



**ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LOS CEFALÓPODOS COMERCIALES
PULPO (*Octopus vulgaris*) y CHOCO (*Sepia* spp) EXPLOTADOS POR
LA FLOTA EUROPEA EN AGUAS DE GUINEA BISSAU**

Alba Jurado-Ruzafa¹, Eva García-Isarch², Alejandro Sancho¹, Verónica Duque¹ y Nazaret Carrasco¹

**Segunda Reunión del Comité Científico entre la República de Guinea Bissau y la UE
Bissau, 11-13 de abril de 2011**

¹ Instituto Español de Oceanografía. Centro Oceanográfico de Tenerife.

² Instituto Español de Oceanografía. Centro Oceanográfico de Cádiz.

INTRODUCCIÓN

En la primera reunión del Comité Científico de Seguimiento del Acuerdo Pesquero entre la República da Guinea Bissau y la Unión Europea, celebrada en Bissau del 6 al 8 de Septiembre de 2010, se estableció, como medida de recomendación para la segunda reunión de dicho Comité, la recopilación y análisis de la información biológica disponible de las especies de cefalópodos que son objetivo de la flota cefalopodera europea en aguas de Guinea Bissau: pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) y choco (*Sepia* spp). El análisis de las capturas de choco procedentes de este caladero evidencia que en aguas de Guinea Bissau se encuentran mezcladas dos especies de *Sepia*: *Sepia hierredda* Rang, 1835 y *Sepia officinalis* Linnaeus, 1758. Existen diversos trabajos sobre esta cuestión que deben tenerse en cuenta para la evaluación de estos recursos, ya que aunque hay diferencias en la biología de estas especies su explotación es conjunta (Hatanaka, 1979a; Boletzky, 1983; Guerra *et al.*, 2001; Jereb and Roper, 2005).

PULPO (*Octopus vulgaris*)

1. DISTRIBUCIÓN

El pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) es una especie cosmopolita que se encuentra ampliamente distribuida en aguas cálidas y templadas del Atlántico, en el mar Mediterráneo, Caribe, Golfo de Méjico y Pacífico Oeste. En el océano Atlántico tiene su límite noreste en el suroeste de Gran Bretaña y la parte occidental del Canal Inglés (Hureau, 2011). Se trata de una especie bentónica nerítica que puede encontrarse en hábitats muy diferentes (desde fondos rocosos hasta praderas marinas), y que habita desde el sublitoral poco profundo hasta el talud (alrededor de los 200 m de profundidad) (Guerra, 1979a; Roper *et al.*, 1984).

El rango de distribución del pulpo en aguas de Guinea Bissau oscila entre 24 y 300 m (García-Isarch *et al.*, 2009). Este rango batimétrico se ha podido determinar a partir de la información de las campañas GUINEA BISSAU-0210 y GUINEA BISSAU-0810, realizadas por el Instituto Español de Oceanografía (IEO) en octubre de 2002 y octubre-noviembre de 2008, respectivamente. Los rangos de profundidad variaron levemente en ambas campañas, a

pesar de que ambas fueran realizadas con el mismo barco, metodología y en la misma época del año. Mientras en la campaña de 2002, el pulpo apareció desde 24 a 223 m, en la de 2008, la distribución fue ligeramente más profunda (de 30 a 300 m). Estas diferencias no son de extrañar, ya que la distribución del pulpo parece estar más determinada por la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento, que por la profundidad. Guerra (1979a), asoció las abundancias máximas de pulpo, en latitudes entre 26°10'-23°30'N, con la localización de la isoterma de 16-17°C, coincidente con los máximos de biomasa zooplanctónica.

La distribución horizontal de *O. vulgaris* no es uniforme, sino que se encuentran formando agrupaciones de individuos con tallas semejantes. Aparte de esta distribución segregacional por tallas, también existe una fuerte segregación por sexos en determinadas épocas del año. Así, las hembras se acercan a la costa para desovar, aumentando su proporción en aguas someras durante los picos de puesta (Guerra, 1979b; Lamboeuf, 1997; Inejih, 2000; Balguerías *et al.*, 2002; Caverivière *et al.*, 2002).

La especie ha estado representada en los estratos A (<50 m), B (50-200 m) y C (200-500 m), definidos en las campañas mencionadas. La mayor abundancia (casi 2/3 de la biomasa total estimada en la campaña GUINEA BISSAU-0810) se localizó entre 50 y 200 m, seguida del estrato más somero (<50 m), con casi 1/3 de la biomasa. A pesar de que las mayores abundancias (en biomasa y número de individuos) han sido localizadas en el estrato de 50 a 200 m, es también el estrato con menor tamaño medio de individuos, mientras que los mayores ejemplares capturados se localizaron a profundidades de menos de 50 m. Por tanto, se aprecia una segregación batimétrica relacionada con el tamaño de los individuos, de modo que los ejemplares más grandes se localizan en la zona más somera y los de más pequeños en aguas más profundas (García-Isarch *et al.*, 2009).

El pulpo es relativamente frecuente en aguas de Guinea Bissau, tal como se pone de manifiesto en las campañas realizadas en el área. La especie se distribuye preferentemente en la zona norte del área de estudio, por encima de los 11°N. Al sur de esta latitud, la especie parece distribuirse de forma más dispersa, sobre todo a profundidades entre 50 y 200 m y con menor abundancia que en el norte (García-Isarch *et al.*, 2009).

Muchos autores han tratado de explicar la gran inestabilidad y variabilidad que se produce en la abundancia de las poblaciones de pulpo de un año a otro. Las fluctuaciones hidroclimáticas son de gran importancia en especies de vida corta como *O. vulgaris*, porque afectan de manera directa a la supervivencia de las larvas, determinando el éxito del reclutamiento y la abundancia de la población del año en cuestión. Numerosos estudios realizados en el Banco Sahariano, en Mauritania y en Senegal añaden el esfuerzo pesquero ejercido sobre el recurso como factor fundamental de la variación de la abundancia del mismo (Lamboeuf, 1997; Faure *et al.*, 2000; Balguerías *et al.*, 2002; Diallo *et al.*, 2002).

2.- CICLO BIOLÓGICO

O. vulgaris es una especie de vida corta (inferior a dos años) y alta tasa de crecimiento (Mangold, 1983; Lamboeuf, 1997; Inejih, 2000; Perales-Raya, 2001).

El ciclo de vida de esta especie se desarrolla enteramente en el medio marino. Las hembras reproductoras liberan entre 100.000 y 500.000 huevos en el momento de la puesta (cuanto mayores son, mayor es la puesta), que queda adherida al substrato. A menudo la realizan en huecos, grietas o lugares protegidos. En aguas de Senegal, se ha observado que existen “madrigueras” en la arena en forma de chimeneas cruzadas, que sirven de refugio para los juveniles (Lamboeuf, 1997). Se ha comprobado que las hembras mueren pocos días después de se produzca el nacimiento de las larvas, que ellas mismas protegen. El periodo de

incubación de los huevos y el desarrollo embrionario están condicionados por la temperatura de manera inversa, puesto que a mayor temperatura del agua, menor tiempo de desarrollo embrionario y de incubación de los huevos (Mangold, 1983; Caverivière *et al.*, 1999; Domain *et al.*, 2000).

Cuando los huevos eclosionan, las paralarvas tienen un tamaño aproximado de 3 mm de longitud dorsal del manto (LDM) y unas proporciones corporales muy distintas a las de los adultos (Mangold, 1983). Esta fase del ciclo vital del pulpo es planctónica. Pasados unos 40 días de la eclosión (periodo variable en función de la temperatura), y con un tamaño aproximado de 12 mm, los juveniles cambian de hábitos para adoptar la vida bentónica de manera gradual, así como sus comportamientos alimenticios (Guerra, 1979c; Mangold, 1983; Roper *et al.*, 1984).

3.- PARAMÉTROS BIOLÓGICOS

3.1.- Reproducción

3.1.1.- Periodo y zona de reproducción

El periodo de reproducción de pulpo se determina a partir de la proporción de hembras maduras, ya que los machos suelen estar maduros desde edades muy tempranas y durante todo el año (Mangold, 1983).

Aunque pueden encontrarse hembras maduras durante todo el año, algunos autores han descrito picos de puesta en zonas de la costa noroccidental africana. Entre 23° y 26° N, Guerra (1979b) observó que las hembras empezaban a madurar a finales del invierno, por lo que en primavera y verano ya se encontraban maduras. Por otro lado, diversos estudios han detectado dos picos de puesta anuales. Por ejemplo: marzo-julio (más intenso) y septiembre-octubre en la zona sur de Marruecos (Idrissi *et al.*, 2006); mayo-junio y septiembre en la zona de Cabo Blanco (Hatanaka, 1979c). El hecho de que se produzcan dos picos de puesta se explica por la coexistencia de dos cohortes que se solapan en el tiempo y en el espacio (Dia, 1988; Inejih, 2000; Idrissi *et al.*, 2006). Perales-Raya (2001) sugiere incluso la posible existencia de dos cohortes semestrales en la zona de Cabo Blanco (21°N), favorecidas por las condiciones reinantes. Esta zona se encuentra en el límite sur del afloramiento sahariano pero también recibe aguas cálidas oceánicas que llegan a la costa en los meses de verano, acelerando el crecimiento de los individuos.

De igual modo que la época de puesta, la época de reclutamiento también es amplia, existiendo un aporte casi continuo de individuos jóvenes a la población explotada (Guerra, 1979b). Los individuos de la cohorte que se reproduce en la estación fría suelen ser de mayor tamaño que los que se reproducen en la estación cálida, debido a las condiciones más favorables durante las primeras fases de su desarrollo (Inejih, 2000).

En la actualidad, no existen estudios que permitan determinar una época clara de maduración del pulpo en aguas de Guinea-Bissau. Los datos de las campañas realizadas en octubre-noviembre de 2002 y 2008, muestran que el periodo en que fueron realizadas no coincidió con un pico máximo de reproducción, siendo superior el porcentaje de individuos maduros en la campaña de 2008 (56% de los machos y 40% de las hembras) que en la de 2002. Los ejemplares maduros de ambos sexos estaban preferentemente distribuidos en el estrato de 50-200 m (59% y 69% de machos y hembras maduros, respectivamente). Estos datos no muestran el desplazamiento de las hembras maduras hacia costa, típico del periodo de desove, con lo que se descarta que la campaña se realizara en momento de puesta masiva de la

especie. Posiblemente, se trate de la finalización del segundo pico de puesta detectado en otras aguas más al norte de la costa atlántica africana (Idrissi *et al.*, 2006; Hatanaka, 1979c).

3.1.2.- Talla de primera madurez sexual

A efectos de la aplicación de medidas de gestión basadas en el tamaño de los ejemplares capturados, en el caso del pulpo debe considerarse la talla de primera madurez de las hembras, ya que la maduración de los machos es muy precoz y se produce en tallas mucho más pequeñas.

En aguas de Guinea Bissau, las tallas de primera madurez estimadas para pulpo han oscilado entre 7,3-8,3 cm (para machos) y 10,8-12,7 cm de LDM (para hembras). Estas estimaciones provienen de las campañas realizadas por el IEO en 2002 y 2008 (ver Tabla 1). Del mismo modo, se han podido calcular los pesos de primera madurez (P_{50}) a partir de la campaña de 2008, resultando 288 g para machos y 621 g para hembras.

A título comparativo, en la Tabla 2, se incluyen las tallas de primera madurez (LDM_{50}) descritas para machos y hembras de pulpo en diferentes estudios realizados en diversas áreas de la costa occidental africana. Estos estudios son posteriores a la revisión de Lambouef (1997), que recopila los datos de talla de primera madurez de pulpo determinadas hasta el momento en la costa occidental africana, desde 26°N a 9°N. Tomando como referencia la LDM, las tallas de primera madurez recopiladas en esta revisión oscilan entre 8-14,5 cm (machos) y 12-16,3 cm (hembras).

Tabla 1.– Tallas de primera madurez (LDM - longitud dorsal del manto, en cm) y peso de primera madurez (en g) de *Octopus vulgaris* estimadas en diferentes regiones de la costa occidental africana (de norte a sur).

Área	LDM ₅₀ (cm)	P ₅₀ (g)	Referencia
Área CECAF	♂: 7,19 ♀: 13,5	-	Sancho <i>et al.</i> (2010)
MARRUECOS	♂: 12,1 ♀: 14,3	-	Idrissi <i>et al.</i> (2006)
MAURITANIA 2010	♀: 9,61	-	Sancho, 2011 (com. pers.)
GUINEA BISSAU 2002 ⁽¹⁾	♂: 7,3 ♀: 12,7	-	García-Isarch, 2011 (com.pers.)
GUINEA BISSAU 2008 ⁽²⁾	♂: 8,3 ♀: 10,8	♂: 621 ♀: 288	García-Isarch, 2011 (com.pers.)

⁽¹⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0210

⁽²⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0810

Estos datos confirman la maduración de los machos en tallas tan pequeñas como 7 cm de LDM, mientras que las hembras lo hacen en tallas superiores, que varían de 9,6 a 14,3 cm.

3.2.- Relaciones biométricas

En la Tabla 3 se presentan los parámetros y coeficientes de determinación de la función potencial ($PF=a \times LDM^b$) que relaciona el peso fresco (PF) y la longitud dorsal del manto (LDM) de *O. vulgaris* en Guinea Bissau, a partir de la información procedente de la campaña GUINEA BISSAU-0810.

Tabla 3.- Parámetros y coeficiente de determinación de la función potencial que relaciona la talla y peso (global y por sexos) de *Octopus vulgaris* de Guinea Bissau. Campaña GUINEA BISSAU-0810

	Parámetros	Total	Hembras	Machos	Referencia
GUINEA BISSAU 2008 ⁽¹⁾	a	0,0009	0,0015	0,0007	García-Isarch <i>et al.</i> , (2009)
	b	2,833	2,710	2,887	
	R	0,94	0,92	0,96	
	N	409	204	205	

⁽¹⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0810

Como en el caso de la talla de primera madurez, en Lamboeuf (1997) se presenta una revisión muy completa de los parámetros a, b y coeficiente de regresión (R^2) resultante de las estimaciones de las regresiones (lineales o potenciales) entre la talla (LDM) y peso de pulpos en aguas del Atlántico Centro-Oriental. En la Tabla 4 se han incluido nuevas relaciones obtenidas con posterioridad a la revisión de Lamboeuf en aguas de la costa occidental africana, desde Marruecos hasta Senegal.

En general, teniendo en cuenta esta última revisión se observa cierta consistencia en los valores de la pendiente (b) de la función de ajuste de la LDM y el peso, entre el trabajo realizado en aguas de Guinea-Bissau y los más recientes (Tabla 4) efectuados en otras zonas de la costa atlántica africana.

Tabla 4.- Ecuaciones lineales o potenciales que relacionan la longitud dorsal del manto (LDM) y el peso fresco (PF) o peso eviscerado (PE) para machos, hembras o globalmente en caladeros de África occidental (de norte a sur).

ÁREA	Parámetros	Total	Hembras	Machos	Referencia
Área CEECAF (2003-2009)	a		4,36	1,94	Sancho, 2011 (com. pers.)
	b		2,08	2,40	
	R ²		0,65	0,71	
	N		394	557	
Sur de MARRUECOS (2001-2003) 28°30'N-26°10'N	a	0,0087	0,0086	0,0088	Idrissi <i>et al.</i> (2006)
	b	2,79	2,794	2,792	
	R ²	0,92	0,84	0,81	
	N	3072	236	282	
BANCO SAHARIANO 21-16°N ⁽¹⁾	a		0,0014	0,503	Perales-Raya (2001)
	b		2,884	2,46	
	R ²		0,93	0,93	
	N		236	282	
MAURITANIA	a	0,306	0,712	0,289	Sancho, 2011 (com. pers.)
	b	3,120	2,747	3,167	
	R ²	0,85	0,86	0,83	
	N	2037	725	1312	
SENEGAL	a	0,4378 0,382 ⁽¹⁾			Fall y Ndiaye (2002)
	b	2,888 2,894 ⁽¹⁾			
	R ²	0,88			
	N	841			

⁽¹⁾Estimaciones realizadas con peso eviscerado.

3.3.-Crecimiento y migraciones

Crecimiento

Como se ha comentado anteriormente, el pulpo *O. vulgaris* es una especie de crecimiento rápido y vida corta. Diversos estudios han puesto de manifiesto una alta variabilidad de las tasas de crecimiento tanto entre pulpos de una misma zona, como entre pulpos de distintas zonas (Lamboeuf, 1997; Caverivière, 2002; Jouffre *et al.*, 2002). Perales-Raya (2001) sugirió la posible existencia de dos cohortes semestrales en la zona de Cabo Blanco (21°N), debido a que las condiciones favorables reinantes, acelerarían el crecimiento de los individuos, reduciéndose el ciclo vital hasta, aproximadamente, 6 meses.

En el caso de Guinea Bissau, las tallas máximas detectadas en las campañas fueron de 21,5 cm de LDM (para machos) y 19 cm (para hembras). La mayor talla de los machos se dio en la campaña de 2002. En 2008 los machos presentaron una talla máxima de 19 cm de LDM (correspondiente a un peso 3 000 g), mientras que las hembras sólo alcanzaron los 19 cm (960 g) (García-Isarch *et al.*, 2009). La sex ratio mostrada por la población de pulpo en ambas campañas fue 1,2:1 y 1:1 (M:H), en 2002 y 2008, respectivamente. Es decir, de modo global no se aprecian diferencias entre la proporción de machos y hembras. Sin embargo, sí se detectan variaciones por estrato, en el más somero (<50 m), a favor de los machos (sex ratio de 1.2:1) y en el de 50 a 200 m, a favor de las hembras (0.9:1) (García-Isarch *et al.*, 2009).

En la Figural se representa la proporción de machos y hembras por rango de talla de los pulpos muestreados en las dos campañas realizadas en aguas de Guinea Bissau. En general se evidencia, que la población se encuentra muy mezclada hasta determinadas tallas a partir de la cual, la mayor parte de los ejemplares son de sexo masculino (García-Isarch *et al.*, 2009).

Resulta curioso que la talla a partir del cual más del 50% de la población corresponde a los machos difiere de una campaña a otra (17,5 cm en 2002 y 14 cm en 2008). En cualquier caso, esta información evidencia los mayores tamaños de los machos respecto a las hembras, aunque no implica que los machos tengan mayor tasa de crecimiento, que de hecho se sabe que es superior en el caso de las hembras. El hecho de que la tasa de crecimiento sea superior en las hembras de pulpo debe estar relacionado con su necesidad de preparación para la puesta, ya que llegado el momento incluso dejan de alimentarse para cuidar de la misma. Tras el nacimiento de las larvas, las hembras mueren. Algunos estudios han observado que los machos tienen una esperanza de vida algo mayor, por lo que alcanzan mayores tamaños (Domain *et al.*, 2000).

Se ha determinado el crecimiento de pulpo, ajustándose al modelo de de Von Bertalanffy en latitudes entre 21-26°N del Atlántico centro-oriental (Lamboeuf, 1997). Los valores estimados para la función de crecimiento fueron $L_{\infty}= 25,46$, $k=0,36$ y $t_0=0,3$. Sin embargo, en la actualidad existe la idea general de que el crecimiento de pulpo no se ajusta bien al modelo de de Von Bertalanffy, por lo que proponen otras ecuaciones de crecimiento (Mangold, 1983; Lamboeuf, 1997; Perales-Raya, 2001; Semmens *et al.*, 2004).

En la actualidad no existen estudios de crecimiento de *O. vulgaris* de aguas de Guinea-Bissau, por lo que en la Tabla 5 se presentan los parámetros de crecimiento estimados para otros caladeros de la costa occidental africana, posteriormente en la revisión mencionada de Lamboeuf (1997).

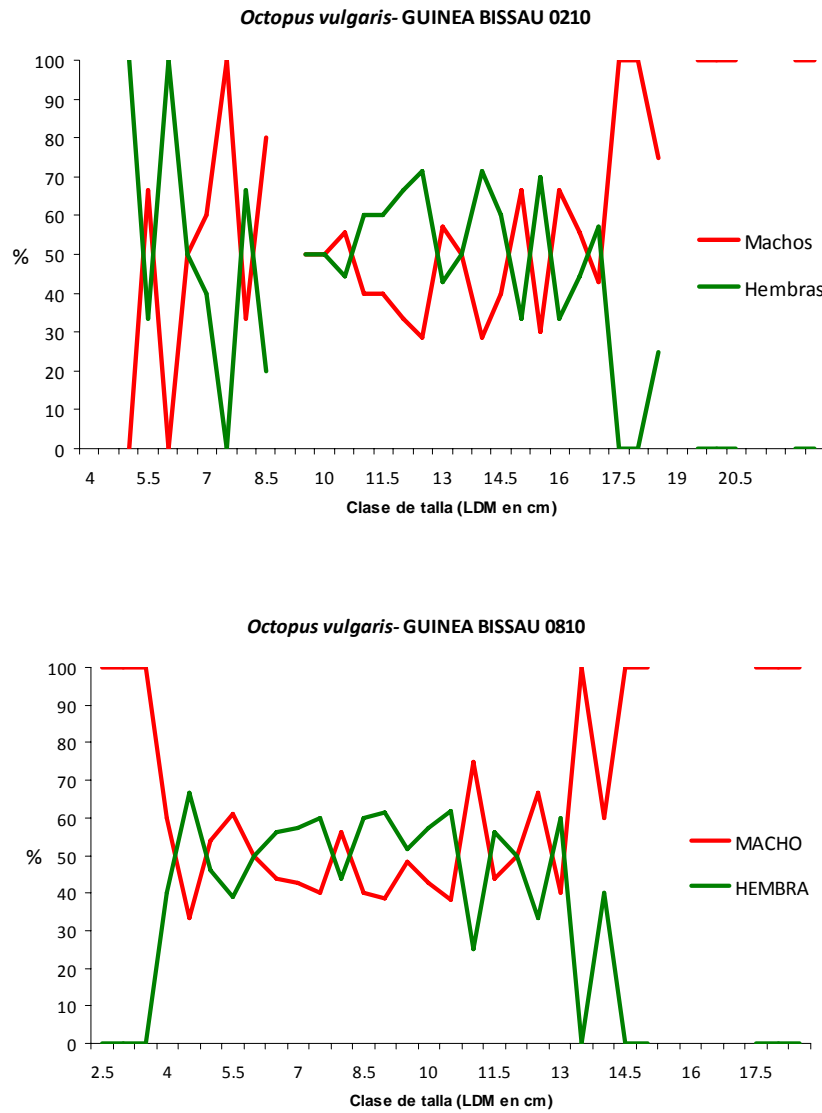


Figura 1.- Proporción de sexos por rango de talla de pulpo (*Octopus vulgaris*) procedente de las campañas GUINEA BISSAU-0210 (superior), GUINEA BISSAU-0810 (inferior).

Tabla 5.- Ecuaciones de crecimiento de estimadas para *O. vulgaris* de aguas de la costa occidental africana.

Área	Método de regresión	Ecuación	Metodología y Referencia
Sáhara 21°-26°N	Lineal	Todos: LDM (mm) = 0,647 x NI +12,5	Lectura de picos Perales-Raya (2001)
	Exponencial	♂: PF (g) = 55,16 x e ^{0,019 · NI}	
	Exponencial	♀: PF (g) = 98,54 x e ^{0,017 · NI}	
	Exponencial	♂: PEv (g) = 46,28 x e ^{0,019 · NI}	
	Exponencial	♀: PEv (g) = 91,51 x e ^{0,017 · NI}	
Mauritania Cabo Blanco (21°)	Potencial	Todos: Edad (días) = 27,978 x PF ^{0,2491}	Lectura de picos Perales-Raya <i>et al.</i> , (2010)
	Lineal	♀seniles: PF = 10,13 x NI - 27,0	Lectura de picos Perales-Raya (2001)
	Lineal	♀seniles: PEv = 8,83 x NI - 3,05	Perales-Raya (2001)
Senegal	Exponencial	Todos: PF _t = e ^{(0,0096 · (t+406,14))}	Captura-recaptura Domain <i>et al.</i> (2000)
		♂: PF _t = e ^{(0,0085 · (t+460,26))}	
		♀: PF _t = e ^{(0,0105 · (t+372,16))}	
		Todos: PF _t = e ^{(0,0130 · (t+300,22))}	
		♂: PF _t = e ^{(0,0107 · (t+364,66))}	
		♀: PF _t = e ^{(0,01050 · (t+260,61))}	

NI = días de edad

Migraciones

Desde hace décadas, en el Atlántico centro-oriental, así como en otras zonas del litoral africano, se han analizado las posibles migraciones de *O. vulgaris* mediante estudios de captura-recaptura.

En Senegal no se producen migraciones a media o larga distancia, ya que se trata de una especie que muestra cierto sedentarismo (Lamboeuf, 1997; Caverivière, 2002; Domain *et al.*, 2002; Thiaw, 2010).

En aguas mauritanas se han descrito desplazamientos estacionales desde los centros de abundancia hasta profundidades de 80 m durante las estaciones frías (Lamboeuf, 1997).

SEPIA (*Sepia* spp)

1- DISTRIBUCIÓN

Sepia hierredda se distribuye por el Atlántico suroriental, desde Cabo Blanco (21°N) hasta Angola (16°30'S). Su área de distribución se solapa con la de *Sepia officinalis*, que se encuentra ampliamente distribuida en el Atlántico oriental desde las Islas Shetland, sur de Noruega hasta el noroeste de la costa africana, de manera que su límite sur coincide aproximadamente con el límite entre Mauritania y Senegal (16°N). Este solapamiento hace probable que en numerosos estudios se haya tratado una única especie cuando en realidad las los individuos estudiados pudiesen pertenecer a las dos.

Se trata de especies demersales y neríticas que habitan preferentemente sobre fondos arenosos o fangosos. Mientras que *S. officinalis* se puede encontrar desde la costa hasta los 200 m de profundidad, con mayor abundancia por encima de los 100 m, *S. hierredda* habita en aguas por encima de los 50 m (Jereb and Roper, 2005).

La distribución batimétrica del choco varía en función de la talla y de la temperatura del agua, por lo que se ha descrito un comportamiento segregacional por tamaños. En general, los individuos de mayor porte se encuentran en el límite más profundo de su rango de distribución (Roper *et al.*, 1984). En cuanto a la influencia de la temperatura, en aguas senegalesas se han descrito patrones migratorios estacionales: cuando el agua está más fría (febrero), el tamaño de *Sepia* spp decrece de aguas someras a profundas, mientras que cuando el agua es más cálida (septiembre-octubre), el tamaño de los chocos aumenta en el mismo sentido (Mangold-Wirz, 1963; Bakhayokho, 1983).

En aguas de Guinea Bissau, el rango de distribución batimétrica de la especie oscila entre 20 y 100 m de profundidad aunque la mayor parte de su biomasa se localiza por debajo de los 50 m, según datos de la campaña GUINEA BISSAU-0810. De modo general, tanto la biomasa, como la abundancia y el tamaño medio de los individuos de sepia disminuyen con la profundidad (García-Isarch *et al.*, 2009).

En lo que se refiere a su la distribución espacial, *S. hierredda* se encuentra a lo largo de toda la costa de Guinea Bissau, aunque con variaciones de abundancia según la zona. En la zona suroriental, las abundancias por lance en la citada campaña fueron mayores que en el resto del área, especialmente por debajo de 50 m y a una latitud en torno a los 10°30' N, donde se ha localizado la mayor concentración. En la zona al norte de los 11°N, las abundancias por lance fueron menores y se localizaron algunos ejemplares en el estrato B, a profundidades entre 90 y 100 m. La diferencia en los tipos de fondos existentes al norte y sur de esta latitud (Amorim *et al.*, 2002) puede tener cierta relación con la diferencia geográfica en las abundancias de la especie.

2.- CICLO BIOLÓGICO

El ciclo de vida de las sepias tiene siempre lugar en el medio marino. Las hembras de *S. officinalis* efectúan la puesta de manera intermitente durante varios días, depositando entre 150 y 4000 huevos/puesta, según el tamaño del individuo (Boletzky, 1983), mientras que *S. hierredda* tiene una fecundidad que varía entre 250-1400 huevos (para ejemplares con LDM de 13 y 35 cm, respectivamente) (Bakhayokho, 1983). El tiempo de eclosión de los huevos varía según la temperatura del agua, entre 40-45 días (a 20°C) y entre 80-90 días (a 15°C). El ritmo de crecimiento de los juveniles (6-9 mm) es muy rápido en los primeros meses de vida, aunque luego se ralentiza. Los juveniles viven a profundidades inferiores a los 50-80 m,

asociados al fondo y separándose de él sólo para la captura de su presas. Durante el día, los juveniles, al igual que los adultos, permanecen enterrados en la arena (Boletzky, 1983; Jereb and Roper, 2005).

En general, la longevidad de esta especie se ha establecido en 12-24 meses, variando según la región y las características ambientales (Bakhayokho, 1983; Royer, 2002; Jereb and Roper, 2005). Diversos estudios han puesto de manifiesto que en aquellas zonas donde la temperatura del agua es más elevada, el ciclo vital es más corto porque la maduración sexual se adelanta. En aguas senegalesas se ha determinado (por métodos indirectos) una longevidad de 22-24 meses (Bakhayokho, 1983), mientras que en el Banco Sahariano se ha determinado, mediante métodos directos) una duración inferior a los 12 meses (Perales-Raya, 2001).

Tanto en regiones del Atlántico norte como de la costa noroccidental de África se ha observado que la población de choco presenta dos tipos de progenitores: a) reproductores precoces que completan su maduración en el primer año y b) reproductores más tardíos, que alcanzan la madurez sexual en su segundo año. Al final del periodo de puesta se produce mortalidad masiva de las hembras, razón por la cual suelen predominar los machos a partir de ciertas tallas (Bakhayokho, 1983; Boletzky, 1983; Fernández-Núñez *et al.*, 1994; Jereb and Roper, 2005).

3.- PARAMÉTROS BIOLÓGICOS

3.1- Reproducción

3.1.1.- Periodo y zona de reproducción

La reproducción dura prácticamente todo el año en estas regiones de África occidental, por lo que se encuentran individuos maduros, tanto machos como hembras a lo largo de todos los meses (Hatanaka, 1979b; Bakhayokho, 1983; Fernández-Núñez *et al.*, 1994). Los picos de reproducción del choco se determinan a partir de la proporción de hembras maduras, ya que los machos suelen madurar a edades muy tempranas.

Durante el periodo de puesta, los chocos se acercan a la costa donde las hembras depositan los huevos sobre diferentes tipos de soporte, generalmente a profundidades inferiores a los 40 m. Primero se acercan los individuos más grandes, seguidos de los medianos y los pequeños (Hatanaka, 1979b; Bakhayokho, 1983).

En la actualidad, no se conocen estudios que permitan determinar de manera clara los picos de puesta del choco en aguas de Guinea Bissau. El IEO ha realizado muestreos biológicos de choco procedente de la flota cefalopodera española operativa en aguas de Guinea Bissau, durante los años 2009 y 2010, permitiendo el estudio de ciertos aspectos de la biología de la especie en el área. Sin embargo, los desplazamientos continuos de la flota cefalopodera de este caladero al mauritano imposibilitan la obtención de muestras a lo largo de un ciclo anual completo. Los meses de pesca en el caladero de Guinea Bissau suelen coincidir con los meses de paro biológico en el caladero mauritano (Mayo-Junio y Septiembre-Octubre en 2009, y Mayo-Junio y Octubre –Noviembre en 2010). Por tanto, existen sesgos de muestreo, ya que las muestras obtenidas no cubren, ni todos meses del periodo 2009-2010 ni todas las categorías comerciales.

El análisis de los porcentajes de madurez de las hembras a lo largo de los meses muestreados permite confirmar la presencia de hembras maduras (en mayor o menor proporción) a lo largo de todo el año, con picos máximos en abril y noviembre de 2009 (Figura 2). Del mismo modo, al analizar la evolución mensual del índice gonadosomático (IGS), se observa un

incremento del mismo en los meses de abril de 2009 y de octubre-noviembre de 2009 (Figura 3). Desafortunadamente, no se han podido muestrear estos meses en 2010 para poder confirmar esos picos máximos de puesta.

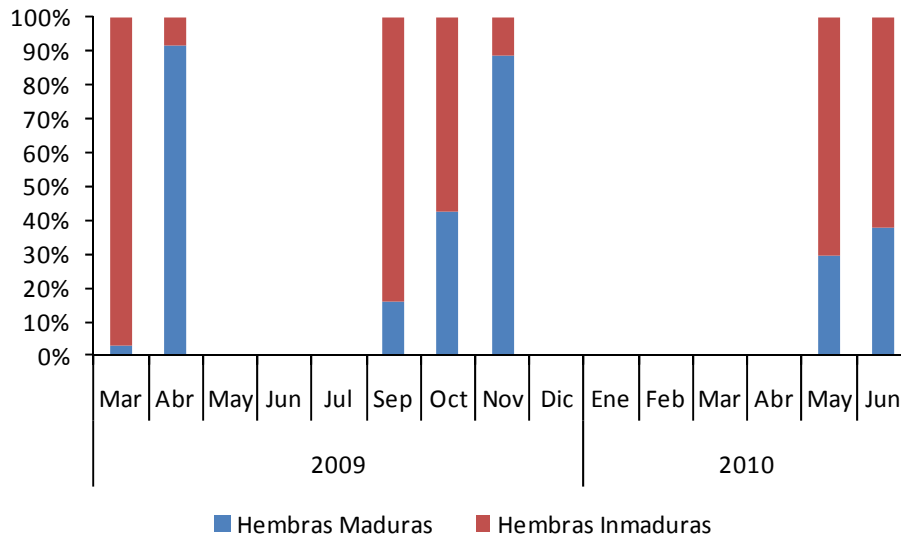


Figura 2.- Evolución del porcentaje de hembras maduras e inmaduras de *Sepia* spp procedentes de Guinea Bissau en el periodo 2009-2010.

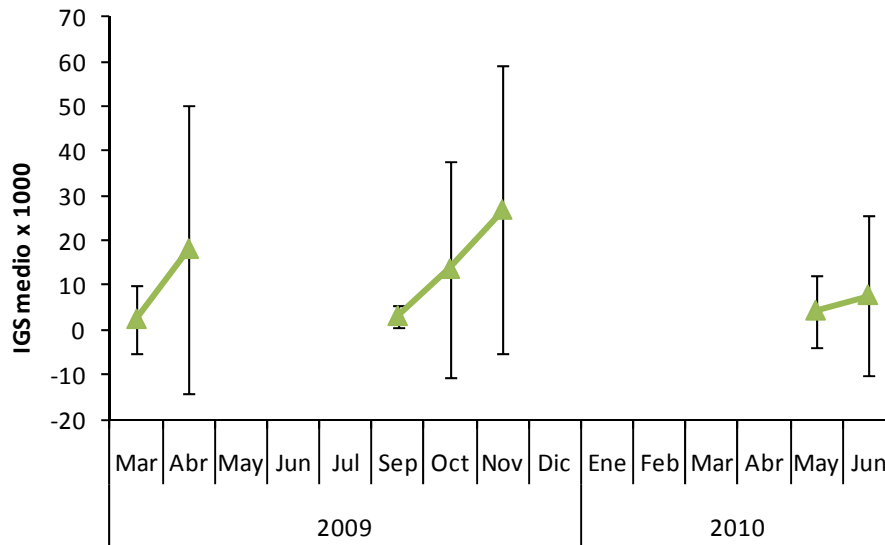


Figura 3.- Evolución mensual del IGS medio y desviaciones típicas de *Sepia* spp procedente de Guinea Bissau en el periodo 2009-2010.

En otras zonas de la costa occidental africana se han observado picos de puesta que varían según el área de estudio y el tamaño de los individuos. Se han detectado dos picos de puesta (febrero-junio y septiembre-diciembre) en el Sáhara (Fernández-Núñez *et al.*, 1994) y otros dos picos (uno en mayo y otro en septiembre) en Mauritania (Hatanaka, 1979b). En Senegal se distinguen dos picos para los individuos pequeños y medianos (abril-junio y agosto-septiembre), y sólo uno para los de mayor tamaño, localizado en febrero-marzo (Bakhayokho, 1983). Por tanto, se puede concluir que en las aguas del atlántico occidental entre el Sáhara y

Senegal, *Sepia* spp está sexualmente activa durante todo el año, con dos picos máximos de puesta: uno más importante en primavera y otro secundario en otoño.

Los porcentajes de maduración de los individuos de choco muestreados en las campañas desarrolladas por el IEO en aguas de Guinea Bissau (GUINEA BISSAU-0210 y GUINEA BISSAU-0810), variaron de una campaña a otra, aún habiéndose realizado en la misma época del año (octubre-noviembre). La proporción de machos maduros disminuyó desde un 91% (en 2002) al 61% (en 2008), mientras que la de hembras lo hizo de un 48% (en 2002) a un 36% (en 2008). Aún así, los porcentajes de maduración son lo suficientemente elevados para considerar que la especie estaba en periodo reproductor, aunque no fuese un pico máximo de puesta.

3.1.2.- Talla de primera madurez sexual

Los machos de *Sepia* spp maduran a muy temprana edad, presentando tallas de primera madurez inferiores a las de las hembras. Por tanto, es la talla de primera madurez de las hembras la que debe ser tenida en cuenta a la hora de aplicar cualquier medida de gestión relativa al tamaño de captura.

En la Tabla 6 se muestran las tallas de primera madurez (LDM_{50}) obtenidas para el choco de Guinea Bissau, a partir de las campañas de 2002 y 2008, así como así como las que se han calculado en el IEO a partir de las muestras analizadas durante 2009-2010 (que deben ser tenidas en cuenta con cierta precaución dado los sesgos de los muestreos explicados previamente). Además, a título comparativo, se presentan otras LDM_{50} descritas para machos y hembras de choco en estudios realizados en diversas áreas de la costa occidental africana.

Mientras la talla de primera madurez de los machos de choco de Guinea Bissau oscila entre 9,4 cm y 13,7 cm de LDM, la de las hembras es superior, variando entre 13,7 y 17,2 cm, según los años, tipo y época de muestreo. Estos datos son comparables a los descritos en otras áreas (Tabla 6).

Debe tenerse en cuenta que las diferencias entre las LDM_{50} estimadas por los diferentes autores pueden deberse a la utilización de escalas de madurez distintas, a diferentes criterios de determinación de los estados que se consideran maduros, y/o a la utilización de diferentes métodos para realizar las estimaciones.

Tabla 6.– Tallas de primera madurez (LDM - longitud dorsal del manto, en cm) de *Sepia* spp estimadas en diferentes regiones de la costa occidental africana (de norte a sur).

Área	LDM ₅₀ (cm)	Especie	Referencia
SÁHARA OCCIDENTAL	♀: 14	<i>Sepia hierredda</i>	García Cabrera (1968) en Bakhayokho (1983)
SÁHARA OCCIDENTAL (21°-26°N)	♂: 10,4 ♀: 11,1	<i>Sepia hierredda</i>	Fernández-Núñez <i>et al.</i> (1994)
ÁREA CECAF	♂: 14,7 ♀: 17,12	<i>Sepia</i> spp.	Sancho <i>et al.</i> (2010)
MAURITANIA	♂: 9,98 ♀: 13,09	<i>Sepia</i> spp.	Sancho, 2011 (com. pers)
SENEGAL	♂: 12,23 ♀: 16,42	<i>Sepia</i> spp.	Sancho, 2011 (com. pers)
SENEGAL	♀: 13,5	<i>Sepia hierredda.</i>	Bakhayokho (1983)
GUINEA BISSAU 2002 ⁽¹⁾	♂: 9,4 ♀: 15,4	<i>Sepia hierredda</i>	García-Isarch, 2011 (com.pers.)
GUINEA BISSAU 2008 ⁽²⁾	♂: 13,7 ♀: 17,2	<i>Sepia hierredda</i>	García-Isarch, 2011 (com.pers.)
GUINEA BISSAU 2010 ⁽³⁾	♂: 10,5 ♀: 13,7	<i>Sepia</i> spp.	Sancho, 2011 (com.pers.)

⁽¹⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0210

⁽²⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0810

⁽³⁾Datos procedentes de muestreos biológicos de muestras de la flota comercial en laboratorio (IEO)

3.1.3.- Relaciones biométricas

En la Tabla 7 se presentan los parámetros y coeficientes de determinación de la función potencial ($PF=a \times LDM^b$) que relaciona el peso fresco (PF) y la longitud dorsal del manto (LDM) de *Sepia* spp procedente de Guinea Bissau. Los datos de 2008 proceden la campaña GUINEA BISSAU 0810, mientras que los de 2009 y 2010 se han estimado a partir de los muestreos biológicos llevados a cabo en laboratorio a partir de muestras obtenidas de la flota comercial española (Sancho, 2011, com. pers.). En la Tabla 8 se muestran, a título comparativo, los parámetros obtenidos en otras áreas adyacentes de la costa occidental africana.

Tabla 7.- Parámetros y coeficiente de determinación de la función potencial que relaciona la talla y peso (global y por sexos) de *Sepia* spp de Guinea Bissau (muestras 2009-2010).

	Parámetros	Total	Hembras	Machos	Especie y Referencia
GUINEA BISSAU 2008⁽¹⁾	a	0,227	0,198	0,2072	<i>Sepia hierredda</i> García-Isarch <i>et al.</i> , (2009)
	b	2,702	2,764	2,730	
	R	0,98	0,99	0,99	
	N	185	92	83	
GUINEA BISSAU 2009-2010⁽²⁾	a	0,311	0,270	0,377	Sancho, 2011 (com. pers.)
	b	2,612	2,670	2,533	
	R	0,950	0,959	0,940	
	N	1289	696	592	

⁽¹⁾Datos procedentes de la campaña GUINEA BISSAU-0810

⁽²⁾Datos procedentes de muestreos biológicos de muestras de la flota comercial en laboratorio (IEO)

Tabla 8.- Ecuaciones potenciales que relacionan la longitud dorsal del manto (LDM) y el peso fresco (PF) en machos, hembras o globalmente en caladeros de África occidental.

	Parámetros	Total	Hembras	Machos	Especie y Referencia
Área CECAF	a		0,26	0,28	<i>Sepia</i> spp. Sancho <i>et al.</i> (2010)
	b		2,69	2,66	
	R ²		0,97	0,97	
	N		3033	2455	
BANCO SAHARIANO 21-16°N	a	0,002	0,0014	0,0019	<i>S. officinalis</i> Delgado <i>et al.</i> (1993)
	b	2,457	2,533	2,458	
	R ²	0,97	0,97	0,97	
	N	480	208	272	
MAURITANIA 1974	a	0,146			<i>Sepia hierredda</i> Guerra (1979d)
	b	2,910			
	R ²	0,94			
	N	1076			
MAURITANIA 2005	a		0,483	0,361	<i>Sepia</i> spp. Sancho 2011 (com. pers.)
	b		2,490	2,583	
	R ²		0,97	0,98	
	N		239	237	
MAURITANIA 2010	a	0,44	0,386	0,503	<i>Sepia</i> spp. Jurado, 2011 (com. pers.)
	b	2,52	2,58	2,46	
	R ²	0,96	0,96	0,90	
	N	920	587	333	
SENEGAL 2005	a		0,210	0,195	Sancho, 2011 (com. pers.)
	b		2,801	2,82	
	R ²		0,98	0,98	
	N		394	436	

3.2.-Crecimiento y migraciones

Crecimiento

El choco *Sepia* spp es una especie de crecimiento rápido y vida corta. Aunque los machos suelen alcanzar mayor tamaño que las hembras, no se ha demostrado un crecimiento significativamente diferente entre sexos (Bakhayokho, 1983; Perales-Raya, 2001). La tasa de crecimiento varía positivamente con la temperatura (variación estacional) y negativamente con el tamaño de los individuos (Bakhayokho, 1983; Roper *et al.*, 1984; Perales-Raya, 2001; Royer, 2002).

Las tallas de los individuos de *S. hierredda* muestreados en las campañas GUINEA BISSAU-0210 y GUINEA BISSAU-0810 oscilaron entre un mínimo de 1,5 cm de LDM y un máximo de 31,5 cm. En la campaña de 2008 se pudo apreciar la presencia de dos cohortes claras, una de ejemplares muy pequeños (moda de 4 cm) y otra de ejemplares mayores (moda de 17 cm). En 2002 el rango de tallas osciló de 6,9-25,3 cm (machos) y 8,4-24,9 (hembras). En el año 2008, la talla mínima de machos y hembras osciló entre 3-3,5 cm y la máxima fue de 31,5 (machos) y 47 cm (hembras), aunque ésta última estaba determinada por la captura de un único ejemplar de gran tamaño. De modo general se puede apreciar el aumento del rango de tallas de *S. hierredda* de una campaña a otra, a pesar de que éstas fueron llevadas a cabo en las mismas condiciones y en la misma época del año. En los muestreos realizados en laboratorio de sepias procedentes de la flota española durante 2009 y 2010, las tallas máximas de machos y hembras fueron, respectivamente 24,0 cm y 20,2 cm de LDM.

La sex-ratio obtenida a partir de las muestras de la flota comercial fue de 0,85:1 (M:H), muy similar a la obtenida en la campaña de 2008, de 0,9:1 (M:H). Sólo en la campaña de 2002 se pudo apreciar una proporción ligeramente superior de machos (sex ratio 1,2:1). No se han observado diferencias significativas entre machos y hembras en función de la profundidad.

La proporción de machos y hembras por rango de talla de los ejemplares muestreados en las campañas (2002 y 2008) y en los muestreos en laboratorio de la flota comercial (2009 y 2010) muestran que los machos suelen alcanzar mayor tamaño que las hembras, de modo que a partir de LDM en torno a 20 cm, la proporción de machos supera el 50% por rango de tallas (Figura 4). La mortalidad de las hembras tras el proceso de puesta puede explicar esta limitación en el crecimiento de las mismas.

El crecimiento de los chocos está ligado a la temperatura del agua, por lo que la tasa de crecimiento varía, para individuos que habitan una misma zona, según la época del año en la que se haya producido la puesta y la eclosión de los huevos en cuestión. Algunos autores consideran tasas de crecimiento diferentes para los periodos eclosión-reclutamiento y reclutamiento-adulto, siendo mayor la primera (Bakhayokho, 1983; Royer, 2002). De manera general, los chocos nacidos durante las épocas más favorables de cría (primavera), crecen más rápido y por tanto, alcanzan antes la talla de reclutamiento, comenzando su puesta antes que los chocos nacidos en otras épocas del año (Fernández-Núñez *et al.*, 1995).

En la actualidad no existen estudios de crecimiento de *S. officinalis* o *S. hierredda* en aguas de Guinea-Bissau, por lo que en la Tabla 9 se presentan las tasas de crecimiento generales obtenidas en otras zonas del Atlántico occidental.

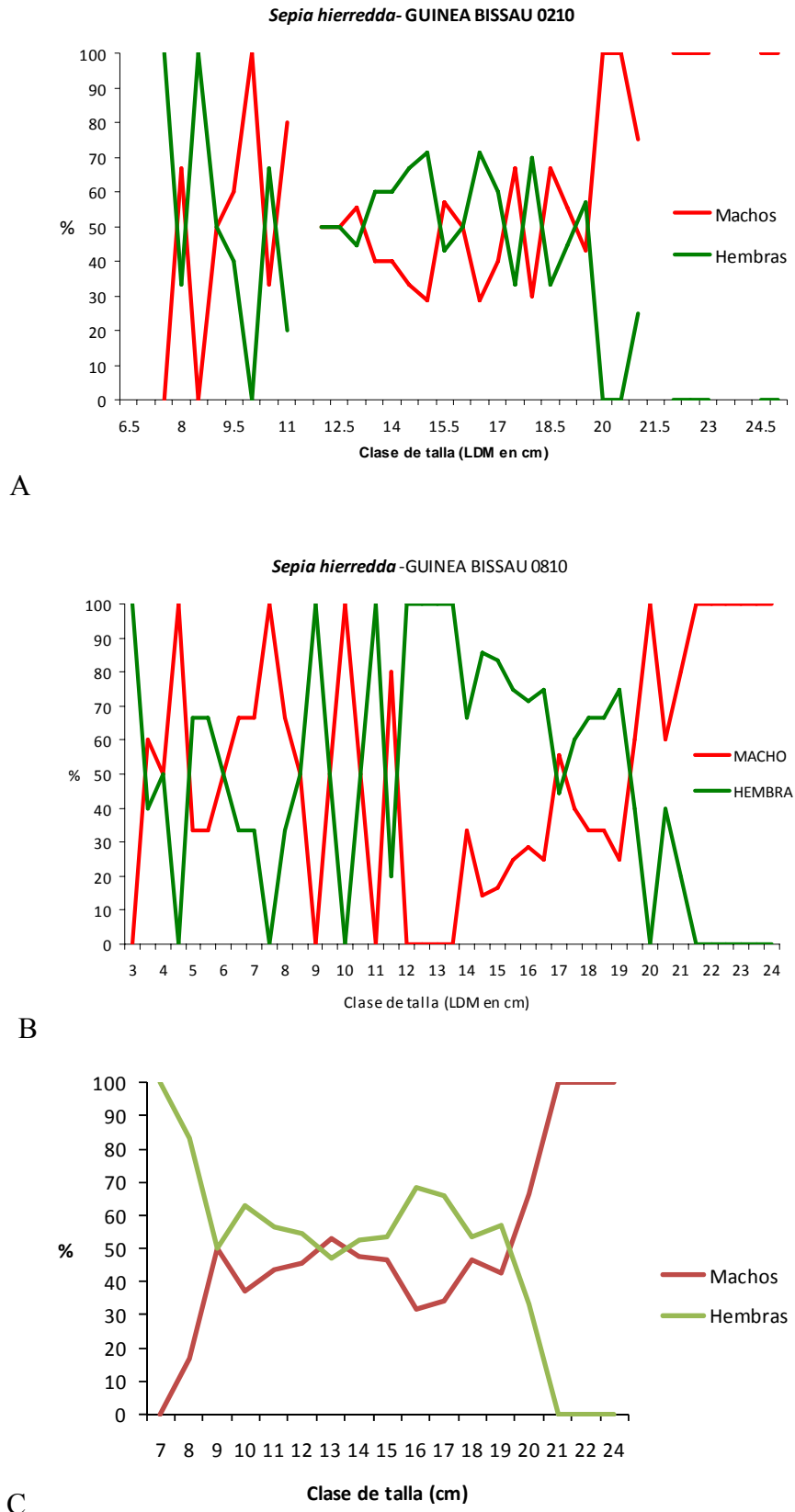


Figura 4.- Proporción de sexos por rango de talla del choco (*Sepia* spp) procedente de las campañas GUINEA BISSAU-0210 (A), GUINEA BISSAU-0810 (B) y de los muestreos de ejemplares procedentes de las flota comercial española (C).

Tabla 9.- Tasas de crecimiento (TC) y ecuaciones de crecimiento (lineales o potenciales) de *Sepia* spp estimadas caladeros del Atlántico Occidental.

Área	Muestra	TC (cm/mes)	Ecuación	Referencia
Banco Sahariano (potencial)	<i>Sepia hierredda</i> (ambos sexos) 1990-1993		LDM (mm) = 0,000833 x NI ^{2,4043} NI = nº incrementos (~días) R ² =0,71 N=24	Raya <i>et al.</i> (1994)
Banco Sahariano (potencial)	<i>Sepia hierredda</i> (ambos sexos) 1990-1993	4	LDM (mm) = 0,17 x NB ^{1,352} NB = días de edad R ² =0,55 N=150	Perales-Raya (2001)
SENEGAL (lineal)	<i>Sepia hierredda</i> (ambos sexos) 1977-1979	2,16	LDM (cm) = 2,16 x t + 10,10 t=meses r=0,97 9-25 cm	Bakhayokho (1983)

Migraciones

Se han detectado migraciones batimétricas de chocos a partir del análisis de las variaciones de la abundancia y de las distribuciones de talla con la profundidad, relacionadas con procesos de puesta y con la temperatura del agua.

Por otra parte, se conoce la existencia de migraciones geográficas latitudinales. Así, en la costa de Senegal se ha descrito una migración norte-sur por aguas someras durante el primer semestre del año, que cerraría el ciclo sur-norte por aguas más profundas a lo largo del segundo semestre. Durante el proceso correspondiente al primer semestre podrían llegar individuos al límite norte de Guinea Bissau (Bakhayokho, 1983). También en aguas de Senegal, se producen patrones migratorios estacionales relacionados con la temperatura, de modo que cuando el agua está más fría (febrero), el tamaño de *Sepia* spp decrece de aguas someras a profundas, mientras que cuando el agua es más cálida (septiembre-octubre), el tamaño de los chocos aumenta en el mismo sentido (Mangold-Wirz, 1963; Bakhayokho, 1983).

BIBLIOGRAFÍA

- Amorim, P.A., S.S. Mané and K.A. Stobberup. 2002. Structure of Demersal Fish Assemblages Based on Trawl Surveys in the Continental Shelf & Upper Slope off Guinea-Bissau. In: *Pêcheries maritimes, écosystèmes & sociétés en Afrique de l'Ouest: Un demi-siècle de changement*, pp. 281-298.
- Bakhayokho, M. 1983. Biology of the cuttlefish *Sepia officinalis hierreda* off Senegalese coast: 204-263. In: Caddy, J.F. (ed.) *Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fisheries Technical Paper*, No. 231.
- Balguerías, E., C. Hernández-González and C. Perales-Raya. 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*. Vol. 71: 147-163.
- Boletzky, S.v. 1983. *Sepia officinalis*: 31-52. In: Boyle, P.R. (ed.) *Cephalopod Life Cycles (I): Species Accounts*. Orlando. Academic Press.
- Caverivière, A. 2002. Eléments du cycle de vie du poulpe *Octopus vulgaris* des eaux sénégalaises: 105-123. In: Caverivière, A., M. Thiam and D. Jouffre (eds.). *Le poulpe Octopus vulgaris Sénégal et côtes nord-ouest africaines*. Paris. IRD Editions. 385 pp.
- Caverivière, A., F. Domain and A. Diallo. 1999. Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). *Aquatic Living Resources*. Vol. 12 (2): 151-154.
- Caverivière, A., M. Thiam and D. Jouffre. 2002. Le poulpe *Octopus vulgaris*. Sénégal et côtes nord-ouest africaines. In: Développement, I.D.R.P.L. (ed). *Actes du colloque Centre de recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye 14-18 février 2000*. Paris: IRD Editions. 389.
- Delgado, A., J.C. Santana, J. Ariz and R. Goñi. 1993. Parámetros biológico-pesqueros de algunas especies de la familia Sepiidae Keferstein, 1866, obtenidos en las campanas IBNSINA (1980-1982). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. Vol. 9 (1): 41-56.
- Dia, M. 1988. Biologie et exploitation du poulpe *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) des côtes mauritaniennes. Doctoral Thesis. Université de Bretagne Occidentale, Brest France. 164 pp.
- Diallo, M., D. Jouffre, A. Caverivière and M. Thiam. 2002. The demographic explosion of *Octopus vulgaris* in Senegal during the summer 1999. *Bulletin of Marine Science*. Vol. 71 (2): 1063-1065.
- Domain, F., A. Caverivière, M. Fall and D. Jouffre. 2002. Expériences de marquages du poulpe *Octopus vulgaris* au Sénégal: 41-57. In: Caverivière, A., M. Thiam and D. Jouffre (eds.). *Le poulpe Octopus vulgaris Sénégal et côtes nord-ouest africaines*. Paris. IRD Editions. 385 pp.
- Domain, F., D. Jouffre and A. Caverivière 2000. Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 80 (4): 699-705.
- Fall, M. and S. Ndiaye. 2002. Discrimination et description morphométriques du poulpe commun (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) des côtes sénégalaises: 71-86. In:

- Caverivière, A., M. Thiam and D. Jouffre (eds.). Le poulpe *Octopus vulgaris* Sénégal et côtes nord-ouest africaines. Paris. IRD Editions. 385 pp.
- Faure, V., C.A. Inejih, H. Demarcq and P. Cury. 2000. The importance of retention processes in upwelling areas for recruitment of *Octopus vulgaris*: the example of the Arguin Bank (Mauritania). *Fisheries Oceanography*. Vol. 9 (4): 343-355.
- Fernández-Núñez, M., C. Hernández-González, J.R. Cejas and E. Balguerías. 1995. Rearing experiences of *Sepia officinalis* Linnaeus 1758 in the Canary Islands: growth rates and statoliths analysis. In: Guerra, A., E. Rolán and F. Rocha (eds.). *Proceedings of 12th 12th International Malacological Congress*. Vigo. 180 pp.
- Fernández-Núñez, M., C.P. Raya, M. Ruíz, C.L. Hernández-González and E. Balguerías. 1994. Reproductive biology of cuttlefish *Sepia hierredda* Rang, 1837 from North West African coast (21°N-26°N). *CIAC meeting: The behaviour and natural history of Cephalopods. Naples, Italy, 5-11 June 1994 (mimeo)*. 1-12 pp.
- García Cabrera, R.C., 1968, Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco (*Sepia officinalis hierredda*) en aguas del Sahara español. *Publ.Téc.Junta Estud.Pesca, Madr.* Vol. 7: 141-198.
- García-Isarch, E., C. Burgos, I. Sobrino, A. Mendes, I. Barri, V. Assau, R. Gomes y M. Gomes, 2009. Informe de la campaña de evaluación de recursos demersales de la ZEE de Guinea Bissau a bordo del B/O Vizconde de Eza "GUINEA BISSAU 0810". Instituto Español de Oceanografía y Centro de Investigaçao Pesqueira Aplicada de Guinea Bissau. (Mimeo)
- Guerra, A. 1979a. Apéndice 7. Distribución y abundancia de *Octopus vulgaris* en el Atlántico Centro-oriental (26°10'N-23°30'N): 83–97. Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. *COPACE/PACE SERIES 78/11*. FAO, Rome. 149 pp.
- Guerra, A. 1979b. Apéndice 8. Estructura de la población de *Octopus vulgaris* del Atlántico Centro-oriental (26°10'N-23°30'N): Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. *COPACE/PACE SERIES 78/11*. FAO, Rome. Pp: 99–111.
- Guerra, A. 1979c. Edad y crecimiento de *Octopus vulgaris* del Atlántico Centro-oriental (26°10'N-23°30'N): Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. *COPACE/PACE SERIES 78/11*. FAO, Rome. Pp:113–126.
- Guerra, A. 1979d. Apéndice 10. Sobre *Sepia officinalis* del Atlántico Centro-oriental (26°10'N-23°30'N): Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. *COPACE/PACE SERIES 78/11*. FAO, Rome. Pp : 127–133.
- Guerra, A., M. Pérez-Losada, F. Rocha and A. Sanjuan. 2001. Species differentiation of *Sepia officinalis* and *Sepia hierredda* (Cephalopoda: Sepiidae) based on morphological and allozyme analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 81 (02): 271-281.
- Hatanaka, H. 1979a. Geographical distribution of two subspecies of *Sepia officinalis* off the northwestern coast of Africa: 55–62. Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. *COPACE/PACE SERIES 78/11*. Rome. FAO. 149 pp.

- Hatanaka, H. 1979b. Spawning season of the cuttlefish, *Sepia officinalis officinalis*, off the northwestern coast of Africa. Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. COPACE/PACE SERIES 78/11. Rome. FAO. Pp :63-74.
- Hatanaka, H. 1979c. Appendix 11. Spawning season of common octopus, *Octopus vulgaris* CUVIER, off the northwestern coast of Africa: 135–146. Rapport du Groupe de Travail Ad Hoc sur l'Evaluation des Stocks de Céphalopodes. Santa-Cruz de Ténériffe, Espagne. 18 - 23 septembre 1978. COPACE/PACE SERIES 78/11. Rome. FAO. 149 pp.
- Hureau, J.C. 2011. Online Database: Marine Species Identification Portal. Fishes of the NE Atlantic and the Mediterranean [Online]. Available: <http://species-identification.org/index.php> [Accessed 2011].
- Idrissi, F.H., N. Koueta, M. Idhalla, D. Belghyti and S. Bencherif. 2006. Les modalités du cycle sexuel du poulpe *Octopus vulgaris* du Sud marocain (Tantan, Boujdour). *Comptes Rendus Biologies*. Vol. 329: 902-911.
- Inejih, C.O. 2000. Dynamique spatio-temporelle et biologie du poulpe (*Octopus vulgaris*) dans les eaux mauritaniennes: modélisation de l'abondance et aménagement des pêcheries. These de Doctorat. Université de Bretagne Occidentale. 253 pp.
- Jereb, P. and C.F.E. Roper (eds.). 2005. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae). Rome. 262 pp.
- Jouffre, D., A. Caverivière and F. Domain. 2002. Croissance du poulpe *Octopus vulgaris* au Sénégal. Compléments d'informations et comparaison régionale: 59-69. In: Caverivière, A., M. Thiam and D. Jouffre (eds.). Le poulpe *Octopus vulgaris* Sénégal et côtes nord-ouest africaines. Paris. IRD Editions. 385 pp.
- Lamboeuf, M. (ed.) 1997. Groupe de travail ad hoc sur les cephalopods. Tenerife, 19-26 mai 1997. COPACE/PACE/Ser. No 97/63. FAO, Rome. 103 pp.
- Mangold-Wirz, K. 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie et Milieu*. Vol. Supl. 13: 1-285.
- Mangold, K. 1983. *Octopus vulgaris*: 335-363. In: Boyle, P.R. (ed.) Cephalopod Life Cycles (I): Species Accounts. Orlando. Academic Press.
- Perales-Raya, C. 2001. Determinación de la edad y estudio del crecimiento del choco (*Sepia hierreda* Rang, 1837), el calamar (*Loligo vulgaris* Lamarck, 1798) y el pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) de la costa noroccidental africana. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna. 192 pp.
- Perales-Raya, C., A. Bartolomé, M.T. García-Santamaría, P. Pascual-Alayón and E. Almansa. 2010. Age estimation obtained from analysis of octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) beaks: Improvements and comparisons. *Fisheries Research*. Vol. 106 (2): 171-176.
- Raya, C.P., M. Fernández-Núñez, E. Balguerías and C. Hernández-González. 1994. Progress towards ageing cuttlefish *Sepia hierreda* from the northwestern African coast using statoliths. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 114: 139-147.

- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney and C.E. Nauen (eds.). 1984. FAO species catalogue. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis*, No. 125 (3). 277 pp.
- Royer, J. 2002. *Modélisation de stocks des céphalopodes de Manche*. Doctoral Thesis. Université de Caen Basse Normandie. 243 pp.
- Sancho, A., V. Duque, M.N. Carrasco, A. Jurado-Ruzafa, E. Hernández, P.J. Pascual-Alayón and M.T.G. Santamaría. 2010. Cefalópodos del Área CECAF (División FAO 34): evolución de las capturas y análisis biológico. *In: XVI Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina*. Alicante (España), del 6 al 9 de Septiembre de 2010.
- Semmens, J.M., G.T. Pecl and R. Villanueva. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research*. Vol. 55: 367-377.
- Thiaw, M. 2010. Dynamique des ressources halieutiques à durée de vie courte : cas des stocks de poulpe et de crevettes exploités au Sénégal. Doctoral Thesis. Université Européenne de Bretagne. 215 pp.