on how different climate parameters affect several marine organisms in different ways and time-scales. In this sense, the results are function of the series length, the accuracy of the used model, as well as of the intrinsic characteristics of the species and climate factors. Long-term data series are needed in order to improve the obtained results. Furthermore, statistical approaches have to gain in accuracy when explaining the ecosystem evolution related to historical climate registers.

## RESUMEN

Las fluctuaciones en la abundancia de los recursos pesqueros han sido ampliamente estudiadas debido al interés económico que estos tienen y sus repercusiones ecológicas. Es importante conservar la idea de que los ecosistemas y el ambiente se comportan como una unidad; se sabe que el comportamiento de la atmósfera y el océano varían en multitud de escalas temporales y que se encuentran en continua interacción mediante flujos de energía y masa entre ambos medios, y con el sistema terrestre. Al margen de todos los factores físicos, químicos y biológicos que pueden condicionar a las distintas poblaciones, la temperatura ha resultado ser el parámetro clave mejor estudiado ya que afecta al metabolismo y comportamiento de las especies, en concreto de los poiquiloterms; y porque es una de las variables más fáciles de medir. Sin embargo, los resultados de esta Tesis revelan que es importante considerar la temperatura como un factor intermedio que controla la dinámica poblacional de los ecosistemas marinos, pero evidenciando que existen otros factores climáticos predominantes.

Para tener un mayor conocimiento acerca de qué factores climáticos controlan la temperatura, hay que tener en cuenta una perspectiva histórica. Se concluye que la actividad solar, principalmente los períodos de mínimos, juegan un papel fundamental en las fluctuaciones de los ecosistemas. Para ver la relación existente entre las variables de larga escala y los ecosistemas, son necesarias series temporales largas y completas para que los análisis estadísticos sean más precisos. La reconstrucción de series climáticas y biológicas es un instrumento fundamental para comprender lo que sucedió en el pasado y entender lo que está ocurriendo hoy. Esto permitirá realizar predicciones de la posible evolución futura de los ecosistemas, asociadas a la variabilidad natural del clima, cuyos ciclos son más o menos conocidos.

El presente trabajo es un paso más en la comprensión de cómo diferentes variables climáticas afectan de diferente forma y en distintas escalas temporales, a los diversos organismos marinos. Los resultados son función de la longitud de las series, de la exactitud de los modelos empleados, y de las características intrínsecas de las especies y factores climáticos considerados. Para mejorar estos resultados, se requieren series lo más largas posibles y que las aproximaciones estadísticas que se empleen tengan mayor precisión a la hora de explicar la evolución de los ecosistemas asociada a lo que se sabe de los registros climáticos históricos.

## ∞ THESIS PREVIEW ∞

This Thesis entitled *Recent and historical climate variability effect on several marine species dynamic*, was developed within the projects (i) “Population dynamic and possible conservation strategy of skipjack-tuna fish (*Katsuwonus pelamis*) in the Central-west Atlantic (PI042005/126)” financed by the Education, Culture and Sport Ministry of the Canary Autonomous Government, and (ii) “New dynamic framework for the conservation and sustainable exploitation of the common octopus (*Octopus vulgaris*) stocks in the Norwest Africa upwelling zones (AGL2006-10448)”, supported by the Spanish Department of Science and Innovation, both conducted by Dr. José Juan Castro Hernández (University of Las Palmas de Gran Canaria).

The present study has been co-supervised by Dr. José Juan Castro Hernández (University of Las Palmas de Gran Canaria. Department of Biology), Dr. Unai Ganzedo López (University of the Basque Country. Department of Physics Applied II) and Dr. Ángelo Santana del Pino (University of Las Palmas de Gran Canaria. Department of Mathematics).

This Thesis was developed mainly in English to apply to the Doctor European Mention (BOULPGC. Art.1 Chap.4, November 5<sup>th</sup> 2008). The general structure begins with an Introduction, followed by the Objectives, the Applied Methodology, the Original Scientific Contributions, Results and a General Discussion to end with the Further Research Investigations. The references of the entire work are listed at the end of the document. In addition, a Spanish section is included, as required by the PhD Thesis Regulations from the Universidad of Las Palmas de Gran Canaria (BOULPGC. Art.2 Chap.1, November 5<sup>th</sup> 2008).

## ☞ PRESENTACIÓN DE LA TESIS ☜

La presente Tesis titulada *Efecto de la variabilidad climática reciente e histórica en la dinámica de varias especies marinas*, se realizó dentro del marco de los proyectos: (i) “Dinámica poblacional y posible estrategia de conservación del atún bonito-listado (*Katsuwonus pelamis*) en Atlántico Centro Oriental (PI042005/126)” financiado por la Consejería de Ecuación Cultural y Deportes del Gobierno de Canarias; y (ii) “Nuevo marco dinámico para la conservación y explotación sostenible de los stocks de pulpo (*Octopus vulgaris*) en las zonas de afloramiento del Noroeste africano (AGL2006-10448)”, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España, ambos dirigidos por el Dr. D. José Juan Castro Hernández (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria).

El estudio que aquí se presenta, ha sido codirigido por el Dr. D. José Juan Castro Hernández (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Departamento de Biología), el Dr. D. Unai Ganzedo López (Universidad del País Vasco. Departamento de Física Aplicada II) y por el Dr. D. Ángelo Santana del Pino (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Departamento de Matemáticas).

Esta Tesis está desarrollada en su mayor parte en inglés para poder optar a la Mención Europea del Título de Doctor de acuerdo a la normativa de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (BOULPGC. Art.1 Cap. 4, 5 de noviembre 2008). El cuerpo general de la misma comienza con una Introducción, seguida de unos Objetivos, de la Metodología aplicada, las Contribuciones científicas originales realizadas, una Síntesis de los Resultados y la Discusión General para finalizar planteando las Líneas de Investigación que este trabajo dejan abiertas para el futuro. Las referencias que aparecen a lo largo del manuscrito, se encuentran detalladas al final del documento. También se presenta una sección en castellano, requerida por el



Reglamento de Elaboración, Tribunal, Defensa y Evaluación de Tesis  
Doctorales de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (BOULPGC.  
Art.2 Cap.1, 5 de noviembre 2008).

*“The human history has taken place in a constantly changing world, sometimes slowly, sometimes fast, with the long-term natural changes always darkened by the biggest oscillations of individual years. The environment will keep changing, somehow due to human activities, with their effects, desired or undesired, and somehow due to natural causes. Anything of these justify, certainly, the possibility of a standard of constant life or always in increase, in a long time-scale”*

(Humbert Lamb (1982); Climate, History, and the Modern World. Extracted from B. Fagan (2007); The Long Summer: how climate changed civilizations)



*“La historia humana ha transcurrido en un mundo en cambio constante, a veces lento, a veces rápido, con la naturaleza de los cambios de larga escala temporal siempre oscurecida por las oscilaciones de mayor envergadura de los años individuales. El ambiente seguirá cambiando, en parte por causa de las actividades humanas, con sus efectos, tanto deseados como no deseados, y en parte por causas naturales. Nada de esto justifica, ciertamente, que sea posible un estándar de vida o bien constante o bien siempre en aumento, en el largo plazo”*

(Humbert Lamb (1982); Climate, History, and the Modern World. Extraído de B. Fagan (2007); El Largo Verano: de la era glacial a nuestros días)

## ∞ CONTENTS / ÍNDICE ∞

Abstract/Resumen.....	19
Thesis Preview/Presentación de la Tesis.....	21
Introduction.....	31
Sporadic climate-induced changes in marine fauna.....	33
Brief climate description.....	39
Historical linkages between climate and fisheries.....	46
Aims and Outline of this Thesis.....	51
Material and Methods.....	57
Background.....	59
Data.....	62
Software.....	65
Chapter 1	
New record of <i>Ocythoe tuberculata</i> (Cephalopoda: Ocythoidea) in the North-east Atlantic related to sea warming.....	67
Chapter 2	
The role of climatic variability on the short-term fluctuations of octopus captures at the Canary Islands.....	75

Chapter 3

Climate and historic Bluefin tuna fluctuations in the Gibraltar Strait and Western Mediterranean.....97

Chapter 4

Evaluation of climate synergies affecting Pacific sardine and Northern anchovy historical fluctuations off California (Sta. Barbara and Soledad basins).....119

General Discussion.....145

Conclusions.....161

Future Research.....167

Spanish Summary/Resumen en Español.....171

    Introducción.....173

    Objetivos y Guión de la Tesis.....193

    Material y Métodos.....197

    Resultados.....205

    Discusión General.....215

    Conclusiones.....233

    Futuras Líneas de Investigación.....237

Reference/Referencias.....239

List of Abbreviations/Lista de Abreviaturas.....277

List of Abbreviations.....	279
Lista de Abreviaturas.....	281
Annexes/Anexos.....	283
Tables.....	285
Brief description of the climate indices.....	293
Breve descripción de los índices climáticos.....	297

# *Introduction*



## ❧ INTRODUCTION ❧

The interest of humans in marine populations is not something of the last centuries (Castro-Hernández, 2009). There are evidences that the Neanderthals (ca. 100 000 years ago) consumed fishes. Also cave paintings representing fishing activities with more than 25 000 years were found in caves in South Africa and Namibia. The first evidence of fishing activities from boats are from the Mesolithic (ca. 10 000 years ago) (Sahrhage and Lundbeck, 1992). This is known due to the discovered of cod, herring, conger eel... leftover in a site in Scotland. The oldest net dated was found in Peru; it has 8 800 years age (Castro-Hernández, 2009). Besides this, one might think that the overexploitation of the sea resources is something subsequent to the Industrial Revolution (1850s onward), Sahrhage and Lundbeck (1992) highlights that overfishing occurred due to an increase of the human population since the roman times (200-300 A. D.) and, associated with it, an increase in the fish demand. In any case, it is well known that this is a generalized problem after the mid XIX century (Pauly and MacLean, 2003). And this is not trivial, because human activities are not the only parameter affecting these populations, although nowadays it is the most important ones (Pauly, 2009). Marine ecosystems fluctuates naturally at a multitude of times scales, due to a combination of internal dynamics of populations, predator/prey and competitive dynamics and also because of the climate variability (Cushing, 1982; Laevastu, 1993; Lehodey et al., 2006; Barange et al., 2010). Climatic variations are more or less cyclical. It is known that they affect marine population's abundances and migrations, from the planktonic to fish communities (Caballero-Alfonso, 2009; Drinkwater et al., 2010).

### **Sporadic climate-induced changes in the marine fauna**

Environment conditions are determinant factors in the biodiversity and in the stability of habitats. It has been largely argued that global and

regional climate variability affects marine ecosystems in different time scales (Cushing, 1982; Ravier and Fromentin, 2004; Ganzedo et al., 2009; Caballero-Alfonso et al., 2010; Drinkwater et al., 2010). The atmosphere and the oceans are in a continuous dynamical interaction, through an exchange of energy. The ocean has a bigger capacity of storing heat than the atmosphere, which is distributed through the ocean currents and by exchanges with the atmosphere. Initially, this controls the Sea Surface Temperature (SST) and, consequently, the rest of the ocean regime shifts and nutrients distribution. This hydrodynamic variability affects the marine ecosystems (Anadón et al., 2005). Related to this, few studies warned of the influence of the increase of the carbon dioxide (CO<sub>2</sub>), mainly due to anthropogenic causes after the Industrial Revolution (Fabry et al., 2008; Drinkwater et al., 2010). This process is acidifying the oceans (which have always been slightly alkaline) (Caldeira y Wickett, 2003; Feeley y colaboradores, 2004). For some species, as the phytoplankton, this remains beneficial, but for others it seems to be highly detrimental. For example, to all organisms with structures made of calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>), because this compound reduces in acidified mediums (Kleypas et al., 1999; Riebesell et al., 2000). This means that shells and skeletons are going to be weaker with time.

On the other hand, body temperature of most of fish species is environmentally dependent (cold-blooded organisms or poikilotherm) (Jobling, 1994). The temperature plays a key role in the growth, metabolism and behaviour of those animals (Ali, 1980; Huntingford and Torricelli, 1993; Godin, 1997). This parameter varies widely in the oceans. It ranges from 0 °C in the poles up to 26 °C in the equator in means. Every species have a small tolerance-range of temperature, and they used to live near their limit (Harley et al., 2006). For this reason, different species are occupying different geographical areas (Wootton, 1998). The more sensitive ones are those which inhabit in tropical and subtropical latitudes. Meanwhile, boreal and polar ones support better the changes in their habitat (Poulard and Blanchard,



2005). For example, some tuna species (e. g.: *Thunnus thynnus*) inhabit waters ranging between 3 and 30 °C, although they look for the 24 °C or higher temperatures during the spawning phase (Ganzedo, 2005; Fromentin, 2006). It is expected that when the temperature change, this individuals are forced to move out of their distribution domain. Going further, in regions where temperate and polar water species coexists, it has been seen that with the increase of the temperature, temperate species tends to increase their abundance (or expand their distribution area) (Caballero-Alfonso, 2009). Contrary, the polar species remains stable or they diminish their relative abundance (Poulard and Blanchard, 2005). In this way, small and gradual temperature variations, produces advances and retreats of population's limits. But if drastic changes occur, mortality is expected to be the predominant consequence for sensitive species that are not going to be able to adapt themselves (Drinkwater et al., 2010).

Related to the previous statement, an increasing number of species found out of their usual distribution range are quoted in the literature (Caballero-Alfonso, 2009). Globally, in every ocean, various researchers have mentioned sights and captures of unknown or unusual species in a specific region. In other cases, a change in the behaviour of common populations has been reported. For example, in the Pacific Ocean, the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) is not being fished in the northwest of the United States as in former times. Instead, it is being caught in Canada. Even in Alaska the Pacific Ocean perk (*Sebastes alutus*), alaska pollock (*Theragra chalcogramma*) and the Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) have varied their abundance and a succession of them has been found in the last five decades. This has been related to a change in the south Californias water temperature (Hollowed et al., 2001). In the same way, in the Bering Sea and in the Aleutians, the abundance of Pacific Ocean perk (*Sebastes alutus*), Pacific herring (*Clupea pallasii pallasii*) and the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) are being substitute by flat fish species from

warmer waters (Hunt et al., 2002). The latest authors have also reported changes in the pelagic ecosystems, in the salmon and in benthic fishes and crabs populations. In a beginning, these changes were associated to an over pressure done on those species by predators as the pollack (*Pollachius pollachius*). However, recent studies have shown that they are caused by the climate. Concretely, in the Bering Sea, the temperature increase and the fall of the ice cover may be favouring a northward movement of species as the pollack, the Pacific cod (*Gadus macrocephalus*), rock sole (*Lepidopsetta bilineata*) and the Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) due to the high productivity found in the northern latitudes (Drinkwater et al., 2010).

In the Atlantic Ocean, warm water species are moving northward from their distribution area. This has been observed, mostly, in the southwest coast of the United Kingdom (Cornwall) and Ireland (Cork) (Poulard and Blanchard, 2005). In this sense, in British waters, the distribution area of the local marine species has been restricted in a 57-84% due to warming (Genner et al., 2004). With this tendency, it is expected that the cod (*Gadus morhua*) will disappear from the Celtic Sea and Irish waters for 2100 (Drinkwater, 2005). Also in this scenario, in the southern of the North Sea and in the George Bank waters, this species will decrease their abundance without disappearing. Contrary, in Greenland, Barents's and Labrador seas (as happened in the warm period of last-half XX century), the cod will increase their distribution range, even up to the Arctic platform due to the decrease of the ice cover. The advantage with cod is that it is one of the most worldwide studied species, due to its commercial interest (Fagan, 2000; Drinkwater et al., 2010). It has been estimated that the 30% of the North Sea cod has been lost due to a 0.25 °C sea water temperature increase (Clark et al., 2003). Their growth rate in the Labrador Sea has been affected due to a variation in the sea water temperature too (Brunel and Boucher, 2007). In addition, a shift in the marine animal composition and in their abundances, have been detected in the Portuguese coasts where unknown Mediterranean and Northwest Africa

species have been gathered (e.g.: Mediterranean blenny -*Parablennius incognitos*-, Lusitanian sole -*Microchirus boscanion*-, bastard grunt -*Pomadasy incisus*-, tordo -*Symphodus ocellatus*- and the wide-eyed flounder -*Bothus podas*-) (Cabral, 2002; Brander et al., 2003). The blotched picarel (*Spicara flexuosa* and *S. maena*) has been reported as a new especie in the southern Portuguese coast. Moreover, the gobies (*Gobius couchi* and *Pomatoschistus pictus*) have increased their distribution range (Arruda and Azevedo, 1987; Brander et al., 2003). On the other hand, species which have their southern limit in Portugal, the Mediterranean or the north Atlantic African coast have disappeared from those waters. Linking all these, it seems that the Portuguese coast domain is acting as a transition zone in the northward movement of the Northeast Atlantic Ocean species (Brander et al., 2003). It must also be said that off the Gulf of Biscay, the Atlantic horse mackerel (*Trachurus sp.*) population maintains constant, but other as the poor cod (*Trisopterus minutus*) were replaced by the blue whiting (*Micromesistius poutassou*) (Poulard and Blanchard, 2005); also the anglerfish (*Lophius piscatorius*) and the cuckoo ray (*Leucoraja naevus*) were replaced by the boarfish (*Capros aper*), by small demersal species and by Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) and the European sardine (*Sardina pilchardus*) (Poulard and Blanchard, 2005). In the Canary Islands, Brito et al. (2005) reported an increase of the 80% of tropical species in these waters from 1991 to 2005. It has been shown that in the Northeast Atlantic, from Portugal to Norway, the abundance of warm water species is increasing (Table 1 and Figure 1); at the same time that cool water ones are diminishing. Something similar can be seen in the northwest coast, from Florida to Connecticut (USA), where the abundance of the Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*) has changed due to the temperature rise (Hare and Able, 2007).

Table 1: Representative estimate of unusual records of fish species in the Northeast Atlantic Ocean for the last six decades gathered from literature.

Decades	Canary Archip.	Azores-Madeira Archip.	Iberian Penin.	British Waters	North Sea
1951-59				1	
1960-69			1	34	3
1970-79				4	
1980-89		3	5	12	
1990-99	1	10	4	33	
2000-07	8	2	4	12	1
Total	9	15	10	96	4

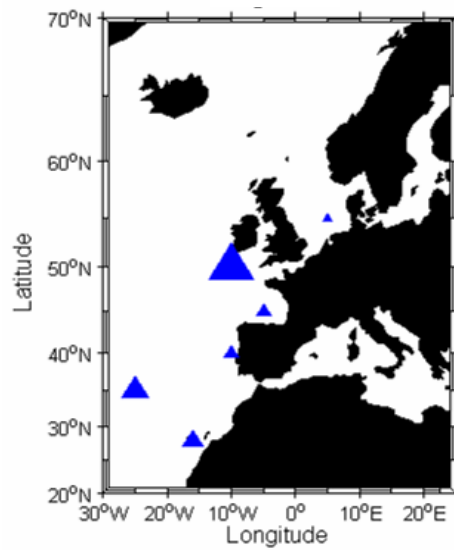


Figure 1: Representative estimate of unusual records of fish species in the Northeast Atlantic Ocean for the last six decades gathered from literature.

In the southeast Atlantic, an increase in temperature might stratify the water column and food will not be available due to a weakening of the Benguela upwelling (Clark et al., 1999). This is highly detrimental for the survival of clupeids, anchovies, sardines...species, which are highly influential by climate variability because their thermal range is very narrow. In the southwest Atlantic, more temperate species than usual were found in Brazil during 2000, as the hapuku wreckfish (*Poliprion oxygeneios*) (Barreiros et al., 2004).

This is just a picture of what is happening in the oceans, however, a global community effect remains unclear. To define with higher accuracy the role of climate, an exhaustive climate and biological study is required. Nevertheless, long-term series are needed for that. General Circulation Models (GCMs) are being built and updated continuously to evaluate physical and chemical interactions within the oceans, the atmosphere, the ice, the earth and the biosphere (Hlohowakyj, 1996; Soto, 2002) using time-series. This can give an idea of how the system might respond to the climate change, and to manage according to it. These GCMs predicted that the biggest changes due to climate are going to take place in the Arctic and Subarctic waters (Drinkwater, 2005).

### **Brief climate description**

When going through this issue, is important to differentiate among climate forcing (climate), climate variability and climate change. According to the American Meteorological Society (<http://amsglossary.allenpress.com/glossary/>), climate is the slowly varying aspects of the atmosphere-hydrosphere-land system and is characterized statistically in terms of long-term 30-years averages and variability of climate elements such as temperature, precipitation, winds... Climate variability is the temporal variation around that average state and is associated with time scales from month to millennia and beyond, this is more than that related to weather

events. The natural climate variability refers to solar radiation, volcanic eruptions or internal dynamics within the climate system variability. This variation is not related to human's activities. In this sense, climate change is any systematic change in the long-term statistics of climate elements from one state to another and where the new state is sustained for several decades or longer. Climate change is due to both, natural and anthropogenic causes. However, the United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC) has restricted the use of this term to the observed changes due, directly or indirectly, to humans and also as a synonym of Global Warming. It regards climate variability to those consequences of the natural variation of the system. Besides all this, the term regime shift has been used widely in the oceanographic literature related to climate changes and marine ecology, involving processes of very different scales (abrupt changes and decadal to quasi-decadal) (Drinkwater et al., 2010).

The climate on Earth has never been the same (Figure 2). Palaeoclimatic records showed that moderate and abrupt climate changes have been taken place (i.e.: ice ages and interglacial periods). It includes multicentennial changes from warm periods (e.g.: Medieval Warm Period) to colder ones (e.g.: Little Ice Age) (Drinkwater et al., 2010). Cores extracted from the Pacific basin reveal nine intense glacial periods (i.e.: gradual cooling) followed by a fast warming in the 750 last years of the last millennium (Fagan, 2007). The duration of the cold periods has been much longer than the warm ones. In addition, Bent Aaby (1973) quoted that humid and fresh climate cycles alternate with the warm and dry ones every 260 years approximately. The causes under this periodicity are still unknown, although some scientists point to the strong volcanic activities (Fagan, 2007). An example of this variability provoked that 20 000 years ago, the Northern of Europe was under a glacial of 3 Km. of thickness, but the orbit of the Earth change and summers became warmer until the ice melted completely (Fagan, 2007). Eighteen thousand years ago, the centre of France was a subarctic

desert without trees or valleys. Today forests and abundant water can be found (Fagan, 2007), and this is just an indication of how climate has changed. During those days, the sea level was 90 meters below the actual one and the Baltic Sea was nonexistent because of the ice cover. Going further, the temperature increased considerably 17 000 years ago, but 15 000 years ago (beginning of the Holocene), a warming period occurred drastically (Fagan, 2007), when the last cold period took place 21 000 years ago. The latest warming causes a northward migration of mammoths, bisons and arctic foxes among others; whereas in their place birches and forest of deciduous leaves could be found (Fagan, 2007). Eleven thousand years ago the climate was characterized by a severe drought that lasted for 1000 years, it was named the Recent Dryas, and something similar took place roughly 6200 years B. C., lasting for 400 years. This type of event stopped the Atlantic Circulation. For example, in the latest (i.e.: 6200 years B. C.) the Atlantic Circulation was renewed in the 5800 B.C., concomitantly returning the template climate for the next 2000 years.

In the 850 B.C. the solar activity diminished and the cosmic ray flux increased (Fagan, 2007), producing a higher production of carbon-14 isotope ( $^{14}\text{C}$ ) in the atmosphere, resulting in a cold period that affected a huge region of the Globe. This seems to be the underlying mechanism for the cold and humid conditions registered in that period for mid and high latitudes. In the North Atlantic, warming and cooling processes have taken place in a succession of roughly 1500 years. The Little Ice Age (1300-1860) was the latest coldest one (Figure 2). A similar reduced solar activity as in the 850 B.C. happened between 1645 and 1715 A.D., coinciding with the minimum temperature register during the Little Ice Age (i.e. the Maunder Minimum (Figure 2)). The relation during the last 1000 years between the global temperature and the  $^{14}\text{C}$  level measured in the tree-rings is almost perfect. This means that the temporal long-term changes in the solar irradiance can have important repercussions in the Earth climate (Fagan, 2007). Today the

solar activity is better known than in former times; it is accepted, for instance, that the sunspots fluctuate between maximums and minimums in cycles of 11 years. In the 1890s, Spörer and Maunder quoted an absence of sunspots at the end of the XVII century and beginning of the XVIII (Fagan, 2000), and this period without solar activity is the one known as the Maunder Minimum.

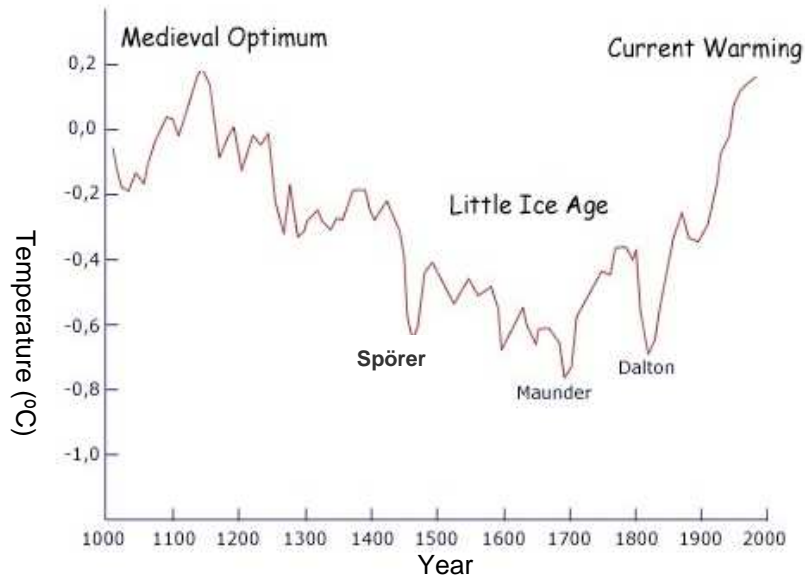


Figure 2: The evolution of the temperatures in the northern hemisphere (y-axis) over the last millennium (x-axis) according to a simulation based on subsoil temperatures (boreholes) (Source: González-Rouco, 2003. Extracted and modified from: Uriarte, 2010).

From 900 to 1300 A.D. the weather was warm and stable in summer and cold and stormy in the winters. This period of the History is known as the Climate Medieval Optimum (Fagan, 2007), where the droughts were more intense than in the previous occasions. The better register of this was found in the Santa Barbara Basin (south California) (Fagan, 2007). In a marine sediment core extracted there, it can be found that from the 450 to the 1300 A.D., the sea temperatures dropped abruptly up to 1.5 °C under the mean



temperature in that region for the entire Holocene (coinciding with severe droughts). However, in 500-800, 980-1250 and 1650-1750 the stronger droughts were registered. Also, from 950 to 1300 the upwelling in that coast was more intense than usual, and for this reason, the fish production was very high (Fagan, 2007). This was marked between 1150 and 1200 due to a reduction in the world volcanic activity and an intensification of the sunspots (Fagan, 2007). This created climate conditions similar to the ones that are present with La Niña events (see Annexes), with the consequent droughts in the East Tropical Pacific Ocean. After 1300, the temperature started to rise and after two centuries, the upwelling intensity decreased. This derived in a less biological production, for example in a diminished of the anchovy abundance (Soutar, 1967; Soutar and Isaacs 1969, 1974). Beside this, is noteworthy that radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) measures in tree-rings reveal a solar activity peak between 1100 and 1250 (middle of the Climate Medieval Optimum) (Fagan, 2000).

After mid 1300s, the climate was very unstable in Europe, with warmer summers and raining springs, alternating with cold periods and strong heat waves until the XVI century (Fagan, 2000). From 1315 to 1319 there were the most raining years between 1298 and 1353, coinciding with the 'Great Famine' (Fagan, 2000). Something similar happened between 1399 and 1403, but less intense than the former episode (Fagan, 2000). Since 1430, a succession of extremes winters took place, including frosts of more than seven years and strong storms, associated to a high pressure system located over the Scandinavian Peninsula. Between 1460 and 1550 the solar activity reached another minimum (Spörer Minimum. Figure 2). The end of the Little Ice Age (i.e.: last decade of the XVI century and beginning of the VXII) was characterized by extreme weather conditions (Fagan, 2000). Years of hot or unusual cold, as the frost in 1607, were also registered in the XVII century, as the four periods of extreme cold (1641-1643, 1666-1669, 1675 and 1698-1699) linked to the volcanic activity occurred in those years.

Although none of them was as intense as the one of the 1601 summer. This is due to the fact that the associated volcanic dust produced a global temperature decrease in all cases (Fagan, 2000). Independently of these, in the Pacific Ocean four drought cycles were detected in junipers and pines trunks. They were caused due to a northward displacement of the jet stream, the first of them started in 910 and finished in 1350 A.D.; but in these measures it was also seen that between XIV and X centuries the warmed four periods occurred. The most relevant one was from 1118 to 1167. The same phenomenon occurred in 1976-1977, resulting in a severe drought in the California domain (Fagan, 2000, 2008).

During the XVIII century, the unforeseeable climate variability was characterized by dry and cold winters and stormy summers; alternating with some soft and humid winters and warm summers (Fagan, 2000). Many researches suggest that this climate instability concluded with actual warming tendency, after 1860. In the 1870s, the weather was warm and from 1875 summers turned very humid. Despite this, in 1879 a cold wave settled on Europe until the end of the 1880s. Between 1890 and 1940, the North Atlantic Oscillation (NAO) index was high (in the 90s it has remained high for more years than usual) (Fagan, 2000). This entailed good weather due to low pressure systems located north Europe, contrary to what was observed at the end of the XVII century. The coldest winter in the XX century was in 1963, with a mean temperature of  $-2^{\circ}\text{C}$  (Fagan, 2000). This value is smaller than the registered in the XVII and XVIII centuries when the Thames River was frozen (Figure 3. Fagan, 2000, 2007).



Figure 3: Windsorians walk on frozen Thames. A view towards Windsor Bridge photographed on 24 January 1963 (<http://www.thameweb.co.uk/windsor/windsorhistory/freeze63.html>).

Fagan (2000) points out that one of the reasons why the actual climate variability could be a natural phenomenon is its relation with the Sun. There are various solar processes that may be having a key role as climate controlling factors (e.g.: sunspots, solar wind...). In addition, he points out that the solar irradiance is never constant. In the last 20 years, solar irradiance measurements revealed 11-year cycles that coincided with the sunspot cycles. Furthermore, indirect measures from tree-rings and ice-cores corroborate the existence of those cycles and confirm that long thermal fluctuations associated to the Sun have taken place in the past centuries. However, since 1950, the solar activity has been stable, and this means that changes in the solar activity roughly explain 50% of the warming observed in the 20th century (Fagan, 2000). In this context, the shift from a warm period from the 1930s to the 1960s to the colder 1980-1990s has been called the Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO. See Annexes), and it is an actual example of long-term climate variability. Other examples are the decadal fluctuations as the North Atlantic Oscillation (NAO. See Annexes), the El Niño/Southern

Oscillation (ENSO. See Annexes) or the Pacific Decadal Oscillation (PDO. See Annexes) (Kerr, 2000; Drinkwater et al., 2010).

### **Historical linkages between climate and fisheries**

Since 1870s, Spencer Fullerton Baird recognized the importance of the environment forces in the observed fish stocks fluctuations (Lehodey et al., 2006; Drinkwater et al., 2010). In this sense, Cushing and Dickson (1976) argued that there are two types of possible responses to the long-term climate influence: (i) records of periods of presence/absence or (ii) periods of high/low catches; in both cases often in scale of decades due to changes in the recruitment in the incoming year class to the stock. Examples of this is the 1904 year class of Atlantoscandian herring and its successors for six decades; or the gadoid outburst in the North Sea in 1962 which still persist beyond the mechanism that caused it: the temperature decrease (Cushing, 1982). Short-term changes (i.e.: from year to year) in fisheries have also been detected, e.g. for the cod, the herring or the sockeye salmon (Cushing, 1982). What happens is that stocks with many age groups reduce the variability in the yearly recruitment: the population fecundity with which each new year class starts represents the average of many year classes (Cushing, 1982). Sharpest responses of species to climatic variabilities are difficult to detect; but unusual catches as the ones reported in the beginning of this text are some evidences of this facts. However, these last seems no relevant because catch data are usually reported by months diminishing the importance of these punctual catches (Cushing, 1982). In the 1990s the large-scale climate variability started to be considered as a physical forcing affecting marine ecology, mostly related to atmospheric patterns and their influence on sea temperature (Forchhammer and Post, 2004; Solari, 2008; Solari et al., 2010). However, the way that climate influences individual organisms, populations and communities of the marine ecosystems still unclear. This is due to the big amount of forcing and pathways that can establish connections between climate and ecosystems. A population may react directly or with delay to an

external force. Forcing effects are fast in low trophic levels and short life span species, but they are longer at higher trophic levels and larger life span ones (Drinkwater et al., 2010; Ottersen et al., 2010). It is evident that all marine ecosystems are not equally sensitive to the same climate change (Beaugrand et al., 2008). One example is the replacement of two copepod species, *Calanus finmarchicus* by *C. helgolandicus*, in the North Sea due to changes in sea surface temperature (SST) and in the phytoplankton production associated to the NAO variability (Fromentin and Planque, 1996).

In the same way, the cod (*Gadus morhua*) lives in a wide geographical range in the Atlantic Ocean (Cushing, 1982; Fagan, 2000; Drinkwater et al., 2010). It can be found from the Barents Sea up to Biscay and around Iceland and Greenland. Also it lives in North America coasts. However, it is very sensitive to temperature changes, mostly to cold waters. It has its optimum development between 2 and 13 °C; and ranging from 4 to 7 °C in the reproductive phase. For all these features, the water mass movement and the sea temperature variability has largely affected cod populations (Fagan, 2000). Very cold conditions, as the ones during the Little Ice Age or in the XIII century, have a detrimental effect on this species (Cushing, 1982). Nevertheless, between 1845 and 1851, the temperature in the northern latitudes increased, favouring the establishment of the cod in Greenland waters (Drinkwater, 2005; Rose, 2007). The AMO (multidecadal scale) warmed the water during 1920s and 1930s, this phenomena extended the Atlantic cod distribution approximately 1200 Km northward along the West Greenland, Iceland, Barents Sea and Spitzbergen coasts. Even more spawning sites were augmented to Norway. At a decadal scale, the NAO also influenced the cod positively, favouring the recruitment in the Barents Sea through a temperature change and the food availability (*Calanus finmarchicus*) (Fagan, 2000; Ottersen and Stenseth, 2001; Drinkwater et al., 2010). The cod shows a non-linear response to the temperature variability. They are related through a dome-shape relationship. This response implies a

regime shift were climate events trigger major changes in the ecology system (Björnsson et al., 2001). On the other hand, the Pacific (or Chinook) salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) spawns in fresh water, and juveniles move to marine realm after three years, where they stay until they get sexual maturity. Then they go back to their natal river to spawn and die. This is linked to the PDO, when the sea surface temperature is relative warm (Drinkwater et al., 2010).

The European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Santa Barbara basin (off California) is very abundant due to the upwelling system (Fagan, 2008). But during El Niño event (see Annexes) the temperatures in the surface increased due to a diminished of the ascending water and this affected the marine productivity and consequently, the European anchovy abundance (Fagan, 2008). The marine productivity has cyclically increased during the climatic cold phases, and decreased during the warm ones in this region.

These are some examples of how climate might be controlling different marine populations worldwide. With this perspective, the recruitment to the gear is a good way of measuring how climate affected a species of long-life cycles. What is being caught is the result of what the climate of a certain period did to the fishery during the larvae and juvenile stages. Cushing (1982) highlighted also the fact that low fecundity species (e.g.: the herring) were more vulnerable to recruitment failures than high-fecundity ones (e.g.: the cod). If the overfishing effect on the recruitment is ignored, the gadoid stocks recruitment appears to vary steadily; meanwhile the herring and salmon stocks rise and decline with time with a variable trend (Cushing, 1982). The latest tend to be more vulnerable to recruitment overfishing. The cod-like seems to be able to resist environmental changes in a higher degree than the herring-like species (Cushing, 1982).

The herring (*Clupea harengus*), for instance, is a good example of how the appearance and disappearance of a species can affect men's livelihood in the Middle Ages, when an alternation between Norwegian and Sweden fisheries was observed due to the freezing of the western Baltic Sea from 1200 to the XIV century and between the XIII and XV (Cushing, 1982). In 1588 and in 1680-1730 it also moved southward from Norway in a searching of waters with 3-13 °C (Fagan, 2008). Also in this period the fisheries in the Faeroe Islands decreased due to the southward movement of the North Pole water (Fagan, 2000), what dropped the water temperature in 5 °C less than what is registered nowadays. This phenomenon also entails storms and strong winds in the British Islands region, although it is not clear how sensitive is this species to temperature changes. However, it has been seen that it fluctuates during the centuries besides the fishing effort influence. They were very abundant during the Warm Medieval Period (Fagan, 2000; Rose, 2007) being a big fishing industry in the North Sea during the warm centuries too. Probably, due to the fish demand, and also to the temperature decrease, the herring population collapsed since the XIV century (Fagan, 2008).

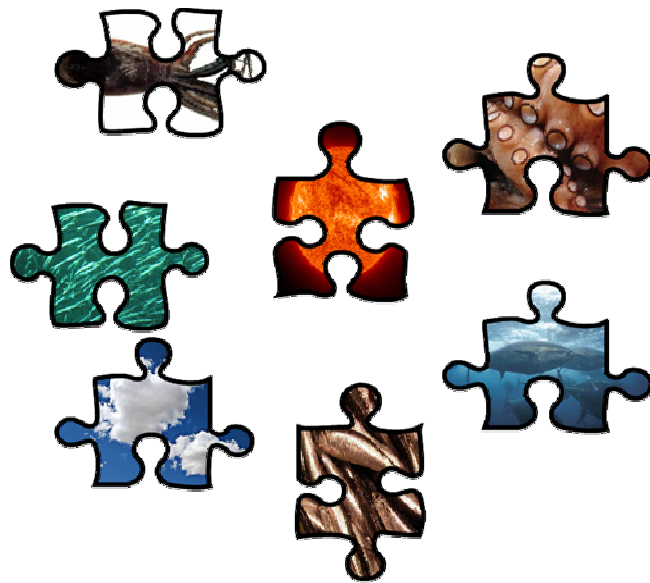
From the previous statements, it can be concluded that the strength of the year class varies between species, but also that some stocks are more vulnerable to climate changes than others. For all this, variability may be considered by regions, although sometimes the influence can be seen in stocks across the ocean (Cushing, 1982).

It is evident that, within the possible climate parameters, most of the attention has been paid to the temperature. Perhaps because it is the most dominant climatic parameter influencing the marine ecosystems. It controls the metabolism, migrations, spawning, etc. of the population. However this does not exempt the influence of other parameters, neither diminishes their importance in the ecosystems responses. The water column stratification and the mixed-layer depth (mainly through primary production), the sea ice (mainly through spring blooms), water mass turbulence or its advection

(through the larvae dispersion) are also controlling the evolution of the marine populations (Drinkwater et al., 2010). The purpose of this Thesis is to increase the comprehension on how climatic factors affect marine populations, rather than to understand the climate changes in the past, the present or the future.



# *Aims and Outline*



## ∞ AIMS AND OUTLINE OF THIS THESIS ∞

Trying to go further on the comprehension on how does the natural climate variability affect the marine animal populations, the aim of the present Thesis is to shed light on how climate parameters affect different marine organisms.

To achieve this objective, four types of time-scale evaluations were carried out. Different time-series analyses can be conducted to see the possible relation between species and environment (see Material and Methods section for more details). In the present work, few of them were selected as appropriate mainly due to data availability (adequate long term data series of abundance are not frequent):

✧ **Days (Chapter 1):** Focused on a “direct” time-scale phenomenon. In this chapter a punctual new record of an octopus (*Ocythoe tuberculata*) species registered off Cantabria (North-west of Spain. 2006) is evaluated. This is northward of its usual distribution domain, which has been reported to be the Mediterranean Sea, and the Azores and Canary archipelagos. Can this be linked to a climate process? To see the possible influence of climate parameters in this capture, direct qualitative observations were gathered.

✧ **Decades (Chapter 2):** The common octopus (*Octopus vulgaris*) captures and fishing effort series gathered south-west Gran Canaria Island (Canary Islands. 1989-2007) by a fishmonger. Can this series be a good indicator for small climate variability? Studies of the effect of environmental variability on cephalopods, particularly on octopus are scarce and contradictory, but the temperature is always highlighted. In addition, it varies its behaviour between localities due to regional conditions. What is the case for the Canary population? After exploratory analyses of the

data, a Pearson Correlation test and Autoregressive processes (AR(1)) were done to evaluate the relationship between octopus and some climate variables in the Canary domain. Finally Linear Models (lm) were carried out to elucidate possible linear relations (but not necessarily straight ones). Results were verified through Monte Carlo tests.

✧ Decades to Centuries (**Chapter 3**): Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) is a highly migratory temperate waters species. It is known that the temperature controls all his life-stages: larval survival, metabolism, migrations, as well as the reproductive behaviour and the food availability. Is the temperature the only parameter controlling the observed abundance fluctuations since 1525? An initial exploratory analysis was carried out to elucidate the statistical procedures that should be followed to achieve the aims of the study. Afterward, the entire climate series were related to the Bluefin tuna (BFT) capture series through Linear Models (lm). The significant results of those models were verified through a bootstrap analysis. Also, the Akaike Information Criterion (AIC) was considered, as a measure of the quality of the fit of the models.

✧ Decades to Millennia (**Chapter 4**): Captures data series are usually not long enough to give information about large-scale variability due to factors different from the exploitation of the stocks. California region is of particular interest in this theme because of the paleo-ecological investigations carried out there (283-1970). Anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops caeruleus*) biomasses from the scale-deposition rate have been derived. Are their replacement fluctuations a response to the species competition? What is the possible effect that environment (climate and biological processes) can have on two marine commercially exploited fisheries? One of the advantages of these series, beside their length, is that they are free from missing values. An initial exploratory analysis was carried out for each data series. Wavelet analysis

does not assume stationarity of the series, which in this case is an optimal characteristic. This method permits the analysis of the relationship between two signals, and it is especially appropriate for following the gradual change in forcing by exogenous variables. Wavelet coherence (wco) results were tested through a Stationary Bootstrap. Finally a Multivariate moving-window regression analysis was done to consider the simultaneous influence of more than one climate variable.

# *Material and Methods*



## ❧ MATERIAL AND METHODS ❧

### Background

The studies of the population's fluctuations often consist of a monitoring of their changes (measured through the biomass, the abundance, number of individuals...) over a period of time. The *sampling interval* is the fixed interval or the time over in which a variable is measured sequentially.

Time series are usually characterised by *trend* and *seasonal variations* that can be modelled by mathematical time-function. The trend is a systematic change in the series that seems no periodic; the simplest case is the linear increase or decrease. Contrary, the seasonal variation is a repeated pattern within the years. It is also important to take into account that observations close together in the series tend to be correlated. The fitted model to the data set is the basis for the statistical tests. These three factors provide the characteristics of the time series, which are important to take management decisions (Cowpertwait and Metcalfe, 2009).

Most of the statistical methods used to study these types of series are grouped in the commonly called *time-series analyses*. These are valuable tools for investigating the long-term fluctuations of marine animal populations and their relationships with the environment, which is the objective of this Thesis.

The reason of time-series analyses is to reveal properties of an underlying process from a given set of observations. To deal with the uncertainty in the series, a meaningful estimator must be defined. This estimator is a function of the observations, and in the best case, it would yield the desired property of the time series (Maraun and Kurths, 2004; Hsieh et al., 2009).

There are different tools that can be used for time series analyses: (i) the spectral analysis (that starting with the periodogram decompose the time-series into harmonic components based on Fourier analysis); (ii) linear models (lm); (iii) generalized linear models (glm); (iv) generalized additive models (gam); (v) autoregressive models (arima); (vi) state-space models; (vii) the non-parametric stationary bootstrap; (viii) wavelet methods (particularly for non stationary series); among others. The particular methodology used in each study within this Thesis is described in detailed on the respective chapter.

Most of these statistical analyses assume stationary behaviour of the series (i-vi), but this fact is usually not true in ecology. In this sense, there are an increasing number of scientific papers that highlight the non-stationary features of population's dynamics; i.e. they can switch between different dynamics in multidecadal scales due to small environmental changes (Cazelles et al., 2008). To deal with this issue, the Wavelet Analysis (viii. Chapter 4) has revealed as a good approach to analyze that localized variations of power within time-series, decomposing them into time-frequency space to determine both, the dominant modes of variability and how those modes vary in time (Torrence and Compo, 1998). This is a tool recently developed for ecological studies, although it has been widely used in economy and geophysics. It is a method, as well as the state-space or the nonparametric stationary bootstrap, superior to ARIMA or spectral analysis, which may produce spurious relationships due to the assumption of stationarity in the time series (Hsieh et al., 2009). It has to be highlighted in this point, that a requirement of the wavelet analysis is the need of non-missing values within the data series. For this reason, this technique could be only applied to chapter 4 data, where the records are complete. Going further, recently an adaptive "second-generation" named "*lifting scheme*" has been developed; it is discrete wavelets which adapt their shape near sampling gaps and boundaries. This is an important feature when working with ecological

series, which are often short, irregularly sampled, and may contain missing values (Sweldens, 1998; Cazelles et al., 2008).

The idea under the Linear Model (Im. Chapters 2, 3 and 4) is to look for a simple relationship between pairs of variables (not necessarily a straight-line regression). A change in the predictor variable (e.g.: climate variables; the  $x_i$ ) is assumed to produce an increase or decrease in the response variable (e.g.: captures series; the  $y_i$ ). This can be summarized by:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$$

where  $\beta$  are the coefficients linked to the variations of  $x_i$  and  $\varepsilon_i$  is the error term (Verzani, 2005).

The Stationary Bootstrap (Chapters 3 and 4) allowed having robust statistical measures beside the possible non-stationarity of the series through a re-sampling with replacement method, where persistence is preserved (Politis and Romano, 1994; Mudelsee, 2003).

A common feature of all these statistical techniques (including simple regressions, wavelet and the stationary bootstrap) is that they use just a pair of variables in each comparison test. However it is known that in nature, none variable acts solely on a population. To try to improve this fact, a Multivariate moving-window regression (Casals et al., 2002), which is included in the linear models, can be applied (Chapter 4). This method allows seeing in this case which variables are potentially affecting, in different periods of the time series, to the sardines and anchovies abundance. Also this gives an idea concerning if significant correlations are found at several lags among different groups of variables.



## Data

The series within the present Thesis were compiled from different sources. Their length and intrinsic features are also specific of each data base. For this reason, each of them has been treated in a different way (see each chapter for more detail). However, the objective was always the same and this was bore in mind during the whole study.

### 1. Biological Data

The *Ocythoe tuberulata* data (Chapter 1) were obtained from the fishermen of two Spanish fishing boats, the “Leporre Anaiak” and the “Oskarbi”. This is not a proper time-series, since they are only two punctual captures northwest of Spain, but they remain good enough to look for an environment effect (2 days; very small-time scale phenomena). There is not much biological information regarding this species.

The *Octopus vulgaris* data series (Chapter 2) was gathered from the fishmonger at the Port of Mogán (south-west Gran Canaria, Canary Islands). The data series (daily catch and effort) started in 1989 and finished in 2007 (18 years; small-time scale phenomena). These series are updated monthly. The common octopus is an important target species in the small-scales trap fishery that take place in the Canary Archipelago.

The *Thunnus thynnus* (Chapter 3) is a species that has been important since former times in the Mediterranean Sea and in the North Atlantic (Rodríguez-Roda, 1964a, 1983; López-Capont, 1997). This is why a lot of data bases can be found for the last centuries. However, it has to be taken into account that not all of them measure the same parameter (number of tuna, tons per catch, number of barrels ...). For the present study, information of 105 almadraba’s (this is the name of the trap used) in number of tuna was gathered from different sources (see Table 1 in Annexes). The

number of years with data was variable between almadraba's. But, overall, data from 1525 to 1995 were obtained. However, the studies focused on the possible effect of climate variability on Bluefin tuna (*T. thynnus*); for this reason, only the time-series with more than 100 years data (11 almadraba's; large-time scale phenomena) were finally taken into account (Table 2 in the Annexes).

Finally, series of Northern anchovy (*Engraulis mordax*) and of Pacific sardine (*Sardinops caeruleus*) reconstructed from 283 to 1970 (very large-time scale phenomena) off California by Soutar (1967) and Soutar and Isaacs (1969, 1974), and obtained from Baumgartner et al. (1992), were used in the study (Chapter 4). Both, anchovy and sardine are important economic and ecological species. It is known that they fluctuate inversely in time, although the causes under it remain unclear.

## 2. Climatological Data

### *Temperature data series*

Mean Sea Surface Temperature (SST) Satellite images from June and July 2006 were obtained from the MODIS sensor of the AQUA-satellite (MODISA Level-3 Standard Mapped Image). Also Anomalous SST images were obtained from the night tracks from the AVHRR sensor in the NOAA satellite for the same period as the previous. Both images were used in the *Ocythoe tuberculata* study (Chapter 1) when looking for the environmental relationship between the SST and this species.

Meanwhile, in chapter 2, the series of Reynolds et al. (2002) for the SST in the North Atlantic (December 1982 - January 2007) and the Kaplan et al. (1998) local SST (28.5°N/16.5°W) were used.

In chapters 3 the proxy reconstructed annual air temperature at sea surface level (SLT) by Mann et al. (2009) was gathered from 1525 to 1936 but considering only the 20 °-60 °N/60 °W-20 °E region.

#### *Global indices series*

From all the North Atlantic Oscillation (NAO) data available in the literature and on-line sites, the series from the NOAA (1950-2000) were used in chapter 2. This data set was used because it comprise the period of time wanted and because it is a tested and consistent series.

El Niño/Southern Oscillation (ENSO hereafter) from 1650 up to 1970 reconstructed by McGregor et al. (2010) and the Pacific Decadal Oscillation (PDO), from 1470 until 1970 (Shen et al., 2006), were the two global indices used in chapter 4 when looking after the climate relationship with captures off California.

#### *Solar parameters series*

There are many parameters that have been established as proper ones to estimate the influence of the Sun on the earth ecosystems (Galactic cosmic rays, <sup>18</sup>O isotope, etc.). In chapter 3 the eleven years Solar Irradiance cycles Background (SIB), from 1610 to 1936 by Lean (2000) was used. Another factor that can be estimated through reconstructions is the Beryllium-10, from 1000 to 1970 (Crowley, 2000), it was considered when conducting analyses in chapter 4.

#### *Other climatic patterns*

River runoff can directly affect marine ecosystems, through the nutrients availability, the sediment discharge or due to changes in the coastal lines. But also it can be an indicative of a bigger climate structure. For instance, the volume of flow can be considered as an indirect proxy for the

global Intertropical Convergence Zone (ITCZ. See Annexes) movements (Chiang et al., 2000), due to the role that it has on the displacements of the Monsoons, responsible in turn of the rainy season. In chapter 4, the Sacramento River flow was considered because it is one of the most important rivers discharging in the California coast. It reflects the colder and rainier periods with an increase in the discharges. Due to this it can act as an atmospheric circulation pattern index over the North Pacific Ocean (it is an estimation of the ITCZ). This series started in 901 and ended in 1997 (Meko, 2001).

## Software

Within this Thesis, for all the statistical analyses, the R software (a language for statistical computing and graphics) was used (<http://www.r-project.org/>). It is available as Free Software (Free Software Foundation's GNU General Public License). It provides a wide variety of statistical (e.g.: linear and nonlinear modelling, classical statistical tests, time-series analysis, classification, clustering...), and graphical techniques. One of R's strengths is the ease with which well-designed publication-quality plots can be produced, including mathematical symbols and formulae where needed.

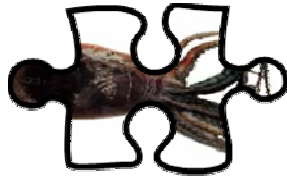
R has common features with functional and object oriented programming languages. Herein, functions are treated like objects that can be manipulated or used recursively (Cowpertwait and Metcalfe, 2009).

Matlab software (<http://www.mathworks.com/products/matlab/>) was used when plotting maps (chapters 2 and 3). It is a high-level technical computing language and interactive environment for algorithm development, data visualization, data analysis, and numeric computation. It includes the graphics features (algorithms) that are required to visualize scientific data.

In chapter 4, the Ocean Data View (ODV) software was used when plotting the map (Schlitzer, 2009. <http://odv.awi.de>).

# Chapter 1

## *New record of Ocythoe tuberculata (Cephalopoda: Ocythoidea) in the North-east Atlantic related to sea warming*



*A. M. Caballero-Alfonso, U. Ganzedo, G. Díez-Díez, J. J. Castro-Hernández*

*Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom  
Biodiversity Records 2: Published on-line (2008)*

## Abstract

The capture of two females of *Ocythoe tuberculata* during the summer of 2006, in the North-east Atlantic is reported. This pelagic cephalopod species are rare beyond subtropical waters and were caught at the sea surface by two live bait boats. The appearance of this species in the area is related with an anomalous sea warming.

## Introduction

During the summer of 2006, two live specimens of football octopus (*Ocythoe tuberculata*, Rafinesque, 1814) were captured at the sea surface by live bait boats off the north-west Iberian Peninsula, at the northernmost limit of the species distribution in the North Atlantic according to Nesis (1985). The first individual was caught on the 27 June at 41°/42°N 13°/14°W (west of Portugal), and the second on the 18 July at 44°/45°N 14.5°/15.5°W (north-west of Spain).

This species is known to be cosmopolitan in tropical and temperate seas (Sweeney et al., 1992; Vechione, 2002), especially in the northern hemisphere (Roper and Sweeney, 1975). In the North-east Atlantic, it has been reported off the Azores and Canary archipelagos (Cardoso, 1991) and in the western Mediterranean (Naef, 1923; Petrus and Pablo, 1993; Ezzeddine-Najai and El Abed, 2001). However, in the southern hemisphere, this species seems to be less common. In this way, a single catch has been reported off South Africa, associated with a storm in this area (Roper and Sweeney, 1975), and some others specimens were obtained in New Zealand and Australian waters (O'Shea, 1997; Lansdell and Young, 2007). The majority of the specimens, however, have been found in the stomach of its predators (swordfish, yellowfin tuna and dolphins), probably associated to their seasonal migrations.

Little is known about the biology and behaviour of *Ocythoe tuberculata*, except that it has pelagic habits and is found near the surface waters at night (Vechione, 2002). There is a strong sexual dimorphism in this species, where males are usually smaller than 3 cm in mantle length, and females are significantly larger with mantle lengths that could reach 35 cm (Roper and Sweeney, 1975; Cardoso and Paredes, 1998). Curiously, females of this species are the only known cephalopods with a swimbladder, a feature that makes them able to control their buoyancy (Packard and Wurtz, 1994), and are the only known cephalopods that give birth to live young that hatch internally (Naef, 1923).

## **Results**

### **Morphological features**

The measurement of both specimens was taken according to Pickford and McConnaughey (1949), Thomas (1977), Roper and Voss (1983) and Clarke (1986). In both females, the pairs of tentacles II and III were shorter than the pairs I and IV. The mantle was muscular and strong. The ventral side was wrinkled, totally covered with hard pyramidal protuberances, but the dorsal side was smooth (Figure 1a and b, respectively). The head was more spherical than in other octopus species, and it showed two ventral pores. In Table 1 the weights and body lengths of both octopus individuals are shown.



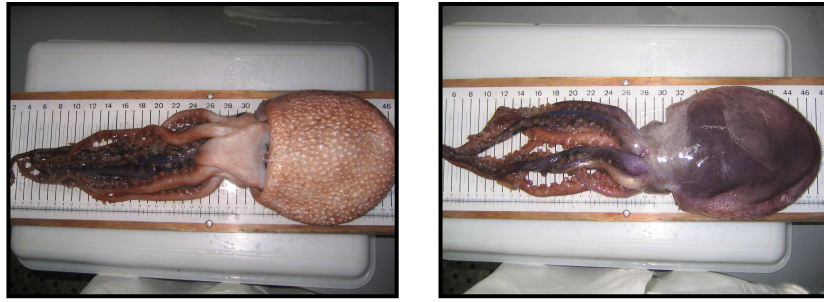


Figure 1: Female of *Ocythoe tuberculata* captured in the Northeast Atlantic in June 2006: (A) ventral view, (B) dorsal view.

Table 1: Geographical and morphological data of the two females *Ocythoe tuberculata* caught in the North-east Atlantic.

	<b>Female 1</b>	<b>Female 2</b>
Date of capture	27 June 2006	18 July 2006
Location	41-42°N/13-14°W	44-45°N/14.5-15.5°W
Weight (g)	708.18	1929.0
Total Length (cm)	58.8	74.5
Mantle length (cm)	18.8	24.5
Head length (cm)	4.0	6.5
Foot length (cm)	39.0	52.4
Mantle perimeter (cm)	28.2	45.8
Mantle wide (cm)	15.4	22.9

## Environmental features

Although this species has been reported in the Gulf of Biscay in 1936, when Bouxin and Legendre found one specimen in the stomach content of an albacore (*Thunnus alalunga*), the presence of live specimens northern of Azores (41°-45°N) has not been observed in the scientific literature. It has been normally reported in more temperate waters and probably its capture in this higher latitude area was associated with a seasonal warming process (Figure 2). Furthermore, in June-July of 2006, the sea surface temperature in the west of Portugal and north-west of Spain was 1° C warmer than the mean temperature in both months in this area (Figure 3). This warming process was also associated with an anomalous peak of jellyfish abundances in June 2006 in the coastal areas of the north-west of Spain (La Voz de Galicia, 7/06/2006).

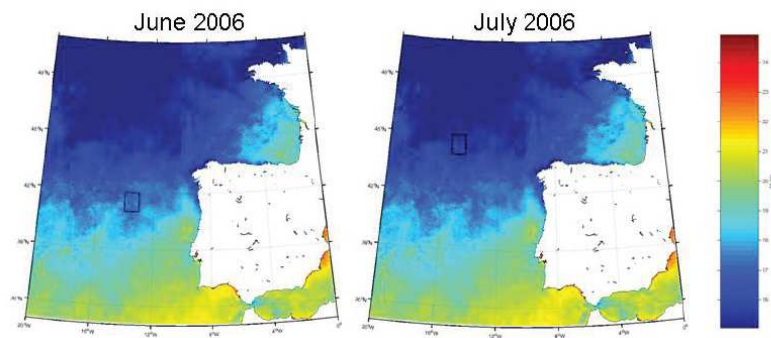


Figure 2: Mean sea surface temperature (SST) for June (left) and July (right) 2006 (night tracks) from the MODIS sensor of the AQUA satellite (MODISA Level-3 Standard Mapped Image), which has a space resolution of 4 km. The squares represent the approximate location of football octopus captures.

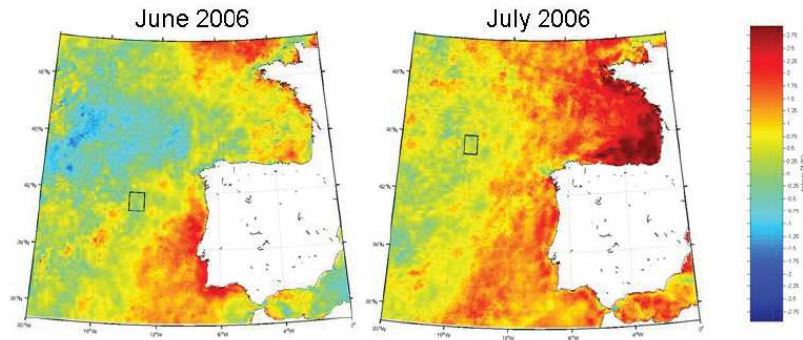


Figure 3: SST anomaly result of the subtraction, in the left image, of the mean June (left) and July (right) SST from 1985 to 2001, obtained in the night tracks from AVHRR sensor in the NOAA satellite (Casey, 2004) in order to take out the climatological component for the temperature. The squares represent the approximate location of football octopus captures.

## Discussion

The anomalous warm summer of 2006 could favour the presence of *Ocythoe tuberculata* in the oceanic area off the west of Portugal and off the north-west of Spain, and probable associated with the high abundance of jellyfish. Males are sometimes found inhabiting the tests of salps as are young females (Naef, 1923; Okutani and Osuga, 1986), and both phenomena could be related.

The progressive south-north warming process is a normal annual environmental event which occurs at the end of the spring in the North-east Atlantic. But, this is the first time that the presence of *Ocythoe tuberculata* has been reported associated to this event, as it has been observed in other oceanic species like *Ranzania laevis* off the Canary Islands (Castro and Ramos, 2002). In this way, the capture of football octopus may support the idea that populations can displace temporarily to higher latitudes when anomalous water warming occurs.

## **Acknowledgements**

Our thanks to the crews of the fishing boats “Leporre Anaiak” and “Oskarbi”, for making possible these new records.

## *Chapter 2*

### *The role of climatic variability on the short-term fluctuations of octopus captures at the Canary Islands*



*A. M. Caballero-Alfonso, U. Ganzedo, A. Trujillo-Santana, J. Polanco, A. Santana del Pino, G. Ibarra-Berastegui, J. J. Castro-Hernández*

*Fisheries Research, 102: 258-265 (2010)*

## Abstract

The effect of temperature on the common octopus life cycle has been well studied. However, how other climatic patterns affect them is poorly understood. The present work emphasises the importance of the temperature on common octopus catches by the small-scale trap fishery off the Canary Islands, and also highlights the effect of the North Atlantic Oscillation (NAO) pattern. As well as an inverse and significant correlation between octopus abundance (measured as CPUE) and Sea Surface Temperature (SST), a direct relationship between abundance and NAO, off the Canary Archipelago, is reported. Using a linear model (lm) with a stepwise procedure, SST is found to be the most important and significant variable in autumn, accounting for 34.21%. Meanwhile, the NAO became more important in spring with 28.64% and a 31.13% of the explained variance in autumn.

**Keywords-** *Octopus vulgaris*, Canary Islands, climatic variability, North Atlantic Oscillation (NAO).

## Introduction

Due to the short life cycle and fast growth of many cephalopod species, the standing stock (or biomass) of a given area may not necessarily be a good indicator of its exploitation status. The short overlap in successive cohorts creates a lack of “buffering” for natural fluctuations in abundance that is driven by oceanographic or climatic factors. For these reasons, in these species it is more feasible to differentiate the climatic effect from the influence of fishing, because their response to environmental fluctuations should be faster (Hernández-García et al., 2002; Pierce et al., 2008).

Common octopus (*Octopus vulgaris*) is one of the most important target species for the industrial fleets which operate in the Northwest Africa

upwelling system (Balguerías et al., 2000; Faure et al., 2000). It is also the case for the small-scale trap fishery off the Canary Islands, since it represents 2–32% of the total catch landed by the local fleet (Hernández-García et al., 1998, 2002; authors data unpublished).

This cephalopod fluctuates drastically on large spatial and temporal scales, due to changes in biological and physical variables that have been proposed as determining factors in its survival (Faure et al., 2000). Solari (2008) pointed out that the capture oscillations during the last 50 years of *O. vulgaris* in the Northwest African upwelling system are intimately connected to the North Atlantic Oscillation (NAO) index variation. However, although it may be one of the climate variables which could cause fluctuations in cephalopod abundance (Sims et al., 2001), its effect is complex even if it shows a positive and linear relationship with captures (Hsieh and Ohman, 2006). Locally changes due to atmospheric forcing can be rapid, but to see them on a large-scale, several years are needed (Bjerknes, 1964; Visbeck et al., 2003).

Capture oscillation could be a consequence of a combination of recent past climate variability and the effect of high fishing pressure on paralarvae and yearly recruitment. Moreover, it is necessary to bear in mind that this species has a very short life cycle, around 1 year, and the duration of its embryonic development and the planktonic stage of its paralarvae are highly temperature dependent (Mangold, 1983; Hernández-López et al., 2001). Also the seasonal temperature oscillations greatly affect its benthic settlement (Katsanevakis and Verriopoulos, 2006b). Therefore, delay between recruitment failure and captures should be short.

Off the Canary Archipelago, as in the neighbouring African grounds, copulation and spawning of octopus take place throughout the whole year (Nigmatullin and Ostapenko, 1977; Hatanaka, 1979; Hernández-García et al., 2002). However, two periods of maximum reproductive activity can be

identified for this specie; one from January to July with the peak in April, and the second one from October to November, with slight local variations (Guerra, 1992; Faure et al., 2000; Hernández-García et al., 2002; Katsanevakis and Verriopoulos, 2006a). In the northwest of Spain, the octopus reproductive cycle seems to be linked to the upwelling seasonality (Otero et al., 2008), while off Mauritania the relationship between recruitment and upwelling variability is seasonally dependent but not always related to the upwelling state; this is probably a reason for changes in the depth of the spawning grounds in spring and autumn (Faure et al., 2000). In accordance with this, Hernández-García et al. (2002) also pointed out that the intensity of the two annual maximum catches of octopus off the Canaries, related to the reproductive concentrations of individuals, are late winter-early spring sea water temperature dependent. In any case, this indicates the presence of, at least, two annual cohorts; generating well separated spawning-catching peaks. Of course, the relative importance of each seasonal peak is dependent on environmental conditions; although Katsanevakis and Verriopoulos (2006a) point out that the second settlement is much more environmentally dependent than the first one.

Studies that evaluate the effects of environmental variability on the cephalopods, and particularly octopus, are scarce and sometimes contradictory. However, the influence of temperature on octopus abundance is always highlighted due to its importance in the first stages of its development (Mangold, 1983; Villanueva, 1995). In line with this, Sobrino et al. (2002) found that the maximum octopus abundance coincided with the minimum Sea Surface Temperature (SST) registered at the studied domain (Gulf of Cádiz). In contrast, Balguerías et al. (2002) and Moreno et al. (2002) reported for the Saharan Bank and the Portuguese coast, respectively, that maximal captures coincided with the highest SST in those domains.



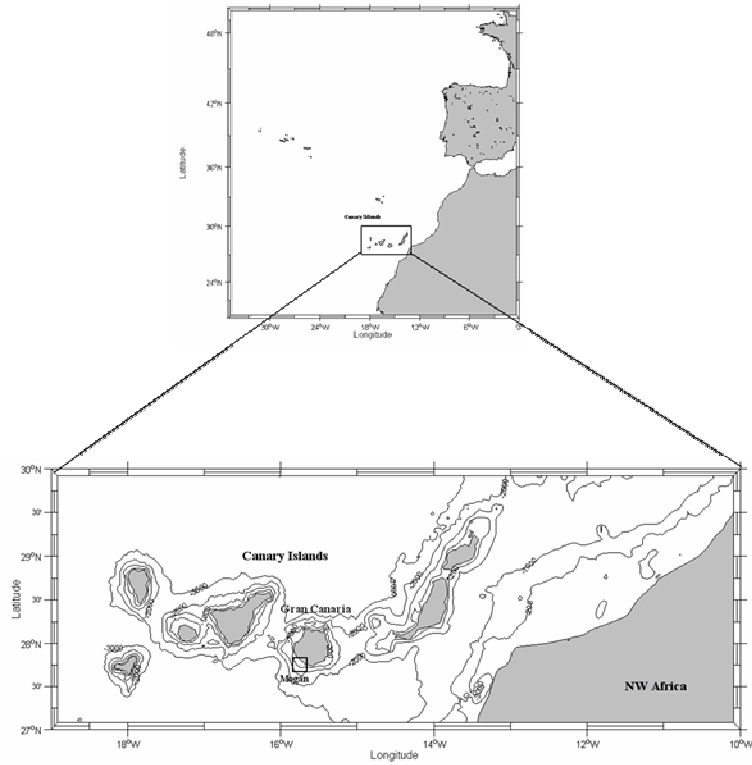


Figure 1: Canary Archipelago map and catch location (SW Gran Canaria).

There is an increasing interest to understand how climate variability might affect different marine populations, mostly with the objective of predicting its possible evolution and to manage according to it. As it has been quoted previously, the common octopus varies its behaviour among localities due to regional conditions. In this sense, it is important to understand how climate is affecting octopus in the Canaries since it is one of the fisheries target species. With this aim, we hypothesis how Sea Surface Temperature (SST) and the North Atlantic Oscillation (NAO) may be controlling the *O. vulgaris* in the Canary domain, through a seasonal scale approach; to

elucidate if climate is the possible main cause of the observed seasonal fluctuations in this population.

## **Material and Methods**

### **Data set**

#### **1. Octopus fishery data**

The fishing data from 1989 to 2007 were obtained from the daily catch recorded by a single fishmonger who marketed the total catch obtained in the trap fishery landed in the Southwest of Gran Canaria (Port of Mogán. Figure 1), which is representative for all the islands, since it is one of the ports with the major fishery activity within the Archipelago, in fishing potential and in the number of catches landed (it represent over 25% of the total yearly captures of benthic and demersal fish landed in Gran Canaria, decreasing to the 10% if mackerel and tuna captures are included; Gobierno de Canarias, unpublished data). In relation with this, for instance, *O. vulgaris* is the predominant species, after seabreams (Hernández-García et al., 1998), in the fisheries between January and June, because from May to February they focus on tuna (González et al., 1991). Variations in catches through seasons are due to the life cycle of the *O. vulgaris*, which present two peaks as described previously, but also to the fishing objectives at each time of the year (Hernández-García et al., 1998). However, fishmongers do not exclude species at any time, so the catches are a proxy index of abundance. When analysing the effort and catches independently (results not shown), it can be seen that the fishing effort has not changed through the years in a significant way. In contrast, the octopus catches reflect variability, different from the life cycle seasonality one. Due to this, it was considered that other factors, as climatic ones, might be playing a key role in the evolution of this stock.

The CPUE was estimated monthly from the total weight in kilograms of octopus caught per month divided by the monthly effort deployed. Afterward, seasonal means were calculated for all the years and trend removed for each new series to avoid the possible overfishing effect. We used, as an effort unit, the average number of days devoted to trap fishery per boat (sensus Hernández-García et al., 1998).

## **2. North Atlantic Oscillation (NAO) data**

The NAO is a north-south dipole of anomalies, with one centre (low pressure system) located over Greenland and the other centre of opposite sign spanning the central latitudes of the North Atlantic between the Azores (Ponta Delgada) and Portugal (Lisbon) (high pressure system). This is the atmospheric predominant situation over the Atlantic, combining parts of the East and West Atlantic patterns as defined by Wallace and Gutzler (1981) for winter. It is noteworthy that the Canary Islands are in the southern limit of influence of this climatic pattern, so the impact of it on the island environment is almost undetectable (Gancedo-López, 2005), but in certain periods its influence is strong enough (this work).

The NAO index data came from the NOAA database, while monthly mean standardized 500 mb height anomalies were obtained from the CDAS, from 1950 to 2000.

## **3. Sea Surface Temperature (SST) data**

Two kinds of SST data have been used for this study: (i) the Reynolds et al. (2002) SST from December 1982 to January 2007, to plot the maps of correlations and significations; (ii) the Kaplan et al. (1998) SST for local statistical analysis (South of Gran Canaria, 28.5°N/16.5°W), from January 1989 to December 2007.

## **Statistical analysis**

### **1. Exploratory CPUE data analysis**

A boxplot analysis and a cross-autocorrelation analysis were carried out using time data to explore the existence of seasonal components and to estimate autocorrelation (Figure 3) in catches series. Statistical analysis of the series assumes stationarity. This implies that the series does not contain trends or cycles.

Monthly CPUE were averaged over seasons in order to obtain a time-series of CPUE per season of the year.

### **2. Seasonal relations between NAO and SST**

To identify and to quantify the significance of the effect of the NAO index with respect to SST, Pearson's correlation maps with significance isolines (95% (0.05) and 99% (0.01)) were plotted, for points within the quadrant 20°-50° N and 45°W to 20°E, at a resolution of 1°x1°. To that effect, (i) The trends have already been removed from the data set (NAO and SST data). (ii) The Pearson correlation was used between SST data (Reynolds et al., 2002) and NAO index, between 1982 and 2007.

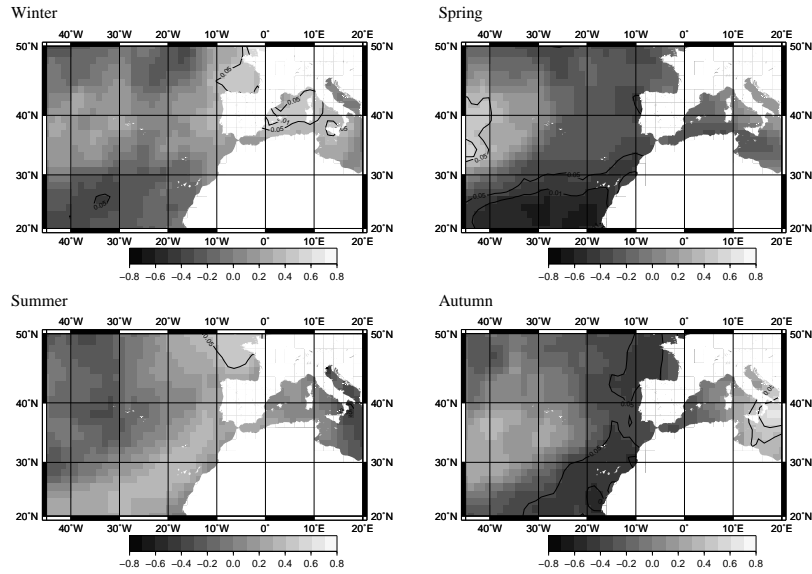


Figure 2: Index of correlation between NAO index and SST at each point by seasons. The black line is the p-value at 0.01 (99%) and 0.05 (95%).

### 3. Statistical analyses between CPUE and environmental data

The relationship between the NAO teleconnection pattern, SST and the statistics of CPUE was evaluated. A traditional analysis based on Pearson's correlation coefficient between CPUE, SST (Kaplan et al., 1998) and NAO index was performed. After removing data trend, correlation coefficient has been checked against the hypothesis that it was zero with a 95% confidence level. The reduction in the degrees of freedom due to the autocorrelation of the series has been considered in the test. In order to do so, a Monte Carlo test has been used. Several realizations (500,000) of autoregressive processes (AR (1)) with the corresponding autocorrelation for each of the tested series have been created, and the correlation coefficients of segments with the same length as the tested series have been used to create an experimental histogram, which represents the distribution of correlation coefficients from the AR (1) noise processes. Values of the correlation

coefficient under (above) the 2.5% (97.5%) percentiles in the experimental distribution of correlation coefficients obtained from the Monte Carlo analyses were considered significant. To facilitate the visualization, a matrix of scatterplots was produced.

When looking for the relationship between captures ( $y_i$ ) and climate descriptors ( $x_i$ ), a simple linear regression model (lm) was used for describing paired data sets that are related in a linear manner (where  $x$  is the independent variable and  $y$  the dependent one). In the simple linear regression model, for describing the relationship between  $x_i$  and  $y_i$ , an error term is added to the linear relationship as  $y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$ . The value  $\varepsilon_i$  is the error term (residual term), and the coefficients  $\beta_0$  and  $\beta_1$  are the regression coefficients. The data vector  $x$  is called the predictor variable and  $y$  the response variable. The coefficient of determination ( $R^2$ ) is defined as the decomposition of the total sum of squares into the residual sum of squares and the regression sum of squares:

$$R^2 = 1 - (\sum(y_i - \hat{y}_i)^2 / \sum(y_i - \bar{Y}_i)^2) = \sum(\hat{y}_i - \bar{Y}_i)^2 / \sum(y_i - \bar{Y}_i)^2$$

Here,  $\hat{y}_i$  is the predicted term of  $y_i$ , which is the original value of the captures, and  $\bar{Y}_i$  is the mean. The  $R^2$  is interpreted as the proportion of the total response variation explained by the regression. The 100% of the variation is explained by the regression line. The adjusted  $R^2$  divides the sums of squares by their degrees of freedom (Wilks, 2006).

The capture was considered as the response (output or  $y$ ) variable in the analysis, to facilitate the analyses and visual comparison of general trends. We used the following explanatory variables ( $x$ ) in the lm model: (a) SST (Kaplan *et al.*, 1998) and (b) NAO index. With this, to evaluate the possible colinearity among climatic terms and to elucidate if the explained variance is increased when they are considered together or independently, three types of lm's were carried out: (i) combining the influence of the NAO and SST; (ii)

analysing the effect of the SST solely and, finally (iii) the influence of the NAO on captures.

We really wanted to be sure about the constancy (in the time) of variance and normality of the residuals. To that effect: (i) The Shapiro-Wilk test (Shapiro-Wilk, 1965) was used for testing that the residuals are normally distributed ( $p\text{-value} > \alpha = 0.05$ , confirmed the null hypothesis: normality). (ii) The Durbin-Watson function (Durbin-Watson, 1950; 1951) was used for testing whether there is autocorrelation in the residual from  $lm$ .

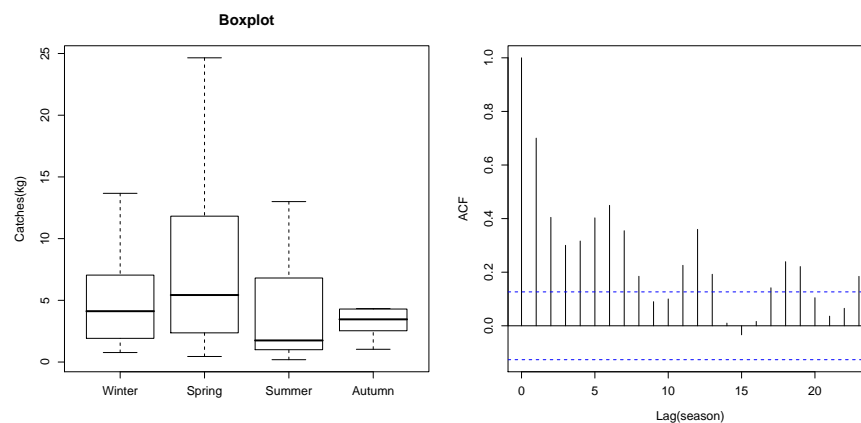


Figure 3: Boxplot (left) and ACF of monthly CPUE (right).

## Results

The Boxplot (Figure 3, left) shows that 20.87%, 35.82%, 17.78% and 25.52% of the total CPUE are caught in winter, spring, summer and autumn, respectively. The auto correlation function (ACF) shows autocorrelation in the series (Figure 3, right). Consequently, to avoid the inter-annual seasonality, seasonal averages of the CPUE were calculated. Thereafter, seasonal series were analysed in an independent way. Figure 4

shows the ACF of these seasonal series. This was done with the only aim of verifying our models.

When the NAO index was correlated against the SST data grid (Figure 2), the relationship obtained was high and significant in spring and autumn around the Canary Islands. Significant correlations were found for SST in the local point (28.5°N/16.5°W) in spring ( $r = -0.47$ ,  $p < 0.05$ ) and autumn ( $r = -0.48$ ,  $p < 0.05$ ). While no significant correlations were obtained for winter ( $r = -0.16$ ,  $p > 0.05$ ) and summer ( $r = 0.36$ ,  $p > 0.05$ ). Table 1 (up) and Figure 5 show the correlations obtained between the seasonal CPUEs and the SST. It is worth emphasising that all pairs were negatively correlated. That is, when the CPUE increases, the SST decreases. Table 1 (down) shows the correlations obtained between the seasonal CPUEs and the NAO index, and both variables evolve simultaneously in spring and autumn. While in winter and summer they have an inverse behaviour almost always.



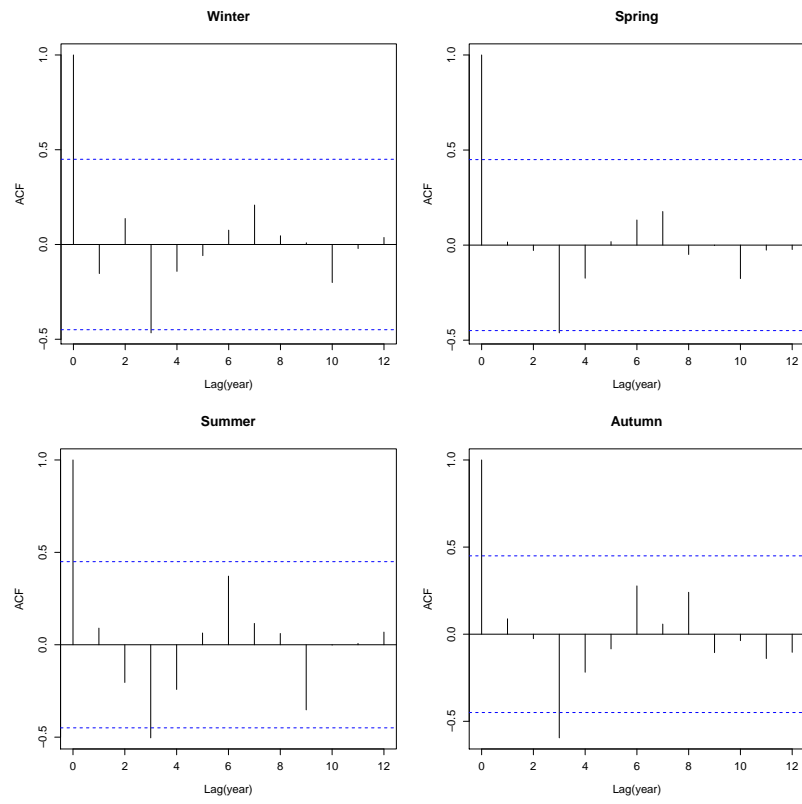


Figure 4: ACF of seasonal CPUE.

Table 1: Significant Pearson correlation pairs between CPUE and climatic variables (signif. Codes: ‘\*\*\*’ 0.01, ‘\*’ 0.05, ‘’1).

	<b>SST<sub>winter</sub></b>	<b>SST<sub>spring</sub></b>	<b>SST<sub>summer</sub></b>	<b>SST<sub>autumn</sub></b>
<b>CPUE<sub>winter</sub></b>	-0.64**	-0.51*	-0.34	-0.38
<b>CPUE<sub>spring</sub></b>	-0.66**	-0.4	-0.33	-0.41
<b>CPUE<sub>summer</sub></b>	-0.60**	-0.41	-0.34	-0.58**
<b>CPUE<sub>autumn</sub></b>	-0.25	-0.44	-0.45	-0.61**
	<b>NAO<sub>winter</sub></b>	<b>NAO<sub>spring</sub></b>	<b>NAO<sub>summer</sub></b>	<b>NAO<sub>autumn</sub></b>
<b>CPUE<sub>winter</sub></b>	-0.11	0.68**	-0.15	0.37
<b>CPUE<sub>spring</sub></b>	0.07	0.57*	-0.18	0.46*
<b>CPUE<sub>summer</sub></b>	-0.01	0.39	-0.37	0.61**
<b>CPUE<sub>autumn</sub></b>	-0.08	0.12	-0.49*	0.59**

Table 2 shows the stepwise procedure of the three lineal models for these climate variables in spring (up) and autumn (down). Three types of models have been carried out: (i) SST and NAO combined effect and (ii) SST and (iii) NAO effect independently. In spring, the NAO is the variable that is playing a key role on octopus population when considering both variables together since there is no colinearity and the NAO is the responsible of the highest explained variance (24.5% in model (i) and 28.65% when considering it solely); the SST by itself, only support the 11.12% of the explained variance. While in autumn there seems to be an influence of both climatic terms (42.71% in the combined model). This means that there is colinearity

among them. Looking after the % of explained variance of each parameter individually, the SST (34.21%) and the NAO (31.13%) explains the octopus fluctuations in roughly the same proportion, although the temperature seems to be the more important one.

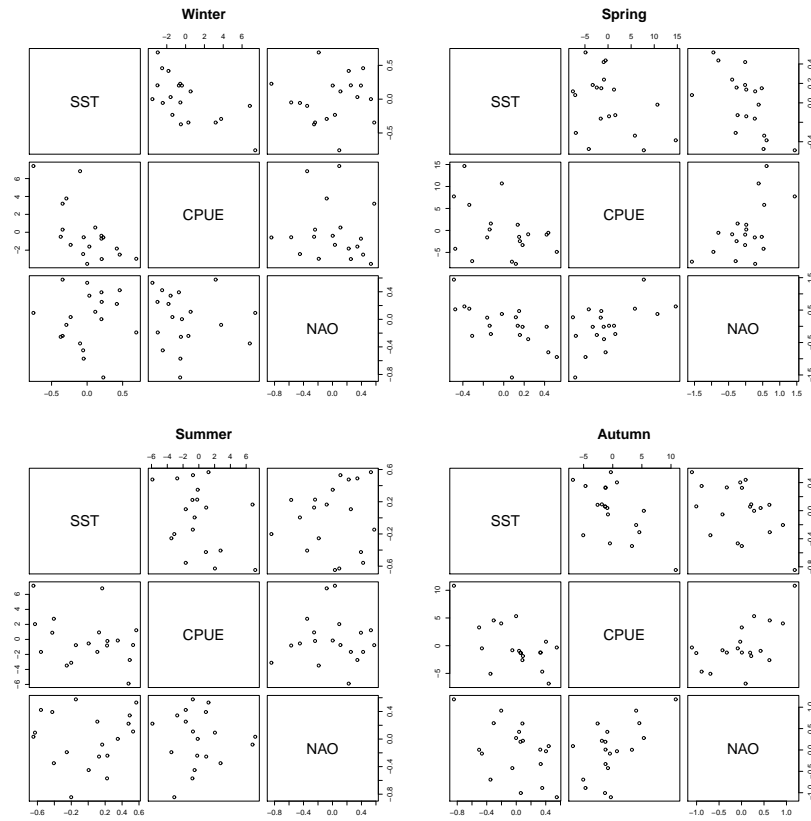


Figure 5: Matrix of scatterplots of SST, NAO and CPUE for seasonal differences.

Table 2: Explained deviance of the CPUE series (in spring and in autumn), using lm model (Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1).

	Selected Term	p-value	Adjusted R-squared (%)
<b>Climatic Term in</b>			
<b>spring</b>			
	SST		
NAO	NAO (.)	0.04	24.5
SST	SST (.)	0.09	11.12
NAO	NAO (*)	0.01	28.64
<b>Climatic Term in</b>			
<b>autumn</b>			
	SST (.)	0.004522	42.71
NAO	NAO (.)		
SST	SST (**)	0.005040	34.21
NAO	NAO (**)	0.007672	31.13

Table 3 shows the results of the checking the lm model through Shapiro-Wilk (normality, Shapiro and Wilk, 1965) and Durbin-Watson analyses (autocorrelation, Durbin and Watson, 1950, 1951) for spring and autumn. It can be seen that both seasons have a normal behaviour (Shapiro-Wilk); meanwhile, when looking for autocorrelation through the Durbin-Watson test, it can be appreciate that there is no evidence of serials correlations in those residuals ( $p > 0.05$ ) for spring or autumn.

Table 3: Linear model checking. Shapiro-Wilk and Durbin-Watson test.

	Shapiro-Wilk test		Durban-Watson		
	w	p-value	Autocorrelation	D-W statistic	p-value
<b>Climatic terms in spring</b>					
SST	0.96	0.51	0.21	1.40	0.19
NAO					
SST	0.95	0.39	-0.15	2.22	0.60
NAO	0.96	0.99	0.25	1.31	0.12
<b>Climatic terms in autumn</b>					
SST	0.99	0.99	-0.42	2.38	0.07
NAO					
SST	0.97	0.76	-0.20	2.38	0.44
NAO	0.99	0.99	-0.35	2.67	0.11

## Discussion

The biology, ecology and fishery of common octopus off the Northwest Africa have been well described from a global point of view (Nigmatullin and Ostapenko, 1977; Hatanaka, 1979; Pereiro and Bravo de Laguna, 1979; Nigmatullin and Barkovsky, 1990; Balguerías et al., 2000; 2002). However, a great number of questions still remain unanswered. Among them, the role of climatic variability in the fluctuations of octopus abundance on intra-annual and decadal time scales (Hernández-García et al., 1998).

In this context, our results show that there is an environmental variability effect on *O. vulgaris* abundance off the Canary Islands, and that, at a seasonal scale, it can be summarised by the SST variability through the year. Correlations between fishery yield and temperature in different seasons must be the consequence of the effect of this latter factor on octopus paralarvae survival, growth rates, age of juvenile benthic settlement and timing of the

reproductive peaks; that is, on recruitment to the fishery. In relation to this, Hernández-García et al. (2002) described the existence of two annual cohorts in the common octopus population off the Canary Islands. These two cohorts are the result of two annual reproductive peaks, the first one during April and the second between October and November, coinciding with the NAO changes from lower to higher values and vice versa. Moreover, the relationship between the SST and the NAO index has already been established in several studies (Cayan, 1992; Visbeck et al., 1998; Seager et al., 2000; Marshal et al., 2001; among others), although this relationship could be different on more local scales in yearly analyses (Visbeck et al., 2003; Pierce et al., 2008). In this way, in spring and autumn, an inverse relationship between SST and NAO in the Canary domain was observed. Contrary, a direct one was detected in summer. This must be highlighted because when the NAO is treated from a seasonal point of view, always the winter is the predominant period, but not for the Canary Islands, where the NAO is an important atmospheric pattern mainly in spring and autumn. This is reflected in the SST, but also in the octopus abundance due to its seasonal reproductive pattern described above. So, the highly negative correlations between SST and NAO coincide with peaks in octopus catches.

Nevertheless, the SST-NAO influence probably goes further than its effect on the reproductive aggregations and availability of adults to the fishery. The paralarvae survival, recruitment and abundance are under the influence of many factors other than temperature and food (Van Heukelem, 1979; Villanueva, 1995), which acquire more or less relevance depending on the geographical scale and local features (Mangold, 1983; Hernández-García and Castro, 1998; Faure et al., 2000; Semmens et al., 2007; Otero et al., 2008). Clearly, octopus biomass and its accessibility to fishery are the consequence of a heterogeneous collection of environmental variables, together with important local components that modulate their recruitment success, distribution patterns, abundance and behaviour of this cephalopod

species (Hanlon and Messenger, 1998; Faraj and Bez, 2007). At the Canaries, the octopus present mating and spawning stages the year-round, although with the spring and autumn peaks described before, but both peaks fluctuate in time from year to year (Hernández-García et al., 2002). The fluctuations observed may be due to a combination of the fishing strategy and the octopus life-cycle. For instance, Hernández-García et al. (1998) observed that adults octopus concentrate in shallower water for spawning, being more accessible to the fishery, and during the summer, the population move downward in the water column decreasing their abundance in the fishing grounds. Even though, for seasonal fluctuations, the life cycle is the predominant influencing factor upon fishing strategies, it is necessary to consider that large-scale teleconnection patterns (i.e. NAO) might also influence those biological patterns (Semmens et al., 2007), and the fishery strategies in many different ways (i.e. sea conditions). Nonetheless, as pointed out by Hernández-García et al. (2002), the direct and indirect influences of the NAO on the octopus fishery should be also emphasised. It should be noted that the temperature registered is a consequence of coupling between the atmosphere (the NAO as an atmospheric phenomenon) and the ocean.

As expected, the NAO leads the climatic and biological cycles in the Central-east Atlantic Ocean. Clearly, all its atmospheric states have different degrees of influence on the ocean and, indirectly, on marine resource populations (i.e. Visbeck et al., 2003). Previous studies (Kronvnin, 1995; Santiago, 1998; Corten, 2001; Mysterud et al., 2003; among others) have highlighted that the NAO is reflected in the fluctuations of the fisheries, but it is also known that south off the Canary region it is less accurate in describing biological and climatic phenomena (García-Herrera et al., 2001). Overall, this paper emphasises the importance of the NAO index both directly and through the SST (indirect), as a controlling factor of common octopus abundance in the Canary Archipelago in a seasonal scale (spring and autumn). Through the lineal model, it can be concluded that in spring is the NAO the main

controlling climate factor, with a significant explained variance of 28.64% (the SST explains the 11.12%, but it remained no significance). During autumn the effect of the SST and the NAO is not such difference: 31.13% of the explained variance through the NAO and a 34.21% explained by the SST.

It has also been demonstrated why more local climatic indices should be built to reach a better understanding of the interaction between climate variations and exploited marine organisms, because their sensitivity, particularly cephalopods, to environmental fluctuations is an important factor in stock assessment and management. In addition, octopus catch fluctuations may be indicators of environmental changes.

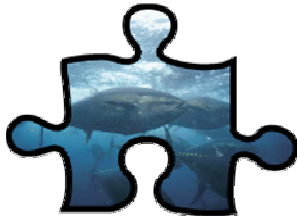
### **Acknowledgements**

Authors would like to sincerely thank Dr. Jon Sáenz (University of the Basque Country) for inestimable help with the data analyses. In addition, all our gratitude goes also to the Mogán fishery association and a special mention to Leo Hernández, for her good will and for giving us the octopus catch and effort data. We also want to thank Lorena Couce for her help. A. M. Caballero-Alfonso has a scholarship from the Spanish Ministry of Science and Innovation (MICINN), and this work has been also supported by the MICINN National Research Programme (AGL2006-10448/ACU). The EKLIMAXXI project (Basque Government, Department of Industry and Basque Meteorological Service-Euskalmet, Project ETORTEK07/01 – IE07-190) is acknowledged for funding the position of U. Ganzedo.



## *Chapter 3*

### *Climate and historic Bluefin tuna fluctuations in the Gibraltar Strait and Western Mediterranean*



*A. M. Caballero-Alfonso, U. Ganzedo, E. Zorita, G. Ibarra-Berastegi, J. Sáenz, A. Ezcurra, A. Trujillo-Santana, A. Santana del Pino, J. J. Castro-Hernández*

*Submitted (2011)*

## Abstract

The analysis of historical capture records of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at Western Mediterranean almadrabas reveal a decreasing trend between 1525 and 1936, with cyclical fluctuations associated to climatic factors. Analyses based on linear models of capture series emphasize the potential role of sea-level air temperature and the solar activity cycles on the bluefin population dynamic. The overall density-dependent term explains between 13.71 and 47.81% of the capture variability, while the environmental one explains between 0.37 and 17.28% (the shared terms oscillated between 5.72 and 21.87%, and the unexplained parts of the variance fluctuated between 31.61 and 65.06%). These ranges depend on the time interval and the geographic domain analysed. The cold phases of climate, normally coupled with solar activity minima, are associated to dramatic decreases of temperature and captures, after which tuna population was not able to completely recover.

**Keywords-** Almadraba, Atlantic Bluefin tuna, sea-level air temperature, solar activity minimum, solar irradiance, *Thunnus thynnus*.

## Introduction

The Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*, Linné 1758) (BFT hereafter) has been historically important, due to its commercial interest since Phoenicians times (ca. 900 years B.C) (López-Capont, 1997; Pairman-Brown, 2001). It is one of the oldest fisheries organised on an industrial scale (Lemos and Gomes, 2004). Fishermen early understood that this specie appears regularly near the coast, keeping the shore on their right-side and performing a cyclonic movement around the Western Mediterranean Sea. Therefore, they set up special trapnets (almadrabas) which guided hundreds or thousands of fishes into the gear (Sarà, 1980), along the Western Mediterranean coasts, until present times without significant structural changes through time

(Ravier and Fromentin, 2001). Consequently, it is reasonable to assume that all these almadrabas exploit the same population and, therefore their fishing yield should show the same long-term fluctuations (*sensus* Ravier and Fromentin, 2001; Lemos and Gomes, 2004).

Beside all the information that can be gathered from BFT historical data, there are uncertainties still unresolved (Fromentin, 2003). It is important to understand the fluctuations that have been taking place in the historical capture series and which variables are behind those variations, particularly those that could be environmentally forced (Lemos and Gomes, 2004; Cushing, 1982; Fromentin and Powers, 2005). This will allow us to predict the future evolution of the BFT stock and to manage them according to it. In this sense, Ravier and Fromentin (2001; 2004) found a 100-120 year periodic fluctuation in the BFT captures series from the almadrabas located around the Mediterranean and the East Atlantic. They related those fluctuations with the inverse of the temperature registered in those domains. Going further on these issues, the present study aims to shed light on the BFT fluctuations and evolution, trying to elucidate if the cause of the observed oscillations is the natural global climate variability, rather than local features and conditions.

## **Material and Methods**

### **Data set**

#### **1. Capture Data**

To attain the objectives posed in the present study, historical BFT capture series (with more than 100 years data) were extracted from different sources ranging from 1525 up to 1936 (although data were gathered until 1995). This last year was selected as the most recent limit of the time series; in order to avoid distortions on the analysis due to the impact of fishing technology developed after the Second World War (i.e.: fishing capacity of

bait boats, purse seiners and longliners fleets) on BFT, and to elude the possible effects of overfishing. This will lead in considering only captures done with almadrabas. In addition, the Sicily series were considered after 1700 (although the earliest began in 1602) because several geological events (i.e.: earthquakes), depopulation and social instability occurred during the XVII century (Russo-Adams, 2008) caused enormous variability in captures in the Sicilian traps. Information concerning eleven almadrabas distributed along the Gibraltar Strait and the Western Mediterranean was gathered (Table 1; Figure 1). All the data considered were recorded as number of tuna caught during defined periods. These types of data might reflect properly the population dynamics because traps, like almadrabas, are not directly affected by the effort employed for captures (Ravier and Fromentin, 2001; Fromentin, 2009). Even more, the present work avoids combining different data sources, with the objective of minimizing the associated error.

Time series register were unequal in time but they apparently behaved in the same way in periods when they were overlapped. For this reason (considering they were complementary) the mean yields of all captures were calculated in order to represent the total (Atlantic-Mediterranean) and the specific captures per region: (i) Atlantic-Gibraltar Strait: (Barril and Medo das Casas in the south of Portugal, and Zahara and Conil in the south of Spain) and (ii) Western Mediterranean (Saline, Isola Piana, Porto Scuso and Porto Paglia in Sardinia, and Bonagia, Formica and San Giuliano in Sicily). The yield was calculated as the yearly mean of the capture of all almadrabas for each year referenced to a scale of one hundred, that was in turn estimated as:  $\text{Mean}((a_i/A_i)*100)$ , where  $a_i$  is the yearly capture and  $A_i$  is the highest capture obtained along the serie (in this way the highest capture in each almadraba is equal to 100). It was assumed that captures were all done with the same fishing technique: almadrabas build and operated in the same way.

Table 1: Almadraba BFT original data series references relations.

Country	Almadraba	Period	Referente
Portugal	Barril	1867-1936	Ravier, 2003; Lemos and Gomes, 2004
	Medo das Casas	1776-1808	Ravier, 2003
	Medo das Casas	1861-1936	Ravier, 2003
Spain	Zahara	1525-1756	López-Capont, 1997; Ravier, 2003
	Zahara	1910-1936	López-Capont, 1997; Ravier, 2003
	Conil	1525-1677	López-Capont, 1997
	Conil	1684-1756	López-Capont, 1997
Italy (Sardinia)	Saline	1823-1843	Ravier, 2003
	Saline	1864-1936	Ravier, 2003
	Isola Piana	1820-1936	Ravier, 2003
	Porto Scuso	1820-1936	Ravier, 2003
	Porto Paglia	1830-1936	Ravier, 2003
Italy (Sicily)	Bonagia	1700-1806	Ravier, 2003
	Bonagia	1870-1936	Ravier, 2003
	Formica	1700-1816	Ravier, 2003
	Formica	1876-1936	Ravier, 2003
	San Giuliano	1700-1804	Ravier, 2003
	San Giuliano	1885-1914	Ravier, 2003

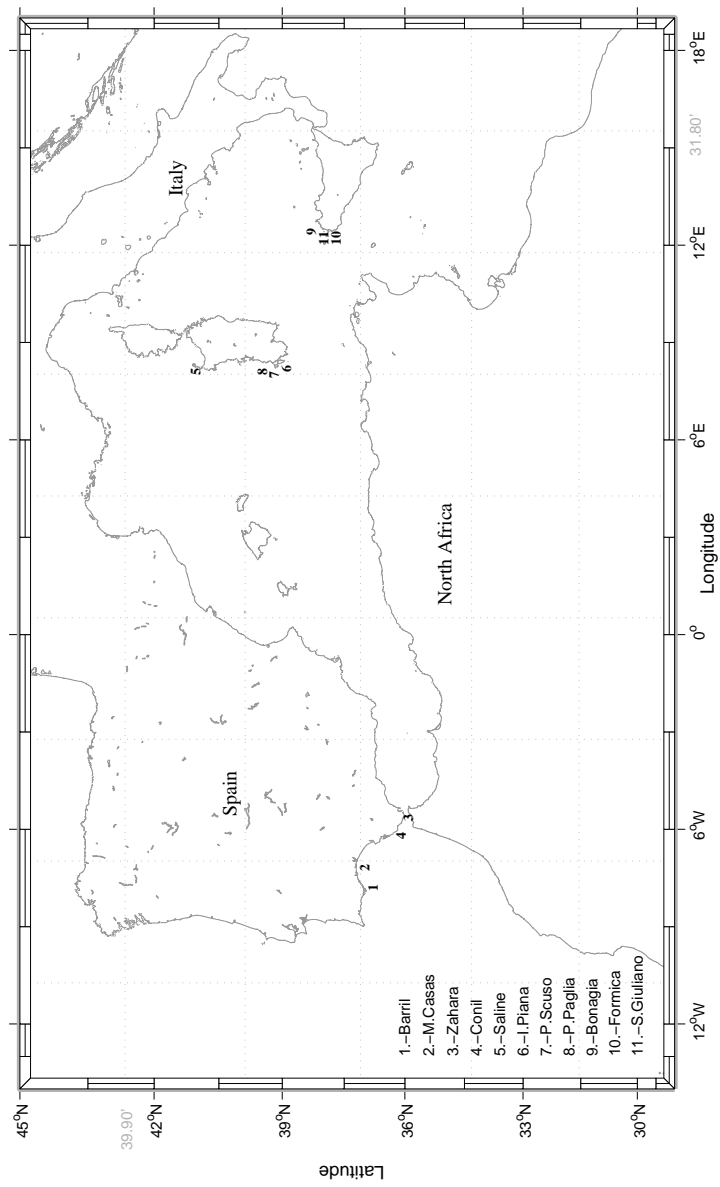


Figure 1: Almadrabas locations map.

This data grouping entails: (i) a diminish in the number of series to work with, without losing or changing information; (ii) an accurate idea of the capturability of BFT by almadrabas in the Gibraltar Strait-Western Mediterranean domain; and (iii) robustness of the series for statistical analyses (Fromentin, 2009).

## **2. Climate Data**

Climate data series were obtained from on-line data bases. Proxy data were used because they reflect the long-term trends of the climate system and, to a certain degree, also the high frequency variations. This is not expected from integrations using GCMs unless they were performed using assimilation of observations (modelled data). The proxy series considered were: (i) reconstructed annual air temperature at sea surface level from 1525 to 1936 (SLT) by Mann et al. (2009); and (ii) eleven years Solar Irradiance cycles Background (SIB), from 1610 to 1936 by Lean (2000).

### **Statistical analysis**

Once all the data were gathered, an initial exploratory analysis was carried out to elucidate the statistical procedures that should be followed to achieve the aims of the study.

The entire climate series were related to the BFT capture series through Linear Models (LM) based analyses (Verzani, 2005). The rationale under it is to look for a linear relationship between pairs of variables (not necessarily a straight-line regression). It was assumed that a change in the predictor variable ( $x_i$ : climate variables) produced an increase or decrease in the response variable ( $y_i$ : captures series). This can be summarized by  $y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$ , where  $\beta$  are the coefficients linked to the variations of  $x_i$  and  $\varepsilon_i$  is the error term. To assume randomness in the response variable, it was considered that the  $\varepsilon_i$  are independent and identically distributed, also that

they have a normal distribution with mean = 0 and standard deviation =  $\sigma$ ; this means that  $y_i$  distribution can be assumed as normal (Verzani, 2005).

Three types of LM's were carried out. The significant results were verified through a bootstrap analysis (Mudelsee, 2003). As non-normality is a common problem in climatological time series, the stationary bootstrap may solve this problem if necessary through a re-sampling with replacement method, where persistence is preserved (i. e.: it takes out the red-noise and makes clear the correlation among series without autocorrelation, showing the annual variations due to climate). The results considered valid from this analysis were significant at 95%. This approach was corroborated through a Monte Carlo test (Mudelsee, 2003). Also, the Akaike Information Criterion (AIC) was considered, as a measure of the goodness of the fit of the models, to finally select the best model that was significant through the bootstrap. Models were carried out for different periods of the yields series: 1525-1936; 1610-1936; and 1700-1936. This was done with the aim of having the maximum resolution in each case.

(i) Temporal model (autocorrelation): As highlighted by Legendre and Legendre (1998), temporal structures in time series may incorporate other effects, such as those due to biotic, environmental and/or historical events. To take into account this complex structure, linear, second, third and fourth-degree temporal (T, in years) polynomial terms were considered in the LM in an increasingly way. Finally a fourth-degree term was selected as the best one.

(ii) Environmental model: both climate parameters (SLT and SIB) were considered together against capture series in order to see their influence on BFT fluctuations in the considered region. For the period 1525-1936 the SLT were considered solely against captures because SIB began to be recorded after 1610.



(iii) Global model: Temporal and climate factors were gathered from the previous two models and considered together.

Once all the models were run, the adjusted  $R^2$  of each model was considered to obtain the explained variance (%) in order to quantify the relative contribution of environmental and temporal factors, as well as the shared proportion (i. e.: part included in the model but not assigned to any of the previous terms) and the unexplained one. That is: the value of  $R^2$  can be interpreted as the proportion of the total response variation explained by the regression if the LM is an appropriate method to analyse the data (Verzani, 2005). When  $R^2$  is close to 1, the model fits well to the data; if it is 0, it does not. The adjusted  $R^2$  considers the degrees of freedom and this is useful when multiple predictors are needed to get a better  $R^2$  values. In the present study, combined predictors were used.

## **Results**

The LM (Table 2) results (through the explained variance) highlights the influence of air temperature at sea level (SLT hereafter) as quoted in previous studies (Ravier and Fromentin, 2004), but also the possible effect that the solar parameters have on this fish population, since the models results improved when adding the solar irradiance parameter. It was observed that the temporal effects explain a higher fraction of variance than what the climatic ones do.

Table 2: Linear global model results for each almadraba. \* There are no yields data before 1700 for the Western Mediterranean region.

Area	Period	Climate variab.	Explained variance (%)			
			Environ-mental	Temporal	Shared	Unexp-lained
Total	1525-1936	SLT	3.64	22.74	8.56	65.06
	1610-1936	SLT + SIB	17.28	13.71	21.5	47.51
	1700-1936	SLT + SIB	10.75	27.46	11.8	49.99
Gibr. Strait	1525-1936	SLT	0.37	47.81	5.72	46.1
	1610-1936	SLT + SIB	1.49	44.66	21.87	31.98
	1700-1936	SLT + SIB	1.16	47.37	19.86	31.61
Medit.	1700-1936*	SLT + SIB	9.61	30.5	6.4	53.49

The explained variance of BFT captures obtained by the different models in the three time intervals previously fixed are recorded in Table 2 and Figures 2-8. Thus, for the whole studied area (Figures 2-8) the environmental parameter explained between 3.43 to 17.28% of the variance, while the temporal and shared ones ranged between 13.71 and 37.61%, and between 8.56 and 31.75%, respectively, depending on the time interval selected.

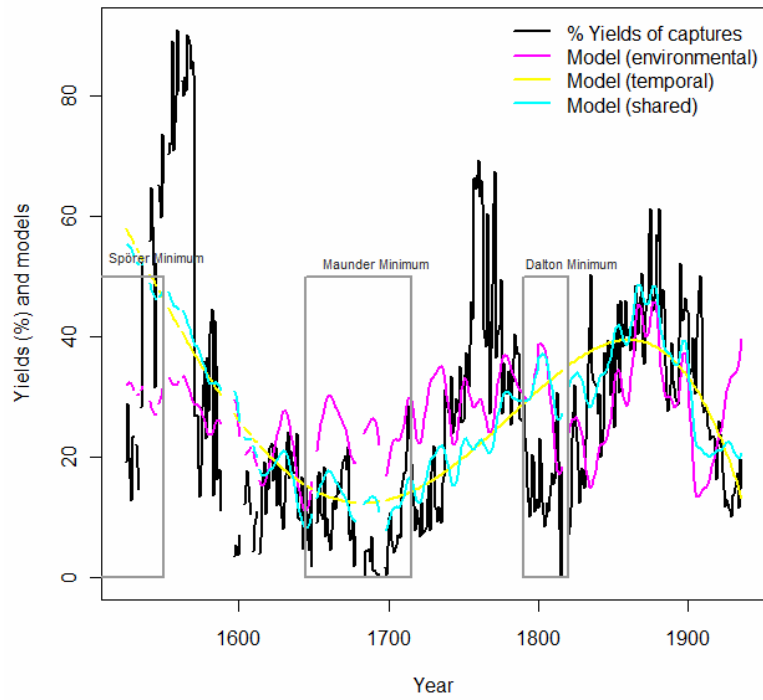


Figure 2: Total yields and models for the period 1525-1936 (only considering SLT).

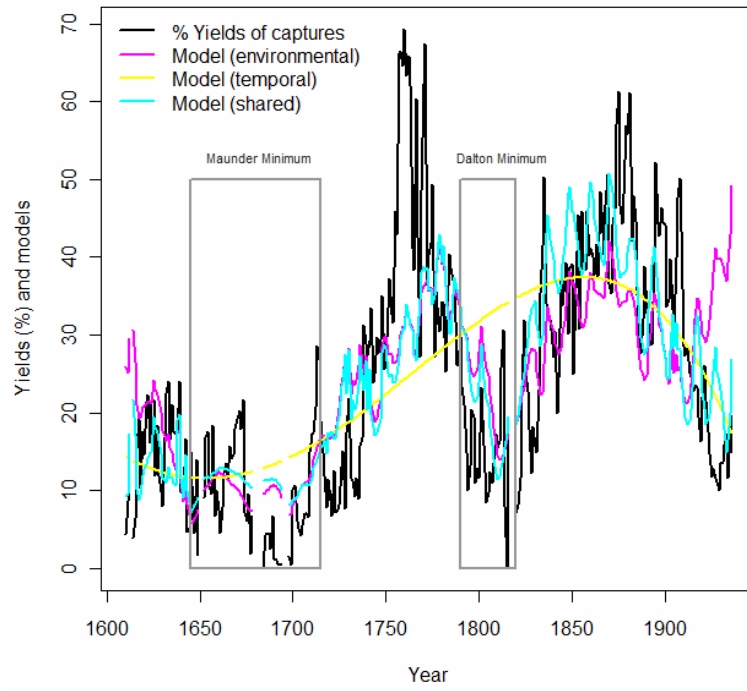


Figure 3: Total yields and models for the period 1610-1936 (considering SLT and SIB).

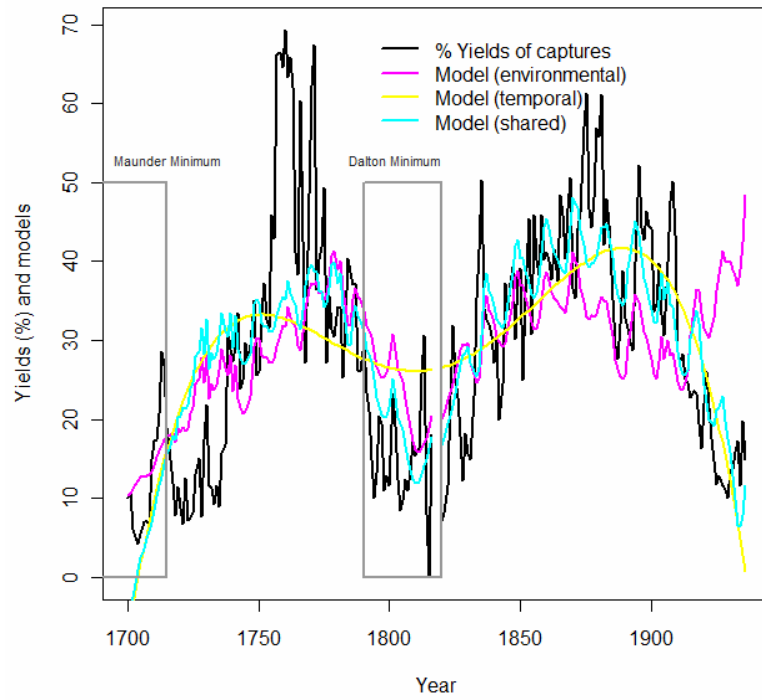


Figure 4: Total yields and models for the period 1700-1936 (considering SLT and SIB).

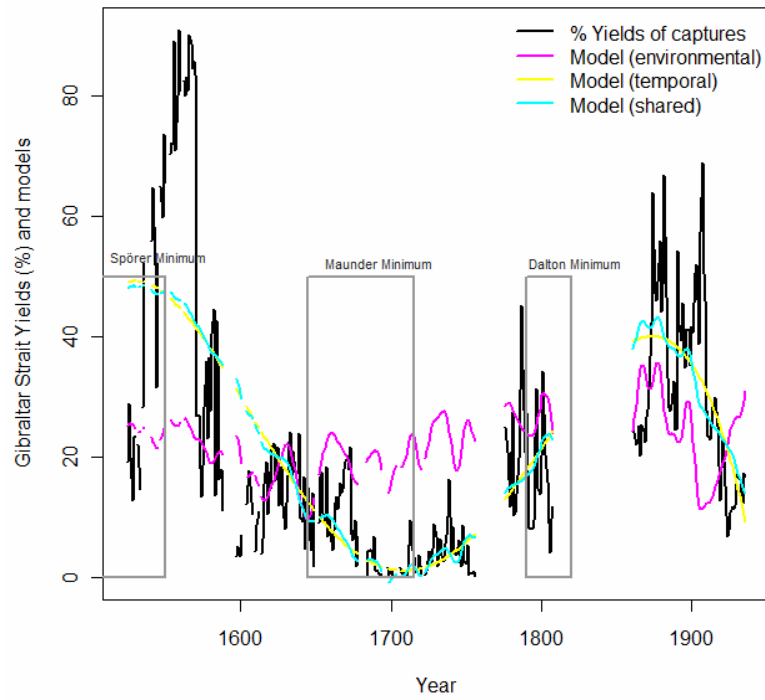


Figure 5: Gibraltar Strait yields and models for the period 1525-1936 (only considering SLT).

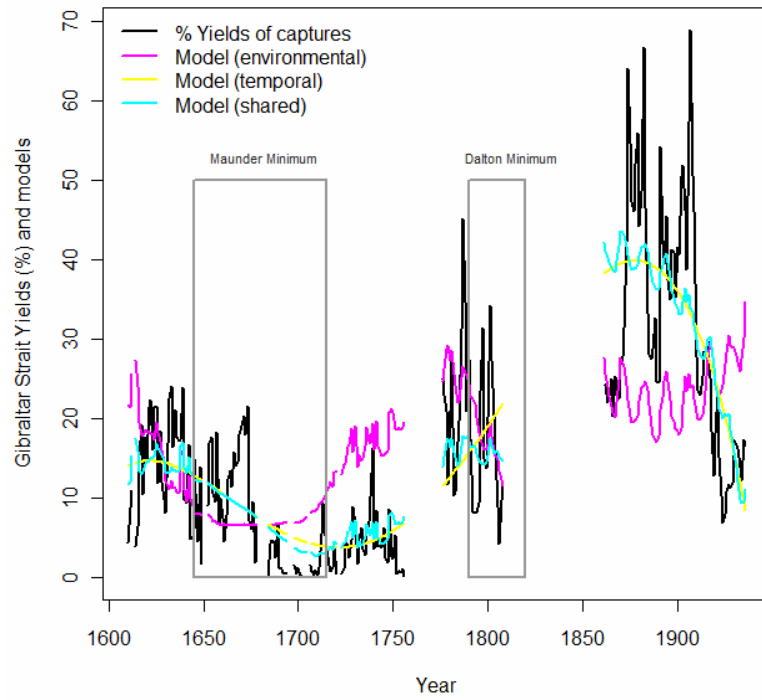


Figure 6: Gibraltar Strait yields and models for the period 1610-1936 (considering SLT and SIB).

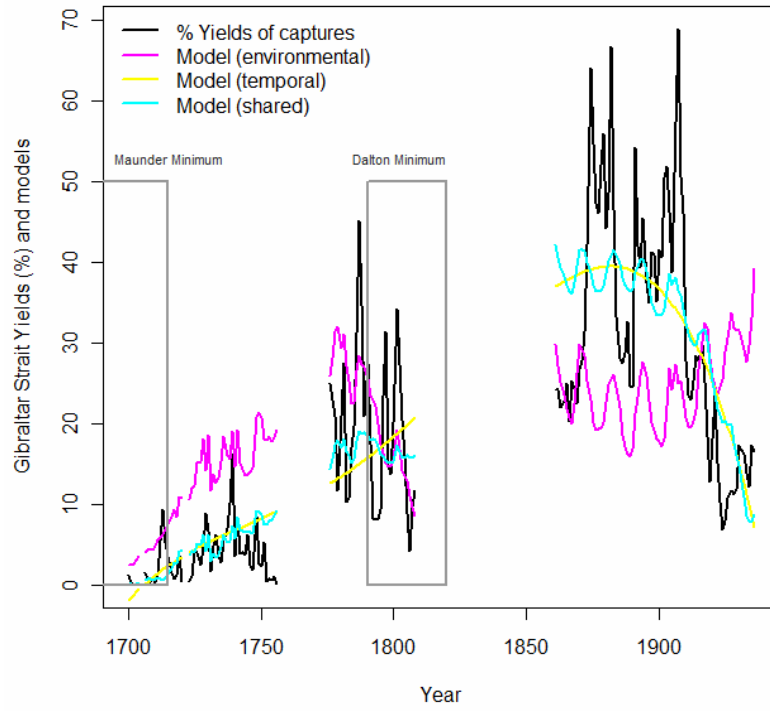


Figure 7: Gibraltar Strait yields and models for the period 1700-1936 (considering SLT and SIB).



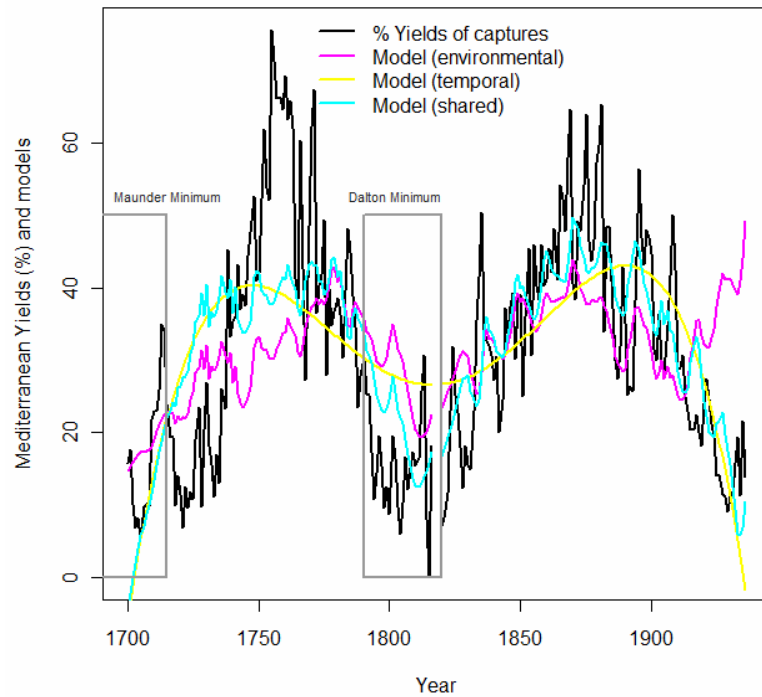


Figure 8: Mediterranean yields and models for the period 1700-1936 (considering SLT and SIB).

On the other hand, the unexplained part of the variance was always lower than that explained by the models (environment+temporal+shared) with the exception of the 1525-1936 period for the whole area. These results highlight the accuracy of our models.

## Discussion

The historical capture records of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at Western Mediterranean almadrabas reveal a decreasing trend between 1525 and 1936, with cyclical fluctuations associated to climatic factors. However,

this decreasing tendency in captures and their quasi-periodic oscillations are not new (Ravier and Fromentin, 2001, Ravier and Fromentin, 2004, Ganzedo et al., 2009). Similar long-term fluctuations in other fish populations have been also described previously (i. e.: Cushing, 1982; Alheit and Hagen, 1997). Nevertheless, our results emphasize the relevance of the sun activity on the long-term fluctuations of the BFT at the Western Mediterranean domain, particularly during its minimum activity phases when the tuna availability to the fishery decreases drastically. This fact reflects a decline in the stock abundance due to climatic factors different from the temperature, in agreement to what has been reported in previous studies (e.g.: Ravier and Fromentin, 2004).

Different mesoscale climate variables and with different periodicity, affect the tuna population dynamic as external forcings (Ravier and Fromentin, 2004; Ganzedo et al., 2009; this study), working behind the observed gross fluctuations in captures. Specifically, solar activity are long-term controlling factors (low frequency variability), while the high frequency variability is reflected by the SLT. However, an important part of the variability remains unexplained probably due to additional local-scale climatic events and socio-political circumstances (wars, famines, bankrupts, etc.). In this way, the massive recruitment of fishermen that took place to prepare the “Spanish Armada” (1588), the capture of Gibraltar by the Anglo-Dutch forces (1704), the tsunami produced by the earthquake of Lisbon (1755) or the depopulation suffered by Sicily along the XVII century could have negative effects on the almadrabas efficiency (Archives of the Casa Medina Sidonia Foundation ; Russo-Adams, 2008). Nevertheless, social, political and economical factors are assumed to be of local and short-time impact on the almadrabas exploitation. Also, density dependent processes, reflected in the temporal term as the autocorrelation, must be important to explain the small scale temporal variations in the 4-8 years period range (Solari, 2008). For these reasons, it can be considered that climatic factors are

controlling low-frequency component in the BFT captures in the Gibraltar Strait-Western Mediterranean domain.

The fact that climatic controlling terms (density independent processes) vary between models must be related to the predominant time scale in each of the models. However, important information could be lost when environmental parameters are considered alone, because only those with large periodicities remain significant. Thus, the SLT (Mann et al., 2009) remain noteworthy as an influencing factor on the BFT. This result is in accordance with Ravier and Fromentin (2004) observations, although they suggested that long-term fluctuations were related to the inverse of the temperature in the almadrabas domain. Moreover, it is largely known that temperature is a key parameter in tuna metabolism, migrations, reproductive behaviour (in the Mediterranean, BFT generally spawn as the SST reaches 24-25.5 °C), larval survival and food availability, with direct consequences on recruitment (Pepin, 1991; Hazel, 1993; Polovina, 1996; Korsmeyer and Dewar, 2001; Schaefer, 2001; Graham and Dickson, 2004). Also solar parameters, concretely the solar irradiance (SIB), are also temperature-controlling factors.

The small differences found between regions highlight the relevance of local features and environmental conditions on the observed BFT capture fluctuations. However, it is obvious that there is something else that condition the success of the almadraba fishery and that our models are not able to describe. As a main conclusion, the solar activity influences somehow the BFT population dynamic and its availability to the fishery in this domain. When adding the SIB to the models, the climate and captures oscillations look more similar than when considering the SLT as solely responsible. In this way, the Spörer (1460-1530), Maunder (1645-1715) and Dalton (1790-1820) minima (Gleissberg, 1958); even the ones that occurred between 1895 and 1930 in the solar activity series, coincide with a decrease in the captures recorded in the almadraba series simultaneously (Figures 2 to 8). For

example, the extremely cold period occurred in West Europe (the so called “Little Ice Age”) from 1560 to 1600 (Fagan, 2000) can be detected in the oldest capture series from the Gibraltar Strait’s almadrabas (Figures 5-7).

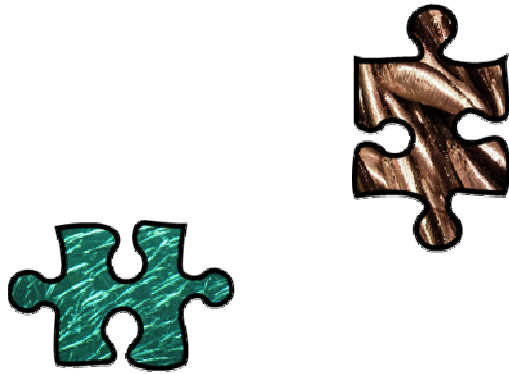
An increase in captures was always observed after all these cold intervals simultaneously with an increase of the sun activity (i. e.: warmer climate conditions) produced during the three solar activity maxima occurred after 1600. However, those warmer intervals were not enough to restore BFT captures to values as the recorded previously to the Maunder minimum in the Medina Sidonia Dukedom’s almadrabas. Several reports demonstrated that the flux of energy that the sun transfers to the atmosphere by charging particles cause local warming and produce changes in the circulation patterns, influencing the troposphere, temperature, air pressure, etc (Haigh, 1996; Shindell et al., 1999). Furthermore, Egorova et al. (2000) and Neff et al. (2001) pointed out that there is a strong positive connection between solar eruptions, temperature and rainfall, and a negative relation with the air pressure. However, our models do not include all these factors, and many others which effects are still unknown, that could affect the population dynamic of BFT and/or its fisheries. Their influence is integrated in the unexplained variance. Probably many of these not-considered climatic factors have direct influence on the water temperature, as occur with the sun activity, and this last on tuna recruitment. In this way, the periods of very low temperature (i.e.: Dalton Minimum) were related to low productive periods in the almadrabas fisheries off the Gibraltar Strait and the Western Mediterranean coasts. This finding could be a consequence of repeated failures in BFT recruitment because the seawater temperature in its spawning grounds did not reach the optimum level for reproduction and larval survival during several years (Ravier and Fromentin, 2001; Carlsson et al., 2004; Gordo et al., 2009; Ganzedo et al., 2009).

## **Acknowledgements**

A. M. Caballero-Alfonso has a fellowship from the Spanish Ministry of Science and Innovation (MICINN). The EKLIMAXXI project (Basque Government, Department of Industry and Basque Meteorological Service-Euskalmet, Project ETORTEK07/01 – IE09-264) is acknowledged for funding the position of U. Ganzedo.

## *Chapter 4*

*Evaluation of climate synergies  
affecting Pacific sardine and  
Northern anchovy historical  
fluctuations off California  
(Sta. Barbara and Soledad basins)*



*A. M. Caballero-Alfonso, U. Ganzedo, A. Santana del Pino,  
J. J. Castro-Hernández*

*Submitted (2011)*

## Abstract

Historical effects of environment on Pacific sardine (*Sardinops caeruleus*) and Northern anchovy (*Engraulis mordax*) were evaluated from 283 to 1970 A.D. Biomass registers are based on scale-deposition in the sediment off California. Climatic-population long-term synergies were the goal of the present study, and to face it, several types of data analysis available for time series analyses were used (wavelet, stationary bootstrap and Multivariate moving-window regression). Significant relationships were found between the abundance of fish species from the years 940 to 1011 and from 1324 to 1382, coinciding with two regime shifts in their abundances, when the environmental conditions favour both species. Our results reveal that either cold conditions or too warm ones can break the significant relationship between sardines and anchovies. Also the rainy periods as an indicative of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ) movements (1300-1350 for anchovy and 1308-1324 for sardine) and the solar irradiance (1601-1680) had influenced those species fluctuations, probably through their effect on water temperature and food availability. This highlights the role of environment on the biomass fluctuations rather than interspecies competition ( $R = 0.2$ ), mostly through the solar irradiance ( $R = -0.26$ ), and through the ITCZ displacement in less proportion ( $-0.1 < R < -0.06$ ).

**Keywords-** Anchovy, climate, *Engraulis mordax*, Intertropical Convergence Zone (ITCZ), River runoff, sardine, *Sardinops caeruleus*, Solar Irradiance.

## Introduction

Small pelagic species, such *Sardinops caeruleus* (Pacific sardine) or *Engraulis mordax* (Northern anchovy) off California, are important species from an economical point of view. But they are also, from an ecological

perspective. For these reasons, they have been under evaluation for decades (e.g.: Kawasaki and Omori, 1988; Silvert and Crawford, 1988; Lluch-Belda et al., 1989, 1992; Schwartzlose et al., 1999; Chavez et al., 2003). Several studies emphasized the synchronic (or not) out-of-phase in both species abundance fluctuations (Soutar and Isaacs, 1974; Daan, 1980; Silvert and Crawford, 1988; Baumgartner et al., 1992; Klyashtorin, 1998; Freón et al., 2003; Barange et al., 2009; Alheit and Bakun, 2010), although this is a question that remains unclear beside all the studies carried out. Both, anchovy and sardine, are planktivorous and utilize common food sources. This is why some studies proposed that trophic interactions might explain the inverse trends in abundance, due to a competitive replacement (Daan, 1980; Silvert and Crawford, 1988; van der Lingen et al., 2006). This might indicate a dependency on the habitat conditions (Barange et al., 2009). Beside the food competition, others mechanisms have been proposed to underlie this replacement: large atmospheric trends, as the Aleutian Low (Chavez et al., 2003) or the temperature tolerance (Takasuka et al., 2007). For this last, it has been found that cold phases favour the anchovies over sardines (Lluch-Belda et al., 1989, 1992). Instead, curl-driven upwelling would provide feeding and a better spawning habitat for sardines (Rykaczewski and Checkley, 2008). Furthermore, Fiedler et al. (1986) described a negative effect of the ENSO (El Niño/Southern Oscillation) on the Northern anchovy in the California Current Ecosystem. This was associated to an increase in nutrients from the upwelling that was detrimental for anchovies (Hsieh et al., 2009). On the other hand, the relationships between both species biomass and distribution area for the period 1978-1995, as found by Barange et al. (2009), appears very similar for both species. Authors indicated that this may be reflecting a decadal pattern of the habitat availability, rather than species pattern of occupation. None of the hypotheses are exclusive and synergistic in a theoretical framework; they suggest that both species responds oppositely to external forcing (Barange et al., 2009).



These types of studies might rely on catch data or on estimated biomass. Catch data are generally more accessible, concretely for last decades. They also provide better information concerning the fishery effect on populations. It is also important to consider that surveys/catch data, use to focus in one species even they report results for others apart from the targeted one. For instance, off California, surveys conducted in spring have good coverage of sardine spawning, but less for anchovy. The latter spawns the year-round but with a major peak in late winter-spring (Barange et al., 2009). Unfortunately this type of data series is usually not long enough to give information about large-scale variability due to factors different for the exploitation of the stocks. In this sense, historical series (estimated biomass) are valuable tools when analysing long-term fluctuations due to environmental factors. Long series of catches are not available because most of the records have been gathered in the last half-century. For this reason, reconstructed series are so important in these evaluations. It is noteworthy the interest of scientific community in explaining the characteristics of ecological time series and the linkages between populations and environmental series in the past, to understand the present and predict the future. In particular, a variety of ecosystems and populations are driven by large-scale climatic oscillations (Jacobson et al., 2001; Cazelles et al., 2008; Hsieh et al., 2009).

The California region is of particular interest in this theme because of the paleo-ecological investigations carried out by Soutar (1967) and Soutar and Isaacs (1969, 1974). They derived anchovy and sardine biomasses from the scale-deposition rate in two anoxic basins off California (Santa Barbara and Soledad basins). Anaerobic sediments conserved organic residuals, such as fish scales, because anaerobic bacterium does not have the same destructive effect as the aerobic ones. In addition, they remain almost as undisturbed sediments, due to the scarce of biota in anoxic environments (only bioturbation from 1810 to 1860 approximately, as reported in Soutar and Isaacs (1974) due to an increase in dissolved oxygen). Also these substrates

are characterized by a relative high pH value (around 8). This is an indispensable condition to conserve an important compound of the scales, the apatite (Soutar, 1967). From these series, Soutar and Isaacs (1969), inferred that biomass of Northern anchovy was more constant than the Pacific sardine one for the last ~2000 years; although anchovy reveals a decrease for the last 1600 years and sardines scales are distinctly aggregated, with the greatest variance occurring 1000 years ago. With Soutar and Isaacs (1974) series, Kawasaki (1991) determines that even when the sardine was not exploited, its biomass was fluctuating widely, suggesting that variations in this species are “possible governed by natural causes, not by fishing”. Sardine population off California increased significantly from 1968 to 1973 and from 1980 to 1985. These changes remain in phase with the temperature variations (Kawasaki, 1991). In addition, Lasker and MacCall (1983) reinterpreted these reconstructed biomass series considering the scales sizes and argued their results in favour of the stock alternation hypothesis. In any case, Soutar and Isaacs’s series provide information of each species evolution and of the relationships between them.

From the historical climatic perspective, three large-scale periods must be highlighted: (i) the Dark Age Cold Period (ca. 100 B. C. and 700 A. D.), when the weather was cool and also marked by an increase in precipitation and storminess (Nunn, 2007); (ii) the Medieval Warm Period or the Medieval Climate Anomaly (ca. 750-1250 A.D.); and (iii) the Little Ice Age (ca. 1350-1800 A.D.). Noteworthy is also the transition between those two last periods. Nunn (2007) calls it the A. D. 1300 Event, which remains the most rapid climate and environmental changes within the past several millennia (Nunn, 2007). It was characterised in the Pacific Basin, by a rapid cooling, a drastic sea-level fall (~70-80 cm) and a possible increase in storminess due to an increase of El Niño events. The Medieval Warm Period lasted in California from 950 to 1220 (maximum of temperature at the 1000), but prior to that, around the year 800 fish catches proxies of sea-surface

temperature remains a minimum of temperature. After the Medieval Warm Period, a new temperature minimum was gathered in 1400 in the Little Ice Age (Li et al., 2000; Nunn, 2007). Also severe droughts affected California during the Medieval Warm Period (Hughes and Brown, 1992; Steine, 1994; Fagan, 2008). In most of the Pacific Basin, the Little Ice Age was in general cooler and arid than present, but also seasonally more extreme (Hughes and Brown, 1992; Li et al., 2000). Do these large-scale processes affect small pelagic populations off California? Which climatic parameter must be controlling their biomass if interspecific interactions are minimized?

It has to be taken into account that the effect of the environment in ecosystems is not as simple as considering only one variable. In nature, plenty of factors are taking place together and affecting populations in different ways depending on periodical nonlinear interaction of some or other groups of climate parameters (e.g.: Hsieh et al., 2009). Also it has to be considered the possible effect that one species might have on the other. Trying to shed light to the complexity of the system, the present study is focused on the possible effect that the environment (climate and biological processes) can have on these two marine commercially exploited fisheries, Northern anchovy and Pacific sardine, off California. To reach this aim, different types of climate data and statistical analyses were performed and compared.

## **Material and Methods**

### **Data set**

#### **1. Capture Data**

The reconstructed time series of Northern anchovy (*Engraulis mordax*) and Pacific sardine (*Sardinops caeruleus*) in the Santa Barbara and Soledad basins (California) were extracted from Baumgartner et al. (1992).

These series were obtained from the scales found in cores (Figure 1) at the quoted basins (Soutar, 1967; Soutar and Isaacs, 1969, 1974).

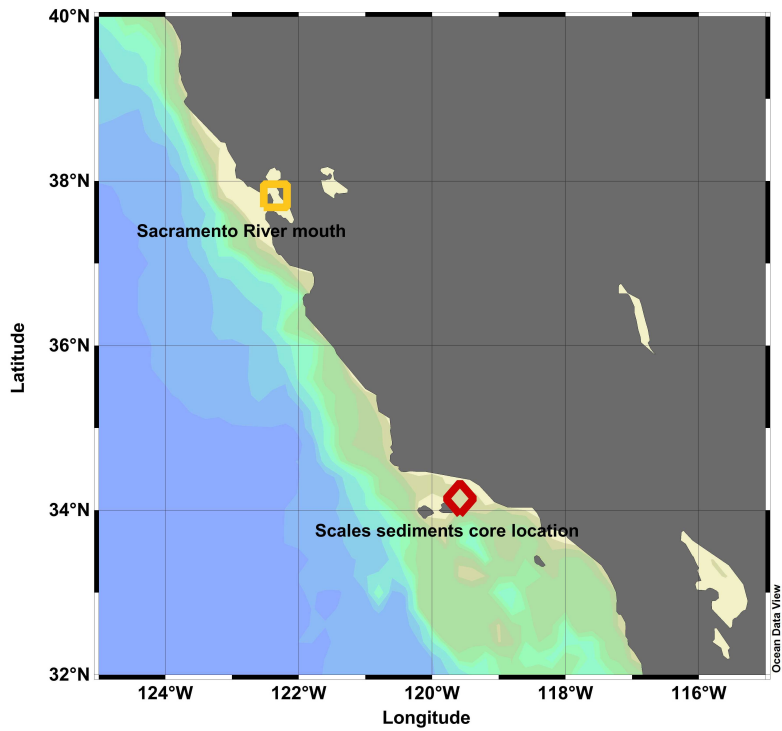


Figure 1: Map with the scales sediment cores location (red diamond) and the mouth of the Sacramento River (yellow square) (Schlitzer, 2009).

## 2. Climate Data

Different types of climate parameters were considered looking for the large-scale variability of the system. Most of them were gathered from on-line data bases. These data were: (i) Sacramento River (Figure 1) flow reconstruction from 901 to 1997 (River hereafter. Meko, 2001); which might be a climate index that reveals the monsoon northward displacement related with the ITCZ movements over the Northeast Pacific through the rainfall that derives in a higher river runoff (Janowiak et al., 1995; Chiang et al., 2000).

Besides, rivers discharges are also a source of freshwater that diminishes the salinity, but they are nutrients suppliers too (Nunn, 2007), and small pelagic fishes, concretely the anchovies, are favoured by this features of the river runoff (Checkley et al., 2009). Other considered variables were: (ii) El Niño/Southern Oscillation (ENSO hereafter) from 1650 up to 1970 by McGregor et al., 2010; (iii) the Pacific Decadal Oscillation (PDO hereafter) from 1470 until 1970 (Shen et al., 2006); and (iv) beryllium-10 (Be hereafter) reconstructed series, from 1000 to 1970 by Crowley (2000).

### **Statistical analysis**

Time series analyses are powerful tools when investigating long-term fluctuations of populations and their relationship with the environment. For instance, ARIMA model and spectral analyses, which are less used nowadays due to the fact that they might give spurious relations. They also considered stationarity and linearity of the series and these is unusual in data sets. The most recently used, because they do not assumes stationarity in the series, are the state-space method when series contains missing values and detrended series are needed (Durbin and Koopman, 2001; Hsieh et al., 2009); the non-parametric stationary bootstrap for correlations (Politis and Romano, 1994; Hsieh et al., 2009); a wavelet analysis (Torrence and Compo, 1998; Maraun et al., 2007; Hsieh et al., 2009); or the multiple regression test (Hsieh et al., 2009); among others commonly used in this type of evaluations.

The following methods were considered in order to take into account the possible non-stationarity and non Gaussian nature of the data.

(i) Wavelet Analysis (following Maraun et al., 2007): This method is commonly used for analyzing localized variations of power within non-stationary time series at different frequencies (Torrence and Compo, 1998). For instance, this is the case of ecological processes. This method also permits the analysis of the relationship between two signals,

especially appropriate for following the gradual change in forcing by exogenous variables (Cazalles et al., 2008). Herein, the continuous Morlet wavelet mother function was considered, due to its complexity and because it contains more oscillations than the Mexican Hat one. The former, combines positive and negative peaks into a single broad peak (see Torrence and Compo, 1998 for more details).

In the present study, the 95% confidence level was used for detecting significant relation between variables removing all the possible random noise influence in the results. The confidence interval at  $1-\alpha$  level is the interval that contains the true wavelet power at a certain time and scale with probability  $1-\alpha$  (Torrence and Compo, 1998).

After choosing the wavelet function and setting the scales for the analyses, the cone of influence (COI) was fixed for all the cases in evaluation, the cross-spectrum and the coherence were obtained. The COI is the region of the wavelet where the possible noise of the series edges is excluded. The coherence wavelet is the amplitude of the wavelet cross-spectrum normalized by the spectrum of each signal. It is a direct measure of the correlation since it quantifies the relationships between the considered two non-stationary signals. The phase of the wavelet methods represents the time delay between both signals (Maraun and Kurths, 2004; Cazalles et al., 2008; Hsieh et al., 2009).

Results were checked for different smoothing length, as proposed in Maraun and Kurths (2004): peaks that appear only for a single smoothing length were treated as artefacts; peaks that seem consistent for different smoothing were taken into account. In addition, thin-black lines denoting significant correlations were considered as possible spurious correlations and treated with caution. Thick-black lines are stronger significant results. The latter were the ones considered from now on, although the others were kept in mind. The upper plots are the wavelet coherence, where high variability is

represented in red and low one in blue; the plot under it is the phase/out-of-phase relations of those variability's.

(ii) Stationary bootstrap (Politis and Romano, 1994) was applied to all possible pairs of variables, but special attention was given to those pairs that remain significant or highly significant through the wavelet test. Significant results obtained from this bootstrap technique, which were not found in the wavelet, should be bear in mind as important punctual phenomena.

This is a resampling technique of blocks from original series, each block of random size, forming new pseudo-time series. This procedure preserves the autocorrelation structure within original series. However, to gain the stationarity, this method considers the series as a circle (avoiding the end of the series problem), and resamples blocks until enough observations in the pseudo-time series have been generated.

In the present case, several resampling length were proven (500, 1000, 2000, 3000..., 10000). Finally, 2000 replicates were considered enough since it gave in all cases roughly the same results than using longer resampling procedures, with the only difference that the latter took longer time in the modelling execution. It calculates standard errors and constructs new (red lines) confidence intervals (0.025, 0.975) for the parameters in evaluation based on weakly dependent stationary observations.

This methodology was applied to the, apparently, significant wavelet results. If after applying this stationary bootstrap, with more restrictive confidence intervals, relationships between pairs of variables remain significant, those wavelets were considered as valid results. Contrary, they were discarded as possible artefacts significant relations, which may fall into the 5% of fortuitous results taken into account in the wavelet analysis, if they were no significant through the bootstrap.

(iii) Multivariate moving-window regression (Casals et al., 2002). This third method allows seeing which variables are, potentially, affecting in different periods of the time series to both species abundance. Also this gives an idea if significant correlations are found at several time lags among different groups of variables.

The window-size (wl) in years was selected according to the long-term processes that were looked for. To see large-scale climate influence on medium-life cycle species, wide windows should be considered. Due to the different nature of the environmental variables considered, an intermediate wl was considered (wl = 50). This length allowed the detection of large-scales variability without diminishing the short-scales ones, as the ENSO punctual effect. Smaller sizes gave back too noisy results, and bigger ones remain scarce. Also the numbers of years that the window should be moved (step) must be fixed accordingly to the aims of interests, wl and the length of the series. To gain satisfactory results, 10-years step were considered. Finally, the lagged years (3 years) for the cross-correlations involved in this method were also determined considering the species life-cycles (FAO, 1985, 1988). The Pacific sardine can live for 20-25 years (FAO, 1985), however it was considered that in the first stages of development they are more environmentally influential. On the other hand, the Northern anchovy gets its standard maximum lengths with 2-3 years (FAO, 1988). For all this, a 3 to 5-year lags were considered in order to evaluate climate effect on those species. To validate the results of each window analysis, a bootstrap test was conducted following a step-wise procedure for 1000 repetitions.

In the x-axes of the Multivariate moving-window regression figures, are the year's scales. In the y-axes the different considered variables within this analysis are plotted; in each bar, the dots in the vertical are representing the significant correlations lagged in time. In this sense, the lowest dot is the significant correlations within variables for a 0-year lag, the second upward is



the 1-year lag correlation, and so far so on. This analysis was conducted with each species and this is indicated in the first horizontal bar of the plots.

## Results

*Wavelet and Stationary Bootstrap Analyses*- From all the analyses done just the coherence wavelet with significant results (0.95% confidence level –significant at 5 %-) inside the cone of influence (COI) are shown (Table 1). Periods that appeared as significant out of the COI are dismissed because there might be an edge effect due to the finite length of the time series (Torrence and Compo, 1998). This last was corrected in the stationary bootstrap when constructing pseudo-time series as circles. A value of zero in the phase of analysis indicates a shift from phase to out-of-phase or vice versa.

With this method, significant associations between abundance of the anchovies and the sardines (Figure 2) when their behaviour was shifting (phase=0. This means that before the correlation the relation between both species was out-of-phase and that after the significant correlated period it turns to an in-phase period). The first significant relationship among the two species was from the year 940 to 1011; ranging in scale from 17.6 to 30.6 years. The second one was from 1324 to 1382 and in a scale from 15.3 to 24 years. These significant results in those two periods were tested through the stationary bootstrap correlation coefficient ( $R \approx 0.2$ ). Focusing on the significant bars at the stationary bootstrap plot, it can be appreciated that sardines and anchovies population during several years (10 negative lags and 1 positive lag) are somehow related through an external forcing or through their interspecific relationship.

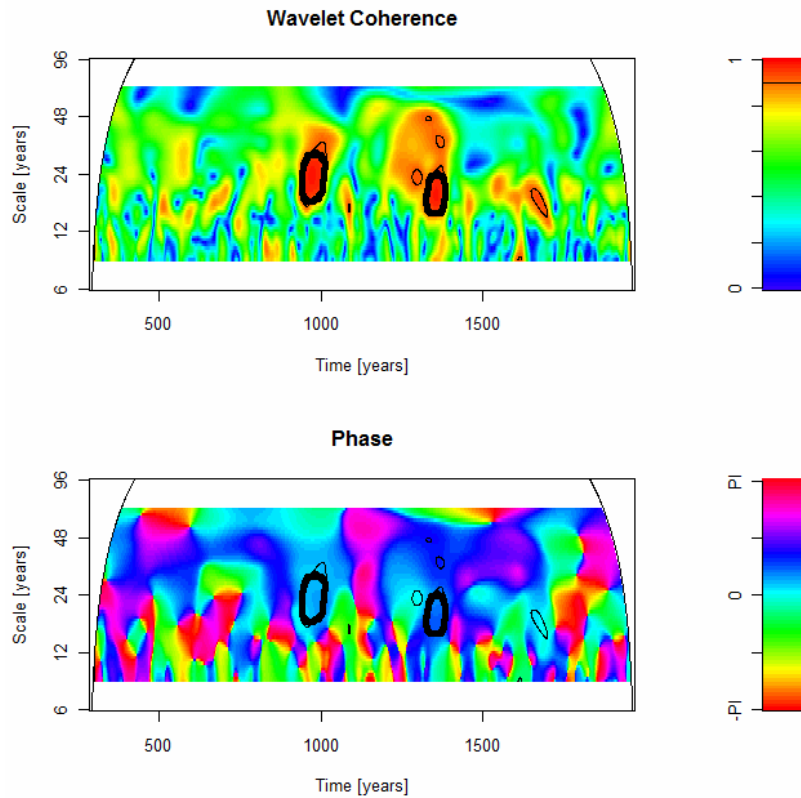


Figure 2: Wavelet Coherence for the anchovies and sardines biomasses. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

If attention was paid to the effect of different climate variables in each species, it was found that the ITCZ fluctuations, through the Sacramento River runoff has a slightly significant influence on the anchovy population as seen in the wavelet analysis (Figure 3). It was appreciated that there were some orange-red zones from 1300 to 1350 and in 1600, denoting a high relation among the considered variables. Going further, these relations coincided when the behaviour was close to a swift between phase and out-of-phase processes. The stationary bootstrap evidenced that these were really negative significant relationships, but they were not very strong ( $R < -0.1$ ).

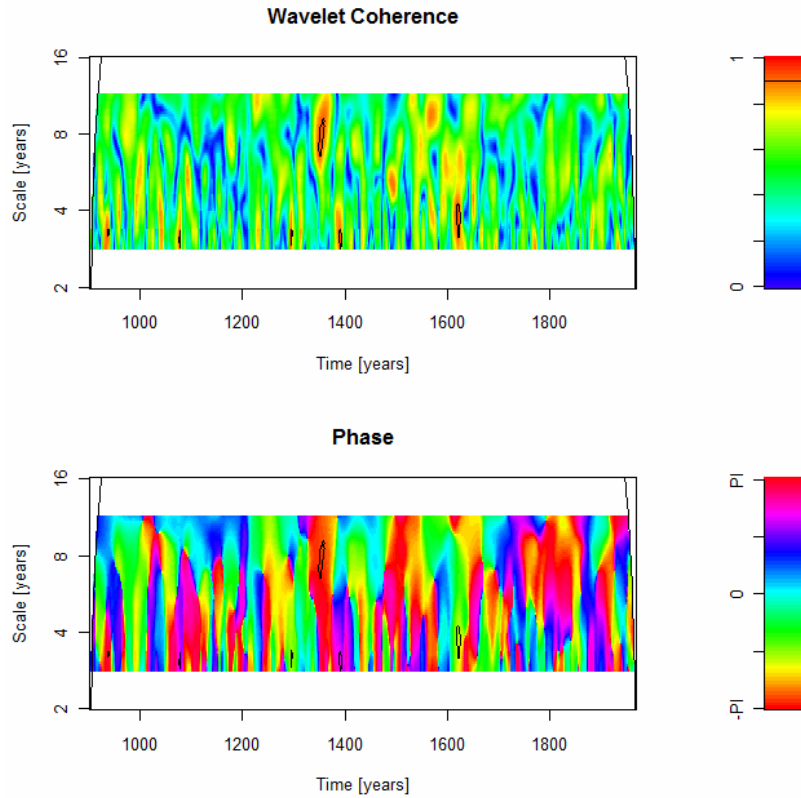


Figure 3: Wavelet Coherence for the anchovies biomass against the Sacramento River flow. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

As happened with the anchovy, the abundant rainfall, which derived in a high Sacramento River flow, also affected the Pacific sardine through the wavelet analysis (Figure 4) between the years 1308-1324, during 2.4 years (4.1-6.5). Small significant regions (red) are appreciated alternating with no significant ones (blue). The stationary bootstrap slightly reflected this negative relation ( $R=-0.06$ ) with a 23-24-years lag. However, it was not highly significant (significant  $R$  close to the interval of confidence).

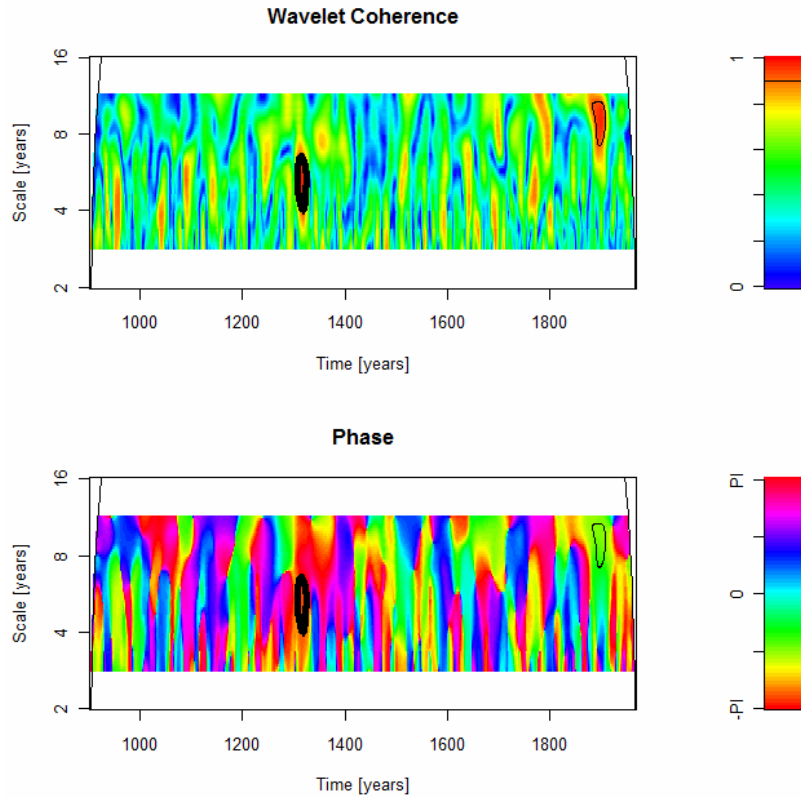


Figure 4: Wavelet Coherence for the sardines biomass against the Sacramento River flow. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

The Beryllium-10 affected the Pacific sardine population in a highly significant way (Figure 5) from the year 1601 to 1680, in a 2.6 scales of years (5.1-7.8). It is an out-of-phase relationship. The stationary bootstrap reflected this negative influence with a lag of 10 years onward (R ranging roughly from -0.22 to -0.28).

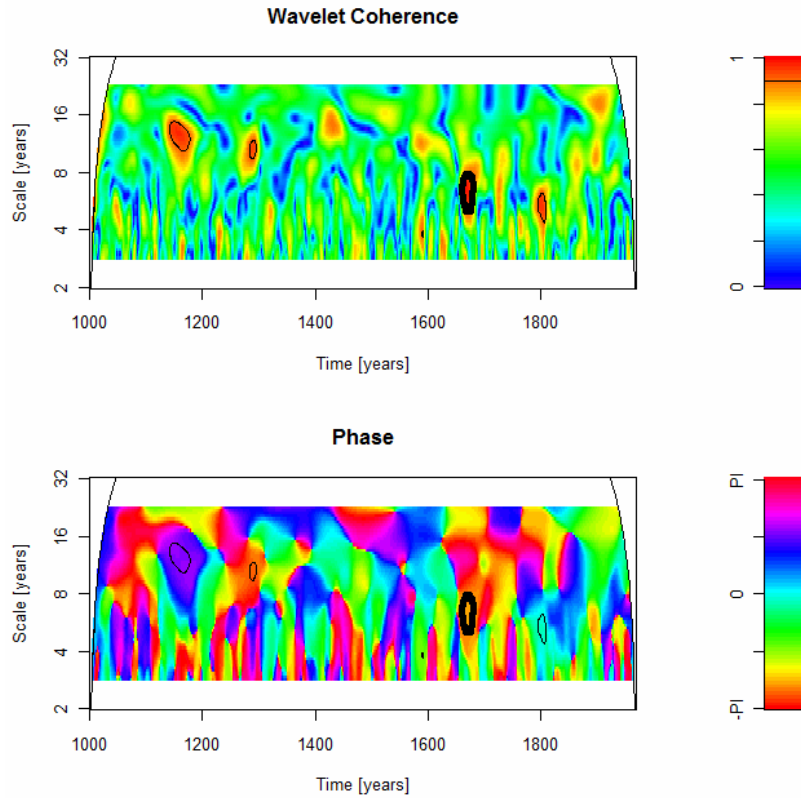


Figure 5: Wavelet Coherence for the sardines biomass against the Beryllium-10. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

The remainder environmental variables did not have consistent significant results in the wavelet analyses, neither in the stationary bootstrap test.

*Multivariate Moving-window Regression Analysis-* After testing different parameters sizes, the  $wl=50$ ,  $steps=10$  and 3-lagged was considered the right size within the length-of-influence of the different climate parameters (not too wide either too short) in the correlations with anchovies (Figure 6) and sardines (Figure 7) off California. Repetitions of the analysis

were done 1000 times. It is important to remember the years in which each series began: enso (1650-1970), PDO (1470-1970), Be (1000-1970) and river (901-1970). Both species series started at the 283 and finished in 1970 A.D.

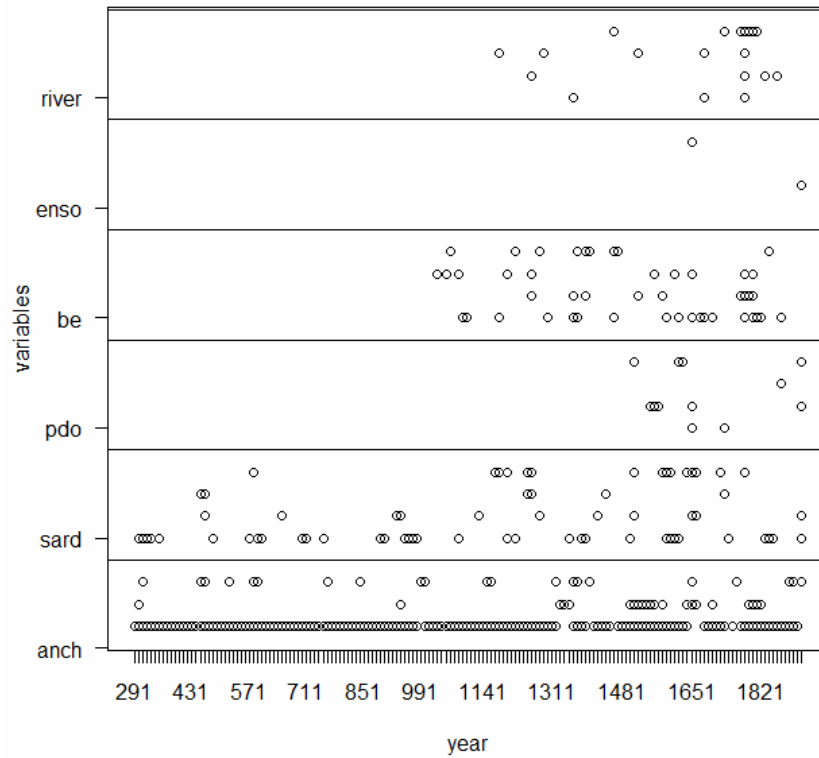


Figure 6: Multivariate window-moving regression considering anchovies as the dependent variables. All the climatic parameters, as well as the sardines data are the independent ones. The  $wl=50$ , the  $step=10$  and a maximum lag=3.

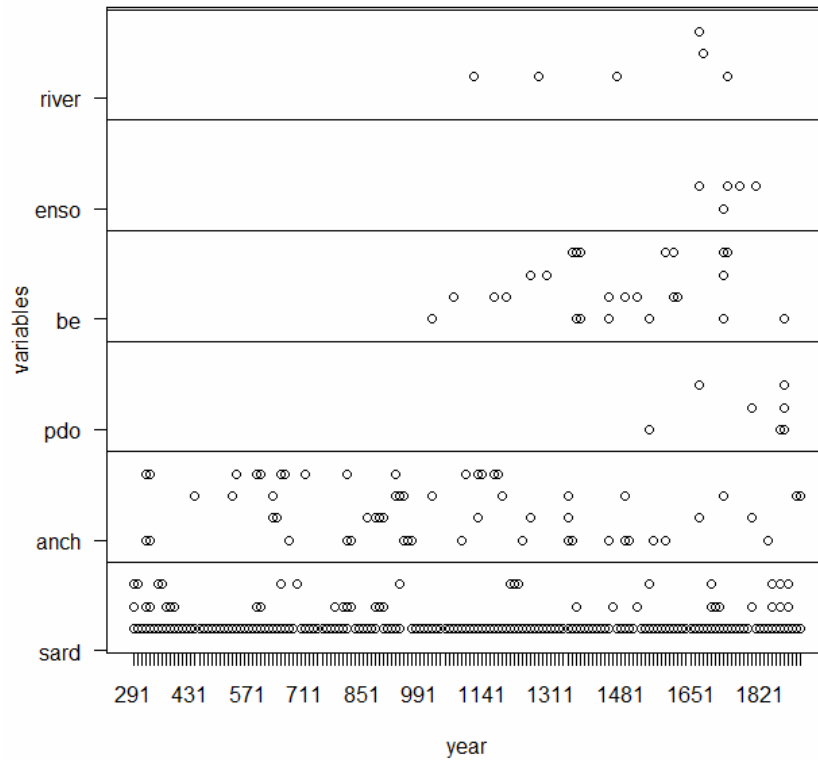


Figure 7: Multivariate window-moving regression considering sardines as the dependent variables. All the climatic parameters, as well as the anchovies data are the independent ones. The  $wl=50$ , the  $step=10$  and a maximum lag=3.

In general, what this analysis highlighted was that environment variables effect is not persistent in time but do affect the Northern anchovy and the Pacific sardine. And that they do not act solely. Also, that all the variables show a different wide-cyclical significant-no significant interactions with both species.

Table 1: Summary of the wavelet coherent and bootstrap analyses significant results.

Pairs of variables	Correlation period (Year)	Length of correlation (Year)	Correlation coefficient
Anchovy-Sardine	940-1011	17.6-30.6	0.2
	1324-1382	15.3-24	
Anchovy-Sacram. River	1300-1350	*	< -0.1
	1600		
Sardine-Sacram. River	1308-1324	4.1-6.5	-0.06
Sardine-Beryllium10	1601-1680	5.1-7.8	-0.26

\*This significant correlation was verified through the bootstrap analysis, although in the wavelet method it seems that it might be a spurious correlation. This is why it was not possible to determine the length of the years of correlation. However, the result validated through the bootstrap was relevant enough to be highlighted.

For the anchovy (Figure 6), it was appreciated that the abundance of the next year was dependant on the year before for the whole period. Some effect was detected with 2 and 4-years lags, but the proportion of significant results increased for lags=3 and 5. Sardines seemed to predominate on the Northern anchovy only for certain stretches of the period analyzed. There were only two relative long periods (650-920s and 1000-1200s) without sardine linkages recorded. Also the influence of the cold weather indicated by an increase in the Sacramento River runoff, can be detected after the year 1200, 300 years after the beginning of the series. The PDO remains the less influential variable on anchovies; just some influence can be detected in the



mid XVI century and beginning of XX. The Be seems to control the anchovy population every ~200 years during cycles of 15 years.

When evaluating the sardine abundance (Figure 7) it can be seen that the Be was cyclically well correlated with it during the whole period. However, it did not reflect relative long periods without affecting the sardine biomasses, as happened with the anchovy. The ITCZ index, through the Sacramento River, gave significant relations with sardines only during the XII century period and few isolated years afterward.

## **Discussion**

We have presented the results for a large-scale evaluation of the effect that the environment must be having on the Pacific sardine and on the Northern anchovy off California. It has been largely argued if both species live in a permanent competition for their feeding resources and the habitat they occupied (Soutar and Isaacs, 1974; Daan, 1980; Silvert and Crawford, 1988; Baumgartner et al., 1992; Klyashtorin, 1998; Freón et al., 2003; Barange et al., 2009).

In this evaluation of the system, it was found a worth significant relationship between anchovies and sardines (Figures 2, 6 and 7). The first relation was obtained from 940 to 1011; this coincides with the beginning of the Medieval Warm Period (950-1220 in California. Li et al., 2000). At the year 1000, a temperature maximum was reached which seems to be detrimental for this relation. The second significant correlation period (1324-1382) coincides with the end of the A. D. 1300 Event and the beginning of the Little Ice Age; just after this period, in 1400 there were another minimum that broke the two species relationship. These results are an indirect measure of the effect of temperature on both, sardine and anchovy. They corroborate the hypothesis of an Optimal Growth Temperature, as an extent of the Optimal Environmental Window Theory, proposed by Takasuka et al. (2007).

Our results reveal that either cold conditions or too warm ones can break the significant relationship between sardines and anchovies. We assume that this is a co-existent relation since the phase of the wavelet analysis reveals that there is not a positive either negative trend (phase=0). This is not arguing in favour of the species replacement; it rather agrees with Barange et al. (2009) about the fact that the alternation in species may be climatic more than behavioural. They also found a similar behaviour from 1978 to 1995. If environment conditions favour the biomass growth of both species they can co-exist.

Furthermore, we are evaluating the system from a large-scale perspective. The ENSO is an important punctual (short-scale: once every 3-7 years) phenomena. For this reason, the significant and negative relation with the anchovy observed by Fiedler et al. (1986) may be underestimated, but not inexistent, in the present study, even though it is detected through the Multivariate Moving-window Regression Analysis (Figures 6 and 7).

The effect of the ITCZ in the Atlantic and Pacific Ocean has been widely evaluated through indirect measures: SST, precipitations, cloudiness, amount of solar irradiance arrive to the earth, etc. (Deser and Wallace, 1990; Philander et al., 1996; Janicot et al., 1998; Chiang and Vimont, 2004; Cobb et al., 2001; among others). As pointed out by Chiang et al. (2001), the ITCZ localized over the Tropical Atlantic shares similar features with the one over the Eastern Pacific due to the strong coupling between the ITCZ's and their oceanic cold tongues. When the Eastern Pacific ITCZ is near or south the equator, the Tropical Atlantic one tends to stay north of the equator. This is translated as a reduction in rainfall at the south Atlantic equator and intensification in the north as well as in the Eastern Pacific (Chiang et al., 2001). Beside this, positive SST anomalies in the Equatorial Eastern Pacific and negative rainfall anomalies over the west of Africa, have been related with a east-west divergence circulation over the Tropical Atlantic. This was linked to strong warm and cold ENSO events (Janicot et al., 1998). In this

sense, it should be highlighted the slightly significant out-of-phase relationship found when comparing the anchovies estimated biomass with the Sacramento River flow (Figures 3) as an indirect index of the ITCZ (from 1300-1350 and in 1600). This coincides roughly with the end of the Medieval Warm Period, implying the beginning of the temperature decrease and the precipitation increase in the Pacific (Sacramento River runoff). This put in evidence the sensitivity of the anchovy to temperature changes rather than the sardine. But concerning feeding response, probably both species react the same way, although sardines seem to give a clearest respond. Sacramento River flow influence on anchovies and sardines remain significant (Figures 3 and 4, respectively). In both cases the relationship is out-of-phase. Furthermore, this significant relation was found from 1300 to 1350; and from 1308-1324 for anchovies and sardines respectively. These two periods coincides with the end of the A. D. 1300 Event and beginning of the Little Ice Age. In this period, also a co-existent relationship was described in this study for both species (Figure 2). Nunn (2007) described a possible change in river-end due to the sea-level fall; the coast line should readjust to the new shore conditions. This may be implies a higher erosion of the coast and consequently, more sediments and nutrients to the marine realm (Soutar and Isaacs, 1969; Nunn, 2007). This might produce a change in the trophic structure of the region, decreasing the availability of adequate food and so, the negative respond of anchovies and sardines. Finally, sardines also react negatively to the solar irradiance (through the Be) from 1601 to 1680 (Figures 5 and 7). This relationship can be explained by the feeding habit of this species, which is predominantly based on phytoplankton (Kawasaki and Omori, 1988) that in turns is controlled by primary production. Between 1645-1715 there was a minimum in the solar activity calls the Maunder Minimum (Gleissberg, 1958); this might explain the detrimental effect of the solar irradiance on sardines during those 70 years. Why this solar activity minimum affected sardines and did not seems to happened the same with the Spörer (1460-1530), Dalton (1790-1820) or the Contemporary (1895-1930)

ones? We associate this to the fact that the Maunder Minimum occurred after the 1400 minimum temperature, so probably, the sardine population was already diminished.

Environment variables effect is not persistent in time but do affect the Northern anchovy and the Pacific sardine. It has been also highlighted that they do not act solely as shown in Figures 6 and 7. From both figures, it can be appreciated that the PDO and ENSO are the less influence variables on the two evaluated species. Contrary, the highest number of significant results were found with the Be and the ITCZ in both cases, through the Sacramento River, as an indicator of a much colder weather, affects largely the anchovies abundance; it remain no so significant with the sardines. This last was not exactly the results obtained by the previous methods; we consider that this is due to the combined effect of various climate parameters. And so, this may be the most approximate result to what must be occurring in nature.

The wavelet approach over classic techniques has resulted advantageous because it does not assume stationarity, which is a feature of the series considered. It is known that ecological time series can change dramatically with time. Wavelet analysis provides a way to follow gradual changes in the forcing by exogenous variables such as environmental or climatic variables (Cazelles et al., 2008), although it does by pairs of variables. However, wavelet results should be tested with other method that involves a stepwise replacement procedure to distinguish and validate strong significant correlations from artefacts within the 5% of possible random. In our results was evident that spurious significant relations were obtained through the wavelet and dismissed by the stationary bootstrap. In addition, also significance that was ambiguous was finally selected through this validation test. Neither of these statistical analyses provides information about the underlying ecological mechanism: there is not a single relation, either between cyclical features and biological mechanisms. A given pattern

of association between series may be generated by a wide variety of different mechanisms (Cazelles et al., 2008). For example, we have shown that small-pelagic populations off California are related to the solar activity (through the Be) and the river runoff linked to the ITCZ displacement over the Pacific basin. But, we have not proved that those variables are the only factors accounting for the anchovy and sardine fluctuations. To reduce this uncertainty, multivariate window-moving regression analysis was conducted. There we saw that all the considered variables were playing a key role in some moment on the marine populations evaluated. Even those that remain no-significant when considered solely. However, further studies are needed to get closer to answer the question of how climate affects anchovies and sardines. Even the present study may be a step forwards that uncertainty, more variables should be taken into account and a more precise multivariate regression test should be done.

To conclude although a replacement may be occurring within sardines and anchovies off California up to some point, our results highlighted the environmental influence when controlling both species fluctuations rather than their biological interactions (in accordance with Barange et al., 2009), since under certain conditions sardines and anchovies could co-exist as derived from our results. As predominant climate parameters, the ITCZ and the solar irradiance (indirect measure of temperature and phytoplankton availability) are the main variables influencing these species biomass fluctuations derived from scales in the sediment concerning this study. Regarding this, one might think if this series are not introducing some noise in the analysis, but concerning this it has been demonstrated the consistency of this data series (Baumgartner et al., 1992; Field et al., 2009). However, further studies are needed to reduce the uncertainty on how global and local climate might affect them.

## **Acknowledgements**

A. M. Caballero-Alfonso has a fellowship from the Spanish Ministry of Science and Innovation (MICINN). The EKLIMAXXI project (Basque Government, Department of Industry and Basque Meteorological Service-Euskalmet, Project ETORTEK07/01 – IE09-264) is acknowledged for funding the position of U. Ganzedo.

Authors also want to thanks Dr. Douglas Maraun for his help when answering about sowas library in R software. And Dr. Juan Manuel Martín González, from the University of Las Palmas de Gran Canaria, for his advises when developing the wavelet methodology.

# *General Discussion*



## ☞ GENERAL DISCUSSION ☞

*“The Earth functions as a unique and auto-regulated system, formed by physical, chemical, biological and human components. The interactions and fluxes of information between the former parts are complex and highly variable in multitude of temporal and spatial scales” (Lovelock, 2007)*

The actual loss and alteration of the biodiversity is a worrying issue. Concerning this, enormous attention has been paid to the climate change caused by anthropogenic actions and to the resource's overexploitation. However, the influence of the climate goes further, but to understand this, studies have to go back in time as far as possible. Although historical studies are limited by the quality of the documents used (even more as going further back in time) this kind of information become scarce and harder to interpret (Cushing, 1982). The apparent response of marine ecosystems to short-term and decadal scales atmospheric variations suggests that the large scale climate/ocean processes may be the principal responsible for the fluctuations observed in marine populations (Poulard and Blanchard, 2005). Concerning this issue, the knowledge that the biosphere and the atmosphere are linked is not new (Bernal, 1951; Wigner, 1961; Lovelock and Margulis, 1973). In 1972 James E. Lovelock proposed the Gaia Theory based on the idea that *“life is one member of the class of phenomena which are open or continuous reaction systems able to decrease their entropy at the expense of free energy taken from the environment and subsequently rejected in a degraded form”*. This means that the biosphere and the physical Earth component are integrated, forming a complex system. How can they be isolated? It is impossible to understand what is happening in one of them without knowing



the behaviour of the other. Related to this, it has been stated that, the observed punctual (chapter 1) and medium/long-term (chapters 2-4) changes in the marine ecosystems are, in a high proportion, due to the climate variability. Largely in the literature the importance of local condition is highlighted (Cushing, 1982; Caballero-Alfonso et al., 2010; chapter 3), but large-scale atmospheric processes are gaining the interest of the scientific community. Marine ecosystems are complex adaptive systems (Alheit and Bakun, 2010), and characterized by the non-linearity of their dynamics (Ottersen et al., 2004; Alheit and Bakun, 2010). This implies that small changes in large-scale climate patterns (e.g.: ENSO or NAO) may produce large effects at various species and/or trophic levels (Ottersen et al., 2010). Due to this, it is essential to determine the environment's degree of influence (Levin, 1998; Ottersen et al., 2001).

The goal of this Thesis was to contribute to the comprehension on how climate has affected marine ecosystem. Firstly, an extensive review of the historical knowledge on the evolution of the marine ecosystems, as well as of the climate was carried out. After that, how some species response to climate variables changes was posed. As an approximation to the proposed objective, three types of marine groups (with different biological mechanisms and possibly different responses to natural climate variability) were considered: relatively short (cephalopods), medium (clupeids) and large (bluefin tuna) life span species.

Marine organisms show a broad range of responses to environmental changes, due to the nature and intensity of the acting force, but also associated to the life features of each population. This complexity in the responses may explain the patterns of recruitment (Cushing, 1982; Caddy and Gulland, 1983) and also the biomass variations (Spencer and Collie, 1997) observed in marine populations. The biological changes can be seen in multiple space and time scales. An evidence of how fast marine population can evolve related to environment changes are all the unusual events gathered

in the **Introduction**, which are only a small representation of what is reported in the literature (Quéro, 1998; Stebbing et al., 2002; among others). A recent example is the caught, out of its distribution range, of two specimens of football octopus (*Ocythoe tuberculata*) off Cantabria (North-west of Spain) related to an anomalous warming of the SST (chapter 1). In the same way, the *Octopus vulgaris* (chapter 2) is highly temperature dependent in its embryonic development, paralarvae stage, benthic settlement and spawning-catching peaks (Boyle, 1983). Cephalopods are short-life cycle species (Boyle, 1983, 1987; Hernández-López et al., 2001) and this implies that their responses to environmental changes are fast (Hernández-García et al., 2002; Pierce et al., 2008). If the environmental force is strong enough, this influence can be detected with days of delay between the forcing and the anomalous capture or sighting (chapter 1). However it is more common to appreciate the effect in a seasonal scale as reported for the Canary region with the common octopus (*Octopus vulgaris*) catches (chapter 2). Here the highest catches took place in spring (35.82%) and autumn (25.52%) coinciding with the spawning peaks (Figure 3 –left-, chapter 2).

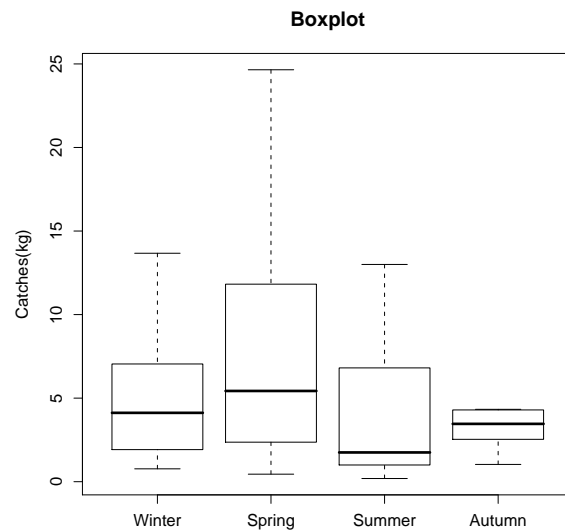


Figure 3 (left) of the chapter 2: Boxplot of the monthly CPUE.

It was also seen that the temperature has an inverse relation with the octopus Capture per Unit of Effort (CPUE). More striking was the relationship with the NAO, which was direct for both seasons with the octopus abundance when the NAO index was changing phase. In spring it explained the 28.64% of the fluctuation variance; meanwhile in autumn it accounted for a 31.13%. These results were also found by Polanco et al. (2011) using a wavelet analysis that might correct the error associated to the lineal models applied within chapter 2; this finding is giving consistency to our results.

As Cushing (1982) posed, the “*fish stocks are sufficiently remote from climatic events to restrict the number of physical factors common to both*”. This idea can be extended to all marine populations, but also the interest has to focus on the details of which variables are influencing each species population in higher or less proportion. In this sense, data sets compiling and computerization, as well as the statistical methods are improving and representing in a better way with time what is taking place in the nature. However, larger and more truthfulness climatic and biological series have to be gathered and available for the scientific community. Besides, factors as the wind, the temperature or the solar activity variability still predominant in the determination of the rates of natural increase or decrease of the marine stocks through their effect in larvae and juvenile stages (Cushing, 1982; chapters 1-4). This is also observed in the octopus biomass, where the temperature and the NAO affected octopus paralarvae survival, growth rates, age of juvenile benthic settlement and the timing of the reproductive peaks; that is, on recruitment to the fishery (chapter 2).

Previous works, since the 1990s (Ottersen et al., 2001), also highlighted the influence of this atmospheric pattern, as the ENSO, the NAO or the ITCZ displacement, on other type of marine populations. For instance, Fromentin and Planque (1996), stands out its influence on two Atlantic zooplankton species, *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. Both

species have different spatial and temporal patterns in the eastern North Atlantic and in the North Sea (Planque and Fromentin, 1996) due to different responses to environment and because of other biological factors. Their long-term trends are opposite. On the other hand, positive NAO values are related with low *C. finmarchicus* abundances and vice versa. Fromentin and Planque (1996) posed that the relationship between NAO and *C. helgolandicus* is less evident (only the 18% of the variability is explained oppositely to the 58% observed with the other copepod species), but it remains as a positive relationship. However extreme NAO indices caused drastic changes in *Calanus* species. The differences in the way the NAO influence these two species are associated to the intermediate factors such the wind stress, the temperature or even the competition between them. Overall, the NAO seems to be the main responsible controlling the *Calanus* replacement. A NAO effect can be also detected when evaluating higher trophic levels. For example, a positive NAO in the north of Europe (implies cold phases in the Mediterranean basin) translates in warm years that favoured higher growth rates and survival of the cod (*Gadus morhua*) in the Arctic, Norwegian, west Greenland and off Canada waters. This derived in a rise in the capelin (*Mallotus villosus*) consumption in the Barents Sea by cod. The same is observed with the North Sea cod (Ottersen et al., 2001). It has been seen that the NAO caused changes in the thermal habitat of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) too (Ottersen et al., 2001; Drinkwater et al., 2010), because its distribution range decreases with positive NAO values (warm conditions in northern latitudes) and expands when negative conditions occur. This behaviour has also been detected for the cod in the Barents Sea, the herring (*Clupea harengus*) and for sardines (*Sardina pilchardus*) in the northern of Europe (Ottersen et al., 2001). In the last two cases, the herring is favoured with negative NAO indices, meanwhile the sardines prefers positive values (Brander, 1995; Alheit and Hagen, 1997; Ottersen et al., 2001). These are more or less direct responses to NAO, but complex ones might involve

physiological responses that modulate population's dynamics and interactions (Ottersen et al., 2001).

The NAO affects different species in different ways when it is in positive or negative phase. In chapter 2, the NAO affected the common octopus when changing from one phase to another in the Canary Islands. All this results highlight the need of evaluating the effects of climatic oscillations at individual, population and community level (Caballero-Alfonso et al., 2010; chapter 2). This is due to the fact that such patterns affect the reproduction, abundances, distributions, species competition... responses. Also a bigger comprehension of the intermediate mechanisms, between the NAO and the ecosystems response, should be gathered (Ottersen et al., 2001).

Beside the previous results, no significant influence of the NAO has been detected in other species such the bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) (Ravier and Fromentin, 2004; Ganzedo-López et al., 2009). Although Santiago (1998) reported that the relationship between winter NAO index and bluefin tuna was positive, but negative with albacore (*T. alalunga*). Contrary, the temperature has been largely considered as the main controlling factor in the northward bluefin tuna migration up to their spawning regions in the Mediterranean Sea (e. g.: Ravier and Fromentin, 2001; Ravier and Fromentin, 2004). This is not trivial since it is the variable that controls biological processes as the reproduction phase or the spawning moment (Fromentin, 2006; Goldstein et al., 2007). However, in chapter 3 the importance of the solar activity (measured as irradiance. Lean, 2000) was highlighted as a possible cause under the observed long-term abundance fluctuations, together with other climatic factors. In the Gibraltar Strait (1610-1936) a 68.02% explained variance of the Bluefin tuna fluctuations was observed; while for the western Mediterranean (1700-1936) the explained variance was of 46.5%. More over, those abundances minima coincides with the minimum values of environmental variables (Figures 6 and 8 of the chapter 3). These minima corresponds with the solar activity minima described in the literature, which

in turns controls the temperature (Gleissberg, 1958; Bond et al., 2001). However, an important part of the variability in the conducted analyses remains unexplained probably due to additional local-scale climatic events and socio-political circumstances (e.g.: wars, famines, bankrupts, etc.) that historically affected the Mediterranean countries and this traditional fishery.

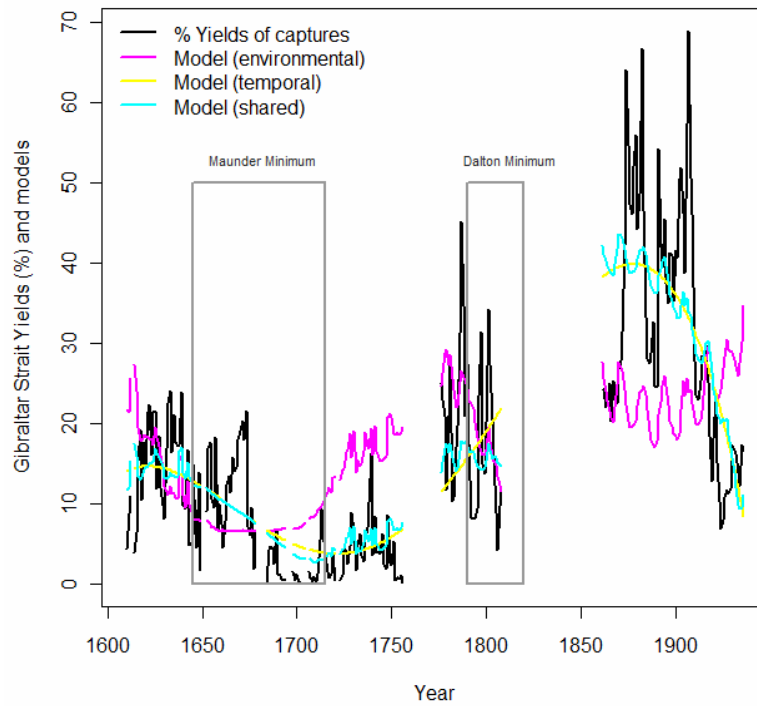


Figure 6 of the chapter 3: Gibraltar Strait yields and models for the period 1610 to 1936 (considering the SLT and the SIB).

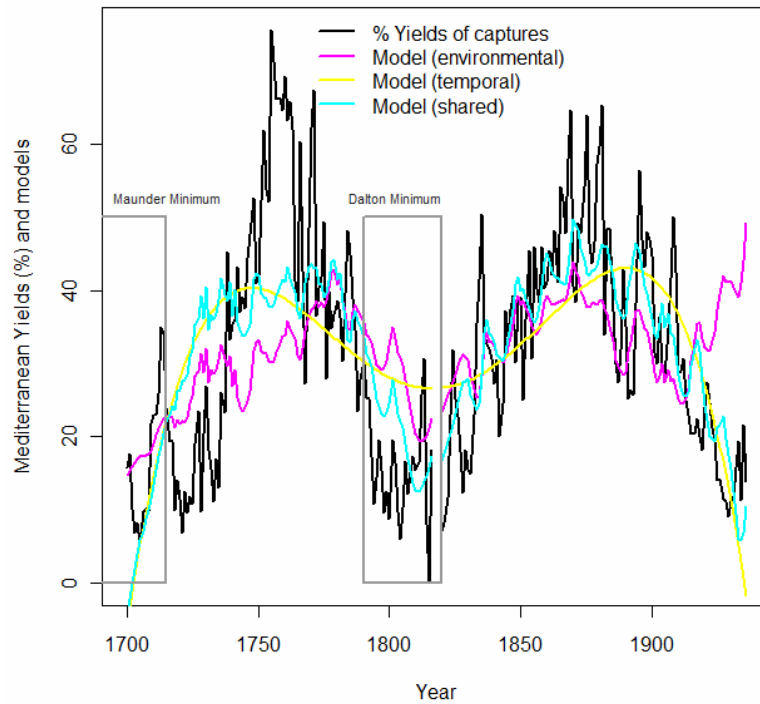


Figure 8 of the chapter 3: Western Mediterranean yields and models for the period 1700 to 1936 (considering the SLT and the SIB).

For the bluefin tuna (chapter 3) local features seem to be playing a key role in the abundance of the stocks. Small differences were found between regions considered in chapter 3 (i.e.: Gibraltar Strait and Western Mediterranean). Concretely, the fluctuations of the Mediterranean domain seem to be less explained by global parameters than the Gibraltar Strait ones. Also, in cephalopod species local features are important because of their rapid response to environmental changes. In chapter 2 it was highlighted the differences between regions for the same species, the common octopus. For example, concerning the temperature, Sobrino et al. (2002) found that the maximum octopus abundance coincided with the minimum sea surface temperature (SST) registered at the studied domain (Gulf of Cadiz), as happened in chapter 2. In contrast, Balguerías et al. (2002) and Moreno et al.

(2002) reported for the Saharan Bank and the Portuguese coast, respectively, that maximal captures coincided with the highest SST in those domains. These are clear examples of the effect of climatic forcing on the recruitment when controlling populations abundance (chapter 2 and 3), but some times adults can move out of their habitat looking for better conditions if the environment conditions favoured it (chapter 1).

In this sense, Drinkwater et al. (2010) explains that observed changes in marine ecosystems are a consequence of the local conditions. Also large-scale climatic indices often account for significant portions of this local or regional variability. This is because the local climate changes are often a response to the large-scale processes, and they are related to several physical elements (air and ocean temperatures, sea ice, winds...). Due to this, they can be more representative of the climate forcing than any single local variable (Stenseth et al., 2003). Also, local indices can vary significantly while large-scale indices are smoother, with less signal of noise (Stenseth et al., 2003). Furthermore, a variety of ecosystems and populations are driven by large-scale climatic oscillations (Jacobson et al., 2001; Cazelles et al., 2008; Hsieh et al., 2009). Drinkwater et al., (2003) point out that “*in some cases large-scale indices can account for as much, or at times more, of the variance of the ecosystem elements than the local indices*”. The advantage of using large-scale climate indices is the possibility of linking climate-induced ecological dynamics over a range of trophic levels, species, and geographical locations (Drinkwater et al., 2010).

To diminish the uncertainty concerning how natural climate (large-scale) variability affects different populations, time-series should have, at least, more than 100 years data (as concluded from the conducted time-series analyses within this Thesis). Global marine ecosystems long-time series are not common in literature either in data bases. However, the California basin is one of the most documented regions concerning the climate effect on fishes



due to the California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI) program.

Pelagic ecosystems vary largely in spatio-temporal scales (Hayward, 1997; Ottersen et al., 2010). From chapter 3 and 4 it can also be concluded that the biological response to environmental variability differs between species. In the mid-1970s, the sea surface temperature and the upwelling intensity off California increased, although this is contrary to what is expected (Hayward, 1997). However, there was also a decrease in the macrozooplankton community (Hayward, 1997) lasting until 1995. A decline in zooplankton and anchoveta (*Engraulis rigens*) biomasses was also observed in the Peru Current system due to the same physical pattern as off California (Hayward, 1997); although, this condition favoured the sardines (*Sardinops sagax*). Finally, mackerels (*Scomber japonicus* and *Trachurus murphyi*) seem to be unaffected (Hayward, 1997). A relevant investigation within this issue is the one carried out by Soutar (1967) and Soutar and Isaacs (1969, 1974). They reconstructed time series of the biomass of Northern anchovies (*Engraulis mordax*) and Pacific sardines (*Sardinops caeruleus*) in the Santa Barbara and Soledad basins (California) from scales deposited in the sediment.

From an economical and ecological point of view small pelagic species, such *Sardinops caeruleus* (Pacific sardine) or *Engraulis mordax* (Northern anchovy), are interesting (Barange et al., 2009). Therefore, they have been evaluated for decades (Barange et al., 2009; chapter 4), with most of the studies focused on the fluctuation causes and on the alternation of both species (Daan, 1980; Silvert and Crawford, 1988; Kawasaki and Omori, 1988; Lluch-Belda et al., 1989, 1992; Baumgartner et al., 1992; Klyashtorin, 1998; Schwartzlose et al., 1999; Chavez et al., 2003; Freón et al., 2003; van der Lingen et al., 2006; Takasuka et al., 2007; Barange et al., 2009). Concerning the latest, in chapter 4 it was concluded that the alternation in both species seem to be linked to climatic conditions more than to behavioural features or

competition within the species (Figure 2 of the chapter 4). Results reveal that either cold conditions or too warm ones can alter the significant relationship between sardines and anchovies, but both species can co-exist if the environmental conditions favour their biomasses growth. Beside all the possible interest concerning this two species, the availability of a very long reconstructed series (roughly 2000 years long) for both, from scales found in two anoxic sediment cores obtained off California (Santa Barbara and Soledad basins) make them relevant in the historical climate and fisheries evolution (Soutar, 1967). From it, it can be inferred that the biomass of Northern anchovy was more constant than the Pacific sardine one for the whole evaluated period. It has been reported that decadal-scale fluctuations of both species are highly correlated with climate change (Hayward, 1997).

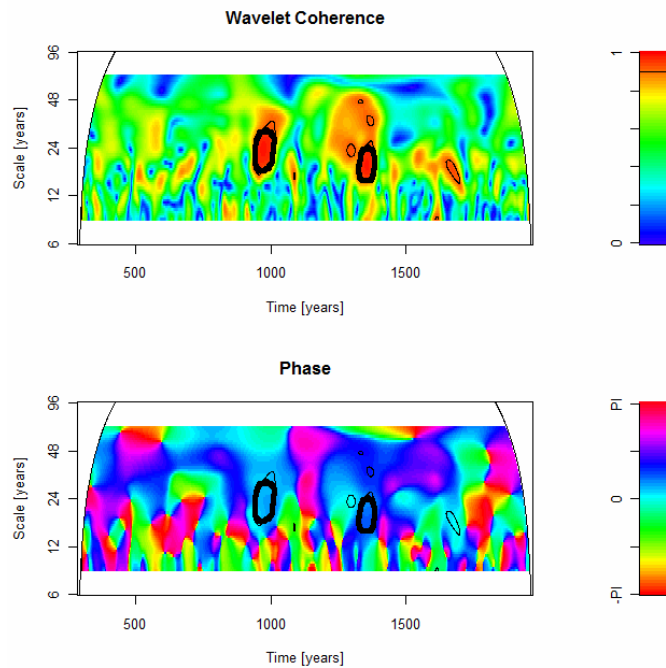


Figure 2: Wavelet Coherence for the anchovies and sardines biomasses. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

In addition, in chapter 4 it was shown that off California that fluctuations of Pacific sardine biomass are related to the solar activity (through the Beryllium-10) (Figure 5 of the chapter 4) and the Sacramento River runoff (Figure 4 of the chapter 4). As well as happened with anchovies, that correlates strongly with the Sacramento River runoff (Figure 3 of the chapter 4).

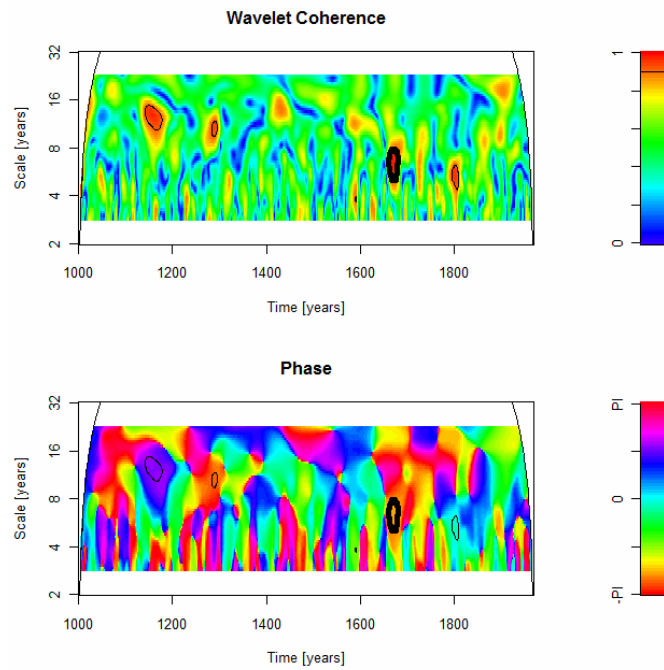


Figure 5: Wavelet Coherence for the sardines biomass against the Beryllium-10. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

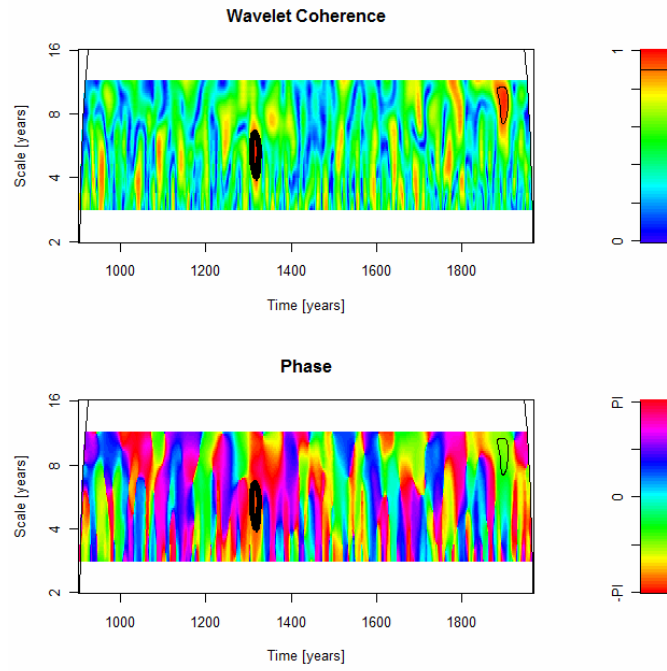


Figure 4: Wavelet Coherence for the sardines biomass against the Sacramento River flow. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

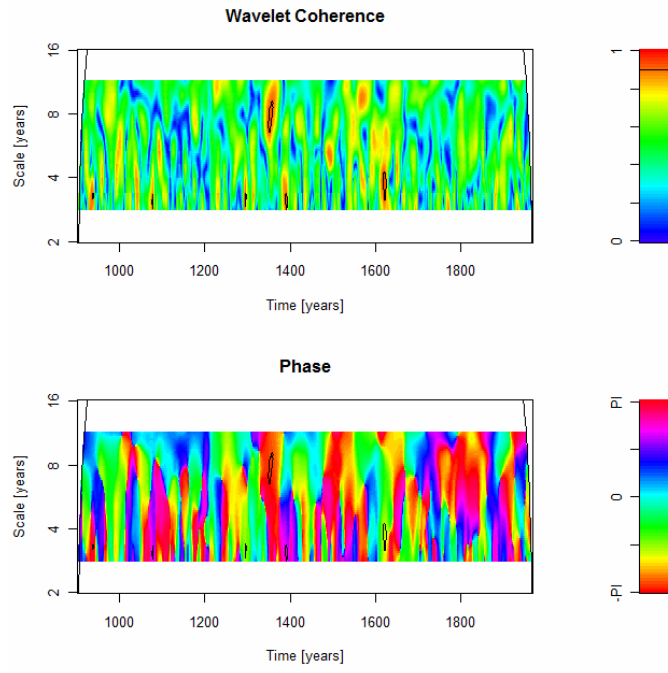


Figure 3: Wavelet Coherence for the anchovies biomass against the Sacramento River flow. The upper figure is the coherence variability and beneath it is the phase/out-of-phase relationship.

# *Conclusions*



## ❧ CONCLUSIONS ❧

The main conclusions that arise from this Thesis are:

1. The North Atlantic Oscillation (that describe changes in a wide range of the atmospheric circulation in the Northeast Atlantic Ocean) affects the population dynamics of the *Octopus vulgaris* at the Canary Islands domain, particularly during the species reproductive seasons (spring and autumn), coinciding with the North Atlantic Oscillation changes from high to low values. This effect is addressed mainly through changes in the sea surface temperature, wind and sea currents that have an impact on the distribution and survival rate of paralarvae and the subsequent recruitment to the small-scale trap fishery.

2. The results of chapter 3 emphasized the relevance of the sun activity, beyond the unquestionable role of sea water temperature, on the long-term fluctuations of the bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at the Western Mediterranean domain, particularly during its minimum activity phases when the tuna availability to the fishery decreases drastically. However, an important part of the variability in the conducted analyses remains unexplained, probably due to additional local-scale climatic events and socio-political circumstances. Concretely, the inside Mediterranean domain fluctuations seem to be less explained by global parameters than the Gibraltar Strait ones. In the later, the 68.02% of the variance was explained, while for the former one a 46.5% was accounted. This was associated to local features, because the solar irradiance and the sea level temperature were controlling their abundance fluctuations since 1525. These results suggest that what happens to specific regions or systems should not be extrapolated to others even when they are affected by the same global process. This is due to the

fact that local and biological features have to be considered too, and also due to the complex and non-linear interactions within variables of the system that are difficult to completely consider in the models.

In addition to the previous conclusion, also the sea level temperature remains as a key factor influencing the fluctuations of the bluefin tuna.

**3.** The solar and the Intertropical Convergence Zone influences have to be highlighted as important environmental factors controlling *Engraulis mordax* and *Sardinops caeruleus* fluctuations off California. However, when applying a multivariate moving-window regression it was found that other variables were playing a key role in some moment on the marine populations evaluated (even those that remain no-significant when considered solely). In this sense, the present study contributes to reduce the uncertainty of the relationships between climate and the small pelagic fluctuations. However, more variables should be taken into account and a more precise multivariate regression test should be done, as well as non-linear analyses that involve the complexity of the interactions between the different parts of the system.

In this evaluation, it was found an important significant relationship between anchovies and sardines. The results reveal that either cold conditions or too warm ones can modified this relationship between both species. It was assumed that this co-existing relation was provoked more by climatic factors than by competitive strategies for food resources.

**4.** In conclusion, minima solar activity seems to be an important factor in the control of the long-term fluctuation of the bluefin tuna, Pacific sardines and Northern anchovies. On the other hand, the North Atlantic Oscillation is known as an important atmospheric pattern on the North Atlantic Ocean, but in this case, in the short-scale processes. This last issue



highlights the need of developing more local atmospheric indices which explain regional variations in a higher proportion. However, little is known about the solar effect on marine populations due to the short length of the fisheries series available. Finally, a data set longer than 100 years would be needed to see this type of influence (whereas series have to be more complete to be able to apply more accurate analyses than linear models).

# *Future Research*



## ∞ FUTURE RESEARCH ∞

In the present Thesis the role of the solar activity has been strongly highlighted. But also large-scale atmospheric patterns as the El Niño/Southern Oscillation or the North Atlantic Oscillation remain crucial when describing marine population's behaviour. However, there are several issues that remain unsolved and that are open doors for future researches.

Firstly, it is important to gather long-time abundance series that can be compared to the climatic reconstructions ones. The solar activity seems to be relevant in the environment-ecosystems interaction, but to see it influence more than one century of data is needed. Also, the reconstruction of the global and regional past climate must continue because the same physical process can act in a different way around the globe. For example, it has been shown that during the Little Ice Age, the tropical Pacific was under relative warm and stable conditions (Fagan, 2000).

Secondly, and related to the previous statement, local atmospheric indices should be developed. An example of the relevance of having local indices is the Western Mediterranean Oscillation Index (WeMOi) described by Martín-Vide and López-Bustins (2006). It is defined by means of a dipole composed by a high pressure over Azores and a low pressure over Liguria. It was built to study local phenomena, and something similar is required in regions with specific environmental conditions as, for instance, the Canary Archipelago.

In conclusion, more complex environmental-ecosystems non-linear analyses should be conducted, including as much variables as possible to achieve a better understanding of the surrounding system.

*Spanish Summary*  
*Resumen en Español*



## ∞ INTRODUCCIÓN ∞

El interés del ser humano en las poblaciones marinas no es algo de los últimos siglos (Castro-Hernández, 2009). Existen pruebas de que los Neandertales (ca. 100 000 años) consumían pescado. Del mismo modo, hay pinturas rupestres de más de 25 000 años, en las que se representan actividades pesqueras en Sudáfrica y Namibia. Por otra parte, las primeras muestras de pesca desde embarcaciones datan del Mesolítico (ca. 10 000 años) (Sahrhage y Lundbeck, 1992), lo que se sabe por el hallazgo de restos de bacalao, arenque, congrios,... en un asentamiento en Escocia. En Perú se encontró la red más antigua del mundo hasta el momento, con 8 800 años de antigüedad (Castro-Hernández, 2009). Al margen de todo esto, cabría pensar que la sobreexplotación de los recursos marinos es también consecuencia de la Revolución Industrial (desde 1850); sin embargo, Sahrhage y Lundbeck (1992) destacan que desde la época de los romanos (200-300 A. D.) ha existido la sobreexplotación de este medio debido al aumento poblacional, que a su vez vino asociado con una mayor demanda de pescado. Aunque esto no deja de ser más que un hecho puntual, pero destacable, se sabe que es un mal generalizado después de la mitad del siglo XIX (Pauly y MacLean, 2003). No se trata de algo sin importancia, ya que las actividades antropogénicas no son la única variable que afecta a las poblaciones marinas, aunque hoy se revela como el factor más importante (Pauly, 2009). Los ecosistemas marinos fluctúan de forma natural en múltiples escalas de tiempo debido a una combinación de la dinámica interna de la propia población, de las interacciones predador/presa y a la competencia dinámica; pero esto también se debe al efecto de la variabilidad climática (Cushing, 1982; Laevastu, 1993; Lehodey y colaboradores, 2006; Barange y colaboradores, 2010). Las variaciones climáticas son más o menos cíclicas y se sabe que afectan a las abundancias y migraciones de las poblaciones marinas, desde las

comunidades de plancton hasta la de peces (Caballero-Alfonso, 2009; Drinkwater y colaboradores, 2010).

### **El clima induce cambios esporádicos en la fauna marina**

Las condiciones ambientales son un factor determinante en la biodiversidad, así como en la estabilidad de los hábitats. Mucho se ha hablado de cómo afecta la variabilidad climática global y local a los ecosistemas marinos en las distintas escalas de tiempo (Cushing, 1982; Ravier y Fromentin, 2004; Ganzedo y colaboradores, 2009; Caballero-Alfonso y colaboradores, 2010; Drinkwater y colaboradores, 2010). La atmósfera y el océano se encuentran en una continua interacción dinámica mediante el intercambio de energía, y sin embargo, los océanos poseen una mayor capacidad de almacenar calor que la atmósfera. Este calor se distribuye por los océanos mediante las corrientes oceánicas y por el intercambio que realiza con la propia atmósfera. Inicialmente, esto controla la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y, en consecuencia, el comportamiento del resto del océano y la distribución de nutrientes. Esta variabilidad hidrodinámica afecta a los ecosistemas marinos (Anadón y colaboradores, 2005). A colación con esto, algunos estudios advierten de la posible influencia que el incremento del dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) antropogénico, que se está dando desde la Revolución Industrial, puede estar teniendo en este entorno (Fabry y colaboradores, 2008; Drinkwater y colaboradores, 2010) debido a la acidificación de los océanos (que siempre han tendido a ser ligeramente alcalinos) (Caldeira y Wickett, 2003; Feeley y colaboradores, 2004). Para algunas especies, como las fitoplanctónicas, esto puede resultar beneficioso, pero para otras es muy perjudicial; por ejemplo, para todos aquellos organismos con estructuras hechas de carbonato cálcico ( $\text{CaCO}_3$ ), porque este compuesto se reduce en medios ácidos (Kleypas y colaboradores, 1999; Riebesell y colaboradores, 2000), lo que significa que las conchas y los esqueletos serán cada vez más frágiles.

Por otra parte, la temperatura corporal de la mayoría de las especies de peces depende de la del ambiente en que se encuentran (organismos de sangre fría o poiquilotermos) (Jobling, 1994), ya que ésta juega un papel fundamental en el crecimiento, metabolismo y comportamiento de esos animales (Ali, 1980; Huntingford y Torricelli, 1993; Godin, 1997). Este parámetro varía mucho en los océanos, oscilando en media desde los 0 °C en los polos a los 26 °C en la región ecuatorial. Cada especie posee un pequeño rango de tolerancia térmica y, además, suelen vivir cerca de su límite (Harley y colaboradores, 2006). Por esta razón se encuentran diferentes especies viviendo en distintas áreas geográficas (Wootton, 1998); las más sensibles son aquellas que habitan en latitudes tropicales y subtropicales. Mientras que las boreales y polares soportan mejor los cambios en su hábitat (Poulard y Blanchard, 2005). Por ejemplo, algunas especies de túnidos (p.e.: *Thunnus thynnus*) se encuentran en aguas que oscilan entre los 3 y los 30 °C, aunque se desplazan en busca de los 24 °C o más durante los períodos de puesta (Ganzedo, 2005; Fromentin, 2006). Es de esperar que cuando la temperatura cambia, los individuos se vean forzados a moverse fuera de su dominio habitual de distribución. Por otro lado, especies de zonas templadas y polares pueden coexistir en sus rangos de distribución. En este sentido, se ha observado que con el aumento de la temperatura, las especies de aguas templadas tienden a aumentar su rango de distribución así como sus abundancias (Caballero-Alfonso, 2009). Por otro lado, las especies polares son más estables o incluso puede que disminuyan un poco sus abundancias relativas (Poulard y Blanchard, 2005). Así, pequeños y graduales cambios en la temperatura, producen avances y retrocesos en los límites poblacionales, pero un cambio brusco puede producir la muerte en aquellas especies sensibles a las variaciones, ya que no serán capaces de adaptarse (Drinkwater y colaboradores, 2010).

En relación a lo anterior, se ha encontrado un aumento en el número de especies halladas fuera de su rango habitual de distribución (Caballero-

Alfonso, 2009). Globalmente, en todos los océanos, diversos investigadores han citado avistamientos o capturas de especies hasta ahora desconocidas o poco frecuentes en regiones concretas. En otros casos, lo que se ha registrado, son cambios en los comportamientos de las poblaciones. Por ejemplo, en el Océano Pacífico, el bacalao del Pacífico (*Gadus macrocephalus*) ha dejado de capturarse en el Noroeste de Estados Unidos como sucedía antes y, en cambio, se está capturando en las costas de Canadá. Incluso en Alaska se han observado alteraciones en las abundancias de la perca del Pacífico (*Sebastes alutus*), el abadejo de Alaska (*Theragra chalcogramma*) y en el fletán del Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*) y, además, se ha observado una sucesión en las apariciones en esa costa de estas especies en las últimas cinco décadas. Estos hechos han sido asociados a un cambio en la temperatura del agua en el sur de California (Hollowed y colaboradores, 2001). Del mismo modo, en el Mar de Bering y en las Aleutianas, la perca del Pacífico (*Sebastes alutus*), del arenque del Pacífico (*Clupea pallasii pallasii*) y del fletán negro (*Reinhardtius hippoglossoides*) están siendo reemplazados por peces planos típicos de aguas más cálidas (Hunt y colaboradores, 2002). Estos últimos autores también han citado cambios en los ecosistemas pelágicos, en el salmón y en poblaciones de peces bentónicos y de cangrejos. En un principio estos cambios se vincularon a un aumento en la presión que los predadores, como el abadejo (*Pollachius pollachius*), ejercían sobre estas especies, pero estudios recientes han demostrado que se deben a causas climáticas. Concretamente, en el mar de Bering, el aumento de la temperatura y la disminución de la cobertura de hielo pueden haber favorecido el desplazamiento hacia el norte de especies como el abadejo o el bacalao del Pacífico (*Gadus macrocephalus*), el lenguado del Pacífico (*Lepidopsetta bilineata*) y el fletán del Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*) debido a la alta productividad que se está generando en el norte de esta región (Drinkwater y colaboradores, 2010).



En el Océano Atlántico, también se está dando un desplazamiento hacia latitudes mayores de especies aguas cálidas. La mayoría de los casos, se han registrado en la costa suroeste del Reino Unido (Cornwall) y de Irlanda (Cork) (Poulard y Blanchard, 2005). En este sentido, en las aguas británicas, el área de distribución de las especies marinas locales se ha visto restringida en un 57-84% debido al calentamiento (Genner y colaboradores, 2004). Con esta tendencia, se espera que el bacalao (*Gadus morhua*) desaparezca del Mar Céltico y de las aguas de Irlanda para el 2100 (Drinkwater, 2005); también dentro de este escenario, en el sur del Mar del Norte y en las aguas de 'George Bank', esta especie disminuirá su abundancia pero sin llegar a desaparecer. Por el contrario, en Groenlandia, y en los mares de Barents y del Labrador (como sucedió para el período cálido de mediados del siglo XX), el bacalao aumentará su rango de distribución, llegando incluso a la plataforma Ártica debido a la disminución de la cobertura de hielo. La ventaja que esta especie presenta es que se trata de una de las más estudiadas a nivel mundial debido al gran interés comercial que posee (Fagan, 2000; Drinkwater y colaboradores, 2010). Se ha estimado que el 30% del bacalao del Mar del Norte se ha perdido debido a un aumento de 0.25 °C en la temperatura del mar (Clark y colaboradores, 2003) y también, su tasa de crecimiento en el Mar del Labrador se ha visto afectada como consecuencia también de la variación de la temperatura del agua (Brunel y Boucher, 2007). Al margen de esto, se ha detectado un cambio en la composición de los animales marinos y en sus abundancias en las costas de Portugal, donde se han cogido especies Mediterráneas y del Noroeste de África que ahí eran desconocidas (p.e.: la barriguda Mediterránea –*Parablennius incognitos*-, la aceia lusa –*Microchirus boscanion*-, el roncador –*Pomadasys incisus*-, el tordo –*Symphodus ocellatus*- o el tapaculo –*Bothus podas*-) (Cabral, 2002; Brander y colaboradores, 2003). Como especies nuevas en la costa sur de Portugal, podemos citar a las chuclas (*Spicara flexuosa* y *S. maena*) y lo que es más, los góbidos (*Gobius couchi* y *Pomatoschistus pictus*) han aumentado su rango de distribución (Arruda y Azevedo, 1987; Brander y colaboradores,

2003). Por otra parte, especies que tenían en Portugal, el Mediterráneo o en el la vertiente Atlántica del Norte de África el límite sur de su rango de distribución, han desaparecido de esas aguas. Teniendo en cuenta todo esto, se puede apreciar que la costa de Portugal actúa como una zona de transición en el movimiento hacia el norte de las especies en el Noreste del Océano Atlántico (Brander y colaboradores, 2003). También hay que destacar que en el Golfo de Vizcaya, la población de juereles (*Trachurus sp.*) se ha mantenido constante, mientras que otras como el capelán (*Trisopterus minutus*) se han visto reemplazados por la bacaladilla (*Micromesistius poutassou*) (Poulard y Blanchard, 2005); también el rape (*Lophius pscatorius*) y la raya de San Pedro (*Leucoraja naevus*) fueron sustituidos por el ochavo (*Capros aper*), por pequeñas especies demersales, por la caballa (*Scomber scombrus*) y por la sardina (*Sardina pilchardus*) (Poulard y Blanchard, 2005). En las Islas Canarias, Brito y colaboradores (2005) registraron un aumento del 80% en las especies tropicales que llegaban al Archipiélago de 1991 a 2005. Se ha demostrado que en el Noreste Atlántico, desde Portugal hasta Noruega, la abundancia de especies de aguas cálidas ha aumentado, al tiempo que las de aguas frías han disminuido (Tabla 1 y Figura 1). Algo similar se ha registrado en la vertiente noroeste del Atlántico, desde Florida a Connecticut (EEUU), donde el cortinón brasileño (*Micropogonias undulatus*) ha aumentado su abundancia debido al aumento de la temperatura (Hare y Able, 2007).

Tabla 1: Estimación representativa de los registros inusuales de peces en el Noreste del Océano Atlántico para las seis últimas décadas recopiladas de la literatura.

Décadas	Archip. Canario	Archip. Azores- Madeira	Penin. Ibérica	Aguas Británicas	Mar del Norte
1951-59				1	
1960-69			1	34	3
1970-79				4	
1980-89		3	5	12	
1990-99	1	10	4	33	
2000-07	8	2	4	12	1
Total	9	15	10	96	4

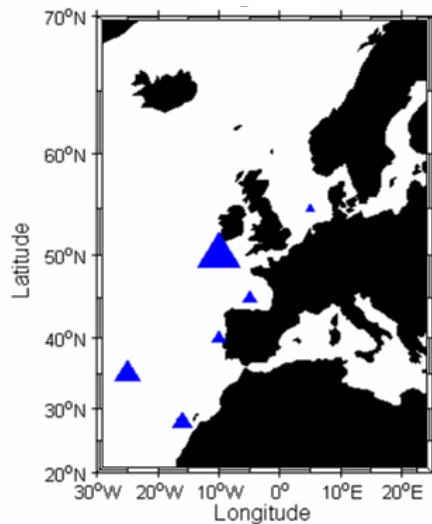


Figura 1: Estimación representativa de los registros inusuales de peces en el Noreste del Océano Atlántico para las seis últimas décadas recopiladas de la literatura.

En el sureste del Atlántico, el aumento de la temperatura debe producir una estratificación de la columna de agua y el alimento dejará de estar disponible debido al debilitamiento del afloramiento del Benguela (Clarke y colaboradores, 1999). Esto es muy perjudicial para la supervivencia

de especies como las de clupeidos, anchovetas, sardinas,... que son muy influenciadas por la variabilidad climática ya que su rango térmico es muy pequeño. En el suroeste del Atlántico, en el año 2000, se encontraron en Brasil más especies de aguas templadas de lo que era habitual, como por ejemplo el bacalao de Juan Fernández (*Poliprion oxygeneios*) (Barreiros y colaboradores, 2004).

Esto es sólo un boceto de lo que está sucediendo en los océanos, pero en cualquier caso, el efecto a nivel global sobre las comunidades sigue sin estar claro. Para definir con mayor precisión el papel del clima, un estudio climático y biológico exhaustivo debe llevarse a cabo, y para ello se requieren series temporales largas. Se están realizando Modelos de Circulación General (MCG) con series temporales que se actualizan continuamente para evaluar las interacciones físicas y químicas entre los océanos, la atmósfera, el hielo, la tierra y la biosfera (Hlohowakyj, 1996; Soto, 2002). Esto puede dar una idea de cómo el sistema puede responder al cambio del clima y como actuar de acuerdo a ello. Estos MCGs predicen que la mayoría de los cambios debidos al clima tendrán lugar en las aguas Árticas y Subárticas (Drinkwater, 2005).

### **Breve descripción del clima**

Cuando se trata este tema, es importante diferenciar entre 'forzamiento climático' ('clima'), 'variabilidad climática' y 'cambio climático'. De acuerdo con la Sociedad Americana de Meteorología (<http://amsglossary.allenpress.com/glossary/>) el 'clima' son las variaciones lentas del sistema atmósfera-hidrosfera-tierra y estadísticamente se caracteriza en términos de medias de larga-escala (30 años) y en la variabilidad de elementos climáticos como la temperatura, las precipitaciones, el viento,... La 'variabilidad climática' es la variación temporal en torno a esa media, que se asocia a escalas temporales que oscilan de meses a milenios, lo que es más que lo relacionado a eventos del 'tiempo'; la

variabilidad climática natural hace referencia a la radiación solar, erupciones volcánicas o a la propia dinámica interna de la variabilidad del sistema climático, pero ninguna de estas variaciones están vinculadas a las actividades del ser humano. En este aspecto, el ‘cambio climático’ es cualquier alteración sistemática estadísticamente larga de los elementos del clima de un estado a otro, donde la nueva situación se conserva durante varias décadas, o incluso más. El ‘cambio climático’ es consecuencia tanto de factores naturales como antropogénicos. En cualquier caso, la Convención Marco de las Naciones Unidas para el Cambio Climático (CMNUCC) ha restringido el uso de este término a los cambios observados que sean debidos, directa o indirectamente, al hombre y como sinónimo también la acepción de ‘Calentamiento Global’; la ‘variabilidad climática’ queda así relegada a aquellas consecuencias que se asocian únicamente a la variabilidad natural del sistema. Al margen de todo esto, el concepto de ‘cambio de régimen’ se usa mucho dentro de la literatura oceanográfica vinculado al cambio climático y a la ecología marina, incluyendo procesos de muy diversa escala (cambios abruptos y de decadales a cuasi-decadales) (Drinkwater y colaboradores, 2010).

El clima sobre la Tierra nunca ha sido el mismo (Figura 2). Los registros paleoclimáticos muestran que se han ido sucediendo períodos de cambios del clima moderados y abruptos (glaciaciones e interglaciaciones), que incluyen cambios multicentenarios de períodos cálidos (p.e.: el Período Cálido Medieval) a períodos fríos (p.e.: la Pequeña Edad de Hielo) (Drinkwater y colaboradores, 2010). Testigos sedimentarios extraídos de la cuenca del Pacífico, muestran que se han dado nueve períodos glaciales intensos pero graduales, seguidos de rápidos calentamientos durante los últimos 750 años del último milenio (Fagan, 2007), siendo la duración de los períodos fríos mucho más larga que la de los cálidos. Además, Bent Aaby (1973) argumentó que los ciclos húmedos y frescos alternaban con los cálidos y secos cada 260 años aproximadamente. Las causas que encierra esta

periodicidad siguen siendo inciertas, aunque algunos científicos apuntan a las intensas actividades volcánicas (Fagan, 2007). Un ejemplo de esta variabilidad hizo que hace 20 000 años, el Norte de Europa se encontrara bajo un glaciar de 3 Km de espesor, pero con el cambio de la órbita terrestre, los veranos se hicieron más cálidos y el hielo se derritió completamente (Fagan, 2007). Hace dieciocho mil años, el centro de Francia era un desierto subártico sin árboles ni valles, hoy sin embargo, abundan los bosques y el agua (Fagan, 2007), lo que no es más que un indicativo de cómo ha cambiado el clima. El nivel del mar estaba por ese entonces, 90 metros por debajo del actual y el Mar Báltico no existía, ya que se encontraba congelado. Por otra parte, hace 17 000 años, la temperatura aumento considerablemente, pero hace 15 000 (comienzos del Holoceno) tuvo lugar un drástico período de calentamiento (Fagan, 2007), cuando el último período frío había ocurrido 21 000 años antes. Ese último proceso de calentamiento, produjo una migración hacia el norte de los mamut, bisontes y zorros árticos entre otras especies; en su lugar crecieron abedules y bosques de hoja caduca (Fagan, 2007). Hace once mil años, el clima se caracterizó por una sequía muy severa que duró 1000 años y es lo que se conoce como el Dryas Reciente, y algo similar ocurrió unos 6200 años a. C., pero en esta ocasión duró 400 años. Este tipo de eventos, para la circulación del Océano Atlántico y en el último caso acontecido (6200 años a. C.), ésta no se reanudó hasta el año 5800 a. C., lo que favoreció que volviera el clima templado que se mantuvo durante los siguientes 2000 años.

En el año 850 a. C. la actividad solar disminuyó y el flujo de rayos cósmicos aumentó (Fagan, 2007) produciendo una mayor cantidad de isótopos de carbono-14 ( $^{14}\text{C}$ ) en la atmósfera, lo que se tradujo en un período frío que afectó a una región muy amplia del Planeta. Este parece ser el mecanismo que subyace a los registros que se poseen de períodos fríos y húmedos en latitudes medias y altas. En el Atlántico Norte, procesos de calentamiento y enfriamiento se han ido sucediendo aproximadamente cada

1500 años. La Pequeña Edad de Hielo (1300-1860) fue el último de los fríos (Figura 2); y una reducción de la actividad solar similar a la registrada en el 850 a. C., tuvo lugar entre 1645 y 1715 d. C., lo que coincide con el mínimo de temperatura registrado durante la Pequeña Edad de Hielo y que se conoce con el nombre de Mínimo de Maunder (Figura 2). La relación entre la temperatura global y el  $^{14}\text{C}$  para los últimos 1000 años, medida en los anillos de los árboles es casi perfecta, lo que significa que los cambios temporales de larga escala en la radiación solar pueden tener repercusiones muy importantes en el clima de la Tierra (Fagan, 2007). Hoy en día, la actividad solar se conoce mucho mejor que antaño; se sabe, por ejemplo, que el número de manchas solares fluctúa entre máximos y mínimos en ciclos de 11 años. En la década de 1890, Spörer y Maunder citaron la ausencia absoluta de manchas en el sol a finales del siglo XVII-principios del XVIII (Fagan, 2000) y este fenómeno es el que dio lugar al período que se conoce como Mínimo de Maunder.

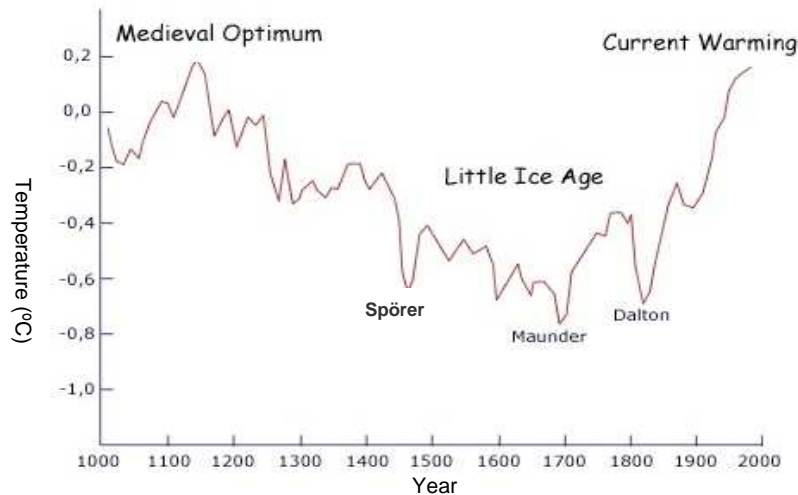


Figura 2: Evolución de las temperaturas en el Hemisferio Norte (eje y) durante el último milenio (eje x), de acuerdo con una simulación basada en temperaturas del subsuelo (boreholes). (Fuente: González-Rouco, 2003. Extraída y modificada de: Uriarte, 2010).

Entre el 900 y 1300, el tiempo era cálido y estable en verano, pero los inviernos se caracterizaban por ser fríos y tormentosos. Este período de la Historia se conoce como el Período Cálido Medieval (Fagan, 2007), donde las sequías resultaron ser más intensas que en las ocasiones anteriores. El mejor registro que lo muestra es el extraído en la cuenca de Santa Bárbara (sur de California) (Fagan, 2007). En los testigos de sedimentos marinos extraídos de esa región, se puede encontrar que desde el 450 al 1300, la temperatura del mar cayó de forma abrupta, alcanzando valores de 1.5 °C por debajo de la media normal para esa región, coincidiendo con una severa sequía, en el Holoceno. Otras sequías intensas fueron las que tuvieron lugar en 500-800, 980-1250 y 1650-1750. Además, desde el año 900 al 1300 el afloramiento en esa costa se intensificó más de lo normal y, por esta razón, la producción de peces fue muy alta (Fagan, 2007). Este hecho destaca entre los años 1150 y 1200 debido a una reducción de la actividad volcánica mundial y a un aumento en el número de manchas solares (Fagan, 2007). Esto generó condiciones climáticas similares a las que se dan bajo condiciones de La Niña (Ver Anexos), una de cuyas consecuencias son sequías en el Este Tropical del Océano Pacífico. Después del año 1300, la temperatura empezó a subir y tras dos siglos, la intensidad del afloramiento disminuyó. Esto trajo consigo una menor producción biológica, como por ejemplo, la disminución en la abundancia de anchoas (Soutar, 1967; Soutar e Isaacs, 1969, 1974). Al margen de todo esto, hay que destacar que las medidas de radiocarbono ( $^{14}\text{C}$ ) de los anillos de los árboles muestran un pico de actividad solar entre el año 1100 y el 1250 (mediados del Período Cálido Medieval) (Fagan, 2000).

Tras mediados de 1300, el clima en Europa se volvió muy inestable, con veranos cálidos y primaveras muy lluviosas, que se alternaban con períodos fríos y fuertes olas de calor hasta el siglo XVI (Fagan, 2000). Desde 1315 a 1319 se registraron los años más lluviosos entre 1298 y 1353, lo que coincidió con la ‘Gran Hambruna’ (Fagan, 2000). Algo parecido tuvo lugar entre 1399 y 1403, aunque se trató de un evento menos intenso (Fagan, 2000).



Desde el año 1430, se comenzaron a registrar una sucesión de inviernos extremos, con heladas de más de siete años de duración y fuertes tormentas, todo ello asociado a un sistema de altas presiones que se situó sobre la Península Escandinava. Entre 1460 y 1550, la actividad solar volvió a alcanzar otro mínimo (Mínimo de Spörer. Figura 2). El final de la Pequeña Edad de Hielo (última década del siglo XVI y principios del XVII) se caracterizó por un tiempo atmosférico extremo (Fagan, 2000). Años calurosos o de frío inesperado, como el que se dio durante la helada de 1607, también se fueron registrando como los cuatro períodos de frío intenso (1641-1643, 1666-1669, 1675 y 1698-1699) que se consideraron debidos a la actividad volcánica que tuvo lugar esos años; aunque ninguno fue tan intenso como el registrado en el verano de 1601. Esto se debe a que el polvo generado por la actividad volcánica produce un descenso de la temperatura global (Fagan, 2000). Independientemente de esto, en el Océano Pacífico se detectaron cuatro ciclos de sequías en los troncos de enebro y de pino, originadas por el desplazamiento hacia el norte de la corriente de chorro atmosférica, la primera de ellas comenzó en el año 910 y finalizó en el 1350; pero en estas mediciones, también se encontraron registrados los cuatro períodos más cálidos entre los siglos XIV y X, siendo el más relevante el de 1118 a 1167. El mismo fenómeno se dio en 1976-1977 originando una gran sequía en la región de California (Fagan, 2000, 2008).

Durante el siglo XVIII, la imprevisible variabilidad climática se caracterizó por inviernos fríos y secos y veranos tormentosos que se alternaban con algunos inviernos suaves y húmedos y veranos cálidos (Fagan, 2000). Muchos investigadores sugieren que esta inestabilidad climática terminó con la tendencia actual al calentamiento, después de 1860. En la década de 1870 el tiempo era cálido y a partir de 1875 los veranos fueron muy húmedos, a pesar de ello, en 1879 una ola de frío asoló Europa hasta finales de la década de 1880. Entre 1890 y 1940, el índice de Oscilación del Atlántico Norte (OAN. Ver Anexos) era alto (en los noventa permaneció en

valores altos durante más años de lo normal) (Fagan, 2000), lo que conllevó un buen tiempo debido a la ubicación en el Norte de Europa de un sistema de bajas presiones, contrario a lo que se tuvo a finales del siglo XVII. 1963 registró el invierno más frío del siglo XX, con temperaturas medias de  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Fagan, 2000); este valor es inferior a los registrados en los siglos XVII y XVIII cuando el Río Támesis se heló (Figura 3. Fagan, 2000, 2007).



Figura 3: Habitantes de Windsor caminando sobre el Támesis helado. Vista del puente de Windsor fotografiado el 24 de enero de 1963.

<http://www.thameweb.co.uk/windsor/windsorhistory/freeze63.html>

Fagan (2000) apunta a que una de las razones de la variabilidad del clima actual pueda ser un fenómeno natural, la relación con el Sol. Existen varios procesos solares que pueden estar jugando un papel fundamental como controladores del clima (p.e.: manchas solares, viento solar,...). Además, señala que la radiación solar nunca es constante. En los últimos 20 años, las medidas de esta variable revelan ciclos de 11 años que coinciden con los ciclos de las manchas solares y lo que es más, medidas indirectas de anillos de árboles y testigos de hielo corroboran la existencia de esos ciclos, confirmando las fluctuaciones de larga escala asociadas al Sol que han tenido lugar en los últimos siglos. En cualquier caso, desde 1950, la actividad solar

sí se ha mantenido estable, lo que significa que los cambios en la actividad solar a penas explican el 50% del calentamiento que se observó en el siglo XX (Fagan, 2000). En este sentido, el cambio del período cálido, de la década de 1930 a la de los sesenta, a uno frío en 1980-1990 se ha llamado Oscilación Multidecadal del Atlántico (OMA. Ver Anexos) y se trata de un ejemplo actual de variabilidad climática de larga escala. Otros ejemplos de fluctuaciones decadales son la Oscilación del Atlántico Norte (OAN), El Niño/Oscilación del Sur (ENOS. Ver Anexos) o la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP. Ver Anexos) (Kerr, 2000; Drinkwater y colaboradores, 2010).

### **Relación histórica entre el clima y las pesquerías**

Ya en la década de 1870, Spencer Fullerton Baird reconoció la importancia del forzamiento ambiental en las fluctuaciones que mostraban los stocks de peces (Lehodey y colaboradores, 2006; Drinkwater y colaboradores, 2010). En ese sentido, Cushing y Dickson (1976) argumentaron que existen dos tipos de posibles respuestas a las fluctuaciones climáticas de larga escala: (i) períodos de registros de presencia/ausencia o (ii) períodos de bajas/altas capturas; en ambos casos hablando en escala de décadas debido a cambios en el reclutamiento a la pesquería. Un ejemplo de esto es lo que sucedió en 1904 con el arenque Atlantoescandinavo y sus descendientes durante seis décadas, o la explosión de gádidos que tuvo lugar en el Mar del Norte en 1962 y que se ha mantenido a pesar de haber finalizado el factor desencadenante, que fue un descenso de la temperatura (Cushing, 1982). Los cambios de pequeña escala (de año en año) en las pesquerías, también son detectables, como se observa en el bacalao, el arenque o el salmón rojo (Cushing, 1982). Lo que sucede es que aquellos stocks que cuentan con distintos grupos de edad reducen la variabilidad interanual del reclutamiento: la fecundidad de la población con la que cada año cada grupo de edad comienza representa la media de varios años (Cushing, 1982). Respuestas más pronunciadas de las especies a la variabilidad climática son más difíciles de detectar, pero capturas inusuales como las citadas a comienzos de este texto son algunos

ejemplos de este tipo de hechos. En cualquier caso, estos no parecen ser relevantes porque los datos de capturas normalmente se registran por meses, disminuyendo la importancia de estas capturas puntuales (Cushing, 1982). En la década de los noventa se empezó a considerar la variabilidad climática de larga escala, dentro de la ecología marina, como un forzamiento físico casi siempre asociado a patrones atmosféricos que influían a la temperatura del mar (Forchhammer y Post, 2004; Solari, 2008; Solari y colaboradores, 2010). Sin embargo, la forma en la que el clima influye a cada organismo, población y comunidad del ecosistema marino, sigue sin estar clara. Esto se debe a la gran cantidad de forzamientos y rutas que pueden establecer conexiones entre el clima y los ecosistemas. Una población puede reaccionar directamente o con cierto retraso frente a una acción externa; en este sentido, los forzamientos generan una respuesta rápida en los niveles bajos de la cadena trófica y en los organismos con ciclos de vida cortos, pero son mayores en niveles superiores o en organismos con ciclos de vida largos (Drinkwater y colaboradores, 2010; Ottersen y colaboradores, 2010). Lo que evidencia que no todos los ecosistemas marinos son igual de sensibles frente a un mismo cambio climático (Beaugrand y colaboradores, 2008). Un ejemplo es la sustitución de dos especies de copépodos, *Calanus finmarchicus* y *C. helgolandicus*, en el Mar del Norte debido a cambios en la temperatura superficial del mar (TSM) y en la producción fitoplanctónica asociada a la variabilidad de la OAN (Fromentin y Planque, 1996).

Del mismo modo, el bacalao (*Gadus morhua*) habita en una amplia región geográfica en el Océano Atlántico (Cushing, 1982; Fagan, 2000; Drinkwater y colaboradores, 2010); se puede encontrar en el Mar de Barents, en Vizcaya o en torno a Islandia y Groenlandia, pero también en las costas de América del Norte. Sin embargo, es una especie muy sensible a los cambios de temperatura, sobre todo al enfriamiento del agua. Su desarrollo óptimo se da entre 2 y 13 °C y entre los 4 y los 7 °C el de la puesta. Por todas estas características, el movimiento de las masas de agua y la variación en la

temperatura del agua de mar afectan mucho a las poblaciones de bacalao (Fagan, 2000). Condiciones de mucho frío, como las que se dieron durante la Pequeña Edad de Hielo o en el siglo XIII, tienen un efecto devastador sobre esta especie (Cushing, 1982). Contrariamente, entre 1845 y 1851, la temperatura en las latitudes altas aumentaron, favoreciendo el asentamiento en ese momento del bacalao en las costas de Groenlandia (Drinkwater, 2005; Rose, 2007). La OMA (escala multidecadal) calentó el agua en las décadas de 1920 y 1930, lo que favoreció que el bacalao del Atlántico expandiera su rango de distribución hacia el norte unos 1200 Km, a lo largo del oeste de Groenlandia, Islandia, el Mar de Barents y las costas de Spitzbergen; así mismo, su área de puesta se amplió hasta las costas de Noruega. En una escala decadal, la OAN también ha influenciado positivamente al bacalao, favoreciendo su reclutamiento en el Mar de Barents por un cambio en la temperatura y en la disponibilidad de alimento (*C. finmarchicus*) (Fagan, 2000; Ottersen y Stenseth, 2001; Drinkwater y colaboradores, 2010). El bacalao muestra una respuesta no lineal a la variación de la temperatura, es una relación que se ajusta a una forma de domo, lo que implica que un pequeño cambio climático produce importantes alteraciones en este sistema ecológico (Björnsson y colaboradores, 2001). Por otro lado, el salmón del Pacífico (*Oncorhynchus tshawytscha*) realiza la puesta en agua dulce, y los juveniles migran al medio marino a los 3 años, donde se quedan hasta alcanzar la madurez sexual. Entonces vuelven a su río natal para reproducirse y morir. Esto está ligado a la presencia de la ODP, cuando la temperatura del agua se calienta (Drinkwater y colaboradores, 2010).

La anchoa (*Engraulis encrasicolus*) es muy abundante en la cuenca de Santa Bárbara (California) debido a la presencia del afloramiento (Fagan, 2008), pero durante los eventos de El Niño (Ver Anexos), la temperatura del agua aumenta ya que disminuye la intensidad del afloramiento y esto afecta a la productividad marina y, en consecuencia, a la abundancia de esta especie

(Fagan, 2008). La productividad marina ha ido aumentando de forma cíclica en los períodos de clima frío, y decreciendo en esta región durante los cálidos.

Estos son algunos ejemplos de cómo el clima puede estar controlando a las distintas poblaciones marinas alrededor del mundo. Con esta perspectiva, el reclutamiento al arte es una buena forma de medir cómo el clima afecta a las especies que poseen un ciclo de vida largo. Lo que se está capturando es el resultado de lo que el clima que hubo en cierto momento hizo sobre la pesquería en los estadíos larvarios y juveniles. Cushing (1982) destacó el hecho de que la baja fecundidad de algunas especies (p.e.: el arenque) eran más vulnerables al descenso en el reclutamiento que las de elevada fecundidad (p.e.: el bacalao). Si el efecto de la sobrepesca en el reclutamiento es desestimado, el reclutamiento de los gádidos parecerá inalterable, mientras que el de los arenques y salmones aumentará o disminuirá con el tiempo (Cushing, 1982). Los salmones parecen ser más vulnerables a la presión pesquera en el momento del reclutamiento, mientras que el bacalao resiste mejor los cambios ambientales que los arenques (Cushing, 1982).

El arenque (*Clupea harengus*) es un buen ejemplo de cómo la aparición y desaparición de una especie pudo afectar al modo de vida del hombre en la Edad Media, cuando se observó una alternancia entre las pesquerías de Noruega y las de Suecia porque el oeste del Mar Báltico se congelaba muchos inviernos desde el año 1200 hasta el siglo XIV y entre los siglos XIII y XV (Cushing, 1982). También desde Noruega se desplazó al sur en busca de aguas de 3-13 °C, lo que tuvo lugar en 1588 y entre 1680 y 1730 (Fagan, 2008). En este mismo período también las pesquerías de las Islas Faroe descendieron por un desplazamiento hacia el sur de agua del Polo Norte (Fagan, 2000), que hizo descender la temperatura 5 °C por debajo de la temperatura que se registra actualmente. Este fenómeno también conllevó aparejado tormentas y fuertes vientos en la zona de las Islas Británicas, aunque aún no está muy claro lo sensible que es esta especie a los cambios

térmicos. Sin embargo, se ha observado que ha fluctuado a lo largo de los siglos al margen de la influencia del esfuerzo pesquero. Eran muy abundantes en el Período Cálido Medieval (Fagan, 2000; Rose, 2007), por lo que se convirtió en una gran industria pesquera en el Mar del Norte en los siglos cálidos. Posiblemente fueron la demanda de pescado y del descenso de la temperatura las causas de que la población de arenque se colapsara desde el siglo XIV (Fagan, 2008).

De todo lo anterior se concluye que la intensidad de las clases de edad varía entre especies, pero también que algunos stocks son más vulnerables a los cambios climáticos que otras. Por todo ello, la variabilidad debe ser considerada por regiones, aunque en ocasiones la influencia se puede detectar en los stocks a través del océano (Cushing, 1982).

Resulta evidente que, entre todas las posibles variables climáticas, a la temperatura se le ha prestado mucha atención. Posiblemente porque es el factor climático que más domina, en términos de influencia, a los ecosistemas marinos. Controla el metabolismo, las migraciones, la puesta, etc. Sin embargo, esto no excluye la influencia de otros parámetros. Ni tampoco hace disminuir en importancia la respuesta de los ecosistemas. La estratificación de la columna de agua y la profundidad de la capa de mezcla (a través de la producción primaria), el hielo marino (a través de los blooms de primavera), la turbulencia de la masa de agua o la advección (por la dispersión larvaria) también están controlando la evolución de las poblaciones marinas (Drinkwater y colaboradores, 2010). El propósito de esta Tesis es aumentar la comprensión de cómo los factores climáticos afectan a las poblaciones marinas, más que entender los cambios del clima pasado, presente y futuro.

## ∞ OBJETIVOS Y GUIÓN DE LA TESIS ∞

La Introducción resalta la importancia del papel que el clima tiene en el desarrollo de los ecosistemas, pero también, que quedan muchas cuestiones por resolver. En un intento de ir un poco más allá en la comprensión de cómo la variabilidad natural del clima afecta a las poblaciones de animales marinos, el objetivo de la presente Tesis es tratar de esclarecer el cómo diferentes parámetros climáticos afectan a distintos organismos marinos, de diversa forma y escalas temporales.

Para alcanzar este objetivo, se evalúan cuatro escalas temporales. Se realizan distintos análisis de series temporales para ver la posible relación entre las especies y el entorno (ver la sección de Material y Métodos para más detalles). En el presente trabajo, algunos de esos análisis se seleccionaron como los más apropiados, sobre todo en relación a los datos que se poseían (series largas y adecuadas de abundancias no son frecuentes):

☒ **Días (Capítulo 1):** Se centra en un fenómeno de escala temporal “directa”. En este capítulo, se evalúa un nuevo registro de un pulpo (*Ocythoe tuberculata*) en aguas de Cantabria (Noroeste de España. 2006). Esto es una localización al norte de su distribución habitual, que se ha acotado para el Mediterráneo y los archipiélagos de Azores y Canarias. ¿Se puede explicar este hecho por un proceso climático? Para ver la posible influencia de los parámetros climáticos en esta captura, se recopilaron observaciones cualitativas directas.

☒ **Décadas (Capítulo 2):** Las series de capturas de pulpo común (*Octopus vulgaris*) y de esfuerzo pesquero del sur-oeste e Gran Canaria (Islas Canarias. 1989-2007) se consiguieron de una cofradía local. ¿Puede esta serie ser un buen indicador de pequeñas variaciones climáticas? Son escasos y contradictorios los estudios que se han realizado



del efecto que la variabilidad ambiental tiene en los cefalópodos, en concreto en el pulpo, pero la temperatura es siempre un parámetro que se destaca. Además, se observan variaciones de comportamiento entre distintas regiones debido a las condiciones locales. ¿Qué es lo que sucede en la población de Canarias? Tras un análisis exploratorio de los datos, se realizaron un test de Correlación de Pearson y un Proceso Autoregresivo de orden 1 (AR(1)) para evaluar la relación entre el pulpo y algunas variables climáticas en la región de Canarias. Finalmente, se realizó un modelo lineal (ml) para buscar la posible relación lineal, aunque no necesariamente recta entre las variables. Los resultados obtenidos se validaron con un análisis de Monte Carlo.

⌘ De décadas a siglos (**Capítulo 3**): El atún rojo (*Thunnus thynnus*) es una especie de aguas templadas que realiza grandes migraciones. Se sabe que la temperatura controla sus ciclos vitales: la supervivencia larvaria, el metabolismo, las migraciones, así como el comportamiento reproductivo y la disponibilidad de alimento. ¿Es la temperatura el único parámetro que controla las fluctuaciones observadas en las abundancias desde 1525? Se realizó un primer análisis exploratorio de los datos para averiguar qué procedimiento estadístico era el más adecuado para alcanzar los objetivos del estudio. A continuación, se relacionaron las distintas series climáticas con las series de captura de atún rojo (ARA) mediante modelos lineales (ml). Los resultados significativos de esos modelos fueron verificados mediante un análisis Bootstrap y también se consideró el Criterio de Información de Akaike (CIA), como una medida de la bondad del ajuste de los modelos.

⌘ De décadas a milenios (**Capítulo 4**): Las series de datos de captura no suelen ser lo suficientemente largas para dar información de la variabilidad de larga escala debida a factores distintos al de la explotación de los stocks. La región de California es de particular interés en este tema por las investigaciones paleoecológicas que han tenido lugar ahí (283-1970). Se han estimado las biomásas de anchoas (*Engraulis mordax*) y

las sardinias (*Sardinops caeruleus*) a partir de la deposición de escamas en el sedimento. ¿La alternancia en las fluctuaciones son una respuesta a la competición de especies? ¿Cuál es el posible efecto que el ambiente (el clima y procesos biológicos) puede tener en dos especies explotadas comercialmente? Una de las ventajas de estas series, al margen de su longitud, es que no poseen valores perdidos. Se llevó a cabo un análisis exploratorio inicial para cada serie. El análisis wavelet no asume estacionaridad de las series, lo que en este caso es una característica fundamental. Este método permite analizar las relaciones entre dos señales, y es especialmente apropiado para seguir cambios graduales en el forzamiento realizado por variables exógenas. Los resultados de la Coherencia wavelet (cow) se ratificaron mediante un análisis de Bootstrap estacionario. Finalmente, se realizó un análisis de regresión multivariante de ventana móvil para poder considerar de forma simultánea más de una variable climática.

## ∞ MATERIAL Y MÉTODOS ∞

### Antecedentes

Los estudios de las fluctuaciones de las poblaciones suelen consistir en la monitorización de los cambios (medidos a través de la biomasa, abundancia, número de individuos,...) a lo largo de un período de tiempo. El *intervalo de muestreo* es el intervalo que se fija o el tiempo durante el cual una variable es medida secuencialmente.

Las series temporales se suelen caracterizar por una *tendencia* y *variación estacional* que se pueden modelar mediante funciones matemáticas temporales. La tendencia es el cambio sistemático en las series que aparenta ser no periódico; el caso más sencillo es el aumento o disminución lineal. Por el contrario, la variación estacional es un patrón que se repite entre años. También es importante tener en cuenta que observaciones próximas en la serie tienden a estar correladas. El modelo ajustado al conjunto de datos es la base para el test estadístico. Estos tres factores son los que caracterizan a las series temporales, que son importantes a la hora de tomar decisiones de manejo (Cowpertwait y Metcalfe, 2009).

La mayoría de los métodos estadísticos que se usan para estudiar este tipo de series se agrupan bajo el nombre de *análisis de series temporales* y son unas herramientas importantes a la hora de investigar las fluctuaciones de larga escala de las poblaciones de animales marinos, así como su relación con el ambiente, lo que es el objetivo de esta Tesis.

La razón del análisis de series temporales es mostrar las propiedades que subyacen a los procesos para un conjunto dado de observaciones. Para lidiar con estas incertidumbres de las series hay que definir un estimador coherente; este estimador es a su vez, función de las observaciones y, en el

mejor de los casos, dará las propiedades deseadas de las series temporales (Maraun y Kurths, 2004; Hsieh y colaboradores, 2009).

Existen diferentes herramientas que se pueden usar para el análisis de series temporales: (i) el análisis espectral (comienza con una descomposición de la serie temporal en sus componentes armónicas basándose en un análisis de Fourier); (ii) modelos lineales (ml); (iii) modelos generales linealizados (mgl); (iv) modelos generalizados aditivos (mga); (v) modelos autorregresivos (arima); (vi) modelos de estado-espacio; (vii) bootstrap estacionario no paramétrico; (viii) métodos wavelets (en concreto para series no estacionarias); entre otros. La metodología concreta que se usa en cada estudio de esta Tesis, se describen en detalle en cada capítulo.

La mayoría de los análisis estadísticos asumen que las series tienen un comportamiento estacionario (i-vi), pero esto no suele ser cierto en ecología. En este aspecto, existe un número creciente de artículos científicos que destacan las características no-estacionarias de la dinámica de las poblaciones; p.e. la dinámica puede oscilar en escalas multidecadales debido a pequeños cambios ambientales (Cazelles y colaboradores, 2008). Para enfrentarse a este hecho, el Análisis Wavelet (viii. Capítulo 4) ha demostrado ser una buena aproximación para evaluar las variaciones de potencias localizadas en series temporales, descomponiéndolas en el espacio tiempo-frecuencia para determinar tanto los modos de variabilidad predominantes como cuáles de esos modos varían con el tiempo (Torrence y Compo, 1998). Esto es, la estimación de las características espectrales como una función del tiempo (Cazelles y colaboradores, 2008). Se trata de una herramienta recientemente desarrollada dentro de los estudios de ecología, aunque ha sido ampliamente usada en el campo de la economía y la geofísica. Es un método, como lo son el de estado-espacio o el bootstrap estacionario no paramétrico, superior al ARIMA o al análisis espectral, los cuales pueden producir relaciones espúreas debido a la asunción de estacionaridad de las series (Hsieh y colaboradores, 2009). Cabe destacar en este punto, que uno de los

requerimientos del análisis wavelet es la necesidad de que no haya valores perdidos en la serie de datos. Por esta razón, esta técnica sólo se ha podido aplicar a los datos del capítulo 4, donde el registro es completo. Yendo un poco más allá, se ha desarrollado recientemente, una adaptación de “segunda generación” llamada Esquema Alzado que es un análisis de wavelet discreto que adapta la forma del muestreo a los puntos sin datos y en los extremos de las series. Esto es una característica importante cuando se trabaja con series ecológicas, las cuales suelen ser cortas, irregulares en el muestreo y además suelen contener valores perdidos (Sweldens, 1998; Cazelles y colaboradores, 2008).

La idea tras el Modelo Lineal (ml. Capítulos 2, 3 y 4) es buscar relaciones simples entre pares de variables (no necesariamente regresiones de líneas rectas). Se asume que un cambio en la variable predictor (p.e.: variables climáticas;  $x_i$ ) produce un aumento o disminución en la variable respuesta (p.e.: series de capturas;  $y_i$ ). Esto puede resumirse como:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \varepsilon_i$$

donde  $\beta$  son los coeficientes vinculados a la variación de  $x_i$  y  $\varepsilon_i$  es el término del error (Verzani, 2005).

El Bootstrap Estacionario (Capítulos 3 y 4) permite tener una medida estadísticamente robusta, al margen de la posible no estacionaridad de las series, mediante un método de remuestreo por sustitución, donde la persistencia se conserva (Politis y Romano, 1994; Mudelsee, 2003).

Una característica común a todas estas técnicas estadísticas, incluida la regresión simple, el wavelet y el bootstrap estacionario, es que sólo usan la comparación de pares de variables en cada test. Sin embargo, es sabido que en la naturaleza ninguna variable actúa independientemente sobre una población. Con el fin de mejorar este aspecto, se aplicó (Capítulo 4) un análisis de regresión multivariante de ventana móvil, que está incluido dentro

de los modelos lineales. Este método permite ver qué variables afectan potencialmente en los diferentes períodos de la serie temporal a la abundancia, en este caso, de sardinas y anchoas. Esto también da idea de los posibles retardos para los que se dan correlaciones significativas entre los distintos grupos de variables.

## **Datos**

Las series incluidas en esta Tesis han sido recopiladas de distintas fuentes. Su longitud y características intrínsecas son también específicas de cada base de datos. Por esta razón, cada una de ellas se ha tratado de forma diferente (ver cada capítulo para más detalles). En cualquier caso, el objetivo era siempre el mismo y esto se tuvo presente a lo largo de todo el estudio.

### **1. Datos Biológicos**

Los datos de *Ocythoe tuberculata* (Capítulo 1) fueron obtenidos de pescadores de dos embarcaciones pesqueras españolas, el “Leporre Anaiak” y el “Oskarbi”. No se trata de una serie temporal propiamente dicha, ya que son sólo dos capturas puntuales que tuvieron lugar en el noroeste de España, pero es suficiente para buscar un efecto ambiental (2 días; fenómeno de escala temporal muy breve). No existe mucha información biológica concerniente a esta especie.

La serie de datos de *Octopus vulgaris* (Capítulo 2) fue recogida de una cofradía en el Puerto de Mogán (suroeste de Gran Canaria. Islas Canarias). Las series (capturas y esfuerzos diarios) comienzan en 1989 y finaliza en 2007 (18 años; fenómeno de escala temporal pequeña). Estas series se actualizan mensualmente. El pulpo común es una especie-objetivo importante en la pesquería con trampas a pequeña escala en el Archipiélago Canario.

El *Thunnus thynnus* (Capítulo 3) ha sido una especie importante desde tiempos inmemoriales en el Mar Mediterráneo y en el Atlántico Norte (Rodríguez-Roda, 1964, 1983; López-Capont, 1997). Es por ello que hay disponibles una gran cantidad de bases de datos para el último siglo. Sin embargo, hay que tener presente que no todas miden el mismo parámetro (número de atunes, toneladas por captura, número de barriles,...). Para el presente trabajo, se recopiló información de 105 almadrabas (nombre del arte usado en la captura del atún), en número de atunes, de distintas fuentes (ver Tabla 1 del Anexo). El número de años con datos variaba entre almadrabas, pero, por lo general, de 1525 a 1995 se obtuvo información. Sin embargo, el trabajo se centra en el posible efecto de la variabilidad climática en el atún rojo (*T. Thynnus*) y por ello, sólo se seleccionaron aquellas series con más de 100 años de datos (11 almadrabas; fenómeno de larga escala temporal) (Tabla 2 del Anexo).

Finalmente, las series reconstruidas de anchoas (*Engraulis mordax*) y de sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*), desde 283 a 1970 (fenómeno de escala temporal muy larga), para la cuenca de California por Soutar (1967) y Soutar e Isaacs (1969, 1974), y obtenidas de Baumgartner y colaboradores (1992) se usaron en este trabajo (Capítulo 4). Ambas, anchoas y sardinas, son especies importantes económica y ecológicamente. Se sabe que fluctúan de forma inversa, aunque las causas de esto siguen siendo inciertas.

## **2. Datos Climáticos**

### *Series de datos de temperatura*

Se obtuvieron imágenes de Satélite de la media de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) desde Junio a Julio de 2006 del sensor MODIS del AQUA-satellite (MODISA Level-3 Standard Mapped Image). Así como imágenes de la anomalía de la TSM para pasos de noche del sensor AVHRR del satélite de la NOAA para el mismo período que el caso anterior. Ambas

imágenes se usaron en el estudio del *Ocythoe tuberculata* (Capítulo 1) cuando se buscaba una relación ambiental entre la TSM y la especie en cuestión.

Sin embargo, en el capítulo 2 se usaron la serie de Reynolds y colaboradores (2002) para el Atlántico Norte (Diciembre 1982-Enero 2007) y la de Kaplan y colaboradores (1998) de TSM local (28.5 °N/16.5 °W).

En el capítulo 3, se consideró el proxy de temperatura anual del aire reconstruida a nivel del mar (TNM) por Mann y colaboradores (2009), desde 1525 a 1936, pero considerando sólo la región 20 °-60 °N/60 °W-20 °E.

#### *Series de índices globales*

De todas las series de la Oscilación del Atlántico Norte (OAN) disponibles en la literatura y en internet, la serie de la NOAA (1950-2000) fue la que se usó en el capítulo 2 porque incluía el período de tiempo que se deseaba y porque se trata de una serie contrastada y consistente.

El Niño/Oscilación del Sur (ENOS de aquí en adelante. Ver Anexos) desde 1650 a 1970, reconstruida por McGregor y colaboradores (2010) y la de la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) desde 1470 a 1970 (Shen y colaboradores, 2006), fueron los dos índices globales usados en el capítulo 4 para buscar relaciones entre el clima y las capturas en California.

#### *Series de parámetros solares*

Existen muchos parámetros que se han establecido como adecuados para estimar la influencia del Sol en los ecosistemas terrestres (rayos cósmicos galácticos, el isótopo <sup>18</sup>O, etc.). En el capítulo 3 se usó una reconstrucción de la Radiación Solar de 11 años (RSR), desde 1610 a 1936, por Lean (2000).



### *Otros patrones climáticos*

La descarga fluvial puede afectar a los ecosistemas marinos directamente mediante el aporte de nutrientes, de sedimentos o debido a cambios en la línea de costa. Pero también puede ser un indicativo de una estructura climática mayor. Por ejemplo, el caudal puede considerarse un índice indirecto de los desplazamientos globales de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT. Ver Anexos) (Chiang y colaboradores, 2000), debido al papel que juega ésta en el desplazamiento de los Monzones, responsables a su vez de la estación de lluvias. En el capítulo 4 se consideró el caudal del Río Sacramento, por ser uno de los ríos más importantes que desembocan en la costa de California. Es un reflejo de los períodos más fríos y lluviosos al aumentar su descarga. Por esto, se le puede considerar como un indicador del patrón de circulación atmosférica sobre el norte del Océano Pacífico. Es un estimador de la ZCIT. Esta serie comienza en el año 901 y finaliza en 1997 (Meko, 2001).

### **Softwares**

A lo largo de la presente Tesis, para todos los análisis estadísticos, se usó el software R (lenguaje de programación para estadística y gráficos) (<http://www.r-project.org/>) y está disponible como Software Gratuito (Free Software Foundation's GNU General Public License). Tiene disponibles una gran variedad de técnicas estadísticas (modelos lineales y no lineales, análisis de estadística clásica, análisis de series temporales, clasificaciones, agrupamientos,...) y gráficos. Una de las ventajas de R es la calidad y diseño de los gráficos que produce, incluyendo formulaciones y símbolos matemáticos en donde se requiere.

R posee características comunes con otros lenguajes de programación, ya que las funciones son tratadas como objetos que se pueden manejar y usar indistintamente (Cowpertwait y Metcalfe, 2009).

El software de Matlab (<http://mathworks.com/products/matlab/>) se usó a la hora de graficar algunos de los mapas (capítulos 2 y 3). Posee un lenguaje de programación de alto nivel técnico y un entorno interactivo en el que desarrollar los algoritmos, la visualización de los datos, su análisis y la computación numérica. Incluye características (algoritmos) gráficos necesarias para la visualización de datos científicos.

En el capítulo 4, el software de Ocean Data View (ODV) se usó a la hora de realizar el mapa (Schlitzer, 2009. <http://odv.awi.de>).

## ∞ RESULTADOS ∞

### **Capítulo 1. Nuevo registro de *Ocythoe tuberculata* (Cephalopoda: Ocythoidae) en el Noreste Atlántico asociado a un calentamiento del mar**

En el verano de 2006, dos embarcaciones de pesca capturaron dos ejemplares vivos de pulpo fútbol (*Ocythoe tuberculata*, Rafinesque, 1814) en las aguas superficiales del noroeste de la Península Ibérica (41 °-42 °N/13 °-14 °W, al oeste de Portugal el 27 de junio y en 44 °-45 °N/14.5 °-15.5 °W, al noroeste de España el 18 de Julio).

De su biología y comportamiento hay poca información, sólo se sabe que se trata de una especie de hábitos pelágicos que se suele encontrar en aguas próximas a la superficie durante la noche (Vechione, 2002). Posee un marcado dimorfismo sexual, donde los machos suelen tener una longitud de manto inferior a los 3 cm y las hembras alcanzan longitudes de hasta 35 cm de largo de manto (Roper y Sweeney, 1975; Cardoso y Paredes, 1998). Un aspecto destacable es el hecho de que las hembras de esta especie sean las únicas dentro de los cefalópodos que poseen una vejiga natatoria que les permite controlar su flotabilidad (Packard y Wurtz, 1994) y también son las únicas que dan a luz juveniles que se han desarrollado en su interior (Naef, 1923).

Se trata de una especie cosmopolita en mares tropicales y templados (Sweeney y colaboradores, 1992; Vechione, 2002), sobre todo en el Hemisferio Norte (Roper y Sweeney, 1975), siendo menos frecuente en el del Sur. En el Noreste del Océano Atlántico, se ha citado para los archipiélagos de Azores y Canarias (Cardoso, 1991) y en el oeste del Mediterráneo (Naef, 1923; Petrus y Pablo, 1993; Ezzeddine-Najai y El Abed, 2001).

Aunque esta especie se ha citado anteriormente en el Golfo de Vizcaya en 1936, cuando Bouxine y Legendre encontraron un ejemplar en el contenido estomacal de una albacora (*Thunnus alalunga*), la presencia de esta especie al norte del Azores (41 °-45 °N) no se ha encontrado en la literatura científica. Suele ser referenciado en aguas más templadas y, probablemente, su captura en latitudes tan altas sea debido a un proceso estacional de calentamiento del agua.

La temperatura superficial del mar (TSM) en Junio-Julio de 2006, en el oeste de Portugal y en el Noroeste de España, fue 1 °C superior a la temperatura media normal para ambos meses en esa región. Este proceso de calentamiento también se relacionó con un pico anómalo en la abundancia de medusas en Junio de 2006 en las costas noroeste de España (La Voz de Galicia, 7/06/2006).

El verano anormalmente cálido que se dio en 2006 puede haber favorecido la presencia de *Ocythoe tuberculata* en una región oceánica al oeste de Portugal y en el Noroeste del Atlántico, asociado también al aumento de la abundancia de medusas.

El proceso progresivo de calentamiento desde el sur hacia el norte, es un evento ambiental anual normal que puede detectarse desde finales de primavera en el Noreste Atlántico, pero esta es la primera vez que se registra la presencia de *Ocythoe tuberculata* asociada a un evento de este tipo. En este sentido, la captura de un pulpo fútbol, debe apoyar la idea de que las poblaciones se pueden desplazar temporalmente a latitudes altas cuando se da un calentamiento anómalo del agua.

## **Capítulo 2. El papel de la variabilidad climática en las fluctuaciones de pequeña escala en las capturas de pulpo en las Islas Canarias**

El pulpo común (*Octopus vulgaris*) es una de las especies de mayor interés para la flota pesquera que opera en el sistema de afloramiento del Noroeste de África (Balguerías y colaboradores, 2000; Faure y colaboradores, 2000). Lo mismo sucede para la pesquería con trampa a pequeña escala de las Islas Canarias, ya que esta especie representa el 2-32% del total de las capturas desembarcadas por la flota local (Hernández-García y colaboradores, 1998, 2002; datos sin publicar de los autores).

Una revisión bibliográfica, no necesariamente exhaustiva, muestra el efecto que la temperatura tiene en el ciclo de vida del pulpo común, debido al papel que juega en los primeros estadios del desarrollo (Mangold, 1983; Villanueva, 1995). Su biología, ecología y pesquería ha sido bien descrita de forma global para la región del Noroeste africano (Nigmatullin y Ostapenko, 1977; Pereiro y Bravo de Laguna, 1979; Nigmatullin y Barkovsky, 1990; Balguerías y colaboradores, 2000, 2002). En este sentido los resultados descritos en este capítulo muestran que la variabilidad climática afecta a la abundancia del *O. vulgaris* en Canarias, en una escala estacional, principalmente a través de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) a lo largo de todo el año. Sin embargo, cómo afectan otros patrones climáticos no está tan bien comprendido.

Este cefalópodo presenta marcadas fluctuaciones en un amplio rango de escalas espaciales y temporales debido a cambios en las variables biológicas y físicas que resultan ser factores determinantes en su supervivencia (Faure y colaboradores, 2000). De los análisis llevados a cabo, se obtuvieron diferencias importantes en la distribución estacional de la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE. Figura 3-izquierda- del capítulo 2):

para invierno fue del 20.87%, del 35.82% en primavera, un 17.78% en verano y un 25.52% en otoño.

En las aguas del Archipiélago Canario, la reproducción y puesta se dan a lo largo de todo el año (Nigmatullin y Ostapenko, 1977; Hatanaka, 1979; Hernández-García y colaboradores, 2002); sin embargo, existen dos períodos de máxima actividad reproductiva, uno de enero a julio, con un pico máximo en abril, y el segundo de octubre a noviembre (Guerra, 1992; Faure y colaboradores, 2000; Hernández-García y colaboradores, 2002; Katsanevakis y Verriopoulos, 2006a). Esto indica la presencia de, al menos, dos cohortes anuales que generan picos bien diferenciados de puesta-captura, pero la importancia relativa de estos picos es dependiente de las condiciones ambientales. Los resultados que aquí se presentan, muestran una coincidencia directa de estos dos picos estacionales con el momento en que la OAN cambia de valores altos a bajos y viceversa (Tabla 1 superior del capítulo 2); por el contrario la relación de este patrón climático con la TSM en la región de estudio resultó ser inversa para la primavera y el otoño.

De los modelos lineales se concluye (Tabla 2 del capítulo 2) que en primavera la OAN es la variable que juega un papel fundamental sobre la población de pulpo (24.5% de la varianza explicada, frente al 11.12% explicado por la TSM); sin embargo, en otoño, ambos parámetros parecen ejercer una influencia conjunta sobre esta población (42.71% de la varianza explicada por el modelo combinado). Otros trabajos (Krovnin, 1995; Santiago, 1998; Corten, 2011; Mysterud y colaboradores, 2003; entre otros) han resaltado que la OAN se ve reflejada en las fluctuaciones de las pesquerías; pero también se sabe que Canarias se encuentra en el límite sur y a partir de esta región se pierde fiabilidad a la hora de describir fenómenos biológicos y climáticos relacionados con la OAN (García-Herrera y colaboradores, 2001).

Lo que este trabajo resalta es la importancia del índice OAN en el control de la abundancia del pulpo común en Canarias, tanto directamente como de forma indirecta a través de la TSM en una escala estacional; en primavera la OAN sola explica un 28.64% de la varianza de la abundancia y en otoño lo hace conjuntamente con la temperatura, explicando 31.13% y 34.21% de la varianza, respectivamente.

### **Capítulo 3. Fluctuaciones climáticas e históricas del atún rojo en el Estrecho de Gibraltar y en el oeste del Mediterráneo**

Los registros de capturas históricas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en la vertiente oeste de la cuenca Mediterránea, muestran una tendencia decreciente entre 1525 y 1936, con fluctuaciones cíclicas que se asocian a factores climáticos. Esto también se ha detectado en otras especies de peces (Cushing, 1982; Alheit y Hagen, 1997).

Los modelos lineales (ml) realizados en este estudio mostraron la influencia de la temperatura del aire a nivel del mar en este sistema, como indicaban trabajos previos (Ravier y Fromentin, 2004) por ser un parámetro determinante en el metabolismo, migración, comportamiento reproductivo (el atún rojo busca temperaturas entre los 24 y 25.5 °C para la puesta), supervivencia larvaria y disponibilidad de alimento (Pepin, 1991; Hazle, 1993; Polovina, 1996; Korsmeyer y Dewar, 2011; Schaefer, 2001; Graham y Dickson, 2004); pero también se destaca en este trabajo, la posible influencia de la actividad solar sobre esta población de peces, ya que los modelos resultantes mejoraban cuando estos eran considerados (Tabla 2 del capítulo 3), sobre todo los períodos mínimos de actividad que es cuando se detecta un descenso drástico en la disponibilidad de atún rojo para la pesquería (Figura 2 del capítulo 3). En este sentido, los mínimos de actividad solar de Spörer (1460-1530), Maunder (1645-1715) y Dalton (1790-1820) descritos por Gleissberg (1958), incluso el frío que asoló el oeste de Europa entre 1560 y 1600 (Fagan, 2000) o el de 1895-1930 (Figuras 5-7 del capítulo 3), coinciden con los descensos de las capturas en todas las almadrabas (Figuras 2-8 del capítulo 3). Tras estos descensos en las capturas, siempre se registró un aumento ligado al aumento de la actividad solar (condiciones más cálidas), sin embargo, no resultaron lo suficientemente favorables como para que se recuperaran las abundancias que se registraban en las almadrabas del ducado de Medina Sidonia (Estrecho de Gibraltar) antes del Mínimo de Maunder.



Resulta evidente que distintas variables mesoscales, con diferente periodicidad, actúan como forzamientos externos en el control de la dinámica poblacional del atún rojo (Ravier y Fromentin, 2004; Ganzedo-López y colaboradores, 2009; este trabajo). En este aspecto, la actividad solar es un factor que controla las fluctuaciones de larga escala (variabilidad de baja frecuencia), mientras que la temperatura se comporta con una alta frecuencia.

Para las dos regiones integradas, los términos ambientales del modelo explicaron entre un 3.43 y un 17.28% de la varianza, el temporal lo hizo con un 13.71-37.61% de la varianza explicada y, finalmente, la parte compartida de los ml explicaban entre un 8.56 y un 31.75% de la varianza explicada por estas dos variables climáticas, dependiendo del período de tiempo evaluado. Esta alta variabilidad en los resultados, se asocia a la diferente escala temporal que se considera en cada modelo (1515-1936, 1610-1936, 1700-1936) para cambiar la resolución y poder apreciar posibles diferencias. Sin embargo, una gran parte de la variabilidad que muestra el sistema queda sin explicar por los modelos que aquí se desarrollaron, lo que posiblemente se deba a eventos climáticos más locales que los considerados y a las circunstancias socio-políticas de cada región a lo largo del tiempo (guerras, hambrunas, crisis, etc.); aspectos que también pueden estar generando las diferencias observadas entre la zona del Estrecho de Gibraltar y el oeste del Mediterráneo interior. Los procesos denso-dependientes, reflejados en el término temporal como la autocorrelación de la propia serie, deben estar jugando un papel importante para explicar la variación temporal en escalas pequeñas, oscilando en un período de entre 4 y 8 años (Solari, 2008).

#### **Capítulo 4. Evaluación de las sinergias climáticas que afectan a las fluctuaciones históricas de la sardina del Pacífico y a la anchoa de California en California (Cuencas de Sta. Bárbara y Soledad)**

Los pequeños pelágicos, como la sardina del Pacífico y la anchoa de California, tienen gran importancia ecológica y económica en la región de California, por lo que han sido estudiados durante décadas (Kawasaki y Omori, 1988; Silvert y Crawford, 1988; Lluch-Belda y colaboradores, 1989, 1992; Schawartzlose y colaboradores, 1999; Chavez y colaboradores, 2003). Sin embargo, no existen series de capturas lo suficientemente largas que permitan estudiar las fluctuaciones de larga escala, y es por esto que las series reconstruidas son de gran importancia en este tipo de evaluaciones. En este sentido, California se revela como una región relevante por las investigaciones paleoecológicas que realizaron Soutar (1967) y Soutar e Isaacs (1969, 1974), quienes reconstruyeron la biomasa de sardinas del Pacífico y de anchoas de California desde el año 283 hasta 1970, a partir de las escamas encontradas en testigos de sedimentos extraídos de las cuencas de Santa Bárbara y de Soledad.

Uno de los temas más controvertidos en la literatura concerniente a estas dos especies, es la continua competencia que existe entre ellas, por el alimento y el espacio que ocupan (Soutar e Isaacs, 1974; Daan, 1980; Silvert y Crawford, 1988; Baumgartner y colaboradores, 1992; Klyashtorin, 1998; Freón y colaboradores, 2003; Barange y colaboradores, 2009). En este capítulo se muestran los resultados obtenidos a partir de análisis wavelet, que no asume estacionaridad ni linealidad en las series, verificados luego mediante un análisis bootstrap estacionario.

Se encontró una relación significativa entre sardinas y anchoas (Figuras 2, 6 y 7 del capítulo 4) para el período desde el año 940 al 1011, coincidiendo con el Período Cálido Medieval en California (950-1220. Li y

colaboradores, 2000); en el año 1000, se alcanzó un máximo de temperatura que resultó perjudicial para la relación de ambas especies. Entre 1324 y 1382, se encontró una asociación también significativa entre ellas, coincidiendo con el Evento del Año 1300 (Nunn, 2007) y el comienzo de la Pequeña Edad de Hielo. Justo después de este período, en el año 1400, ocurre otro mínimo térmico que acaba con dicha relación. Estos resultados dan una relación indirecta del efecto de la temperatura sobre ambas especies, lo que corrobora la hipótesis de la Temperatura Óptima de Crecimiento que es una extensión de la teoría de la Ventana Ambiental Óptima de Takasuka y colaboradores (2007). Nuestros resultados muestran que tanto las condiciones frías como las cálidas pueden alterar la relación significativa entre sardinas y anchoas. Esto no es un argumento a favor de la sustitución entre especies, es más bien una corroboración del planteamiento de Barange y colaboradores (2009) sobre la influencia del clima en las fluctuaciones observadas entre ambas especies más que a una cuestión de comportamiento de las mismas.

Por otra parte, se evaluó la influencia climática y se obtuvo una relación en desfase significativa del caudal del Río Sacramento con anchoas entre 1300 y 1350 (Figura 3 del capítulo 4) y con sardinas entre 1308 y 1324 (Figura 4 del capítulo 4); aunque hay que resaltar que la señal para las anchoas resultó mucho más débil que para las sardinas. Estos dos períodos coinciden con final del Evento del Año 1300 y el comienzo de la Pequeña Edad de Hielo, para cuando también se describió la coexistencia de ambas especies (Figura 2 del capítulo 4). La descarga fluvial nos está indicando desplazamiento hacia el norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y, consecuentemente, de los monzones que favorecen una mayor precipitación en la región en estudio y el aumento de la descarga fluvial asociado, y por tanto, es un índice indirecto de un patrón atmosférico que afecta a la abundancia de anchoas y sardinas en la cuenca de California.

Las sardinas también mostraron tener una reacción negativa a la radiación solar (medida a través del berilio-10) entre 1601 y 1680 (Figuras 5

y 7 del capítulo 4), lo que se puede explicar a partir de los hábitos alimenticios de esta especie, que es predominantemente fitoplanctónica (Kawasaki y Omori, 1988). Entre 1645 y 1715, se tuvo el mínimo solar de Maunder (Gleissberg, 1958) que debe ser la causa de ese perjuicio para las sardinas por parte de la actividad solar durante esos 70 años; pero la cuestión que se nos plantea es ¿por qué este mínimo sí afectó a las sardinas y otros como el de Spörer (1460-1530), el de Dalton (1790-1820) o incluso el contemporáneo (1895-1930) no lo hicieron? Esto se asocia al hecho de que el Mínimo de Maunder se dio justo después del mínimo de temperatura de 1400, por lo que la población de sardinas ya estaba reducida anteriormente y el efecto fue mucho más drástico que para el resto de casos.

Finalmente, se sabe que las variables climáticas no actúan de forma aislada sobre los organismos, pero este tipo de análisis sólo evalúan pares de variables, por lo que se llevó a cabo un análisis de regresión multivariante de ventana móvil, que permite ver la sinergia entre más de dos variables y se observó (Figuras 6 y 7 del capítulo 4) que la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) y el El Niño/Oscilación del Sur (ENOS) afectan puntualmente a las poblaciones de sardinas y anchoas, pero que la radiación solar ( $Be^{10}$ ) y la ZCIT (a través del Río Sacramento) afectan considerablemente a las anchoas y, en menor proporción, también a las sardinas.

## ∞ DISCUSIÓN GENERAL ∞

*“La Tierra funciona como un sistema único y autorregulado, formado por componentes físicos, químicos, biológicos y humanos. Las interacciones y flujos de información entre las partes que lo componen son complejos y exhiben gran variabilidad en sus múltiples escalas temporales y espaciales”*  
(Lovelock, 2007)

La actual pérdida y alteración de la biodiversidad es un tema preocupante. De acuerdo con esto, se ha prestado mucha atención a las causas debidas al cambio climático de acción antropogénica, así como a los recursos sobreexplotados. En cualquier caso, la influencia del clima va mucho más allá, pero para llegar a comprenderlo, los estudios deben retroceder en el tiempo lo más lejos posible, aunque este tipo de estudio histórico se encuentra limitado por la calidad de los documentos requeridos; de echo, conforme se retrocede más, el tipo de información que se necesita es más escasa y difícil de interpretar (Cushing, 1982). La aparente respuesta de los ecosistemas marinos a pequeñas o decadales variaciones atmosféricas sugieren que los procesos clima/océano de larga escala deben ser la causa principal de las fluctuaciones que se observan en las poblaciones marinas (Poulard y Balchard, 2005). De acuerdo con este aspecto, el conocimiento acerca de la vinculación entre la biosfera y la atmósfera, no es algo nuevo (Bernal, 1951; Wigner, 1961; Lovelock y Margullis, 1973); por ejemplo, ya en 1972, James Lovelock sugirió la Teoría de Gaia basándose en la idea de que *“la vida es un elemento de una clase de fenómenos abiertos o de un sistema en continua reacción capaz de disminuir su entropía en función de la energía disponible que recoge del ambiente y que devuelve de forma degradada”*. Esto significa que la biosfera y el componente físico de la Tierra están integrados formando un sistema complejo. ¿Cómo pueden

aislarse el uno del otro? Es imposible comprender lo que sucede en uno de ellos sin entender el comportamiento del otro. Asociado a esto, se ha establecido que los hallazgos y cambios puntuales (capítulo 1) y de media o larga escala (capítulos 2-4) detectados en los ecosistemas marinos son, en gran medida, debidos a la variabilidad climática. En la literatura destaca con frecuencia el importante papel que juegan los procesos locales en este tipo de variabilidad (Cushing, 1982; Caballero-Alfonso y colaboradores, 2010; capítulo 3), pero recientemente, los procesos atmosféricos de escala temporal larga, están ganando interés para la comunidad científica. Los ecosistemas marinos son un sistema complejo con una gran capacidad de adaptación (Alheit y Bakun, 2010), con una característica intrínseca asociada a ellos que es la no linealidad de su dinámica (Ottersen y colaboradores, 2004; Alheit y Bakun, 2010), lo que implica que pequeños cambios en los patrones climáticos de larga escala (p.e.: el ENOS o la OAN) deben producir importantes efectos a distintas especies y/o niveles tróficos (Ottersen y colaboradores, 2010). Debido a esto, es fundamental el llegar a comprender el grado de influencia que el ambiente puede llegar a tener (Levin, 1998; Ottersen y colaboradores, 2001).

El objetivo de esta Tesis era poder contribuir a la comprensión de cómo el clima afecta a los ecosistemas marinos. En primer lugar, se realizó una amplia revisión de los conocimientos históricos a cerca de la evolución de los ecosistemas marinos, así como del clima. A continuación, se planteó la posible respuesta que algunas de las especies presentaban frente a los cambios de algunas variables climáticas, y como aproximación al objetivo planteado, se consideraron tres grupos marinos con diferentes mecanismos biológicos y, posiblemente, con distinta respuesta a la variabilidad natural del clima. Estos grupos fueron: aquellos con ciclo de vida relativamente pequeño (cefalópodos), medio (clupeidos) y con ciclo de vida largo (atún rojo).

Los organismos marinos muestran un amplio rango de respuestas frente a los cambios ambientales debido a la naturaleza e intensidad de las fuerzas que actúan, pero también se debe a las características biológicas de cada población. Esta complejidad en las respuestas puede explicar los distintos patrones de reclutamiento (Cushing, 1982; Caddy y Gulland, 1983), así como las variaciones en la biomasa (Spencer y Collie, 1997) que se observan para las poblaciones marinas. Los cambios biológicos que se pueden dar, son observables en multitud de escalas espaciales y temporales. Un ejemplo de cómo de rápido puede evolucionar una población marina frente a los cambios ambientales, son todos esos eventos de capturas y/o avistamientos inusuales que se citan en la Introducción de esta Tesis, que son sólo una pequeña representación de todo lo que se puede encontrar en la literatura (Quéro, 1998; Stebbing y colaboradores, 2002; entre otros). Un caso reciente es la captura de dos ejemplares de pulpo fútbol (*Ocythoe tuberculata*) en aguas de Cantabria (noroeste de España), lo que es fuera de su rango de distribución, debido a un calentamiento anómalo de la TSM (capítulo 1). Del mismo modo, el *Octopus vulgaris* (capítulo 2) es una especie altamente dependiente de la temperatura en su desarrollo embrionario, estados paralarvarios, asentamiento bentónico y en los picos de puesta-captura (Boyle, 1983). Los cefalópodos son organismos que presentan ciclos de vida cortos (Boyle, 1983, 1987; Hernández-López y colaboradores, 2001), lo que implica que sus respuestas a los cambios ambientales sean rápidas (Hernández-García y colaboradores, 2002; Pierce y colaboradores, 2008). Si el forzamiento ambiental que se da es lo suficientemente fuerte, la influencia del forzamiento sobre las especies se puede detectar en cuestión de días con capturas o avistamientos inusuales (capítulo 1), pero lo más frecuente es que estas variaciones se detecten en una escala estacional como ocurre en la región de Canarias con las capturas de pulpo común (*Octopus vulgaris*) (capítulo 2), donde las mayores capturas tienen lugar en primavera (35.82%) y en otoño (25.52%), coincidiendo con los picos de puesta de la especie (Figura 3 –izquierda- del capítulo 2).

También se observó que la temperatura mostraba una relación inversa con las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) del pulpo, pero más llamativa fue la relación que se encontró con la OAN, que resultó ser directa y significativa para esas dos estaciones con la abundancia de pulpo cuando el índice OAN cambiaba de fase; este proceso en primavera explicaba un 28.64% de la varianza de las fluctuaciones observadas, mientras que en otoño lo hacía en un 31.13%. Estos resultados también los obtuvieron Polanco y colaboradores (2011), usando un análisis wavelet que podía corregir el error asociado a los modelos lineales que aquí se aplicaron, lo que da consistencia a los resultados que aquí se muestran.

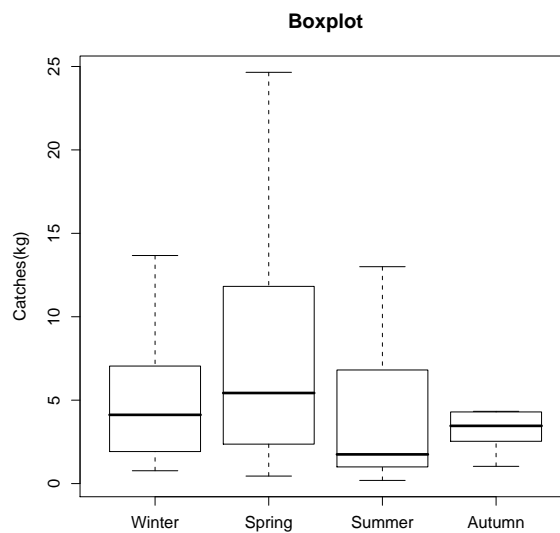


Figura 3 (izquierda) del capítulo 2: Diagramas de caja de la CPUE mensual.



Como ya estableció Cushing (1982), “*los stocks de peces están lo suficientemente lejos de los eventos climáticos para restringir a un determinado grupo de factores físicos aquellos que son comunes a ambos*”. Esta idea puede extenderse a todas las poblaciones marinas, pero también el interés tiene que centrarse en los detalles de qué variables están influyendo a cada población de especies en una mayor o menor medida. En este sentido, el conjunto de datos que se está recopilando y computerizando, así como los métodos estadísticos, están mejorando en calidad y cada vez representan mejor lo que realmente está sucediendo en la naturaleza. Sin embargo, series climáticas y biológicas más largas y veraces deben continuar recopilándose y poniéndose disponibles para la comunidad científica. Al margen de esto, factores como el viento, la temperatura o la variabilidad en la actividad solar siguen resultando fundamentales en la determinación de las tasas naturales de aumento o disminución de los stocks marinos, por su efecto en las etapas larvarias y juveniles (Cushing, 1982; capítulos 1-4); y esto también es lo que se observó para la biomasa de pulpo, para la que la temperatura y la OAN resultaron afectar a la supervivencia larvaria, la tasa de crecimiento, la edad juvenil de asentamiento bentónico y el momento de reproducción, esto es, al momento de reclutamiento a la pesquería (capítulo 2).

Trabajos anteriores, desde la década de los noventa (Ottersen y colaboradores, 2001), también resaltan la influencia de los patrones atmosféricos como el ENOS, la OAN o el desplazamiento de la ZCIT, en otras poblaciones marinas. Por ejemplo, Fromentin y Planque (1996), encontraron su influencia en dos especies de zooplancton en el Océano Atlántico, en el *Calanus finmarchicus* y en el *C. helgolandicus*. Ambas especies presentan distintos patrones espaciales y temporales en el Atlántico Norte y en el Mar del Norte (Fromentin y Planque, 1996), presentando tendencias de larga escala opuestas, debido a sus respectivas respuestas al ambiente y porque están asociadas a otros factores biológicos. En este sentido, valores positivos de la OAN se relacionan con abundancias

pequeñas de *C. finmarchicus* y viceversa, mientras que Fromentin y Planque (1996) establecieron que la relación entre la OAN y el *C. helgolandicus* era menos evidente (sólo un 18% de la variabilidad se explicaba por ese patrón climático, frente al 58% registrado para la otra especie de copépodo) pero aún así se trataba de una relación positiva. A pesar de todo, valores extremos de este índice, causan cambios en ambas especies de *Calanus*. La diferente forma en que puede influir el OAN en estas dos especies se asocia a los factores intermedios que pueden estar actuando, como el viento, la temperatura o incluso la competición entre ellas. Ante todo, cabe destacar que la OAN parece estar detrás de sus comportamientos. Cuando se analizan los niveles altos de la red trófica, también se detecta un efecto de la OAN; por ejemplo, una OAN positiva en el norte de Europa (implica períodos fríos en la cuenca Mediterránea) se traduce en años cálidos que favorece mayores tasas de crecimiento y de supervivencia del bacalao (*Gadus morhua*) en aguas del Ártico, Noruega, el oeste de Groenlandia y en las aguas de Canadá. Esto conlleva un aumento del consume de capelín (*Mallotus villosus*) por el bacalao en el Mar de Barents; y lo mismo se observa en el Mar del Norte (Ottersen y colaboradores, 2001). También se ha visto que la OAN causa cambios termales en el hábitat del salmón del Atlántico (*Salmo salar*) (Ottersen y colaboradores, 2001; Drinkwater y colaboradores, 2010), ya que su rango de distribución decrece para valores positivos del OAN (condiciones cálidas en las latitudes más al norte) y se expande cuando se dan los negativos. Este mismo comportamiento también se detecta en el Mar de Barents para el bacalao, el arenque (*Clupea harengus*) y para las sardinas (*Sardina pilchardus*) en el norte de Europa (Ottersen y colaboradores, 2001). Para los dos últimos casos, el arenque se ve favorecido por índices OAN negativos, mientras que las sardinas lo hacen para los positivos (Brander, 1995; Alheit y Hagen, 1997; Ottersen y colaboradores, 2001). Estas son respuestas más o menos directas al efecto de la OAN, pero otras más complejas deben producir otras respuestas fisiológicas que modulan la

dinámica de las poblaciones y las interacciones entre ellas (Ottersen y colaboradores, 2001).

En todos los casos se puede apreciar, que la OAN afecta a distintas especies cuando está en fase positiva o negativa. En el capítulo 2 se indicó que al pulpo común en las Islas Canarias le afecta la OAN cuando está cambiando de una fase a otra. Todo esto apunta a la necesidad de evaluar los efectos de las oscilaciones climáticas a nivel individual, poblacional y de comunidades (Caballero-Alfonso y colaboradores, 2010; capítulo 2), debido al hecho de que esos patrones afectan a las respuestas de reproducción, abundancia, distribución, competición de especies,... Pero también se necesita tener una mayor comprensión de los mecanismos intermedios entre la OAN y las respuestas que se observan en los ecosistemas (Ottersen y colaboradores, 2001).

Al margen de todo lo anterior, no se ha observado una influencia significativa de la OAN en otras especies, como por ejemplo, en el atún rojo (*Thunnus thynnus*) (Ravier y Fromentin, 2004; Ganzedo-López y colaboradores, 2009), aunque a este respecto, Santiago (1998) publicó una relación positiva entre el índice OAN y el atún rojo, y negativa con la albacora (*T. alalunga*). A diferencia de lo que sucede con la OAN, la temperatura ha sido muy considerada como factor condicionante de las migraciones hacia el norte del atún rojo en busca de sus zonas de puesta en el Mar Mediterráneo (p.e.: Ravier y Fromentin, 2001; Ravier y Fromentin, 2004), lo que no es trivial, ya que esta variable es la que controla procesos biológicos como los períodos de reproducción o el momento de la puesta (Fromentin, 2006; Goldstein y colaboradores, 2007). En cualquier caso, en el capítulo 3 se resalta la importancia de la actividad solar (medida como radiación. Lean, 2000) como posible causa de las fluctuaciones de larga escala observadas en la abundancia, junto con otros factores climáticos; en este contexto, se obtuvo una varianza explicada del 68.02% para el área del Estrecho de Gibraltar (1610-1936), mientras que para el oeste del

Mediterráneo (1700-1936) se obtuvo un 46.5% de varianza explicada de las fluctuaciones. Si se profundiza en estos resultados, se puede apreciar que los mínimos en las abundancias coinciden con los mínimos de las variables ambientales (Figuras 6 y 8 del capítulo 3), a su vez, estos mínimos coinciden con los mínimos en la actividad solar descritos en la literatura y que, en última instancia, controlan la temperatura (Gleissberg, 1958; Bond y colaboradores, 2001). En cualquier caso, una parte importante de la variabilidad obtenida de los análisis realizados, queda sin explicar, posiblemente debido a eventos climáticos de escala local y socio-políticos regionales que también deberían ser considerados (guerras, hambrunas, crisis, etc.) ya que históricamente han afectado a los países del Mediterráneo y a las pesquerías tradicionales.

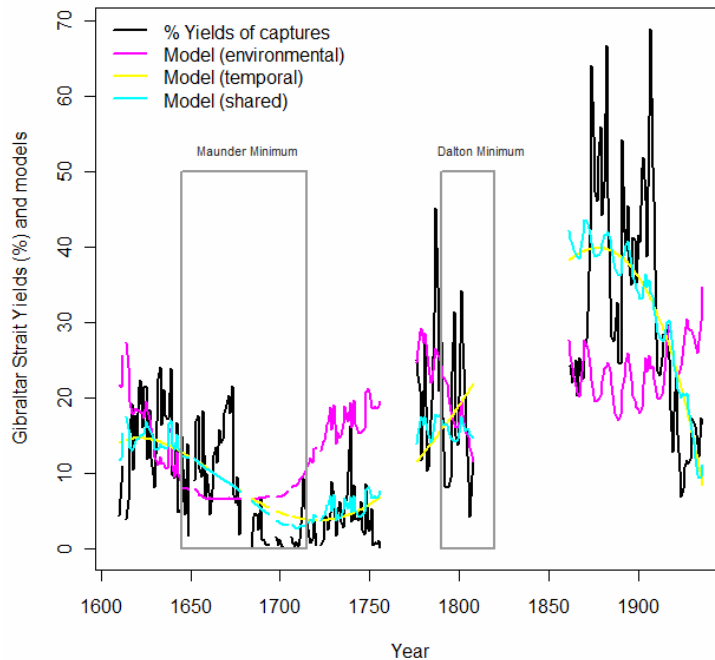


Figura 6 del capítulo 3: Rendimiento en el Estrecho de Gibraltar y modelos para el período de 1610 a 1936 (considerando la TNM y la ISR).

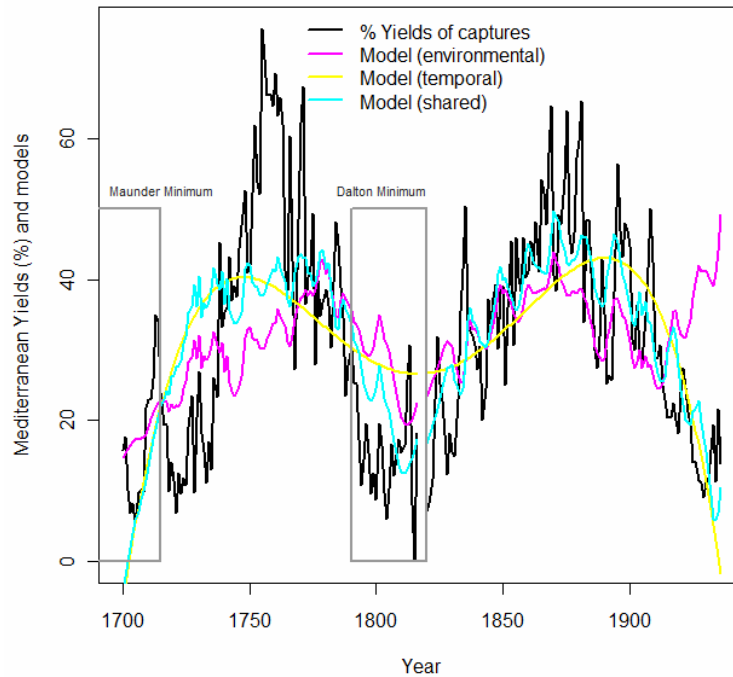


Figura 8 del capítulo 3: Rendimiento en el oeste del Mediterráneo y modelos para el período de 1700 a 1936 (considerando la TNM y la ISR).

En el caso del atún rojo (capítulo 3), las características locales parecen jugar un papel fundamental sobre la abundancia de los stocks, ya que entre las dos regiones consideradas (Estrecho de Gibraltar y oeste del Mediterráneo) se pueden observar pequeñas diferencias. En concreto, se obtuvo que en el dominio del Mediterráneo las fluctuaciones resultan menos explicadas por los parámetros globales que las del Estrecho de Gibraltar. También para los cefalópodos, más que la variabilidad global del clima, las características locales son importantes debido a la rápida respuesta de estos organismos a los cambios ambientales; en el capítulo 2 se mostró la diferencia para una misma especie de pulpo entre regiones, por ejemplo, respecto a la temperatura, Sobrino y colaboradores (2002) encontraron las máximas abundancias de pulpo coincidiendo con los mínimos de la

temperatura superficial del mar (TSM) en el Golfo de Cádiz, mientras que Balguerías y colaboradores (2002) y Moreno y colaboradores (2002) encontraron para el Banco Sahariano y la costa de Portugal respectivamente, que los máximos de captura coincidían con los mínimos de TSM en esas regiones. Estos son unos ejemplos claros de cómo el forzamiento climático afecta al reclutamiento y, por tanto, a la abundancia de las poblaciones (capítulos 2 y 3) pero que en ocasiones los adultos se pueden mover de su hábitat natural en busca de un ambiente con condiciones más favorables (capítulo 1).

En este sentido, Drinkwater y colaboradores (2010) explican que los cambios observados en los ecosistemas son respuestas a las condiciones locales, también que los índices de larga escala suelen poseer una gran parte significativa de esa variabilidad local o regional. Esto se debe a que los cambios climáticos locales generalmente son una respuesta a los procesos de larga escala, relacionados con varios elementos físicos (temperatura del aire y del mar, cobertura de hielo marino, viento,...) y por esto es por lo que se les puede considerar como representativos del forzamiento climático más que a cualquier variable local (Stenseth y colaboradores, 2003). Además, los índices locales pueden variar significativamente, mientras que los de larga escala lo hacen de forma más paulatina, con menos señal de ruido (Stenseth y colaboradores, 2003) y lo que es más, una gran variedad de ecosistemas y poblaciones están reguladas por las oscilaciones climáticas de larga escala (Jacobson y colaboradores, 2001; Cazelles y colaboradores, 2008; Hsieh y colaboradores, 2009). Drinkwater y colaboradores (2003) indicaron que *“en algunos casos los índices de larga escala pueden tener tanta, o más, varianza explicada de los elementos del ecosistema que los índices locales”*. La ventaja de usar esos índices climáticos de larga escala es la posibilidad de vincular el clima con la dinámica inducida a los ecosistemas a distintos niveles tróficos, especies y localizaciones geográficas (Drinkwater y colaboradores, 2010).

Para disminuir la incertidumbre concerniente a cómo la variabilidad natural del clima (larga escala) afecta a las distintas poblaciones, las series temporales de datos deben contener, al menos, más de cien años con datos (como se concluye de los análisis de las series temporales incluidos en esta Tesis). No es frecuente encontrar ni en la literatura ni en las bases de datos, series temporales globales de los ecosistemas marinos, pero la cuenca de California es una de las regiones mejor documentadas respecto al efecto del clima en los peces, debido al programa 'California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations' (CalCOFI).

Los ecosistemas pelágicos varían mucho en escalas espaciales y temporales (Hayward, 1997; Ottersen y colaboradores, 2010). De los capítulos 3 y 4 se puede concluir que la respuesta biológica a la variabilidad del ambiente difiere de forma considerable entre especies. A mediados de la década de los setenta, aumentaron la temperatura del mar y la intensidad del afloramiento de California, aunque este es contrario a lo que se espera (Hayward, 1997); sin embargo, esto se midió junto con un descenso de la comunidad macrozooplanctónica, y este descenso continuó hasta 1995 (Hayward, 1997). Un descenso en la biomasa de zooplancton y en la de anchoveta (*Engraulis rigens*) también se registró en el sistema de la corriente de Perú debido al mismo proceso físico registrado en California, lo que por el contrario favoreció a la abundancia de sardinas (*Sardinops sagax*). Finalmente, las caballas (*Scomber japonicus* y *Trachurus murphyi*) parecen no verse afectadas (Hayward, 1997). Una investigación muy importante relativa a todo esto es la que realizaron Soutar (1967) y Soutar e Isaacs (1969, 1974), quienes reconstruyeron series temporales de las biomásas de la anchoa de California (*Engraulis mordax*) y la sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*) a partir de las escamas que encontraron en testigos de sedimentos extraídos de las cuencas de Santa Bárbara y de Soledad (California).

Tanto desde un punto de vista económico, como ecológico, los pequeños pelágicos como la anchoa de California (*Engraulis mordax*) y la sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*) son muy importantes (Barange y colaboradores, 2009). Además, se han estudiado durante décadas (Barange y colaboradores, 2010; capítulo 4), centrándose la mayor parte del interés en las fluctuaciones de alternancia entre ambas especies (Daan, 1980; Silvert y Crawford, 1988; Kawasaki y Omori, 1988; Lluch-Belda y colaboradores, 1989, 1992; Baumgartner y colaboradores, 1992; Klyashtorin, 1998; Schwartzlose y colaboradores, 1999; Chavez y colaboradores, 2003; Freón y colaboradores, 2003; van der Lingen y colaboradores, 2006; Takasuka y colaboradores, 2007; Barange y colaboradores, 2009). A este respecto, en el capítulo 4 se concluyó que la alternancia entre ambas especies parecía estar vinculada más a las condiciones climáticas que al comportamiento o competición entre especies (Figura 2 del capítulo 4). Los resultados que aquí se presentan, muestran que tanto condiciones frías como muy cálidas pueden hacer variar la relación significativa que se encuentra entre ambas especies, pero si las condiciones ambientales favorecen las tasas de crecimiento, ambas especies pueden coexistir. Al margen de todo el interés que pueda tener esta relación, algo importante de la evolución histórica del clima y de las pesquerías, es la disponibilidad de las series reconstruidas largas (aproximadamente 2000 años de datos) para estas dos especies a partir de las escamas extraídas de esos testigos de sedimentos de cuencas anóxicas de California (cuencas de Santa Bárbara y de Soledad) (Soutar, 1967). De ellas se pueden inferir que la biomasa de la anchoa de California era mucho más constante que la de sardina del Pacífico para todo el período evaluado. Como señaló Hayward (1997), las fluctuaciones de escalas decadales de ambas especies se pueden correlacionar bien con cambios en el clima.



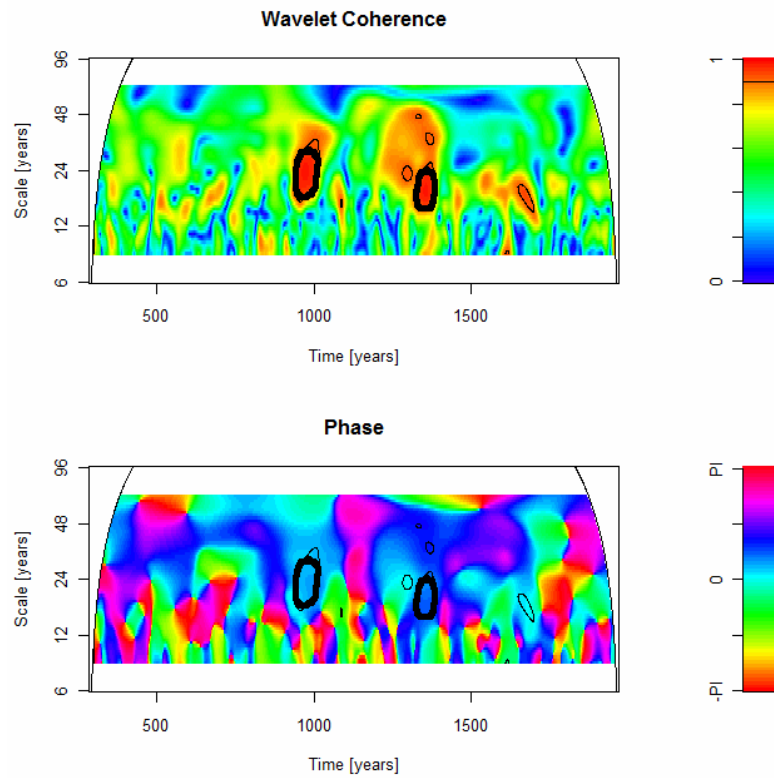


Figura 2 del capítulo 4: Coherencia wavelet de las biomásas de anchoas y sardinas. La figura superior es la variabilidad de la coherencia y la inferior es la relación fase/desfase.

Además, en el capítulo 4, se mostró que las fluctuaciones en la biomasa de la sardina del Pacífico se relaciona con la actividad solar (a través del berilio-10) (Figura 5 del capítulo 4) y con la descarga fluvial del Río Sacramento (Figura 4 del capítulo 4); así como se observó con la anchoa de California, que se correlaciona también con la serie del Río Sacramento (Figura 3 del capítulo 4).

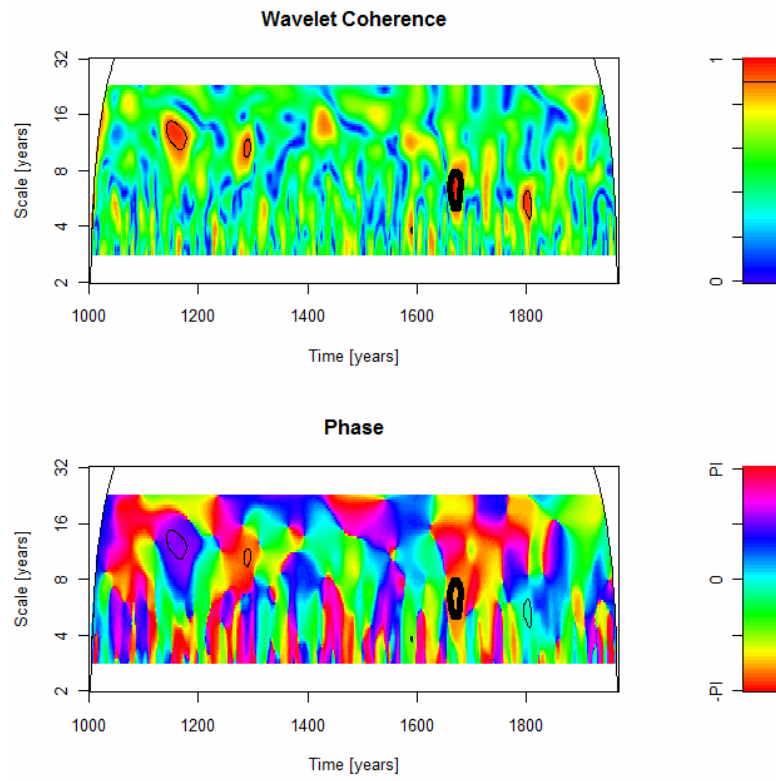


Figura 5 del capítulo 4: Coherencia wavelet de las biomásas de sardinas frente al Berilio-10. La figura superior es la variabilidad de la coherencia y la inferior es la relación fase/desfase.

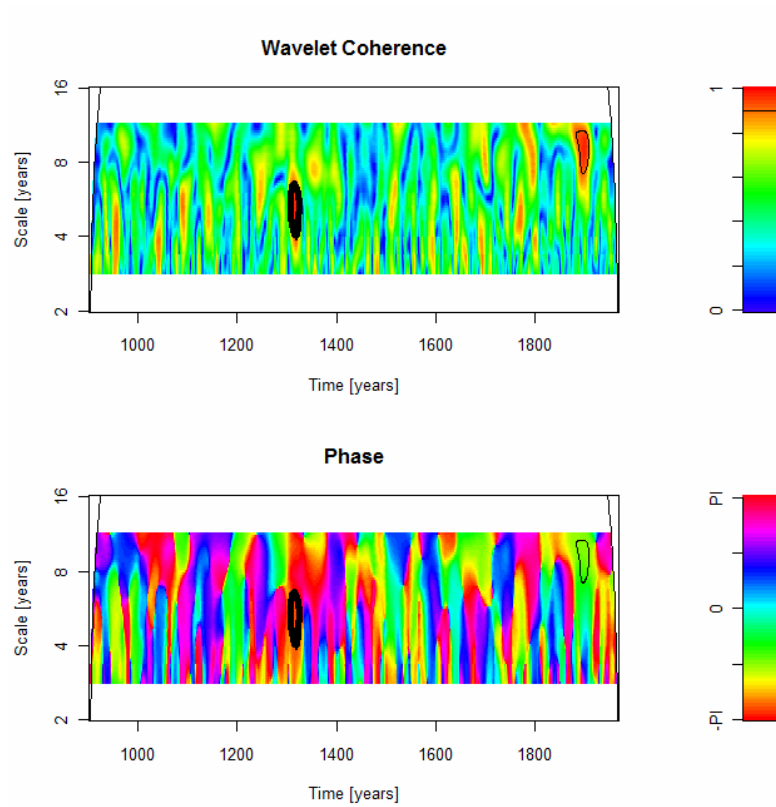


Figura 4 del capítulo 4: Coherencia wavelet de las biomásas de sardinas frente al caudal del río Sacramento. La figura superior es la variabilidad de la coherencia y la inferior es la relación fase/desfase.

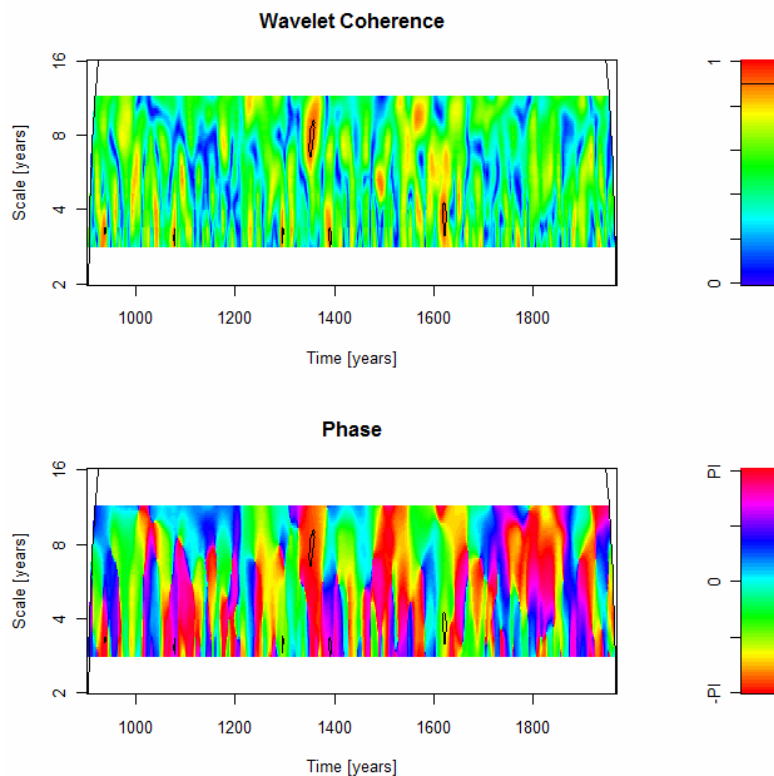


Figura 3 del capítulo 4: Coherencia wavelet de las biomazas de anchoas frente al caudal del río Sacramento. La figura superior es la variabilidad de la coherencia y la inferior es la relación fase/desfase.

Esto lo que está resaltando es la influencia de procesos climáticos de larga escala, como la variabilidad solar o el desplazamiento de la ZCIT, en la abundancia de pequeños pelágicos como los clupeidos. Estos resultados no contradicen a los estudios previos que resaltan el papel central de la temperatura (Takasuka y colaboradores, 2007), el viento (Rykaczewski y Checkley, 2008) o incluso de los patrones atmosféricos (Chavez y colaboradores, 2003), como el efecto negativo que tiene el ENOS (El Niño/Oscilación del Sur) sobre la anchoa de California en el ecosistema de la corriente de California (Fiedler y colaboradores, 1986). En los resultados

obtenidos, no se encontró ninguna relación entre las especies y el ENOS o la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) en los análisis de larga escala, probablemente porque el ENOS es un fenómeno puntual importante (una vez cada 3-7 años). Por esta razón, la relación significativa y negativa encontrada por Fiedler y colaboradores (1986) debe estar siendo subestimada, pero no significa que no exista, en nuestro análisis de larga escala. Estos resultados ponen de manifiesto el hecho de que existen variables, que no se consideran en esta evaluación, que pueden estar afectando a las fluctuaciones de anchoa y sardina. Para reducir esta incertidumbre, se realizó un análisis de regresión multivariante de ventana móvil y se observó que todas las variables consideradas en este nuevo análisis, estaban jugando algún papel sobre las abundancias de sardinas y anchoas en algún momento de la historia de los peces. Esto pone de manifiesto la falta de modelos complejos a la hora de evaluar la interacción del clima y los ecosistemas, más que modelos que consideren sólo pares de variables. Incluso los modelos no lineales deben resultar de interés a la hora de evaluar esas interacciones complejas observables en los ecosistemas; en este sentido, el análisis de regresión multivariante de ventana móvil resulta ser una primera buena aproximación para evaluar la existencia de interacciones entre distintas variables.

En el capítulo 4 se han usado distintas series climáticas temporales para tratar de contribuir a la comprensión de cómo el clima natural afecta a la dinámica poblacional de algunas especies marinas, aunque se trata más de un análisis descriptivo que cuantitativo. Como aproximación general, hay que recordar que hasta cierto punto, los resultados obtenidos son función de la longitud y exactitud de las series que se incluyan en los modelos, así como de las características intrínsecas de los factores climáticos y de las especies. En este contexto también es importante recordar que cuando las series son reconstruidas, pueden incluir cierto ruido que se trasladará al modelo. Por ejemplo, los cefalópodos son organismos con ciclo de vida pequeño (en torno a 1 año) y sus procesos de reclutamiento anual tienen más impacto en

la abundancia de la población que aquellas de ciclo largo (p.e.: el atún). Probablemente, la influencia de eventos locales o puntuales es similar en los resultados de mortalidad y supervivencia de los procesos densoindependientes de casi todas las especies con larvas pelágicas, pero en aquellas de ciclos de vida cortos, hay menos posibilidades de atenuar dicho efecto con puestas futuras. Sin embargo, los factores climáticos que actúan a nivel mesoscalar, como la OAN en sus cambios de fase o la actividad solar, deben dejar su tendencia marcada en casi todas las especies, con un impacto más o menos dramático, y probablemente pueden llegar a detectarse con mayor o menor retardo en las series dependiendo de los procesos de reclutamiento de las especies, su biología y, sobre todo de la forma en que son registrados los datos, la longitud de las series y la exactitud de las herramientas matemáticas que se utilicen en los análisis. En este sentido, series largas y completas (p.e.: las reconstrucciones de anchoas y sardinas) permiten emplear técnicas estadísticas más sofisticadas y alcanzar resultados más precisos.

Es importante entender las consecuencias del clima del pasado para entender lo que está sucediendo hoy al margen de las interacciones humanas, hecho que ya resaltó Cushing (1982) y que enfatizó en la necesidad de comprender las causas naturales (p.e.: clima) que subyacen a los cambios en los stocks de peces a través del efecto de los factores físicos sobre el reclutamiento. Apuntó también que la mayoría de los efectos ambientales en los peces y en las pesquerías eran desconocidos, y lo siguen siendo. Sin embargo, en esta Tesis se han aclarado algunas de esas incertidumbres, mostrando de forma más clara el efecto del clima al margen del hombre. Para alcanzar este objetivo de forma precisa, se requieren series de datos largas y, lo que es más, las aproximaciones estadísticas deben ser cada vez más exactas a la hora de explicar la evolución de los ecosistemas relacionada con los registros históricos del clima.

## ❧ CONCLUSIONES ❧

Las principales conclusiones que se extraen de esta Tesis son:

1. La Oscilación del Atlántico Norte (que describe los cambios de la circulación atmosférica en un rango amplio en el Noreste del Océano Atlántico) afecta a la dinámica poblacional del *Octopus vulgaris* en la región de las Islas Canarias, en concreto durante las estaciones de reproducción de la especie (primavera y otoño), coincidiendo con los cambios de la Oscilación del Atlántico Norte de valores altos a bajos. Este efecto se detecta sobre todo mediante cambios en la temperatura superficial del mar, el viento y las corrientes oceánicas que impactan en la distribución y en la tasa de supervivencia de las paralarvas y, consecuentemente, en el reclutamiento a la pesquería de trampa de pequeña escala.

2. Los resultados del capítulo 3 inciden en la importancia de la actividad solar, más allá del incuestionable papel que juega la temperatura del agua de mar, en las fluctuaciones de larga escala del atún rojo (*Thunnus thynnus*) en la región oeste del Mediterráneo, en concreto, durante las fases de mínima actividad cuando el atún disponible para la pesquería decrece drásticamente. A pesar de lo cual, una parte importante de la variabilidad en los análisis llevados a cabo queda sin explicar, probablemente debido a los eventos climáticos de escala local adicionales y a las circunstancias socio-políticas. Concretamente, en la zona interior del Mediterráneo las fluctuaciones parecen estar menos explicadas por parámetros globales que en la del Estrecho de Gibraltar. En este último caso, el 68.02% de la varianza queda explicado por el modelo, frente al 46.5% del Mediterráneo. Esto se asoció a las características locales, porque la radiación solar y la temperatura superficial del mar controlan las fluctuaciones en la abundancia desde 1525. Estos resultados sugieren que lo que pasa en una región o sistema no se

puede extrapolar a otras, incluso cuando se encuentran bajo el mismo proceso global. Esto se debe al hecho de que las características locales y biológicas también deben considerarse, junto con las complejas y no lineales interacciones entre las variables del sistema, difíciles de contemplar en los modelos en su integridad.

Además de la conclusión anterior, la temperatura medida a nivel del mar, también ha resultado ser un factor con influencia directa sobre las fluctuaciones de atún rojo.

3. La influencia del sol y de la Zona de Convergencia Intertropical han destacado como factores ambientales importantes en el control de las fluctuaciones de *Engraulis mordax* y de *Sardinops caeruleus* en California. Sin embargo al aplicar un análisis de regresión multivariante de ventana móvil, se encontró que otras variables también jugaban un papel importante en ciertos momentos sobre las poblaciones marinas evaluadas, incluso aquellas que resultaron no significativas al considerarlas aisladas. En este sentido, el presente estudio es un paso adelante en esa incertidumbre; pero se deben considerar más variables y realizarse regresiones multivariante de ventana móvil más precisas, así como análisis no lineales que incluyan la complejidad de las interacciones entre las distintas partes del sistema.

En esta evaluación, se encontró una relación significativa entre las anchoas y las sardinas. Los resultados muestran que tanto las condiciones frías como las muy cálidas pueden modificar la relación existente entre ambas especies. Se asumió que esta es una relación de coexistencia debida más a los factores climáticos que a estrategias de competencia por la fuente de alimento.



4. Para concluir, la actividad mínima solar parece ser un factor importante en el control de las fluctuaciones de larga escala del atún rojo, de la sardina del Pacífico y de la anchoa de California. Por otro lado, la Oscilación del Atlántico Norte se considera un patrón atmosférico importante dentro del Océano Atlántico Norte, pero en este caso, sólo para procesos de pequeña escala, lo que pone de manifiesto la necesidad de construir índices atmosféricos que expliquen, en mayor proporción, las variaciones regionales. Sin embargo, poco se sabe acerca del efecto solar en las poblaciones marinas debido a que las series de pesquerías que se poseen son de corta longitud. Finalmente, se necesitan series con más de un siglo de datos para ver este tipo de influencias (deben ser series lo más completas posibles para aplicar análisis más precisos que los modelos lineales).

## ∞ FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ∞

En la presente Tesis se ha destacado mucho el papel de la actividad solar, pero también patrones atmosféricos de larga escala como El Niño/Oscilación del Sur o la Oscilación del Atlántico Norte resultan cruciales a la hora de describir el comportamiento de las poblaciones marinas. Sin embargo, siguen habiendo algunos aspectos que quedan por resolver y que son puertas abiertas para investigaciones futuras.

En primer lugar, la importancia de recopilar series temporales largas de abundancia que se puedan comparar con las reconstrucciones climáticas. La actividad solar parece ser relevante en las interacciones ambiente-ecosistemas, pero para ver esa influencia se necesita más de un siglo con datos. También, la reconstrucción del clima pasado, global y regional, debe seguir realizándose porque hay muchos procesos físicos que pueden actuar de diferente manera alrededor del Globo. Por ejemplo, se ha visto que durante la Pequeña Edad de Hielo, el Pacífico tropical se encontraba bajo unas condiciones relativamente cálidas y estables (Fagan, 2000).

En segundo lugar, y asociado con las afirmaciones anteriores, se deben desarrollar índices atmosféricos locales. Un ejemplo de la importancia que estos índices locales pueden tener es el Índice de Oscilación del Oeste del Mediterráneo (WeMOi, según sus siglas en inglés); está definido por las medias de un dipolo compuesto por un sistema de altas presiones sobre Azores y uno de bajas presiones sobre Liguria. Se construyó para estudiar fenómenos locales y algo parecido es lo que se necesita en regiones con condiciones ambientales específicas como es el caso, por ejemplo, del Archipiélago Canario.

Para concluir, se deben realizar análisis más complejos no lineales del ambiente-ecosistema, incluyendo todas las variables que sea posible para alcanzar una mejor comprensión del sistema que nos rodea.

*References*  
*Referencias*



## ☞ REFERENCES/REFERENCIAS ☜

Aaby, B. (1973). Cyclical climatic variations in climate over the past 5500 years reflected in raised bogs. *Nature*, 263: 281-284.

Alheit, J. and Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fishery Oceanography*, 6: 130-139.

Alheit, J. and Bakun, A. (2010). Population synchronies within and between ocean basins: Apparent teleconnections and implications as to physical-biological linkage mechanisms. *Journal of Marine System*, 79: 267-285.

Ali, M. A. (1980). Environmental physiology of fishes. NATO advanced Study Institutes Series. Serie A: Life Sciences. Plenum Press. New York. Xi+723 pp.

American Meteorological Society. Glossary of Meteorology:

<http://amsglossary.allenpress.com/glossary/> (latest visit: 16-01-2011).

Anadón, R., Duarte, C. M. and Fariña, A. C. (2005). Impacto sobre los ecosistemas marinos y el sector pesquero. In: Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático. Moreno, J. M. (ed.). Spain: 147-182 pp.

Archives of the Casa Medina Sidonia Foundation:

<http://www.crabbit.com.ar/fcms/> (last visit: 16/06/2010).

Arruda, L. M. and Azevedo, J. N. (1987). The occurrence of Lozano's Gob. *Pomatoschistus lozanoi* (De Buen, 1923) (Pices, Gobiidae), on the Portuguese coast. *Miscelánea Zoológica*, vol. XI. Barcelona: 387-389.

Balguerías, E., Quintero, M. E. and Hernández-González, C. L. (2000). The origin of the Saharan Bank cephalopod fishery. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 15-23.

Balguerías, E., Hernández-González, C. and Perales-Raya, C. (2002). On the identity of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 stocks in the Saharan Bank (Northwest Africa) and their spatio-temporal variations in abundance in relation to some environmental factors. *Bulletin of Marine Science*, 71 (1): 147-163.

Barange, M., Coetze, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., van der Lingen, C. and Agostini, V. (2009). Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography*, 83: 251-260.

Barange, M., Field, J. G. and Steffen, W. (2010). Introduction: oceans in the Earth system. In: *Marine ecosystems and global change*. Barange, M., Field, G., Harris, R. P., Hofmann, E. E., Perry, R. I. and Werner, F. E. (eds.). Oxford University Press. Oxford. 412 pp.

Barreiros, J. P., Machado, L., Hostil-Silva, M., Sazima, I. and Heemstra, P. C. (2004). First record of *Polyprion oxygeneios* (Perciformes: Polyprionidae) for the south-west Atlantic and a northernmost range extension. *Journal of Fish Biology*, 64: 1439-1441.

Barnston, A.G. and Livezey, R. E. (1987). Classification, Seasonality and Persistence of Low-Frequency Atmospheric Circulation Patterns. *Monthly Weather Review*, 115: 1083-1126.

Baumgartner, T. R., Soltar, A. and Ferreira-Bartrina, V. (1992) Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern anchovy

populations over the past two millenia from sediments of the Santa Barbara basin, California. *CalCOFI Reports*, 33: 24-40.

Beamish, R.J. (1995). Climate change and northern fish populations. *Canadian Spec. Publ. Fisheries and Aquatic Sciences*, 121: 739.

Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. and Ibanez, F. (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shift in the North Atlantic. *Ecology Letters*, 11: 259-273.

Bernal, J. D. (1951). The physical basis of life. *Proceedings of the Physical Society, London, B*, 62 (10): 507.

Bjerknes, J. (1964). Atlantic air-sea interactions. *Advances in Geophysics*, 10: 1-82.

Björsson, B., Steinarsson, A. and Oddgeirsson, M. (2001). Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 58: 29-38.

Bolaños-González, J. I. (2003). El valle del Nilo: de la geografía al mito. *Cuadernos geográficos*. 33: 75-103.

Boletzky, S. V. (1977). Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symposium of the Zoological Society, London*, 38:557-567.

Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M. N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I. and Bonani, G. (2001). Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science*, 294: 2130-2136.

Bouxin, S. and Legendre, R. (1936). La fauna pelagique de l'Atlantique recueillie dans des estomacs de germons au large de Golfe de Gascogne, II : Cephalopodes. Annales de l'Institut Oceanographique, 16(1): 1-99.

Boyle, P.R. (ed.) (1983). Cephalopod Life Cycles. Vol. 1. Species Accounts. Academic Press, London.

Boyle, P.R. (ed.) (1987). Cephalopod Life Cycles. Vol. 2. Comparative Reviews. Academic Press, London.

Brander, K. (1995). The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). ICES Journal of Marine Science, 52: 1-10.

Brander, K., Blom, G. Borges, M. F., Erzini, K., Henderson, G., MacKenzie, B., Mendes, R., Ribeiro, J., Santos, A. M. P. and Toresen, R. (2003). Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature? ICES Journal of Marine Science. Symposia, 219: 261-270.

Brito, A., Falcón, J. M. and Herrera, R. (2005). Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con cambios ambientales y actividades antrópicas. Vieraea, 33: 515-525.

Brunel, T. and Boucher, J. (2007). Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. Fisheries Oceanography, 16(4): 336-349.

Caballero-Alfonso, A. M., Ganzedo-López, U., Díez-Díez, G. and Castro, J. J. (2008). New record of *Ocythoe tuberculata* (Cephalopoda: Ocithoidae) in the North-east Atlantic related to sea warming. Journal of the Marine Biological



Association of the United Kingdom 2. Biodiversity Records (Published on line).

Caballero-Alfonso, A. M. (2009). La tropicalización de los océanos. In: La Pesca, entre sus Circunstancias y Consecuencias. Castro-Hernández, J. J. (ed.). Spain. 368 pp.

Caballero-Alfonso, A. M., Ganzedo, U., Trujillo-Santana, A., Polanco, J., Santana del Pino, A., Ibarra-Berastegi, G. And Castro-Hernández, J. J. (2010). The role of climatic variability on the short-term fluctuations of Octopus captures at the Canary Islands. *Fisheries Research*, 102: 258-265.

Cabral, H. N. (2002). On the occurrence of some rare flatfish species in south-european Atlantic waters. *Thalassa*, 18 (1): 31-38.

Caddy, J. F. and Gulland, J. A. (1983). Historical patterns of fish stocks. *Marine Policy*, 83: 267-278.

Caldeira, K. and Wickett, M. E. (2003). Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425: 365–365.

Campbell, R. A. (2004). CPUE standardisation and the construction of indices of stock abundance in spatially varying fishery using general linear models. *Fisheries Research*, 70: 209-227.

Cardoso, F. (1991). First record of net collected *Ocythoe tuberculata* (Cephalopoda: Octopoda) from Peruvian waters. *American Malacological Bulletin*, 8 (2): 143-144.

Cardoso, F. and Paredes, C. (1998). La familia Ocythoidae (Cephalopoda: Octopoda) en el Perú. *Revista Peruana de Biología*, 5: 7 pp.

Carlsson, J., McDowell, J. R., Díaz-Jaimes, P., Carlsson, J. E. L., Boles, S. B., Gold, J. R. and Graves, J. E. (2004). Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology*, 13: 3345-3356.

Casals, J., Jerez, M. and Sotoca, S. (2002) An exact multivariate model-based structural decomposition. *Journal of Atmospheric Statistical Association*. 97: 553–564.

Casey, K. S. (2004). Nighttime-only Monthly Climatological Mean SST (1985-2001), Standard Deviation, and Counts based on RSMAS/NODC 4 km AVHRR Pathfinder Version5.0 Sea Surface Temperature Dataset. NOAA National Oceanographic Data Center, Silver Spring MD USA.

Castro, J.J. and Ramos, A. G. (2002). The occurrence of *Ranzania laevis* off the island of Gran Canaria, the Canary Islands, related to sea warming. *Journal of Fish Biology*, 60: 271-273.

Castro-Hernández, J. J. (2009). Estado de los Recursos Pesqueros Mundiales. In: *La Pesca, entre sus Circunstancias y Consecuencias*. Castro-Hernández, J. J. (ed.). Spain. 368 pp.

Cayan, D. R. (1992). Latent and sensible heat flux anomalies over the northern oceans: Driving the sea surface temperature. *Journal of Physical Oceanography*, 22: 859-881.

Cazalles, B., Chavez, M., Berteaus, D., Mènart, F., Vik, J. O., Jenouvrier, S. and Stenseth, N. C. (2008) Wavelet analysis of ecological time series. *Oecologia (Population Ecology)*, 156: 287-304.

- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. and Ñiquen, C. M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217-221.
- Checkley, D., Ayon, P., Baumgartner, T., Coetzee, J.C., Emmett, R., Guevara, R., Hutching, L., Ibaibarriaga, L., Nakata, H., Oozeki, Y., Planque, B., Schweigert, J., Stratoudakis, Y. and van der Lingen, C.D. (2009). Habitats. In: Checkley Jr., D.M., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 12–44.
- Chiang, J. C. H., Kushnir, Y. and Zebiak, S. E. (2000). Interdecadal changes in eastern Pacific ITCZ variability and its influence on the Atlantic ITCZ. *Geophysical Research Letters*, 27: 3687– 3690.
- Chiang, J. C. H., Zebiak, S. E. and Cane, M. A. (2001). Relative roles of elevated heating and sea surface temperature gradients in driving anomalous surface winds over tropical oceans. *Journal of Atmospheric Science*, 58: 1371–1394.
- Chiang, J. C. H. and Vimont, D. J. (2004). Analogous Pacific and Atlantic Meridional Modes of Tropical Atmosphere-Ocean Variability. *Journal of Climate*, 17: 4143-4158.
- Clark, B. M., Steffani, N. C., Young, S., Richardson, A. and Lombard, A. T. (1999). *The effects of climate change on marine biodiversity in south Africa*. Anchor environmental Consultants, University of Cape Town. 130 pp.
- Clark, R. A., Fox, C. J. Viner, D. and Livermore, M. (2003). North Sea cod and climate change modelling the effects of temperature on population dynamics. *Global Change Biology*, 9: 1-12.

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

Cobb, K. M., Charles, C. D. and Hunter, D. E. (2001). A central Tropical Pacific coral demonstrates Pacific, Indian, and Atlantic decadal climate connections. *Geophysical Research Letters*, 28 (11): 2209-2212.

Corten, Ad. (2001). Herring and Climate. Changes in the distribution of the North Sea herring due to climate fluctuations. PhD. Thesis. Rijksuniversiteit Groningen. 228 pp.

Cowpertwait, P. S. P. and Metcalfe, A. V. (2009). *Introductory Time Series with R*. Springer. London. 254 pp.

Crowley, T. J. (2000) Causes of Climate Change Over the Past 1000 Years. *Science*, 289: 270-277.

(<http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pubs/crowley.html> and [ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/gcmoutput/crowley2000/forc-total-4\\_12\\_01.txt](ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/gcmoutput/crowley2000/forc-total-4_12_01.txt) (Last visit: 14/09/2010).

Cushing, D. H. (1982). *Climate and Fisheries*. Academic Press. London, 373 pp.

Cushing, D. H. and Dickson, R. R. (1976). The biological response in the sea to climatic changes. *Advances in Marine Biology. An Annual Review*, 14: 1-122.

Daan, N. (1980). A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanisms underlying such replacement. *Rapp. P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer.* 177: 405-421.

Deser, C. and Wallace, J. M. (1990). Large-scale atmospheric circulation features of warm and cold episodes in Tropical Pacific. *Journal of Climate*, 3: 1254-1281.

Drinkwater, K. F. (2005). The response of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1327-1337.

Drinkwater, K.F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C.H., Ottersen, G., Pershing, A.J. and Walker, H. (2003). The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. In: Hurrell, J., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M. (Eds.). *The North Atlantic Oscillation, Climatic Significance and Environmental Impact*. AGU Geophysical Monograph Series, vol. 134, 211–234 pp.

Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R. I., Pörtner, H-O., Polovina, J. J. and Takasuka, A. (2010). On the processes linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine System*, 79: 374-388.

Drinkwater, K., Hunt, G., Lehodey, P., Lluch-Cota, S., Murphy, E. J., Sakurai, Y., Schwing, F., Beaugrand, G. and Sundby, S. (2010). Climate forcing on marine ecosystems. In: *Marine ecosystems and global change*. Barange, M., Field, G., Harris, R. P., Hofmann, E. E., Perry, R. I. and Werner, F. E. (eds.). Oxford University Press. Oxford. 412 pp.

Durbin, J. and Watson, G. S. (1950). Testing for serial correlation in Least Square Regression I. *Biometrika*, 37: 409-428.

Durbin, J. and Watson, G. S. (1951). Testing for serial correlation in Least Square Regression II. *Biometrika*, 38: 159-179.

Durbin, J. and Koopman, S. J. (2001). *Time Series Analysis by State Space Methods*. Oxford: Oxford University Press. 275 pp.

Egorova, L.Y., Vovk, V. Y. and Troshichev, O. A. (2000). Influence of variations of cosmic rays on atmospheric pressure and temperature in the Southern pole region. *Journal of Atmosphere and Solar-Terrestrial Physics*, 62: 955-966.

Ezzeddine-Najai, S. and El Abed, A. (2001). Sur una espèce nouvelle dans la faune teuthologique de Tunisie: *Ocytehoe tuberculata rafinesque*, 1814 (Cephalopoda, octopoda). [www.instm.rnrt.tn/dwl/pub8\\_2001.pdf](http://www.instm.rnrt.tn/dwl/pub8_2001.pdf).

Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A. and Orr, J. C. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science* (doi:10.1093/icesjms/fsn048): 414-432.

Fagan, B. (2000). *The Little Ice Age: how climate made history: 1300-1850*. Basic books. New York, 272.

Fagan, B. (2007). *The Long Summer: how climate changed civilizations*. A member of the perseus book group (Basic Books), New York. 284 pp.

Fagan, B. (2008). *The Great Warming: Climate change and the rise and fall of civilizations*. Bloomsbury Press. USA. 284 pp.

FAO Fisheries Synopsis num. 125. (1985). *FAO Species Catalogue*. Whitehead, P. J. P. (ed) Vol. 7, parts 1: Clupeoid fishes of the world. Suborder: Clupeioidi. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. Rome.

FAO Fisheries Synopsis num. 125. (1988). FAO Species Catalogue. Whitehead, P. J. P., Nelso, G. J. and Wongratana, T. (eds) Vol. 7, parts 2: Clupeoid fishes of the world. Suborder: Clupeoidei. Engraulidae. Rome.

Faraj, A. and Bez, N. (2007). Spatial considerations for the Dakhla stock of *Octopus vulgaris*: indicators, patterns, and fisheries interactions. ICES Journal of Marine Science, 64: 1820-1828.

Faure, V., Abdellahi Inejih, C., Demarcq, H. and Cury, P. (2000). The importance of retention processes in upwelling areas for recruitment of *Octopus vulgaris*: the example of the Arguin Bank (Mauritania). Fisheries Oceanography, 9 (4): 343-355.

Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V. J., and Millero, F. J. (2004). Impact of anthropogenic CO<sub>2</sub> on the CaCO<sub>3</sub> system in the oceans. Science, 305: 362–366.

Field, D. B., Baumgartner, T. R., Ferreira, V., Gutierrez, D., Lozano-Montes, H., Salvatelli, R. and Soutar, A. (2009). Variability from scales in marine sediments and other historical records. In Climate change and small pelagic fish. Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y. and Roy, C. (eds.). Cambridge University Press. Cambridge (UK). 372 pp.

Fiedler, P. C., Methot, R. D., and Hewitt, R. P. (1986). Effects of California El Niño 1982–1984 on the northern anchovy. Journal of Marine Research, 44: 317–338.

Forchhammer, M. C. and Post, E. (2004). Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. Population Ecology, 46: 1-12.

Freón, P., Mullon, C. and Voisin, B. (2003) Investigating remote synchronous patterns in fisheries. *Fisheries Oceanography*, 12: 443-457.

Fromentin, J. M. and Planque, B. (1996). *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 111-118.

Fromentin, J. M. (2003). The East Atlantic and Mediterranean Bluefin tuna stock management: uncertainties and alternatives. *Scientia Marina*, 67 (1): 51-62.

Fromentin, J. M. and Powers, J. E. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries*, 6: 281-306.

Fromentin, J. M. (2006). Atlantic Bluefin Tuna. International Commission for the Conservation of the Atlantic Tuna (ICCAT). Field Manual. 19 pp.

Fromentin, J. M. (2009). Lessons from the past: investigating historical data from bluefin tuna fisheries. *Fish and Fisheries*, 10: 197-216.

Ganzedo-López, U. (2005). Eventos climáticos a pequeña escala y la pesca del atún blanco (*Thunnus alalunga*) en las Islas Canarias. PhD Thesis. Univ. Las Palmas de Gran Canaria. Spain. 190 pp.

Ganzedo, U., Zorita, E., Solari, A. P., Chust, G., Santana del Pino, A., Polanco, J. and Castro, J. J. (2009). What drove tuna catches between 1525 and 1756 in southern Europe? *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1595-1604.



- García-Herrera, R., Gallego-Puyol, D., Hernández-Martín, E., Gimeno-Presa, L. and Ribera-Rodríguez, P. (2001). Influence of the North Atlantic Oscillation on the Canary Islands Precipitation. *Journal of Climate*, 14: 3889-3903.
- Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A. and Hawkins, S. J. (2004). Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 271: 655–661.
- Gleissberg, W. (1958). The 80-year sunspot cycle. *Journal of the British Astronomy Association*, 68: 148-152.
- Godin, J-G. J. (1997). *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press. Oxford. Xiv+384 pp.
- Goldstein, J., Heppell, S., Cooper, A., Brault, S. and Lutcavage, M. (2007). Reproductive status and body condition of Atlantic Bluefin Tuna in the Gulf of Maine, 2000-2002. *Marine Biology*, DOI 10.1007/s00227-007-0638-8.
- Gonçalves, J. M. A. (1991). *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (polvo-comun): sinopse da biología e exploração. Ms. C. thesis, Universidade dos Açores. Horta, Açores 470 pp.
- González, J. A., Santana, J. I. and Carrillo, J. (1991). La pesca en el Puerto de Mogán (Islas Canarias): flota, artes y análisis de las capturas entre 1980 y 1990, in: Cabildo Insular de Gran Canaria (Ed.), *Informe Técnico del Centro de Tecnología Pesquera (Pesquerías)*. Telde, Las Palmas, 32 pp.
- González-Rouco, F., von Storch, H. and Zorita, E. (2003). Deep soil temperature as proxy for surface air-temperature in a coupled model

simulation of the last thousand years. *Geophysical Research Letters*, 30 (21): 2116.

Gordoa, A., Olivar, M. P., Arevalo, R., Viñas, J., Molí, B and Illas, X. (2009). Determination of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) spawning time within a transport cage in the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 2205-2210.

Graham, J. B. and Dickson, K. A. (2004). Tuna comparative physiology. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 4015-4024.

Guerra, A. (1992). Mollusca cephalopoda. Fauna Ibérica, vol. 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 327 pp.

Guisan, A., Edwards, T.C.Jr. and Hastie, T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157 (2-3): 89-100.

Guisan, A. and Zimmermann, N. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135 (2-3): 147-186.

Haigh, J. D. (1996). On the impact of solar activity on climate. *Nature*, 272: 981-984.

Hanlon, R.T. and Messenger, J.B. (1998). Cephalopod behaviour. Cambridge University Press, 248 pp.

Hare, J.A. and Able, K. W. (2007). Mechanistic links between climate and fisheries along the east coast of the United States: explaining population

outburst of Atlantic croaker (*Micropogonias undulatus*). *Fisheries Oceanography*, 16 (1): 31-45.

Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodríguez, L. F., Tomanek, L. and Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine system. *Ecology Letters*, 9: 228-241.

Hastie, T.J. and Tibshirani, R. J. (1990). *Generalized Additive Models*. London. Chapman and Hall/CRC Press.

Hatanaka, H. (1979). Studies on the fisheries biology of common octopus off northwest coast of Africa. *Bulletin Far Seas Fisheries Research Laboratory*, 17:13-124.

Hayward, T. L. (1997). Pacific Ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response. *Tree*, 12 (4): 150-154.

Hazel J. R. (1993). Thermal biology. In: Evans D.H. (Ed), *the physiology of fishes*. CRC. Press Boca Raton. 427-468 pp.

Hernández-García, V. and Castro, J.J. (1998). Morphological variability in *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) along the North-west coast of Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 78:1259-1268.

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

Hernández-García, V., Hernández-López, J. L. and Castro-Hernández, J. J. (2002). On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. *Fisheries Research*, 57: 197-203.

Hernández-López, J. L., Castro-Hernández, J. J. and Hernández-García, V. (2001). Age determined from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks. *Fisheries Bulletin*, 99: 679-684.

Hlohowakyj, I., Brody, M. S. and Lackey, R. T. (1996). Methods for assessing the vulnerability of African fisheries resources to climate change. *Climate Research*, 6: 97-106.

Hollowed, A. B., Hare, S. R. and Wooster, W. S. (2001). Pacific basin climate variability and patterns of the Northeast Pacific marine fish production. *Progress in Oceanography*, 49: 275-282.

Hsieh, Ch-h. and Ohman, M. D. (2006). Biological responses to environmental forcing: the linear tracking window hypothesis. *Ecology*, 87 (8): 1932-1938.

Hsieh, C. H., Chen, C. S., Chiu, T. S., Lee, K. T., Shieh, F. J., Pan, J. Y. and Lee, M. A. (2009). Time series analyses reveal transient relationships between abundance of larval anchovy and environmental variables in the coastal waters southwest of Taiwan. *Fisheries Oceanography*, 18 (2): 102-117.

Hughes, M. K. and Brown, P. M. (1992). Drought Frequency in Central California since 101 B. C. Recorded in Giant Sequoia Tree Rings. *Climate Dynamics*, 6 (3-4): 161-167.

Humbert, L. (1982). *Climate, History, and the Modern World*. Routledge publisher. New York. 434 pp.

Hunt Jr., G.L., Stabeno, P., Walters, G., Sinclair, E., Brodeur, R.D., Napp, J.M. and Bond, N.A. (2002). Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep-Sea Research II*, 49: 5821–5853.

Huttingford, F. and Torricelli, P (eds.) (1993). *Behavioural ecology of fishes. Special Issue of Marine Behaviour and Physiology*, vol. 23. Harwood Academic Publishers. Chur, Switzerland. 326 pp.

Hurrell, J. W. (1995). Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation. *Science*, 260 (5224): 676-679.

Hurrell, J. W., Kushnir, Y., Ottersen, G. and Visbeck, M. (2003). An overview of the North Atlantic Oscillation. 1-35 pp. In: Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M. (eds.), *the North Atlantic Oscillation. Climatic Significance and Environmental Impact*. American Geophysical Union Books Board, USA. 279 pp.

Jacobson, L. D., De Oliveira, J. A. A., Barange, M., Cisneros-Mata, M., Felix-Uraga, R., Hunter, J. R., Kim, J. Y., Matsuura, Y., Ñiquen, M., Porteiro, C., Rothschild, B., Sanchez, R. P., Serra, R., Uriarte, A. and Wada, T. (2001). Surplus production, variability, and climate change in the great sardine and anchovy fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1891–1903.

Janicot, S. Harzallah, A., Fontaine, B. and Moron, V. (1998). West African Monsoon Dynamics and Eastern Equatorial Atlantic and Pacific SST Anomalies (1970-88). *Journal of Climate*, 11: 1874-1882.

Janowiak, H. E., Arkin, P. A., Xie, P., Morrissey, M. L. and Legates, D. R. (1995). An examination of the East Pacific ITCZ Rainfall Distribution. *Journal of Climate*, 8: 2810-2823.

Jobling, M. (1994). *Environmental Biology Of Fishes*. Chapman & Hall, Fish and Fisheries Series, 16. 476 pp.

Kaplan, A., Cane, M., Kushnir, Y., Clement, A., Blumenthal, M., and Rajagopalan. (1998). Analyses of global sea surface temperature 1856-1991. *Journal of Geophysical Research Letters*, 103: 18567-18589.

Katsanevakis, S. and Verriopoulos, G. (2006a). Seasonal population dynamics of *Octopus vulgaris* in the eastern Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 151-160.

Katsanevakis, S. and Verriopoulos, G., (2006b). Modelling the effect of temperature on hatching and settlement patterns of meroplanktonic organisms: the case of the octopus. *Scientia Marina*, 70 (4): 699-708.

Kawasaki, T. and Omori, M. (1988) Fluctuations in the three major sardine stocks in the Pacific and the global trend in temperature. In: Long-term changes in marine fish populations. T. Wyatt and M. G. Larrañeta (eds). Vigo (Spain); Symposium.

Kawasaki, T. (1991) Long-term variability in the pelagic fish population. In: Long-term variability in the Pelagic Fish Populations and their Environment. K. Kawasaki, S. Tanaka and Y. Toba (eds). London: Pergamon Press, pp: 47-60.

Kerr, R. A. (2000). A North Atlantic climate pacemaker for the centuries. *Science*, 288: 1984-1986.

Kleyvas, J. A., Buddemeier, R.W., Archer, D., Gattuso, J. P., Langdon, C., and Opdyke, B. N. (1999). Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, 284: 118–120.

Klyashtorin, L. B. (1998) Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific. *Fisheries Research*, 37: 115-125.

Korsmeyer, K. E. and Dewar, H. (2001). Tuna metabolism and energetics. In *Tuna: physiology, ecology, and evolution* (Block BA, Stevens ED.). Academic Press, San Diego), 36-78 pp.

Kronvnnin A. S. (1995). A comparative study of climatic changes in the North Pacific and North Atlantic and their relation to the abundance of fish stocks, in R. J. Beamish (ed.), *Climate Change and Nortnem Fish Populations*. pp 181-198. Canadian Spec. Publ. Fishesries and Aquatic Sciences, 121.

Kushnir, Y., Robinson, W. A., Blade, I., Hall, N. M. J., Peng, S. and Sutton, R. (2002). Atmospheric GCM response to extratropical SST anomalies: Synthesis and evaluation. *Journal of Climate*, 15 (16): 2233–2256.

La Voz de Galicia (2006). La ola de calor multiplica los ataques de medusas a los bañistas de Samil. 7th June 2006. (<http://www.lavozdeg Galicia.es/hemeroteca/2006/06/07/4841243.shtml>).

Laevastu, T. (1993). *Marine climate, weather and fisheries*. Fishing News Books. Oxford, 204 pp.

Landsdell, M. and Young, J. (2007). Pelagic cephalopods from eastern Australia: species composition, horizontal and vertical distribution determined from the diets of pelagic fishes. *Review of Fish Biology and Fisheries*, 17: 125-138.

Lasker, R. and MacCall, A. D. (1983). New ideas on the fluctuations of the clupeid stocks off California. In C. N. C./SCOR Proceedings of Joint Oceanographic Assembly 1982-General Symposia, Ottawa, Canada. Pp: 110-120.

Latif, M., Roeckner, E., Botzet, M., Esch, M., Haak, H., Hagenmann, S., Jungclaus, J., Legutke, S., Marsland, S., Mikolajevicz, U. and Mitchell, J. (2004). Reconstructing, monitoring, and predicting multidecadal-scale changes in the North Atlantic thermohaline circulation with sea surface temperature. *Journal of Climate*, 17:1605-1614.

Lean, J. (2000). Evolution of the Sun's Spectral Irradiance since the Maunder Minimum. *Geophysical Research Letters*, 27 (16): 2425-2428.

Legendre, P. and Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier (Developments in Environmental Modelling 20, second edit.). The Netherlands (Amsterdam). 853 pp.

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J. M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., Roy, C., van der Lingen, C. D. and Werner, F. (2006). Climate variability, Fish and Fisheries. *Journal of Climate*, 19: 5009-5030.

Lemos, R.T. and Gomes, J. F. (2004). Do local environmental factors induce daily and yearly variability in bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) trap catches? *Ecological Modelling*, 177: 143-156.

Levin, S. A. (1998). Ecosystems and the biosphere as a Complex Adaptive System. *Ecosystems*, 1: 431-436.



Li, H.-C., Bischoff, J. L., Ku, T.-L., Lund, S. P. and Stott, L. D. (2000). Climate variability in East-Central California during the Past 1000 years reflected by High-Resolution Geochemical and Isotopic Records from Owens Lake Sediments. *Quaternary Research*, 54 (2): 189-197.

Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T. MacCall, A. D., Parrish, R. H., Schwartzlose, R. A. and Smith, P. E. (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of Marine Sciences*, 8: 195-205.

Lluch-Belda, D., Schwartzlose, R. A., Serra, R., Parrish, R., Kawasaki, T., Hedgecock, D. and Crawford, R. J. M. (1992). Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fisheries Oceanography*, 1: 339-347.

López-Capont, F. (1997). La etapa pesquera del Padre Sarmiento y su época: de los atunes, y sus transmigraciones y conjeturas, sobre la decadencia de las almadrabas, sobre los medios para restituirlas. Caixa de Pontevedra. España. 105 pp.

Lovelock, J. E. (1972). Gaia as seen through the atmosphere. *Atmosphere Environment*, 6: 579-580.

Lovelock, J. E. and Margulis, L. (1973). Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the gaia hypothesis. *Tellus XXVI*, 1-2: 2-10.

Lovelock, J. (2007). La venganza de la Tierra: la teoría de Gaia y el futuro de la humanidad. Editorial Planeta. Barcelona. 249 pp.

Lozano-Cabo, F. (1958). Los escómbridos de las aguas españolas y marroquíes y su pesca. Primera Parte. Instituto Español de Oceanografía, 25. Madrid. 208 pp.

Mangold, K., (1983). *Octopus vulgaris*, in: Boyle, P.R. (ed.), cephalopods life cycles, vol. I: Species Accounts. Academic Press, London. 335-364 pp.

Mann, M. E., Zhang, Z., Rutherford, S., Bradley, R. S., Hughes, M. K., Shindell, D., Ammann, C., Faluvegi, C. and Ni, F. (2009). Global Signatures and Dynamical Origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. *Science*, 326: 1256-1260.

Maraun, D. and Kurths, L. (2004). Cross-wavelet analysis: significance testing and pitfalls. *Nonlinear Proceedings in Geophysics*, 11: 505-514.

Maraun, D., Kurths, L. and Holschneider, M. (2007). Nonstationary Gaussian Processes in Wavelet domain: Synthesis, Estimation and Significance Testing. *Physical Reviews E* 75, 016707. <http://tocsy.agnld.uni-potsdam.de/wavelets/> (last visit: 15-09-2010).

Marshall, J. H., Johnson, H. and Goodman, J. (2001). A study of the interaction of the North Atlantic Oscillation with the ocean circulation. *Journal of Climate*, 14: 1399-1421.

Martín-Vide, J. and López-Bustins, J-A. (2006). The Western Mediterranean Oscillation and rainfall in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology*, 26 (11): 1455-1475.

McGregor, S., Timmermann, A. and Timm, O. (2010). A unified proxy for ENSO and PDO variability since 1650. *Climate of the Past*, 6: 1-17.

---

([ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/contributions\\_by\\_author/mcgregor2010/mcgregor2010uep.txt](ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/contributions_by_author/mcgregor2010/mcgregor2010uep.txt) (last visit: 16-11-2010)).

Meko, D. M. (2001). Reconstructed Sacramento River System Runoff from Tree Rings. (<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/reconstructions/california/sacramento-flow-cdwr.txt> (last visit: 16-11-2010)).

Minto, C., Myers, R.A. and Blanchard, W. (2008). Survival variability and population density in fish populations. *Nature*, 452: 344-348.

Moreno, A., Pereira, J., Arvanitidis, C., Robin, J. P., Koutsoubas, D., Perales-Raya, C., Cunha, M. M. Balguerías, E. and Denis, V. (2002). Biological variations of *Logilo vulgaris* (Cephalopoda: Loliginidae) in the eastern Atlantic and Mediterranean. *Bulletin of Marine Sciences*, 71 (1): 515-534.

Mudelsee, M. (2003). Estimating Pearson's Correlations Coefficient with Bootstrap Confidence Interval from Serially Dependent Time Series. *Mathematical Ecology*, 35 (6): 651-665.

Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Ottersen, G. and Langvatn, R. (2003). Response of terrestrial ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. In Hurrell, J., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M. (eds), the North Atlantic Oscillation (NAO). NGU Monogs: 235-262.

Naef, A. (1923). Die cephalopoden. Fauna e Flora de Golfo di Napoli. Monograph 35, 1(2): 150-863.

Neff, U., Burns, S. J., Mangini, A., Mudelsee, M., Fleitmann, D. and Matter, A. (2001). Strong coherence between solar variability and the monsoon in Oman between 9 and 6 kyr ago. *Nature*, 411: 290-293.

Nesis, K.N. (1985). Oceanic cephalopod molluscs: distribution, life form and evolution. Nauka Press. Moscow (In Russian).

Nigmatullin, Ch.M. and Barkovsky, A.E. (1990). Seasonal grouping of *Octopus vulgaris* off Cap Blanc (Mauritania), in: 5<sup>th</sup> All-Union Conference on the Comm. Invertebrates, Minsk (Naroch), 9-13 October 1990. Thesis Report. VNIRO, Moscow, pp: 87-89.

Nigmatullin, Ch. M. and Ostapenko, A. A. (1977). Several features of the ecology of the common octopus (*Octopus vulgaris*) off the coast of Northwest Africa, in: All USSR Sci. Conference on Util. Comm. Invertebrates. Abstr. Report, pp: 56-57.

NOAA. Earth System Research Laboratory. Physical Science Division.  
<http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html> (last visit 06/05/2009).

Nunn, P. D. (2007). The A.D. 1300 Event in the Pacific Basin. *The Geophysical Review*, 97 (1): 1-23.

Okutani, T, and Osuga, K. (1994). A peculiar nesting behavior of *Ocythoe tuberculata* in the test of a gigantic salp, *Tethys vagina*. *Venus*, 45: 67-69.

O'Shea, S. (1997). Status of three Octopoda recorded from New Zealand, based on beaks recovered from long-distance foraging marine predators. *New Zealand Journal of Zoology*, 24: 265-266.

- Otero J., Álvarez-Salgado, X. A., González, A. F., Miranda, A., Groom, S. B., Cabanas, J. M., Casas, G., Wheatley, B. and Guerra, A. (2008). Bottom-up control of common octopus *Octopus vulgaris* in the Galician upwelling system, northeast Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 362: 181-192.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P. C., Stenseth, N. C. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128: 1-14.
- Ottersen, G. and Stenseth, N. C. (2001). Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnology and Oceanography*, 46: 1774-1780.
- Ottersen, G., Alheit, J., Drinkwater, K., Friedland, K., Hagen, E. and Stenseth, N. C. (2004). The response of fish population to ocean climate fluctuations. In: Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Belgrano, A. (eds.). *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic, a comparative perspective*. Oxford University Press, Oxford. 73-94 pp.
- Ottersen, G., Kim, S., Huse, G., Polovina, J. J. and Stenseth, N. Ch. (2010). Major pathways by which climate may force marine fish populations. *Journal of Marine System*, 79: 343-360.
- Packard, A. and Wurtz, M. (1994). An octopus, *Ocythoe*, with a swimbladder and triple jets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 344: 261-275.
- Pairman-Brown, J. (2001). *Israel and Hellas: The Legacy of Iranian Imperialism and the Individual Walter de Gruyter (Vol. III)*. Berlin. 548 pp.

Pauly, D. and MacLean, J. (2003). In a perfect ocean. The state of fisheries and ecosystems in the North Atlantic Ocean. Island Press. Washington. 175 pp.

Pauly, D. (2009). Beyond duplicity and ignorance in global fisheries. *Scientia Marina*, 73 (2): 215-224.

Pepin, P. (1991). Effect of Temperature and Size on Development, Mortality, and Survival Rates of the Pelagic Early Life History Stages of Marine Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 503-518.

Pereiro, J. A. and Bravo de Laguna, J. (1979). Dinámica de la población y evaluación de los recursos del pulpo en el Atlántico Centro Oriental. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 5: 69-105.

Petrus, J. L. and de Pablo, F. (1993). Nota sobre la captura d'*Ocythoe tuberculata* Rafinesque, 1814 (Cephalopoda: Ocythoidae) en aigües de Menorca. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 36:62-63.

Philander, S. G. H., Gu, D., Halpern, D., Lambert, G., Lau, N.-C., Li, T. and Pacanowski, R. C. (1996). Why the ITCZ is mostly North of Equator. *Journal of Climate*, 9: 2958-2972.

Piccinatti, C. and Omiccioli, H. (1999). Contribution a la connaissance des captures du thon rouge par les madragues. *Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 49 (2) : 444-455.

Pickford, G. E. and McConnaughey, B. H. (1949). The *Octopus bimaculatus* problem: A study in sibling species. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, 12(4): 1-66.

- Pierce, G. H., Valavanis, V. D., Guerra, A., Jereb, P., Orsi-Relini, L., Bellido, J. M., Katara, I., Piatkowski, U., Pereira, J., Balguerias, E., Sobrino, I., Lefkaditou, E., Wang, J., Santurtun, M., Boyle, P. R., Hastie, L. C., MacLeod, C. D., Smith, J. M., Viana, M., González, A. F. and Zuur, A. F. (2008). A review of cephalopod-environment interactions in European Seas. *Hydrobiologia*, 612: 49-70.
- Planque, B. and Fromentin, J. M. (1996). *Calanus* and environment in the Eastern North Atlantic. I. Spatial and temporal patterns of *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 101-109.
- Polanco, J., Ganzedo, U., Sáenz, J., Caballero-Alfonso, A. M. And Castro-Hernández, J. J. (2011). Wavelet analysis of correlation among Canary Islands octopus captures per unit of effort, sea surface temperatures and the North Atlantic Oscillation. *Fisheries Research*, 107: 177-183.
- Politis, D. N. and Romano, J. P. (1994). The Stationary Bootstrap. *Journal of the American Statistical Association*, 89 (428): 1303-1313.
- Polovina, J. J. (1996). Decadal variation in the trans-Pacific migration of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) coherent with climate-induced change in prey abundance. *Fisheries Oceanography*, 5: 114-119.
- Poulard, J-C. and Blanchard, F. (2005). The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Sciences*, 62: 1436-1443.
- Quéro, J. C. (1998). Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. *Italian Journal of Zoology*, 65: 493-499.

Ravier C. (2003). Fluctuations à long terme du thon rouge – validité, origines et conséquences. PhD Thesis. L'ecole Nationale Superieure Agronomique de Rennes. France. 177 pp.

Ravier, C. and Fromentin, J. M. (2001). Long-term fluctuations in the eastern Atlantic and Mediterranean bluefin tuna population. ICES Journal of Marine Sciences, 58: 1299-1317.

Ravier, C. and Fromentin, J. M. (2004). Are the long-term fluctuations in the Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? Fisheries Oceanography, 13 (3): 145-160.

Rey, J. C., Alot, E. and Cort, J. L. (1987a). Análisis de las capturas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) por las almadrabas españolas en 1984 y 1985. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 26 (2): 300-307.

Rey, J. C., Alot, E. and Ramos, A. (1987b). Estructura demográfica de las capturas españolas de atún rojo (*Thunnus thynnus*) en el Mediterráneo durante 1985. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 26 (2): 308-313.

Reynolds, R. W., Rayner, N. A., Smith, T. M., Stokes, D. C. and Wang, W. (2002). An improved in situ and satellite, SST analysis for climate. Journal of Climate, 15: 1609-1625.

Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P. D., Zeebe, R. E. and Morel, F. M. M. (2000). Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO<sup>2</sup>. Nature, 407: 364–367.

Rodríguez-Roda, J. (1964a). Biología del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlántica de España. Investigaciones Pesqueras, 25: 33-146.



- Rodríguez-Roda, J. (1964b). Talla, peso y edad de los atunes, *Thunnus thynnus* (L.) capturados por la almadraba de Barbate (costa sudatlántica de España) en 1963 y comparación con el período 1956 a 1962. *Investigaciones Pesqueras*, 26: 3-47.
- Rodríguez-Roda, J. (1973). Bluefin tuna *Thunnus thynnus* (L.) trap catches in the south of Spain in 1972, and yield variations from 1962 through 1972. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 1: 385-395.
- Rodríguez-Roda, J. (1983). Evolución de la pesquería del atún, *Thunnus thynnus* (L.) del Golfo de Cádiz durante los años 1980 a 1982. *Investigaciones Pesqueras*, 47(2): 253-262.
- Roper, C. and Sweeney, M. J. (1975). The pelagic Octopod *Ocythoe tuberculata* Rafinesque, 1814. *Bulletin of the American Malacological Union, Inc.*: 21-28.
- Roper, C. F. E. and Voss G. L. (1983). Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, 44: 49-63.
- Rose, G.A. (2007). *Cod: An ecological history of the North Atlantic Fisheries*. Breakwater Books, LTD. 380 pp.
- Russo-Adams, S. (2008). *Coexistence and conflict: Popular Catholicism, the Council of Trent, and the lifecycle in Carini, Palermo, Italy*. PhD Thesis, Brigham Young University. 125 pp.
- Rykaczewski, R. R. and Checkley Jr., D. M. (2008). Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *Proceedings of the National Academic of Science*, 105 (6): 1965-1970.

Sahrhage, D. and Lundbeck, J. (1992). A history of fishing. Springer-Verlag. Berlin. 348 pp.

Santiago, J. (1998). North Atlantic Oscillation and recruitment of temperature tunas. ICCAT Collection, Vol. Sci. Pap., XLVIII(3): 240-249.

Sará, R. (1980). La pêche du thon au thonaire en Méditerranée. ICCAT Col. Vol. Sci. Pap. 11: 351-366.

Schaefer, K. M. (2001). Reproductive biology of tunas. In Tuna: Physiology, ecology, and evolution. (B. A. and E. D. Stevens, eds.) Academic Press, San Diego, 225-270 pp.

Schlitzer, R. (2009). Ocean Data View (<http://odv.awi.de> Last visit: 13-02-2011).

Schwartzlose, R. A., Alheit, J., Bakun, A., Baumgartner, T. R., Cloete, R., Crawford, R. J. M., Fletcher, W. J., Green-Ruiz, Y., Hagen, E., Kawasaki, T., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S. E., MacCall, A. D., Matsuura, Y., Nevárez-Martínez, M. O., Parrish, R. H., Roy, C., Serra, R., Shust, K. V., Ward, M. N. and Zuzunaga, J. Z. (1999). Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. South African Journal of Marine Sciences, 21: 289-347.

Seager, R., Kushnir, Y., Visbeck, M., Naik, N., Miller, J., Krahmann, G. and Cullen, H. (2000). Causes of the Atlantic Ocean climate variability between 1958 and 1998. Journal of Climate, 13: 2845-2862.

Semmens, J. M., Pecl, G. T., Gillanders, B. M., Waluda, C. M., Shea, E. K., Jouffre, D., Ichii, T., Zumholz, K., Katugin, O. N., Leporati, S. C. and Shaw,

- P. W. (2007). Approaches to resolving cephalopod movement and migration patterns. *Review of Fish Biology and Fisheries*, 17: 401-423.
- Shapiro, S. S. and Wilk, M. B. (1965). An analysis for variance test in normality (complete samples). *Biometrika*, 52 (3/4): 591-611.
- Shen, C., Wang, W. G. and Hao, Z. (2006). A Pacific Decadal Oscillation record since 1470 AD reconstructed from proxy data of summer rainfall over eastern China. *Geophysical Research Letters*, 33.  
(<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/historical/pacific/pdo-shen2006.txt>  
(last visit: 16-11-2010)).
- Shindell, D., Rind, D., Balachandran, N., Lean, J. and Lonergan, P. (1999). Solar cycle variability, ozone, and climate. *Science*, 284: 305-309.
- Silvert, W. and Crawford, R. J. M. (1988). The periodic replacement of one fish stock by another. In: *Long-term changes in marine fish populations*. T. Wyatt and M. G. Larrañeta (eds). Vigo (Spain); Symposium.
- Sims, D.W., Genner, M.J., Southward, A.J. and Hawkins, S.J. (2001). Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 2607-2611.
- Sobrino, I., Silva, L., Bellido, J. M. and Ramos, F., (2002). Rain, river discharges and sea temperature as factors affecting to abundance of two coastal benthic cephalopod species in the Gulf of Cádiz (SW of Spain). *Bulletin of Marine Sciences*, 71 (2): 851-865.
- Solari, A. P. (2008). *New Non-linear Model for the Study and Exploitation of the Fishery Resources*. PhD. Thesis. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Spain. 298 pp.

[https://vpn1.ulpgc.es/http/0/contentdm.ulpgc.es/cdm4/item\\_viewer.php?CISOROOT=/POSTULPGC&CISOPTR=3190&CISOBX=1&REC=3](https://vpn1.ulpgc.es/http/0/contentdm.ulpgc.es/cdm4/item_viewer.php?CISOROOT=/POSTULPGC&CISOPTR=3190&CISOBX=1&REC=3)).

Solari, A. P., Santamaría, M. T. G., Borges, M. F., Santos, A. M. P., Mendes, H. Balguerías, E., Díaz-Cordero, J. A., Castro, J. J. and Bas, C. (2010). On the dynamics of *Sardina pilchardus*: orbits of stability and environmental forcing. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1565-1573.

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

Soutar, D. (1967). The accumulation of fish debris in certain California coastal sediments. *Calif. Mar. Res. Comm. CalCOF*, 11: 136-139.

Soutar, A. and Isaacs, J. D. (1969). History of fish population inferred from fish scale in anaerobic sediments off California. *Calif. Mar. Res. Comm. CalCOFI*, 13: 63-70.

Soutar, A. and Isaacs, J. D. (1974). Abundance of pelagic fish during the 19<sup>th</sup> and 20<sup>th</sup> centuries as recorded anaerobic sediments off the Californias. *Fisheries Bulletin*, 72 (2): 257-273.

Spencer, P. D. and Collie, J. S. (1997). Patterns of population variability in marine fish stocks. *Fisheries Oceanography*, 6 (3): 188-204.

Stebbing, A. R. D., Turk, S. M. T., Wheeler, A. and Clarke, K. R. (2002). Immigration of southern fish species to south-west England linked to warming of the North Atlantic (1960-2001). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82: 177-180.

Steine, S. (1994) Extreme and Persistent Drought in California and Patagonia during Medieval Time. *Nature*. 369 (6481): 546-549.

Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K-S., Yoccoz, N. G. and Ådlandsvik, B. (2003). Studying climate effect on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. The Royal Society, London, B, DOI 10.1098/rspb.2003.2415.

Sutton, R. T. and Hodson, D. L. R. (2005). Atlantic Ocean forcing of the North American and European summer climate. *Science*, 309: 115-118.

Sweldens, W. (1998). The lifting scheme: a construction of second generation wavelets. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 29: 511–546.

Sweeney, M. J., Roper, C. F. E., Mangold, K. M., Clarke, M. R. and Boletzky, S. (Eds.). (1992). Larval and juvenile cephalopods: a manual for their identification. vol. 513. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 232 pp.

Takasuka, A., Oozeki, Y. and Aoki, I. (2007). Optimal growth temperature hypothesis: why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 768–776.

Thomas, R. F. (1977). Systematics, distribution and biology of cephalopods of the genus *Tremoctopus* (Octopoda: Tremoctopodidae). *Bulletin of Marine Science*, 27(3): 353-392.

Torrence, Ch. and Compo, G. P. (1998). A practical guide to Wavelet Analysis. *Bulletin of the American Society of Meteorology*, 79 (1): 61-78.

Uriarte, A. (2010). Earth's climate history (Historia del clima de la Tierra). <http://homepage.mac.com/uriarte/> (last visit: 19-01-2011).

Van Heukelen, W. F. (1979). Environmental control of reproduction and life span in octopus: a hypothesis. In: Stancyk, S.E., (ed.), reproductive ecology of marine invertebrates, p 123-133. The Belle W. Baruch Library in Marine Science 9. Univ. South Carolina Press, Columbia, SC.

van der Lingen, C. D., Hutchings, L. and Field, J. G. (2006). Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *African Journal of Marine Sciences*, 28: 465–478.

Vechione, M. (2002). Cephalopods. In: The living marine resources of the Western Central Atlantic, Vol. 1 (K.E. Carpenter, Ed.). FAO, Rome. 149-166 pp.

Verzani, J. (2005). Using R for introductory statistics. Chapman & Hall/CRC. Boca Ratón. 414 pp.

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

Visbeck, M., Cullen, H., Krahnmann, G. and Naik, N. (1998). An oceans model's response to North Atlantic Oscillation like wind forcing. *Geophysical Research Letters*, 25: 4521-4524.

Visbeck, M., Chassignet, E. P., Curry, R. G., Delworth, T. L., Dickson, R. R. and Krahnmann, G. (2003). The ocean's response to North Atlantic Oscillation

Variability, in: Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G., Visbeck, M.(eds.), the North Atlantic Oscillation. Climatic Significance and Environmental Impact. American Geophysical Union Books Board, USA. 279 pp.

Wallace, J. M. and Gutzler, D. S. (1981). Teleconnections in the Geopotential Height Field during the Northern Hemisphere Winter. *Monthly Weather Review*, 109: 784-812.

Wigner, E. P. (1961). *The logic of personal knowledge*. Routledge and Kegan Paul, London. 247 pp.

Wilks, D. S. (2006). *Statistical methods in atmospheric sciences*. Academic Press, second edition. Amsterdam; Boston. 627 pp.

Wood, S. N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman & Hall; 1 edition. 416 pp.

Wootton, R. (1998). *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publisher. Fish and Fisheries Series, 24.

*List of Abbreviations*  
*Lista de Abreviaturas*





## ❧ LIST OF ABBREVIATIONS ❧

ACF	Autocorrelation Function
ACI	Akaike Information Criterion
A.D.	Anno Domini
AMO	Atlantic Multidecadal Oscillation
ARIMA	Autoregressive model
B.C.	Before Christ
Be	Beryllium-10
BFT	Bluefin Tuna
CalCOFI	California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations
COI	Cone of Influence
CPUE	Catch per Unit of Effort
ENSO	El Niño/Southern Oscillation
FAO	Food and Agriculture Organization
GAM	Generalized Additive Model
GCM	General Circulation Model
GLM	Generalized Linear Model

ITCZ	Intertropical Convergence Zone
lm	Linear Model
NAO	North Atlantic Oscillation
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration
ODV	Ocean Data View
PDO	Pacific Decadal Oscillation
SIB	Solar Irradiance Background
SLT	Sea Level Temperature
SST	Sea Surface Temperature
UNFCCC	United Nations Framework Convention on Climate Change
wco	Wavelet Coherence
WeMOi	Western Mediterranean Oscillation Index
wl	Window-size

## ☞ LISTA DE ABREVIATURAS ☜

a. C.	Antes de Cristo
A.D.	Anno Domini
ARA	Atún Rojo del Atlántico
ARIMA	Modelo Autorregresivo
Be	Berilio-10
CalCOFI (siglas en ingles)	California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations
CIA	Criterio de Información de Akaike
CMNUCC Climático	Convención Marco de las Naciones Unidas para el Cambio Climático
CDI	Cono de Influencia
cow	Coherencia Wavelet
CPUE	Capturas por Unidad de Esfuerzo
d.C.	Después de Cristo
ENOS	El Niño/Oscilación del Sur
FAC	Función de Autocorrelación
FAO (inglés)	Organización para la Comida y la Agricultura (siglas en inglés)

MCG	Modelo de Circulación General
mga	Modelo Generalizado Aditivo
ml	Modelo Lineal
mlg	Modelo Lineal Generalizado
NOAA en ingles)	National Oceanic and Atmospheric Administration (siglas en ingles)
OAN	Oscilación del Atlántico Norte
ODP	Oscilación Decadal del Pacífico
ODV	Ocean Data View (siglas en inglés)
OMA	Oscilación Multidecadal del Atlántico
RSR	Radiación Solar Reconstruída
TNM	Temperatura a Nivel del Mar
TSM	Temperatura de la Superficie del Mar
WeMOi	Índice de Oscilación del Mediterráneo Oeste (siglas en inglés)
wl	Tamaño de ventana (siglas en inglés)
ZCIT	Zona de Convergencia Intertropical

*Annexes*

*Anexos*



## ❧ ANNEXES/ANEXOS ❧

### Tables

Table 1: Register of the compiled almadraba's data sources for each period of time.

<b>Location</b>	<b>Almadraba</b>	<b>Period registered</b>	<b>Source</b>
Portugal	Abobora	1885-1933	Ravier, 2003
	Sul do Cabo Carvociro	1896-1917	Ravier, 2003
	Ramalhete	1896-1930	Ravier, 2003
	Olhos de Agua	1896-1919	Ravier, 2003
	Senhora do Livramento	1876-1933	Ravier, 2003
	Senhora da Rocha	1897-1919	Ravier, 2003
	Sul da Pta. da Balcira	1902-1926	Ravier, 2003
	Barril	1867-1933	Ravier, 2003
		1934-1966	Lemos and Gomes, 2004
	Cabo Santa Maria	1896-1933	Ravier, 2003
	Forto Novo	1896-1920	Ravier, 2003
	Torre de Barra	1897-1917	Ravier, 2003
	Medo das Casas	1776-1989	Ravier, 2003
	Pharol	1898-1914	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Sol da Ponta	1897-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999

	Van	1896	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Perra da Gale	1896-1902	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Cabeco	1896-1897	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Ponta do Burgan	1903-1904	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Beliche	1905	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Torre Alta	1896-1904	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Torre Altinha	1896-1909	Piccinetti and Omiccioli,1999
	Bias	1896-1989	Piccinetti and Omiccioli,1999
Spain	Arroyo Hondo	1914-1934	Ravier, 2003
	Barbate	1910-1928	Ravier, 2003
		1929-1961	Rodríguez-Roda, 1964b
		1962-1972	Rodríguez-Roda, 1973
	Isla Cristina	1973-1975	Piccinetti and Omiccioli,1999
		1916-1924	Piccinetti and Omiccioli,1999
		1929-1961	Rodríguez-Roda, 1964a
		1962-1965	Rodríguez-Roda, 1973
		1985	Rey et al., 1987a

Las Torres	1902-1923	Ravier, 2003
	1933	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Reina Regente	1913-1940	Ravier, 2003
Sancti Petri	1552-1606	López-Capont, 1997
	1917-1929	Ravier, 2003
	1930-1961	Rodríguez-Roda, 1964a
	1962-1971	Rodríguez-Roda, 1973
Tarifa	1743-1755	López-Capont, 1997
	1914-1924	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	1927-1928	Ravier, 2003
	1929-1961	Rodríguez-Roda, 1964a
	1962-1971	Rodríguez-Roda, 1973
	1972-1985	Rey et al., 1987b
Torre Atalaja	1914-1934	Ravier, 2003
Zahara	1525-1756	López-Capont, 1997
	1910-1936	Ravier, 2003
Conil	1525-1756	López-Capont, 1997
Castil Novo	1525-1622	López-Capont, 1997
Carboneros	1743-1754	López-Capont, 1997
Río Terrón	1741-1756	López-Capont, 1997
	1914-1920	Piccinetti and



			Omiccioli, 1999
	La Línea	1952-1961	Rodríguez-Roda, 1964a
		1962-1972	Rodríguez-Roda, 1973
	Las Cabezas	1914-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Nuestra Sñra. de la Cinta	1914-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	La Higuera	1914-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Torre del Puerco	1919-1925	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Morocco	Punta Negra	1936-1957	Lozano-Cabo, 1958
		1958-1960	Ravier, 2003
	Garifa	1927-1957	Lozano-Cabo, 1958
	Las Cuevas	1935-1954	Lozano-Cabo, 1958
	Los Cenizosos	1940-1957	Lozano-Cabo, 1958
	Jolot	1947-1954	Lozano-Cabo, 1958
	Es-Sahel	1948-1954	Lozano-Cabo, 1958
Algiers	Aguas de Ceuta	1940-1960	Ravier, 2003
Tunisia	Bordj Khadidja	1903-1929	Ravier, 2003
	Conigliera	1896-1929	Ravier, 2003
	Monastir	1894-1926	Ravier, 2003
	Pricipe	1940-1960	Ravier, 2003
	Ras el Ahmar	1905-1941	Ravier, 2003
	Sidi Daoud	1863-1960	Ravier, 2003

		1986-1994	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	<b>El Aouaria</b>	1907-1930	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Ras El Mihr	1908-1911	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Ras Marsa	1907-1918	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Kuriat	1904-1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Ras Zebib	1923-1930	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Libya	Sliten	1925-1934	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Gargaresch	1920-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	El Mongar	1924-1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Mongar El Chebir	1924-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Marrecan	1927-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Zuaga	1921-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Sabrata	1921-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Sorman	1924-1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Dila	1927-1928	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Ras Lahmar	1920-1929	Piccinetti and Omiccioli, 1999

	Ras Urir	1926-1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Gebbana Sidi Mahfud	1921-1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Sidi Abdul Gelil	1920-1930	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Sidi Sbeh Lahmar	1923-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Sidi Bu Mefta	1927	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Dzeira	1920-1931	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Punta Lebda	1921-1924	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Ras El Mseu	1921-1926	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Mellaha	1924	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Hamra	1924	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Marsa Beltar	1923-1925	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Italy	Saline	1823-1960	Ravier, 2003
	Isola Piana	1820-1960	Ravier, 2003
	Flumentorgiu	1824-1912	Ravier, 2003
	Porto Scuso	1820-1960	Ravier, 2003
	Porto Paglia	1830-1960	Ravier, 2003
	Carloforte	1868-1995	Piccinetti and Omiccioli, 1999
	Asinelli	1904-1929	Ravier, 2003

---

Bonagia	1603-1950	Ravier, 2003
Castellamare	1909-1931	Ravier, 2003
Cofano	1670-1796	Ravier, 2003
Favignana	1600-1796	Ravier, 2003
	1929-1930	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Formica	1602-1959	Ravier, 2003
Magazzinazzi	1891-1933	Ravier, 2003
Marzamemi	1874-1931	Ravier, 2003
Oliveri	1903-1960	Ravier, 2003
	1961-1964	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Pizzo	1876-1932	Ravier, 2003
San Cusumano	1903-1940	Ravier, 2003
San Elia	1909-1929	Ravier, 2003
San Giorgio	1880-1960	Ravier, 2003
San Giuliano	1601-1914	Ravier, 2003
San Nicola	1909-1929	Ravier, 2003
Scopello	1909-1960	Ravier, 2003
Secco	1874-1933	Ravier, 2003
Solanto	1909-1928	Ravier, 2003
Tonno	1884-1960	Ravier, 2003
	1961-1963	Piccinetti and Omiccioli, 1999
Trabia	1909-1929	Ravier, 2003

---

Table 2: Register of the final almadraba's data sources for each period of time considered in the study.

<b>Location</b>	<b>Almadraba</b>	<b>Period</b>	<b>Reference</b>
<b>Portugal</b>	<b>Barril</b>	<b>1867-1933</b>	<b>Ravier, 2003</b>
		<b>1934-1966</b>	<b>Lemos and Gomes, 2004</b>
	<b>Medo das Casas</b>	<b>1776-1969</b>	<b>Ravier, 2003</b>
<b>Spain</b>	<b>Zahara</b>	<b>1525-1756</b>	<b>López-Capont, 1997</b>
		<b>1910-1936</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Conil</b>	<b>1525-1756</b>	<b>López-Capont, 1997</b>
<b>Italy</b>	<b>Saline</b>	<b>1823-1960</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Isola Piana</b>	<b>1820-1960</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Porto Scuso</b>	<b>1820-1960</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Porto Paglia</b>	<b>1830-1960</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Bonagia</b>	<b>1603-1950</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>Formica</b>	<b>1602-1959</b>	<b>Ravier, 2003</b>
	<b>San Giuliano</b>	<b>1601-1914</b>	<b>Ravier, 2003</b>

---

## **Brief description of the climate indices**

### **AMO -Atlantic Multidecadal Oscillation-**

It is defined by the annual mean of SST averaged detrended over the North Atlantic. A positive AMO index is associated with higher than normal SST throughout most of the North Atlantic and if the SST is cooler than normal, it is a negative AMO index. It has varied between positive and negative indices with a periodicity of about 60-80 years since the late 1880s. The temperature changes linked to the AMO can obscure and exaggerate the anthropogenic induced warming (Latif et al., 2004). It correlates (Sutton and Hodson, 2005), particularly, with the air temperature and precipitations over North America and Europe (extracted from Drinkwater et al., 2010).

### **El Niño**

El Niño events are characterized by a significant warming of the equatorial surface waters; they are a change in the marine current pattern movements in the intertropical region. During an El Niño event, the sea level atmospheric pressure tends to be higher than usual over the western tropical Pacific and lower than usual in the eastern part. The westerlies are intensified, provoking a displacement of the warm and shallower waters to the east, to the American coast. At the same time the thermocline in the west goes deeper than in normal situations (Fagan, 2008).

### **ENSO -El Niño/Southern Oscillation-**

#### *SO -Southern Oscillation-*

It is an irregular fluctuation that causes a shift in the surface atmospheric pressure over the western and eastern tropical Pacific Ocean. When the surface pressure is high in the east, it is low in the west and vice versa. In general, this affects simultaneously the sea temperatures. This type

of shift modifies the rainfall regimes and the wind in both regions (Fagan, 2008).

### *ENSO*

In 1960, the meteorologist Jacob Bjerknes, established a relation between the SO and El Niño events. That relation was named El Niño/Southern Oscillation (ENSO), which is the term commonly used in the literature (Fagan, 2008). Warm ENSO events are those in which both, a negative SO and an extreme El Niño occur together; this produce an increase of the upper layer sea temperatures in the central and eastern tropical Pacific, with an associated shift in the rainfall pattern. The interval between ENSO events are around 2-7 years (extracted and modified from Drinkwater et al., 2010).

### **ITCZ -Intertropical Convergence Zone-**

The Easterlies winds from the northeast and southeast converge near the Equator, forming a zone of low pressure and displacing upward the humidity. This air mass that elevates, gets cold, condensing the water vapour and generating a band of abundance rainfall that moves with the seasons to where the solar irradiance and the surface temperature are higher. It is localize in the South Hemisphere from September to February and it moves to the North Hemisphere during it summer. El Niño events influence this pattern, displacing it to the tropical Pacific, where the SST are warmer (extracted from Fagan, 2008).

### **La Niña**

It is characterize by cold temperatures and dryer conditions over the central equatorial Pacific than normal due to a weakening of the atmospheric jet stream. These events, as well as El Niño, produce changes in the atmospheric winds over the tropical Pacific Ocean, including an increase of

the easterlies over the surface eastern Pacific and in the western Pacific in the upper layers of the atmosphere. In the ocean this is translated as a reactivation of the upwelling in the east coast and in a cooling of the surface water (Fagan, 2008).

#### **NAO -North Atlantic Oscillation-**

It is the atmospheric pattern over the North Atlantic Ocean composed by a low pressure system over Iceland (subpolar) and a high pressure system over Azores (subtropic), that tend to intensify and weaken at the same time (Barnston and Livezey, 1987). The most commonly used index is the average of the surface atmospheric pressure difference between Iceland and Lisbon (Portugal) from December to March (winter NAO). The positive NAO phase is when the Low pressure over Iceland is weaker than normal and the Azores High is stronger than usual. This intensifies the westerlies winds across the North Atlantic and produce warmer temperatures and higher precipitations than normal in the eastern coast of the United States and northern Europe and cooling in the eastern Canada, Greenland and in the Mediterranean Sea. The opposite occurs during the negative phase. The NAO has strong influence on the atmosphere and hence in the physical oceanography of the North Atlantic. (extracted from Drinkwater et al., 2010).

#### **PDO -Pacifical Decadal Oscilation-**

It is based on the observed monthly SST anomalies in the North Pacific north of 20°N, after removing the long-term warming. It is a persistent fluctuation of the Pacific Ocean. During the cold phases, it can be observed a decrease of the SST in the western equatorial Pacific; meanwhile, during the warm phases, the western Pacific warms and the eastern cools. These changes in the water temperature affect the atmospheric jet stream, moving it northward in the cold phases. The PDO phases fluctuate in a range of 20-30 years (extracted from Fagan, 2008).



## **Breve descripción de los índices climáticos**

### **El Niño**

Los eventos de El Niño se caracterizan por un calentamiento significativo en la zona ecuatorial del agua superficial; son cambios en el patrón de corrientes marinas de la región intertropical. Durante un evento de El Niño, la presión atmosférica a nivel del mar tiende a ser mayor de lo normal en la parte oeste del Pacífico tropical y más baja en la vertiente este. Los vientos alisios del oeste se intensifican, provocando un desplazamiento del agua cálida hacia el este, a la costa Americana, al tiempo que la termoclina en el oeste se profundiza más de lo normal (Fagan, 2008).

### **ENOS -El Niño/Oscilación Sur-**

#### *OS -Oscilación Sur-*

Es una fluctuación irregular que causa un cambio en la presión superficial en el oeste y este del Pacífico tropical. Cuando la presión es mayor en la parte oeste, es bajo en el este y viceversa. En general, esto afecta simultáneamente a las temperaturas del mar. Este tipo de cambio de régimen modifica el patrón de lluvias y los vientos en ambas regiones (Fagan, 2008).

#### *ENOS*

En 1960, el meteorólogo Jacob Bjerknes, encontró una relación entre la OS y los eventos de El Niño, que es lo que se conoce como El Niño/Oscilación Sur (ENOS), que es el término que más se usa en la literatura (Fagan, 2008). Eventos cálidos del ENOS son aquellos en los que coinciden valores negativos de la OS y un evento extremo de El Niño, esto produce un aumento de la temperatura de las capas superficiales del mar en el Pacífico tropical este y central, lo que lleva asociado un cambio en el patrón

de lluvias. La periodicidad entre eventos ENOS oscila entre 2 y 7 años (extraído y modificado de Drinkwater y colaboradores, 2010).

### **La Niña**

Se caracteriza por temperaturas más frías y condiciones ambientales más secas sobre la region ecuatorial del Pacífico de lo normal, debido a un debilitamiento de la corriente de chorro atmosférica. Como El Niño, este tipo de eventos produce cambios en el viento sobre la region tropical del Océano Pacífico, provocando un aumento de los alisios superficiales del este en el Pacífico occidental y en las capas altas atmosféricas del Pacífico oriental. En el océano esto se traduce como una reactivación del afloramiento de la costa este y un enfriamiento del agua superficial (Fagan, 2008).

### **OAN -Oscilación del Atlántico Norte-**

Es un patrón de circulación atmosférico sobre el Océano Atlántico Norte que se compone de un sistema de bajas presiones sobre Islandia (subpolar) y otro de altas presiones sobre Azores (subtropical), que tienden a intensificarse o debilitarse al mismo tiempo (Barnston y Livezey, 1987). El índice más común que se usa es la media entre diciembre y marzo (OAN de invierno) de la diferencia de la presión atmosférica entre Islandia y Lisboa (Portugal). La fase positiva de la OAN se da cuando la Baja presión sobre Islandia se debilita más de lo normal y la alta de Azores es mayor a lo habitual. Esto intensifica los vientos alisios a lo largo del Atlántico Norte, produciendo temperaturas más cálidas y mayores precipitaciones en la costa oeste de Estados Unidos, Canada Groenlandia y en el Mar Mediterráneo. Lo contrario se da durante las fases negativas. La OAN tiene una importante influencia en la atmósfera y por tante en la oceanografía física(extraído de Drinkwater y colaboradores, 2010).

**ODP -Oscilación Decadal del Pacífico-**

Se basa en la observación mensual de las anomalías de la TSM en el Pacífico Norte por encima de los 20° de latitud norte, tras quitar la tendencia de larga escala de calentamiento. Se trata de una fluctuación persistente sobre el Océano Pacífico. Durante las fases de frío, la TSM decrece al oeste del Pacífico ecuatorial, mientras que en las cálidas, el oeste se calienta y el este se enfría. Estos cambios en la temperatura del agua afectan a la corriente de chorro atmosférica, desplazándola hacia el norte durante los períodos fríos. Las fases de la ODP fluctúan en un rango de entre 20 y 30 años (extraído de Fagan, 2008).

**OMA -Oscilación Multidecadal del Atlántico-**

Se define como la media anual promedio de la TSM, una vez quitada la tendencia, sobre el Atlántico Norte. Una OMA positiva se asocia con valores por encima de los normales en la TSM a lo largo de la mayor parte del Atlántico Norte, mientras que si la TSM es más fría de lo normal, es un índice OMA negativo. Desde la década de 1880, se ha visto que fluctúa entre valores positivos y negativos con una periodicidad de 60-80 años. Los cambios de temperatura ligados a la OMA pueden oscurecer y exagerar el calentamiento debido a causas antropogénicas (Latif y colaboradores, 2004). En concreto, se correlaciona (Sutton y Hodson, 2005) con la temperatura del aire y las precipitaciones sobre América del Norte y Europa (extraído de Drinkwater y colaborador, 2010).

**ZCIT -Zona de Convergencia Intertropical-**

Los vientos alisios del noreste y sureste convergen cerca del Ecuador, formando una zona de bajas presiones que desplaza hacia arriba la humedad. Esta masa de aire que asciende se enfría y condensa como vapor de agua, generando una banda de abundantes lluvias que se mueve con las estaciones hacia donde la radiación solar y la temperatura superficial son

mayores. De septiembre a febrero se encuentra en el Hemisferio Sur y se desplaza al Hemisferio Norte en el verano septentrional. Los eventos de El Niño influyen a este patrón, desplazándolo hacia el Pacífico tropical, donde la TSM es mayor (extraído de Fagan, 2008).

“The science is composed by errors, which in turn are the steps to the true”  
(Julio Verne)



“La ciencia se compone de errores, que a su vez son los pasos hacia la  
verdad” (Julio Verne)

*The Author/La Autora:*

Please, apologize myself for the errors I committed in the realization of this Thesis. The biggest lesson I take with me, is that always everything can be improved somehow.



Por favor, discúlpenme por los errores que pueda haber cometido en la realización de esta Tesis. La mayor lección que me llevo, es que siempre todo se puede mejorar de alguna manera.

