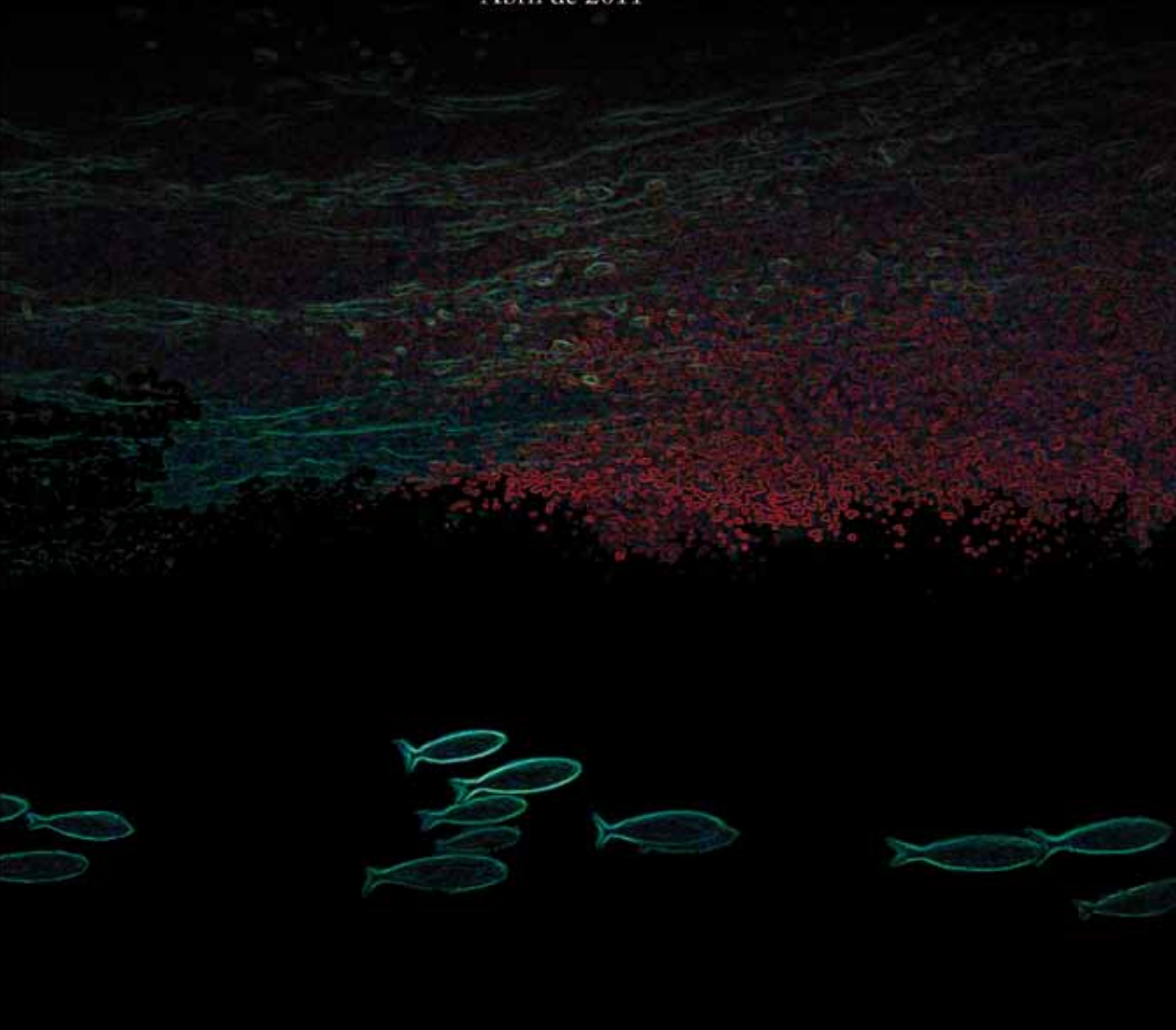


Comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros de Galicia: ecología e impactos humanos

Pablo Pita Orduna

Tesis doctoral
Abril de 2011



Encuadernación: Talleres Centro Laboral Lamastelle. Aspronaga. Av. Rosalía de Castro, 12. 15173, Oleiros.

Dirección: Dr. Juan Freire Botana.

Imágenes: Pablo Pita Orduna.

Maquetación: Terranova, S.L.

El Capítulo II se aceptó para su publicación por la revista *Scientia Marina* (en prensa), con el título "*Movements of three large coastal predatory fishes in the northeast Atlantic: a preliminary telemetry study*". Autores: P. Pita y J. Freire.

El Capítulo V se envió para su publicación a la revista *Fish and Fisheries*, con el título "*Near collapse of a coastal rocky reef fish community in the northeast Atlantic Ocean*". Autores: P. Pita y J. Freire.

El Capítulo VII se publicó en el número 72 (4), páginas 693-699, de la revista *Scientia Marina* (2008), con el título "*How to assign a catch value to fishing grounds when fisheries statistics are not spatially explicit*". Autores: P. Pita, J. Freire y A. García-Allut.



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros de Galicia: ecología e impactos humanos

Pablo Pita Orduna

Tesis doctoral

Abril de 2011

Dirección: Dr. Juan Freire Botana. Profesor Titular de Universidad del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidade da Coruña.

Departamento de Biología Celular y Molecular
Doctorado en Biología Marina y Acuicultura



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Dr. JUAN FREIRE BOTANA, Profesor Titular de Universidad del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidade da Coruña,

CERTIFICA:

Que la presente tesis Doctoral titulada: **Ecología e impactos humanos sobre la comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros**, que presenta PABLO PITA ORDUNA, ha sido realizada bajo mi dirección, y una vez concluida, autorizamos su presentación ante el tribunal correspondiente.

A Coruña, 15 de abril de 2011

Fdo. Juan Freire Botana

Agradecimientos

Hace aproximadamente siete años volví de una estancia en Brasil con la idea de realizar una tesis doctoral. Por aquel entonces yo formaba parte de la directiva de la Federación Galega de Actividades Subacuáticas (FEGAS) como responsable de su Departamento de Biología. Por ello sabía que en Galicia los conocimientos sobre las pesquerías recreativas en general y submarinas en particular eran muy escasos. Además tenía acceso al archivo de campeonatos de pesca submarina que la FEGAS había acumulado durante los últimos 50 años; y aquel archivo ofrecía una oportunidad única para estudiar los cambios a largo plazo operados en los ecosistemas costeros gallegos.

Mis conocimientos acerca de la dinámica del doctorado eran escasos y poco realistas, así que me fui al Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidade da Coruña para hablar con algunos de mis antiguos profesores. Para ser sincero, recordaba muy vagamente a Juan Freire, pero en cuanto le conté mi idea, se entusiasmó. Le pareció una oportunidad fantástica, y a pesar de que estaba ocupado dirigiendo varias tesis y que en aquel momento no había espacio para mí en el laboratorio, me animó a continuar con el proyecto. Se ofreció a guiarme durante los dos primeros años del Diploma de Estudios Avanzados, y si todo iba bien, durante los tres siguientes de doctorado.

No es un tema especialmente difícil -me dijo- en un par de años, o tres como mucho puedes leer la tesis. Sí, en eso me engañó, pero a cambio me enseñó a empezar a pensar como un científico y nunca dejó de creer que terminaríamos esta tesis (aunque a veces dijera lo contrario, por fastidiar). Durante estos años mi verbo florido sufrió cruelmente con sus inmisericordes tijeras, pero pocas veces hemos tenido que variar la redacción de nuestros artículos (hemos tenido que revisar el inglés, pero eso es porque somos españoles).

Además, Juan hizo algo poco corriente en la relación usual entre doctorandos y directores. Siempre ha valorado mis opiniones, me ha animado a ser creativo, y sobre todo se ha preocupado por obtener fuentes de financiación no sólo para investigar, sino para que yo pudiese disfrutar de un sueldo y consiguientemente de una vida privada ajena a la Universidad. Y cuando las fuentes públicas de financiación fallaron, recurrimos a las privadas y cuando estas también lo hicieron creamos una empresa.

Por todo ello estoy sinceramente agradecido a Juan, mi director de tesis.

He dedicado mi tesis a mi familia y otros animales no sólo como homenaje a los buenos ratos que la lectura de los libros de Gerald Durrell me hizo pasar durante mi adolescencia (gracias a mi madrina por regalarme el primero de ellos); es que mi infancia tuvo también algo de Durrelliana. Según mis padres siempre me han interesado más los bichos que las personas. Por ello, en mis recuerdos de juventud están muy mezcladas mis familias humana y animal: los delfines, mi abuela Margarita y los lorchos de la rampa del muelle de la Graña; el Lagarto, mi abuela Melela y Sigi, con Pipo y Corinto (¡que caballos más bonitos y buenos!) y los langostinos de las charcas de Extremadura (en realidad renacuajos); las vacas de Manuel, el perro pulgoso, los reos del Pozo do Rego, mis tíos y primos durante aquellos veranos interminables en el Pazo do Souto; mi tío foca, las ranas y las colecciones de mariposas; la jauría de perros y primos; y Luquitas y mi Padre.

Lucas era un precioso cachorro de cocker spaniel que mi madre regaló a mi padre dentro de una cajita, cuando ya estaba muy enfermo. Fueron inseparables hasta la muerte de mi padre y ahora no puedo pensar en uno sin que el otro me venga a la memoria. Sigo echando de menos a mi padre, sobre todo, curiosamente, cuando necesito forjarme una opinión sobre alguna cuestión de actualidad. Mi padre era un periodista de raza. Recuerdo que al pedirle su opinión sobre alguna cuestión él nunca me daba su opinión personal, sino que me hacía un resumen de *todos* los puntos de vista. Recuerdo que yo me impacientaba y terminaba por pedirle que me dijera lo que pensaba *él* realmente. Sonreía, imagino que pensaría en la impaciencia de la juventud, y terminaba por dármele a regañadientes. Gracias papá por enseñarme a ser crítico, algo que me ha sido de utilidad no sólo en esta tesis, sino a lo largo de mi vida.

Para terminar una tesis es necesario dar un golpe de riñones. En mi caso, ese esfuerzo final vino de la mano de mi hija Ada. Diana dio a luz a Ada después de un parto largo, complejo y absolutamente impresionante, el 26 de abril de 2011, pocos días después de haber depositado esta tesis. La proximidad del nacimiento de Ada consiguió que finalizase mi tesis en muy poco tiempo, por lo que verdaderamente Ada nació con un pan bajo su bracito.

Además, para que esta tesis pudiese ser terminada han colaborado muchas otras personas e instituciones:

Todos los miembros del Grupo de Investigación en Recursos Marinos y Pesquerías de la Universidade da Coruña han ayudado de múltiples maneras.

La confianza del presidente de la FEGAS, Enrique Brandariz, de su secretario, Manuel Segade y del resto de la directiva, resultaron absolutamente imprescindibles.

Gracias a Javier (mi suegro), a Tito, a Iván, a Fernando, a Chuchi y (sobre todo) a Carlos por su inestimable colaboración en la pesca de congrios, maragotas y lubinas. Gracias igualmente por su participación en los seguimientos de telemetría y otros trabajos relacionados a mis compañeros del Grupo de Investigación en Recursos Marinos y Pesquerías, a los estudiantes voluntarios y a los trabajadores del *Aquarium Finisterrae*.

Agradezco también la colaboración prestada por la Federación Provincial de Cofradías de Pescadores de A Coruña y las Cofradías de pescadores de Ares, Barallobre, Caión, Cedeira, Ferrol, Laxe, Lorbé, Malpica, Mera, Mugardos, O Barqueiro, Pontedeume y Sada.

Me gustaría también agradecer los comentarios de J. Otero (IIM-CSIC) y J.A. García-Charton (Universidad de Murcia), que contribuyeron enormemente a la mejora del contenido de esta tesis.

Mi tía Chus, que lo mismo vale para un roto que para un descosido y te ayuda aunque no quieras, resumió y ordenó la bibliografía de la introducción general. Mi madre y su amiga María Moliner revisaron el estilo (y sobre todo las preposiciones) de algunos de los textos. Mi hermano me ayudó (poco) con el inglés (pero da igual). Mis amigos me ayudaron aguantándome y estando ahí: Charlie, Jorge, Adrián, Eva, Sandrita y todos los pajarólogos. Jorge Candán, uno de mis escasos amigos del *Aquarium Finisterrae* (de verdad, de los que no te fallan, junto con María Moyano) fue la persona que me presentó en la FEGAS y que por lo tanto me dio la oportunidad de realizar esta tesis. Gracias también a Isabel (mi suegra) por su buena disposición en todo momento, y por fregar mi casa a escondidas cuando no estamos en ella, y gracias a Lupo por ser el mejor perro del mundo.

Finalmente, cabe mencionar que parte de los trabajos de esta tesis doctoral fueron financiados por la Fundación Océano Vivo, por la Xunta de Galicia (Plan Galego de Investigación, Desenvolvemento e Innovación Tecnolóxica), proyecto PECOS (PGIDIT05RMA10301PR), por el Ministerio Español de Educación y Ciencia y por los Fondos Europeos de Desarrollo Regional (ERDF), proyecto CONNECT (CTM2006-09043/MAR).

A mi familia y otros animales

Índice

Introducción general	17
1. Las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros.	18
2. Océanos silenciosos	19
3. Área de estudio.	21
4. Objetivos.	24
Parte primera. Ecología de las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros	27
Capítulo I. Dinámica espacial y temporal de la comunidad de peces objetivo de una pesquería recreativa submarina del Noreste Atlántico	28
1. Resumen	30
2. Introducción	30
3. Material y métodos	32
4. Resultados	36
5. Discusión.	52
Capítulo II. Movimientos de tres grandes peces depredadores costeros del Noreste Atlántico: estudio preliminar mediante telemetría	56
1. Resumen	58
2. Introducción	58
3. Material y métodos	61
4. Resultados	72
5. Discusión.	76
Capítulo III. Relaciones tróficas de las comunidades de peces de arrecifes rocosos de Galicia estimadas mediante isótopos estables	80
1. Resumen	82
2. Introducción	82
3. Material y métodos	83
4. Resultados	86
5. Discusión.	88

Capítulo IV. Comparación de tres métodos de censo para el análisis de la estructura de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros . . 92

- 1. Resumen 94
- 2. Introducción 94
- 3. Material y métodos 97
- 4. Resultados 102
- 5. Discusión. 104

Parte segunda. Impactos humanos sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros 107

Capítulo V. Cuasi-colapso de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros del Noreste del Océano Atlántico. 108

- 1. Resumen 110
- 2. Introducción 110
- 3. Material y métodos 112
- 4. Resultados 117
- 5. Discusión. 125

Capítulo VI. Impacto de la pesca submarina sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros de Galicia 130

- 1. Resumen 132
- 2. Introducción 132
- 3. Material y métodos 134
- 4. Resultados 142
- 5. Discusión. 146

Capítulo VII. Como asignar valor económico a los caladeros cuando las estadísticas de pesca no son espacialmente explícitas 150

- 1. Resumen 152
- 2. Introducción 152
- 3. Material y métodos 155
- 4. Resultados 158
- 5. Discusión. 162

Conclusiones	165
1. Ecología de las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros	166
2. Impactos humanos sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros	167
3. Recomendaciones para la gestión sostenible de las comunidades de peces y de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia	168
Bibliografía	171



Introducción general

1. Las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros

Los mares costeros han sido tradicionalmente muy valorados por la humanidad, que ha establecido con ellos fuertes relaciones de interdependencia (Lotze *et al.*, 2006). Su accesibilidad y su gran riqueza en biomasa y diversidad biológica explican la intensiva explotación que se ha realizado de estos ecosistemas (Lotze *et al.*, 2006).

Aproximadamente el 10% del producto interior bruto de Galicia (NO de España) proviene de actividades relacionadas con la explotación de los recursos marinos (fuente Instituto Galego de estadística, <http://www.ige.eu>, período 2009 - 2010) y muchas de sus poblaciones costeras son muy dependientes de la pesca o de actividades relacionadas con ella (Freire & García-Allut, 2000). La explotación de las comunidades de peces costeros es una actividad extractiva con gran importancia para la economía y el empleo de estas poblaciones, pero los estudios sobre la ecología de estas especies de peces son escasos. Adicionalmente, a pesar de que los arrecifes rocosos son los ecosistemas costeros más abundantes y ampliamente distribuidos, únicamente se han estudiado las comunidades de fondos blandos del interior de las rías (e.g. Iglesias, 1981, 1983; Iglesias & González-Gurriarán, 1984; González-Gurriarán *et al.*, 1991; Fariña, *et al.*, 1997). Por todo ello, la ecología de las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros continúa siendo muy poco conocida. Cuestiones como ¿cuántos de estos peces hay?, ¿dónde habitan?, ¿realizan migraciones? o ¿de qué se alimentan? carecen todavía de respuesta en muchos casos.

En la primera parte de esta tesis doctoral se han estudiado las comunidades de peces que habitan los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia para responder a algunas de las cuestiones pendientes acerca de su ecología. En el Capítulo 1 se tratan aspectos básicos de la dinámica poblacional y del uso del hábitat de las especies más representativas en términos de biomasa, papel ecológico e importancia pesquera de estos ecosistemas templados.

En el Capítulo 2 se seleccionaron dos super-depredadores, *Conger conger* y *Dicentrarchus labrax* y el carnívoro más frecuente y abundante, *Labrus bergylla*, para analizar mediante telemetría ultrasónica los movimientos que realizan en su hábitat.

En el Capítulo 3 se emplearon las relaciones isotópicas de los átomos de N y C en los tejidos musculares de las especies más frecuentes de esta comunidad de peces para analizar su dieta y para estimar su nivel trófico.

Finalmente, en el Capítulo 4 se discute la fiabilidad de los censos visuales subacuáticos (CVS) realizados mediante buceo autónomo para caracterizar la estructura de esta comunidad de peces. Para ello fueron comparados con otros métodos de censos basados en grabaciones de vídeo: grabaciones obtenidas mediante cámaras instaladas en un vehículo operado por control remoto (ROV) y mediante cámaras subacuáticas remotas (CSR) instaladas sobre el fondo marino.

2. Océanos silenciosos

Los científicos y los políticos conocían desde hacía tiempo los efectos negativos de algunos pesticidas sobre los ecosistemas terrestres, pero las cosas no empezaron a cambiar hasta que Rachel Carson publicó en 1962 *Silent spring*. La inusitada respuesta popular que generó el libro, no sólo forzó a la clase política a prohibir el uso de estas sustancias, sino que supuso un punto de inflexión en la relación del ser humano con su medio. *Silent spring* fue en parte responsable del origen del movimiento ecologista global y a partir de entonces, términos como sostenibilidad o biodiversidad comenzaron a resultar comunes.

Por desgracia no ha habido un *Silent spring* para los océanos. A pesar de los esfuerzos de autores como Callum Roberts en su *The unnatural history of the sea* (2007) por divulgar los impactos humanos sobre los océanos, lo cierto es que la idea de que los océanos son inextinguibles sigue vigente desde que Thomas Huxley la formuló en 1884 (Hall, 1999). En la actualidad, las principales presiones humanas sobre los océanos provienen de la sobrepesca, la contaminación y la construcción de infraestructuras. Las evidencias científicas acerca de los impactos humanos sobre los ecosistemas marinos son numerosas (e.g. Pauly *et al.*, 1998; Baum & Myers, 2004; Worm *et al.*, 2006; Myers *et al.*, 2007; Worm *et al.*, 2009), pero la realidad es que los océanos globales son lugares cada vez más silenciosos por la progresiva desaparición de sus habitantes.

Las evidencias acerca de la sobreexplotación de los ecosistemas costeros incluyen referencias actuales (e.g. Coll *et al.*, 2004; Sáenz-Arroyo *et al.*, 2005), pero también muy antiguas, anteriores incluso al inicio de la explotación comercial de mediados del siglo XX. Así, la disminución de la pesca de atunes en las almadrabas de Andalucía (S de España) causaba preocupación a mediados del siglo XVIII (Cornide, 1788). En Galicia, a finales del mismo siglo, el exceso de explotación había causado la extinción de la población de ostras *Ostrea edulis* de la Ría de O Burgo (A Coruña, NO de Galicia) y algunas artes de pesca habían demostrado ya ser tan dañinas que su uso hubo de ser regulado e incluso prohibido en algunos casos (Cornide, 1788).

Los mares costeros de Galicia que describe Cornide en su obra de 1788 son difícilmente reconocibles hoy en día: en ellos vivían congrios *Conger conger* de hasta 46 kg, peces espada *Xiphias gladius* de más de 3 m de longitud que remontaban los ríos hasta las proximidades de Santiago de Compostela (A Coruña) o que clavaban sus espadas en las embarcaciones de la realeza y a punto estaban de echarlas a pique. Los atunes *Thunnus thynnus* de más de 160 kg recalaban habitualmente persiguiendo a las sardinas *Sardina pilchardus* y otros pequeños peces pelágicos. Se pescaban habitualmente mielgas *Squalus acanthias* al Sur del Finisterre, bacalao *Gadus morhua* cerca de la costa e incluso langostas *Palinurus elephas* entre las rocas. La caza a la que se sometieron las poblaciones de ballenas en estas aguas ya las había hecho raras, pero todavía se podían ver con relativa frecuencia ejemplares de 33 m de longitud. Otros mamíferos marinos, los delfines mulares *Tursiops truncatus* abundaban tanto que causaban graves daños en los aparejos de los pescadores.

Si la riqueza de los mares de finales del siglo XVIII causa extrañeza en la actualidad, los ríos también han cambiando enormemente. Los salmones *Salmo salar* abundaban en muchos ríos de Galicia y se pescaban en ocasiones en tales cantidades que habían de conservarse en salazón. Y en algunos tramos del río Miño se podían capturar ejemplares de trucha común *Salmo trutta fario* de casi 14 kg (Cornide, 1788).

La disminución de diversidad y de abundancia en los océanos a través del tiempo discurre paralela a la pérdida de su memoria. Nos hemos acostumbrado a convivir con océanos empobrecidos y silenciosos porque desconocemos como eran hace relativamente poco tiempo; y es esta falta de información acerca de su estado previo lo que condiciona su gestión actual. Las generaciones actuales de científicos y gestores no son conscientes de los cambios que el ser humano ha ocasionado en los océanos porque la escala temporal a la que operan estos cambios es muy lenta y resulta por ello difícil de percibir para nosotros.

En los últimos tiempos se ha incrementado el esfuerzo científico para analizar los impactos históricos humanos sobre los océanos y se han propuesto cambios en las políticas de gestión de estos ecosistemas (Worm *et al.*, 2009). Se han publicado trabajos que emplean amplias series temporales de datos para estudiar estas tendencias históricas (e.g. Baum & Myers, 2004; Worm *et al.*, 2009). Incluso se ha dado nombre a la pérdida de memoria histórica acerca de las abundancias pasadas, el llamado Síndrome de las Tendencias Cambiantes o *Shifting Baseline Syndrome* (Pauly, 1995). Pero los impactos humanos sobre los mares costeros están siendo olvidados (algunas excepciones en Jackson, 2001; Lotze *et al.*, 2006; Myers *et al.*, 2007). En Galicia,

los trabajos acerca de los impactos humanos sobre los ecosistemas rocosos costeros son especialmente escasos y se han centrado casi exclusivamente en los efectos de contaminantes (e.g. Beiras *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Bellas *et al.*, 2008)

En la segunda parte de esta tesis doctoral se analizan específicamente los impactos humanos más importantes sobre las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros. En el Capítulo 5 se estudia el impacto de la pesca comercial por medio del análisis de las tendencias en las abundancias y tamaños corporales de estos peces en los últimos 50 años. Para ello se ha utilizado el archivo histórico de campeonatos de pesca submarina de la Federación Galega de Actividades Subacuáticas (FEGAS). Este archivo contiene información excepcionalmente detallada y fiable de las capturas realizadas en estas competiciones deportivas desde 1953.

El archivo de la FEGAS se emplea también en el Capítulo 6 junto a otras metodologías para analizar el impacto ejercido por la propia pesquería recreativa submarina sobre las comunidades de peces. Finalmente, en el Capítulo 7 se emplea como caso de estudio la construcción de una gran obra de infraestructura portuaria, el Puerto de Punta Langosteira (A Coruña), para diseñar un método de aplicación general que asigna un origen geográfico a las capturas pesqueras cuando esta información no está disponible en las estadísticas oficiales. Una vez conocidas las capturas realizadas en cada caladero pudo estimarse el impacto del puerto sobre las pesquerías costeras.

3. Área de estudio

En este trabajo se emplearon dos escalas geográficas diferentes para estudiar las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros. Los impactos sobre estas comunidades de peces han sido analizados sobre la totalidad de la costa de Galicia (1295 km), pero para investigar la ecología de estas comunidades se seleccionó un área de estudio situada en el Golfo Ártabro (Fig. 1).

El Golfo Ártabro ocupa una extensión de 1500 km² en el NO de Galicia y está formado por las Rías de Ares-Betanzos, Ferrol y O Burgo (Otero, 1926). La profundidad de la desembocadura de las Rías varía entre 32 y 36 m, en el exterior enseguida se alcanzan los 50 m y a partir de unos 8 km de la costa se superan los 100 m. Los mayores aportes fluviales proceden de la Ría de Ares-Betanzos, donde desaguan los ríos Eume y Mandeo (33.2 m³·s⁻¹ de caudal promedio conjunto); los ríos Xuvia, en Ferrol y Mero, en O Burgo, son menos caudalosos (5.5 y 7.4 33.2 m³·s⁻¹, respectivamente; Prego *et al.*, 1999).

El Golfo presenta características geomorfológicas (Pagés, 2000) y oceanodinámicas (Prego & Varela, 1998; Ospina-Alvarez *et al.*, 2010) propias que lo distinguen del resto del litoral de Galicia. Se trata de una bahía oceánica caracterizada por su elevado grado de exposición al oleaje, con olas ≥ 2 m durante el 58% del tiempo a lo largo del ciclo anual; el oleaje predominante es del NW (68% del tiempo; fuente Ministerio de Fomento, Puertos del Estado, <http://www.puertos.es>, período 1998 - 2010). Durante el verano, en el extremo N del Golfo se produce un afloramiento local provocado por el viento (Prego & Varela, 1998). El afloramiento está caracterizado por la intrusión de una masa subpolar de Agua Central del Noreste Atlántico que no alcanza al interior de las Rías (Prego & Varela, 1998), por lo que en este sentido el Golfo Ártabro se asemeja más a las Rías del N que a las del S de Galicia (Prego *et al.*, 1999). Sus aguas constituyen además, el límite occidental de influencia del agua costera del Mar Cantábrico (Prego & Varela, 1998).

En el Golfo Ártabro se ejerce una intensa actividad pesquera por parte de una flota comercial muy diversa que captura *C. conger*, *Merluccius merluccius*, *Raja* spp., *Maja brachydactyla*, *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis* mediante redes de enmalle, nasas y palangres; *Sardina pilchardus*, *Scomber* spp. y *Trachurus trachurus* mediante cerco; y *Merluccius merluccius* y *Pollachius pollachius* mediante volantas (Pita *et al.*, 2008). Adicionalmente, en su interior se encuentran los arrecifes rocosos más utilizados por los pescadores submarinos de los alrededores de la ciudad de A Coruña (Capítulo VI).

Además de contar con una población de peces de arrecife adecuada para ser estudiada, el área también fue seleccionada por razones operativas. Gran parte del esfuerzo invertido en esta tesis doctoral se realizó en el trabajo de campo; durante este trabajo fue necesario embarcar a buceadores y sus equipos de respiración autónoma, fondeos de cemento de hasta 50 kg, receptores de telemetría, unidades de CSR, generadores de electricidad e incluso un ROV. Además, para las experiencias de telemetría ultrasónica hubo que realizar traslados de grupos de voluntarios para realizar turnos de seguimiento de peces en condiciones oceánicas a veces muy difíciles. Consiguientemente, era importante que el lugar de amarre de la embarcación empleada para estos trabajos (el Puerto de A Coruña) se encontrase lo más próximo posible al área de estudio (Fig. 1).

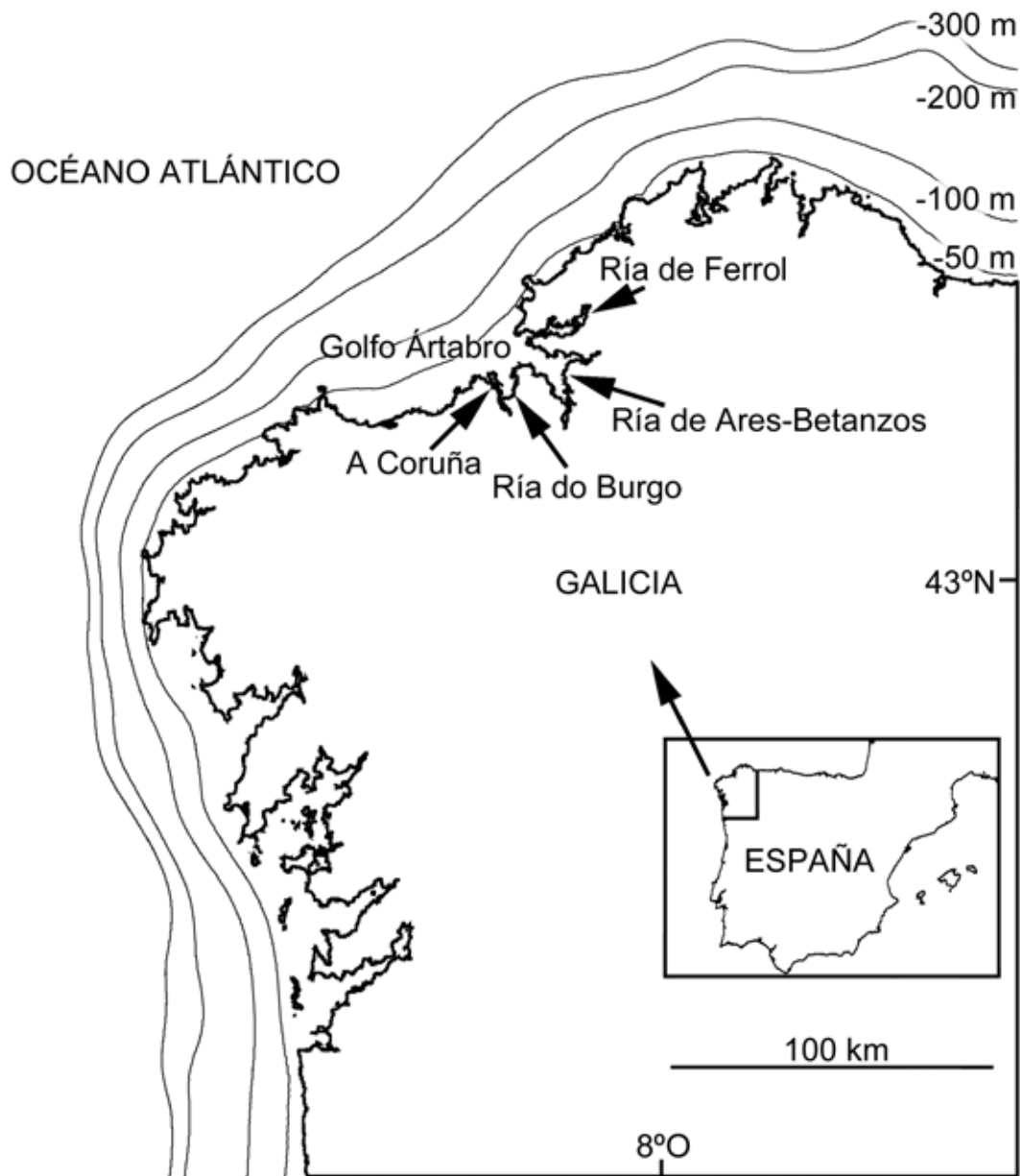


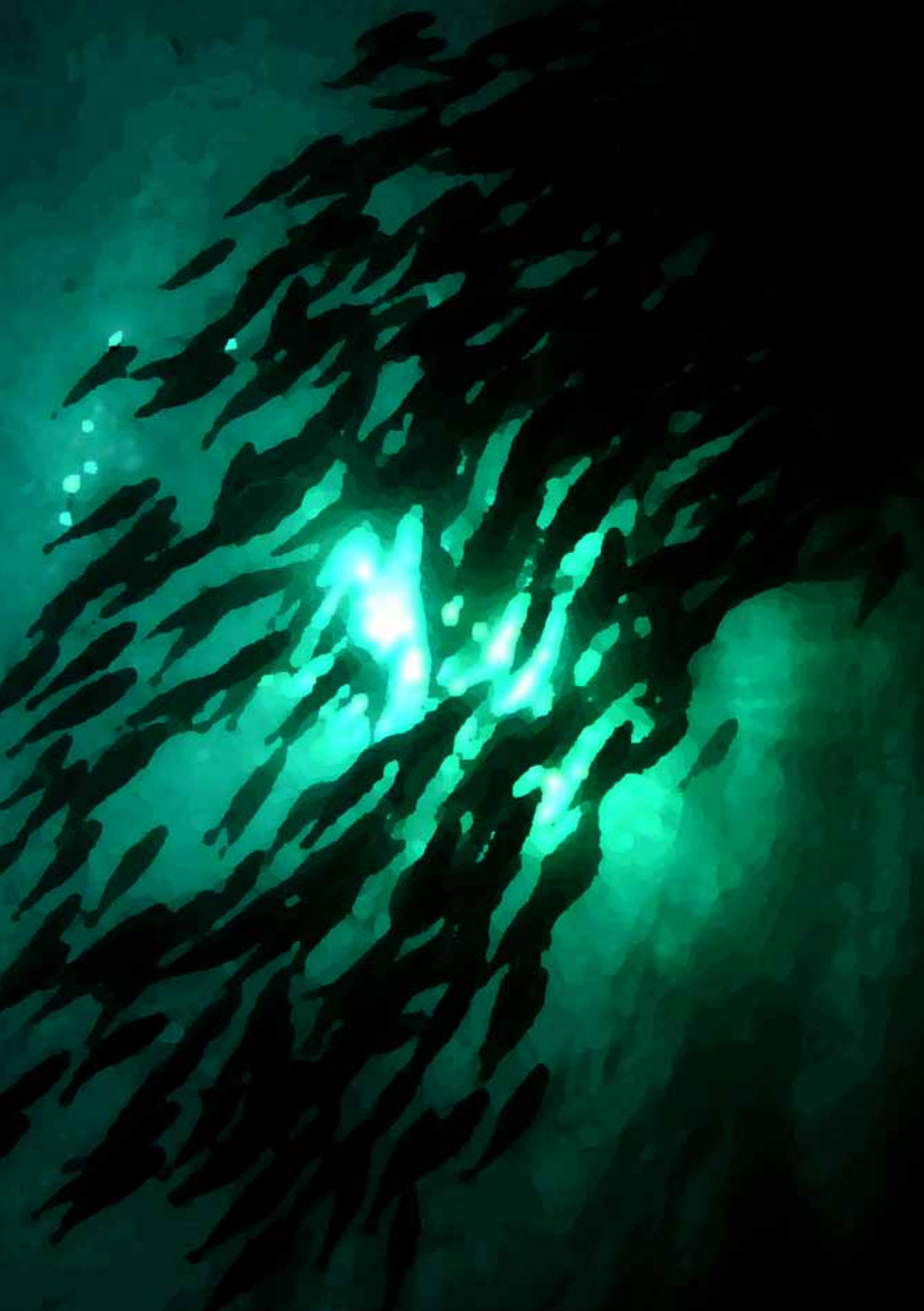
Figura 1. Mapa del área de estudio: la totalidad de la costa de Galicia y el Golfo Ártabro.

4. Objetivos

Los objetivos de esta tesis doctoral son:

1. Analizar la dinámica temporal y las preferencias en el uso del hábitat de las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros.
2. Analizar los movimientos, la fidelidad al hábitat, las temporalidad diaria de la actividad y el tamaño del área vital de dos super-depredadores costeros, *Conger conger* y *Dicentrarchus labrax*, y el carnívoro más frecuente y abundante, *Labrus bergyllta*.
3. Analizar la influencia de las marcas de telemetría ultrasónica sobre el comportamiento de los peces en cautividad y cuantificar el error en el posicionamiento de los seguimientos realizados mediante telemetría ultrasónica manual.
4. Analizar las relaciones tróficas de las especies de peces más frecuentes y de mayor tamaño de estos ecosistemas de arrecifes costeros.
5. Comparar la fiabilidad de tres métodos de CVS para caracterizar la estructura de la comunidad de peces: mediante buceo autónomo, mediante ROV y mediante CSR.
6. Analizar la influencia de la pesca comercial sobre las tendencias temporales a largo plazo en las abundancias, tamaños corporales y frecuencias relativas de la comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros por medio del archivo histórico de campeonatos de pesca submarina de la FEGAS. Analizar además la influencia del esfuerzo y de la competencia entre buceadores sobre las capturas obtenidas en los campeonatos.
7. Analizar el impacto de la pesca submarina sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros (1) por medio de la relación entre la tasa de cambio en las capturas de campeonatos consecutivos disputados en la misma zona y el tiempo transcurrido entre ellos; (2) por medio de CVS realizados por buceadores antes y después de campeonatos de pesca submarina; y (3) comparando las estimaciones de las capturas obtenidas por esta pesquería con las comerciales sobre las mismas especies.

8. Diseñar y aplicar un método para asignar un origen geográfico a las capturas pesqueras cuando no existen datos oficiales disponibles y analizar el impacto sobre las pesquerías costeras de la construcción de una gran infraestructura costera: el Puerto de Punta Langosteira (A Coruña).
9. Realizar recomendaciones para la gestión sostenible de las comunidades de peces y en general, de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia.



Parte primera

**Ecología de las
comunidades de peces de
arrecifes rocosos costeros**

Capítulo I

Dinámica espacial y temporal de la comunidad de peces objetivo de una pesquería recreativa submarina del Noreste Atlántico

En las grietas vivían las boquiabiertas rabosas de gruesos labios, que con expresión de negroide insolencia te contemplaban agitando las aletas. En la penumbra de las algas se arracimaban los erizos de mar como relucientes y marrones castañas de Indias, virando levemente sus espinas hacia el posible peligro a manera de brújulas. A su alrededor se adherían a las rocas las anémonas, rollizas y lustrosas, moviendo los brazos con aire de danza lánguida y oriental por atrapar las quisquillas traslúcidas que pasaban velozmente.

Gerald Durrell

Mi familia y otros animales



1. Resumen

En este trabajo se estudiaron la dinámica temporal y las preferencias en el uso del hábitat de la comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros capturados por una pesquería submarina en Galicia (NO de España). Se estimaron las frecuencias relativas y las abundancias de las distintas especies mediante censos visuales subacuáticos (CVS) y se relacionaron con las características espaciales y temporales del hábitat mediante técnicas uni y multivariantes. Se estudió además la relación entre el hábitat y las comunidades de macroalgas para describir los ecosistemas más habituales de los arrecifes rocosos costeros. La densidad promedio de las 13 especies de peces estudiadas fue de 1491.2 ± 1271.4 (DT) $N \cdot ha^{-1}$. Las especies más frecuentes fueron *Labrus bergylta* (100%) y *Pollachius pollachius* (90%) y la más abundante fue *Boops boops* (556.4 ± 939.7 $N \cdot ha^{-1}$). Las macroalgas del estrato arbustivo fueron las más frecuentes (50%), seguidas de las arborescentes (28%) y de las tapizantes (22%). Sin embargo, las arborescentes presentaron las mayores abundancias relativas (41%) y por ello, los *bosques de kelp* y de otras grandes macroalgas resultaron en general frecuentes y abundantes en todos los hábitats. El área de estudio se caracterizó por su elevado grado de exposición al oleaje y el paisaje submarino estuvo dominado fundamentalmente por grandes formaciones rocosas, pero se describieron 3 ecosistemas principales: ecosistemas rocosos verticales, ecosistemas rocosos horizontales y ecosistemas arenosos. En general las comunidades de peces y macroalgas respondieron fuertemente a la estacionalidad, a la exposición al oleaje y a la profundidad y en menor medida a la complejidad y a la heterogeneidad de la estructura del hábitat.

Palabras clave

Análisis multivariante; arrecifes rocosos costeros; censos visuales subacuáticos; comunidades de macroalgas; comunidades de peces costeros; estructura del hábitat; pesca submarina; relaciones ecológicas.

2. Introducción

El efecto de la pesca sobre las comunidades de peces es muy dependiente de las características del hábitat (McClanahan & Arthur, 2001) pudiendo generar fuertes gradientes a escalas espaciales muy pequeñas (Ordines *et al.*, 2005). Por ello, la falta de conocimiento sobre la dinámica espacial y temporal de muchas especies de peces

costeros (Topping *et al.*, 2005), especialmente en zonas templadas (García-Charton & Pérez-Ruzafa, 2000; Lowe *et al.*, 2003; Carbines & Cole, 2009) dificulta en la práctica la gestión de las pesquerías comerciales y recreativas (McCormick & Choat, 1987; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006).

Los peces de arrecifes rocosos templados son en particular una importante fuente de recursos comerciales, recreativos y culturales (Harvey *et al.*, 2001). Por ello, las relaciones que estos peces establecen con sus hábitats han sido estudiadas en aguas templadas en general (Russell, 1977; McCormick & Choat, 1987; Buxton & Smale, 1989; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 1998; Floeter *et al.*, 2004; García-Charton *et al.*, 2004; Pais *et al.*, 2004; Ordines *et al.*, 2005), pero muy poco en los ecosistemas del Noreste Atlántico. En las costas atlánticas del Sur de Europa se han estudiado las comunidades de peces de la plataforma continental (Sánchez & Serrano, 2003; Serrano *et al.*, 2008) o de los estuarios costeros (Iglesias, 1981; 1983; Iglesias & González-Gurriarán, 1984; González-Gurriarán *et al.*, 1991; Fariña *et al.*, 1997; Vasconcelos *et al.*, 2010), pero resulta sorprendente la ausencia de trabajos acerca de las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros.

En Galicia (NO de España) la mayor parte de las especies que habitan los arrecifes rocosos costeros son habitualmente capturadas por las pesquerías artesanales (las estadísticas oficiales de pesca las proporciona el gobierno autónomo de Galicia y están disponibles en <http://www.pescadegalicia.com>) y algunas de ellas por las selectivas pesquerías submarinas (en el Capítulo VI se puede consultar un listado de estas especies). Desgraciadamente, estas importantes comunidades han sido tradicionalmente tan mal gestionadas y sobreexplotadas (Freire & García-Allut, 2000; Freire *et al.*, 2002) que recientemente han surgido serias dudas acerca de su sostenibilidad a largo plazo (estas cuestiones se tratarán en el Capítulo V). Es por ello que la información ecológica acerca de las relaciones que estos peces establecen con sus hábitats resulta de enorme interés para gestionar adecuadamente estos ecosistemas costeros.

En este trabajo se estudian por primera vez la dinámica temporal y las preferencias en el uso del hábitat de las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros objetivo de la pesquería submarina de Galicia. Se han usado para ello censos visuales subacuáticos (CVS) para obtener estimaciones de las abundancias de peces y de macroalgas por su bajo impacto sobre las poblaciones estudiadas (Schmitt *et al.*, 2002) y su gran flexibilidad para todo tipo de condiciones y especies (De Girolamo & Mazzoldi, 2001).

3. Material y métodos

Área de estudio

Este estudio tuvo lugar en arrecifes rocosos del entorno de la Ría de A Coruña (43°22'N; 8°22'O). Se seleccionaron dos zonas costeras con similar orientación al oleaje a ambos lados de la Ría: Mera, al NE de la Ría y O Portiño, al O (Fig. 2; el área de estudio se describe en detalle en la introducción general).

Método de muestreo y diseño del estudio

La exposición al oleaje es uno de los factores físicos que determinan en mayor medida la ecología de las especies costeras en general (Dayton *et al.*, 1999), incluyendo a las comunidades de peces (Gust *et al.*, 2001; Micheli *et al.*, 2005; Pais *et al.*, 2007). Por ello se seleccionaron sectores expuestos y no expuestos al oleaje en las dos zonas del área de estudio (siguiendo un diseño anidado). En cada sector se situaron 6 transectos fijos para realizar separadamente censos de peces de macroalgas. Para situar los 12 transectos para peces, un experto buceador con un elevado conocimiento del área identificó los sitios de pesca más usados por los buceadores. Los 12 transectos para macroalgas se situaron equidistantemente repartidos en tramos de 1 km de longitud, seleccionados aleatoriamente dentro de cada sector.

Se realizaron CVS mediante buceo autónomo en los transectos para obtener las abundancias de peces y de macroalgas y para estimar la complejidad y la heterogeneidad de la estructura del hábitat (*sensu* McCoy & Bell, 1991). Aunque por razones de seguridad los CVS se realizaron en parejas, todas las observaciones fueron obtenidas por el mismo buceador con experiencia previa en la realización de CVS. Adicionalmente, de esta manera se mantuvo bajo control el efecto de la variabilidad intra e interobservador. El ancho de banda de los transectos varió en función de la visibilidad, estimada mediante marcas de cinta adhesiva, dispuestas cada metro en un cabo guía. Se obtuvieron la profundidad y la temperatura mediante un ordenador de buceo (registros cada 4 s). A lo largo del año la temperatura del agua varió entre 9.0 °C y 18.4 °C y la profundidad máxima alcanzada fueron 19.9 m. La distancia entre los transectos de Mera y O Portiño fue de 6274 a 9519 m; entre el sector expuesto y no expuesto de la misma zona de 302 a 2347 m y de 257 a 1927 m entre réplicas (Fig. 2).

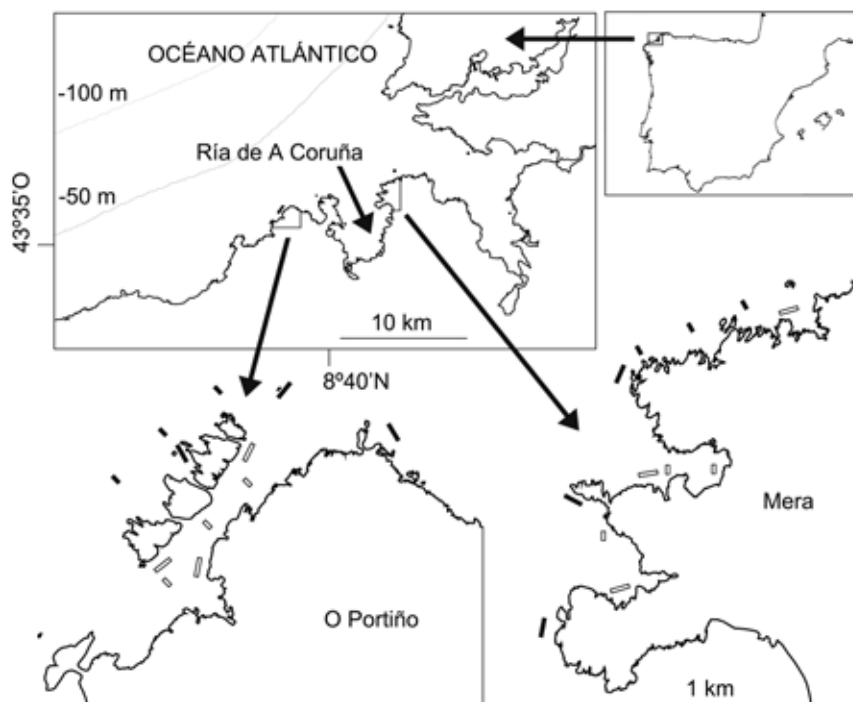


Figura 2. Mapa del área de estudio indicando la situación de las zonas con arrecifes rocosos costeros estudiadas a ambos lados de la Ría de A Coruña (O Portiño y Mera). Las líneas largas de los paneles inferiores muestran la localización de los transectos para peces (100 m) y las cortas la de los transectos para macroalgas (50 m). Se han coloreado de negro los transectos situados en sectores expuestos al oleaje y de blanco los situados en sectores no expuestos.

Censos de peces

Las comunidades de peces se muestrearon visualmente a lo largo de transectos de 100 m de longitud (Fig. 2). El buceador nadó despacio ($5.0 \text{ m} \cdot \text{min}^{-1}$) anotando exclusivamente la abundancia de los taxones que son capturados por los pescadores submarinos (más información en el Capítulo VI). Esta velocidad puede ser considerada baja en comparación con el promedio obtenido a partir de la recopilación efectuada por Smith (1988; $8.7 \pm 6.1 \text{ m} \cdot \text{min}^{-1}$), por lo que para evitar conteos duplicados y no sobreestimar abundancias, se prestó especial atención a los individuos de las especies más móviles. Todos los individuos se identificaron al nivel de especie, salvo los integrantes de la familia Mugilidae, debido a la dificultad de su identificación bajo el agua.

En algunos trabajos las densidades de peces obtenidas mediante transectos de bandas disminuyeron conforme aumentó el ancho de la banda (Sale & Sharp, 1983; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006); adicionalmente, algunos peces modifican su comportamiento ante la presencia de buceadores (Brock, 1954; Chapman *et al.*, 1974; Cole, 1994). Con el objetivo de controlar ambos efectos y para obtener las densidades de peces, se usó la visibilidad promedio por transecto como una medida del ancho de banda del CVS. Se realizaron un total de 146 CVS entre 2003 y 2006 (48.67 h de observación), con periodicidad trimestral (preferentemente en los meses de febrero, mayo, agosto y noviembre).

Censos de macroalgas

Las comunidades de macroalgas se muestrearon visualmente a lo largo de transectos de 50 m de longitud con marcas cada metro, lo que nos proporciona 50 recuadros por transecto con una superficie variable en función de la visibilidad. Los transectos se dispusieron perpendicularmente a la línea de costa para analizar la variabilidad relacionada con la profundidad (Fig. 2). La abundancia relativa (AR%) por recuadro de cada macroalga (identificada al nivel taxonómico más bajo posible) se clasificó en: ausente ($AR\% = 0$); presente ($0 < AR\% \leq 5$); poco abundante ($5 < AR\% \leq 25$); abundante ($25 < AR\% \leq 50$) y muy abundante ($AR\% > 50$).

Los grupos funcionales de macroalgas propuestos por Littler & Littler (1980) son más estables y predecibles que las especies por separado, y por lo tanto su uso es apropiado para definir la estructura de estas comunidades y su papel en el ecosistema (Steneck & Dethier, 1994). Con el objetivo de simplificar nuestro análisis y centrarlo en la funcionalidad de las comunidades de macroalgas como hábitat de los peces, estas se agruparon en tres grupos funcionales: arborescentes, arbustivas y tapizantes y se obtuvieron sus abundancias relativas por recuadro agregando los valores de cada especie de macroalga. Entre 2004 y 2007 se llevaron a cabo un total de 24 CVS, realizándose en cada transecto un CVS durante el verano y otro durante el invierno.

Estructura del hábitat

En cada transecto de peces y en cada recuadro de los CVS de macroalgas se estimó visualmente el porcentaje relativo de cobertura de siete categorías de sustratos: grandes rocas (desniveles verticales > 2 m), rocas medianas ($2 \text{ m} \geq$ desniveles verticales > 1 m), rocas bajas (desniveles verticales ≤ 1 m), cantos ($25 \geq \emptyset > 6$ cm), grava ($6 \text{ cm} \geq \emptyset > 2$ mm), arena gruesa ($2 \text{ mm} \geq \emptyset > 0.5$ mm) y arena fina ($\emptyset \leq 0.5$ mm). Adicionalmente,

en los CVS de macroalgas se midió la pendiente en cada recuadro estimando el ángulo entre el sustrato y la horizontal. Aunque estos métodos de estimación visual pueden estar sesgados por la subjetividad del observador (Baker & Little, 1989), son rápidos y simples, lo cual ofrece importantes ventajas para el trabajo de campo submarino (García-Charton & Pérez-Ruzafa, 1998).

Análisis de datos

Se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson (r) para analizar las relaciones entre la zona, la exposición, la estacionalidad, la visibilidad, la profundidad y la estructura del hábitat. Posteriormente, se usaron modelos de regresión múltiple univariante y multivariante para analizar la dinámica espacial y temporal de las comunidades de peces y de macroalgas. La zona, la exposición al oleaje y la época del año se incluyeron en los modelos como variables explicativas cualitativas y las variables que midieron la estructura del hábitat como cuantitativas. En los modelos para peces se incluyeron el año y la visibilidad promedio por transecto y en los modelos para macroalgas la pendiente (todas variables cuantitativas). La zona y la exposición al oleaje no se incluyeron en los análisis multivariantes, por actuar a una escala muy diferente al resto de variables.

Se usaron modelos aditivos de regresión múltiple generalizada (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990; Wood, 2006) para analizar la relación de las distintas variables explicativas con las densidades de las especies de peces y con las abundancias relativas de los grupos funcionales de macroalgas. El ajuste, selección y validación de los modelos se realizó mediante el paquete estadístico R, versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2008). Se evaluó el uso de modelos con la variable respuesta transformada (raíz cuadrada), con distintas estructuras de errores y funciones link y en el caso de las variables cuantitativas el uso de funciones alisadas mediante regresiones penalizadas flexibles por tramos (*thin-plate*; Wood, 2003), con la flexibilidad por defecto del paquete *mgcv* (Wood, 2000). Se seleccionaron los modelos más adecuados en cada caso principalmente mediante el criterio de Akaike (Akaike, 1973) y secundariamente, mediante el porcentaje de desviación explicada. Se usó la herramienta *gam.check* para el control de los residuos y se empleó finalmente la herramienta *predict* para obtener inferencias a partir del modelo definitivo. Para estas predicciones se usó en cada caso el valor promedio de las variables cuantitativas y los niveles con una mayor frecuencia de las cualitativas.

Para analizar las abundancias de las especies de peces y de macroalgas y estudiar su relación con las variables ambientales desde una perspectiva multivariante se empleó

el software CANOCO versión 4.5 (Ter Braak & Smilauer, 2002). Se comprobó en primer lugar el tipo de respuesta de las especies (*sensu* Austin, 2002) mediante un análisis de correspondencias sin tendencias (DCA). Cuando se observó una respuesta lineal, se empleó un análisis de componentes principales (PCA) y su versión canónica, el análisis de redundancias (RDA); cuando fue unimodal, se empleó un análisis de correspondencias (CA) y un análisis canónico de correspondencias (CCA). Para reducir el peso de las especies de peces muy abundantes se emplearon las raíces cuadradas de las densidades (Field *et al.*, 1982). La significación estadística del primer eje y del conjunto de ejes canónicos fue testada con el test de Monte Carlo usando 999 permutaciones. Con el objetivo de establecer cuáles fueron las variables ambientales con mayor influencia sobre las comunidades de peces y de macroalgas, la contribución relativa de cada variable sobre su respectiva ordenación fue evaluada con el mismo test, después de llevar a cabo una selección de variables incremental (nivel de significación del 5%).

4. Resultados

Comunidades de peces

Se contabilizaron un total de 18757 individuos pertenecientes a 13 especies y 8 familias de peces. El promedio por CVS fue de 128.5 ± 132.3 (DT) peces y la densidad promedio de 1491.2 ± 1271.4 N·ha⁻¹. Las especies más frecuentes (F%) en los censos fueron *Labrus bergylta* (100.0%) y *Pollachius pollachius* (89.7%), 8 especies presentaron frecuencias medias ($13.7 \leq F\% \leq 49.3$) y sólo ocasionalmente se censaron *Mullus surmuletus*, *L. mixtus* y *Conger conger* ($2.1 \leq F\% \leq 3.4$). Las especies más abundantes fueron *Boops boops* (556.4 ± 939.7 N·ha⁻¹), *L. bergylta* (432.1 ± 440.1 N·ha⁻¹) y *P. pollachius* (266.9 ± 538.0 N·ha⁻¹). *B. boops* y los juveniles de *P. pollachius* se vieron habitualmente formando cardúmenes, pero mientras los cardúmenes de *B. boops* fueron muy móviles y ocuparon la parte superior de la columna de agua, los de *P. pollachius* resultaron más sedentarios y evidenciaron una mayor relación con el fondo. *Diplodus sargus*, *D. vulgaris*, *Spondylisoma cantharus*, *Dicentrarchus labrax* y Mugilidae también formaron pequeñas agregaciones, habitualmente en grupos de entre 2 y 6 individuos. *M. surmuletus*, *L. mixtus* y *C. conger* fueron las especies menos abundantes ($0.3 \pm 2.7 \leq N \cdot ha^{-1} \leq 1.0 \pm 7.2$; Tabla 1).

Tabla 1. Número de individuos (N), frecuencia (F) y densidad (D) por especie obtenidos en los CVS de peces (N = 146). Se indica el código de la especie usado en los análisis multivariantes.

Especie	Familia	Código	N	F (%)	D (N·ha ⁻¹)			
					Promedio	±DT	Mín.	Máx.
<i>Boops boops</i>	Sparidae	Bbo	7439	49.3	556.4	939.7	0	5570
<i>Conger conger</i>	Congridae	Cco	3	2.1	0.3	2.7	0	30
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Moronidae	Dla	111	19.9	10.7	38.2	0	340
<i>Diplodus sargus</i>	Sparidae	Dsa	739	26.7	53.5	158.1	0	1250
<i>Diplodus vulgaris</i>	Sparidae	Dvu	672	34.9	64.3	283.7	0	3040
<i>Labrus bergylta</i>	Labridae	Lbe	5463	100.0	432.1	440.1	10	2640
<i>Labrus mixtus</i>	Labridae	Lmi	5	2.7	0.5	3.2	0	30
Mugilidae spp.	Mugilidae	Msp	370	21.2	32.3	111.1	0	900
<i>Mullus surmuletus</i>	Mullidae	Msu	9	3.4	1.0	7.2	0	80
<i>Pollachius pollachius</i>	Gadidae	Ppo	3038	89.7	266.9	538.0	0	5210
<i>Serranus cabrilla</i>	Serranidae	Scab	44	20.5	3.9	10.1	0	80
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Sparidae	Sca	812	46.6	64.0	145.9	0	710
<i>Trisopterus luscus</i>	Gadidae	Tlu	52	13.7	5.4	21.7	0	180

Comunidades de macroalgas

Las macroalgas del estrato arbustivo fueron las más frecuentes (F% = 50.3), seguidas de las grandes macroalgas arborescentes (F% = 27.6) y de las tapizantes (F% = 22.1). Sin embargo, las arborescentes presentaron las mayores abundancias (AR% = 40.9 ± 17.7), seguidas de las arbustivas (AR% = 30.5 ± 15.7) y de las tapizantes (AR% = 28.3 ± 17.8; Tabla 2).

Las macroalgas arborescentes *Laminaria hyperborea*, *L. ochroleuca*, *Saccorbhiza polyschides* y *Cystoseira baccata* son vegetales de gran porte (>1.5 m) que consecuentemente forman estructuras espaciales muy complejas y ecológicamente importantes a modo de *bosques*. En comparación con el resto de macroalgas, estos *bosques* resultaron en general frecuentes (2.5 ≤ F% ≤ 7.1) y abundantes (12.4 ± 27.7 ≤ AR% ≤ 39.7 ± 33.6). Dentro de las macroalgas arbustivas, *Gelidium corneum* resultó la especie más frecuente (F% = 7.8) y abundante (AR% = 24.3 ± 24.6), mientras que las macroalgas calcáreas *Lithophyllum incrustans* y *Corallina* spp. fueron las más frecuentes (7.5 ≤ F% ≤ 9.1) y abundantes (35.8 ± 32.1 ≤ AR% ≤ 42.0 ± 26.1) de entre las tapizantes (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencia (F) y abundancia (AR) relativa por especie y grupo funcional (GF) de macroalgas obtenidos en los CVS (1200 recuadros). Se indica el código de la especie usado en los análisis multivariantes.

Especie	Familia	GF	Código	F (%)	AR (%)			
					Promedio	±DT	Mín.	Máx.
GF 1	-	-	-	27.6	40.9	17.7	0	85
GF 2	-	-	-	50.3	30.5	15.7	0	100
GF 3	-	-	-	22.1	28.3	17.8	0	100
<i>Ahnfeltia plicata</i>	Ahnfeltiaceae	2	Apl	0.3	1.0	5.9	0	36
<i>Asparagopsis armata</i>	Bonnemaisoniaceae	2	Aar	1.4	3.3	11.4	0	76
<i>Calliblepharis jubata</i>	Cystocloniaceae	2	Cju	0.1	0.0	0.3	0	3
<i>Callophyllis laciniata</i>	Kallymeniaceae	2	Cla	3.5	3.4	9.1	0	36
<i>Ceramium</i> spp.	Ceramiaceae	3	Cer	0.0	0.3	4.4	0	75
<i>Chondracanthus acicularis</i>	Gigartinaceae	3	Cac	0.3	0.1	0.5	0	3
<i>Chondracanthus teedei</i>	Gigartinaceae	2	Cte	0.1	0.0	0.3	0	3
<i>Chondria coerulescens</i>	Rhodomelaceae	3	Cco	0.8	0.2	0.8	0	3
<i>Chondrus crispus</i>	Gigartinaceae	2	Ccr	3.5	8.7	18.7	0	76
<i>Codium</i> spp.	Codiaceae	2	Cod	2.9	5.0	11.8	0	38
<i>Corallina</i> spp.	Corallinaceae	3	Cor	7.5	35.8	32.1	0	76
<i>Cryptopleura ramosa</i>	Delesseriaceae	3	Cra	3.3	7.3	14.9	0	76
<i>Cystoseira baccata</i>	Sargassaceae	1	Cba	2.5	12.4	27.7	0	76
<i>Desmarestia aculeata</i>	Desmarestiaceae	1	Dac	0.9	2.3	10.2	0	76
<i>Dictyopteris polypodioides</i>	Dictyotaceae	2	Dpo	4.6	8.3	14.6	0	38
<i>Dictyota dichotoma</i>	Dictyotaceae	2	Ddi	1.7	2.0	7.6	0	38
<i>Dilsea carnosa</i>	Dumontiaceae	2	Dca	2.7	3.5	10.1	0	38
<i>Gelidium corneum</i>	Gelidiaceae	2	Gco	7.8	24.3	24.5	0	76
<i>Gelidium spinosum</i>	Gelidiaceae	2	Gsp	0.8	1.6	7.2	0	36
<i>Gigartina pistillata</i>	Gigartinaceae	2	Gpi	2.7	3.7	10.1	0	38
<i>Gracilaria multipartita</i>	Gracilariaceae	2	Gmu	0.1	0.3	3.1	0	36
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	Phylloporaceae	2	Gcr	0.5	0.2	0.7	0	3
<i>Halidrys siliquosa</i>	Sargassaceae	1	Hsi	1.4	4.1	12.3	0	76
<i>Halurus equisetifolius</i>	Wrangeliaceae	2	Heq	0.0	0.1	2.2	0	38
<i>Heterosiphonia plumosa</i>	Dasyaceae	2	Hpl	4.8	11.9	16.5	0	38
<i>Jania rubens</i>	Corallinaceae	3	Jru	0.3	0.1	0.5	0	3
<i>Kallymenia reniformis</i>	Kallymeniaceae	2	Kre	0.8	2.9	10.0	0	38
<i>Laminaria hyperborea</i>	Laminariaceae	1	Lhy	3.6	24.2	35.1	0	76
<i>Laminaria latissima</i>	Laminariaceae	1	Lla	1.1	3.4	13.7	0	75
<i>Laminaria ochroleuca</i>	Laminariaceae	1	Loc	7.1	39.7	33.6	0	76
<i>Lithophyllum incrustans</i>	Corallinaceae	3	Lin	9.1	42.0	26.1	0	76
<i>Mastocarpus stellatus</i>	Phylloporaceae	2	Mst	0.9	0.3	0.8	0	3
<i>Palmaria palmata</i>	Palmaraceae	2	Ppa	0.5	1.3	6.8	0	38
<i>Peyssonnelia</i> spp.	Peyssonneliaceae	3	Pey	0.7	0.8	4.8	0	36
<i>Plocamium cartilagineum</i>	Plocamiaceae	2	Pcar	4.5	6.6	12.8	0	38
<i>Pterocladella capillacea</i>	Pterocladaceae	2	Pca	2.2	2.9	9.1	0	38
<i>Pterosiphonia complanata</i>	Rhodomelaceae	2	Pco	0.8	0.3	0.8	0	3
<i>Rhodymenia pseudopalmata</i>	Rhodymeniaceae	2	Rps	1.3	4.4	11.9	0	38
<i>Saccorhiza polyschides</i>	Phyllariaceae	1	Spo	6.6	30.0	29.1	0	76
<i>Sargassum muticum</i>	Sargassaceae	1	Smu	0.6	0.7	4.6	0	35
<i>Schizymenia dubyi</i>	Schizymeniaceae	2	Sdu	0.4	0.1	0.6	0	3
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	Sphaerococcaceae	1	Sco	3.7	7.5	14.8	0	76
<i>Stypocaulon</i> spp.	Stypocaulaceae	2	Sty	0.3	0.1	0.5	0	3
<i>Ulva</i> spp.	Ulvaceae	2	Ulv	1.2	1.5	6.8	0	38

Estructura del hábitat

La estructura del hábitat del área de estudio estuvo determinada en su mayor parte por las distintas formaciones rocosas ($8.2 \pm 8.1 \leq AR\% \leq 38.1 \pm 31.7$; Tabla 3). La presencia de grandes rocas condicionó fuertemente la ausencia de otras formaciones rocosas y arenosas en general. Estas grandes rocas abundaron más en Mera que en O Portiño y en general en los sectores más profundos. Por el contrario, las rocas medianas y bajas se asociaron con los sectores no expuestos y en general más someros. Por otro lado, la profundidad y la exposición estuvieron también positiva y fuertemente correlacionados (Tabla 4).

Las formaciones rocosas no continuas (cantos y grava) y los sustratos sedimentarios abundaron menos en el área ($2.6 \pm 3.4 \leq AR\% \leq 10.3 \pm 21.0$; Tabla 3). En general, los sustratos más móviles se asociaron a los sectores no expuestos y más someros (Tabla 4).

Tabla 3. Número de observaciones (por nivel en el caso de las variables cualitativas), promedio, DT y rango de las variables estudiadas. Observaciones obtenidas por CVS de peces (transectos de 100 m) y por recuadro en los CVS de macroalgas (transectos de 50 m). Roca g = grandes rocas; Roca m = rocas medianas; Roca b = rocas bajas; Arena g = arena gruesa; Arena f = arena fina.

Variable	CVS peces						CVS macroalgas						
	N		Promedio	±DT	Mín.	Máx.	N		Promedio	±DT	Mín.	Máx.	
Año			146.00	2005.00	0.89	2003.00	2006.00	-	-	-	-	-	-
Arena f (AR%)			146.00	2.57	3.44	0.00	10.00	1200.00	2.87	12.51	0.00	75.50	
Arena g (AR%)			146.00	6.51	8.35	0.00	25.00	1200.00	10.27	20.97	0.00	76.00	
Cantos (AR%)			146.00	4.49	4.06	0.00	15.00	1200.00	2.51	8.55	0.00	38.00	
Estación	<i>Primavera</i>	<i>Verano</i>	<i>Otoño</i>	<i>Invierno</i>			<i>Verano</i>	<i>Invierno</i>					
	56.00	34.00	31.00	25.00	-	-	-	-	600.00	600.00	-	-	-
Exposición	<i>Expuesto</i>		<i>No expuesto</i>				<i>Expuesto</i>	<i>No expuesto</i>					
	65.00		81.00		-	-	-	-	600.00	600.00	-	-	-
Grava (AR%)			146.00	4.59	8.42	0.00	25.00	1200.00	6.77	15.38	0.00	75.50	
Pendiente (°)	-	-	-	-	-	-	-	1200.00	10.96	16.06	0.00	68.00	
Profundidad (m)			146.00	7.66	2.50	2.44	13.27	1200.00	7.91	4.66	-0.50	19.90	
Roca b (AR%)			146.00	8.15	8.14	0.00	25.00	1200.00	31.64	35.05	0.00	76.00	
Roca g (AR%)			146.00	35.58	41.33	0.00	100.00	1200.00	31.07	37.18	0.00	76.00	
Roca m (AR%)			146.00	38.12	31.67	0.00	75.00	1200.00	8.18	23.48	0.00	75.50	
Visibilidad (m)			146.00	4.12	1.73	1.00	10.00	-	-	-	-	-	-
Zona	<i>Mera</i>		<i>O Portiño</i>				<i>Mera</i>	<i>O Portiño</i>					
	58.00		88.00		-	-	-	-	600.00	600.00	-	-	-

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson (r) de las variables estudiadas en los UVC de peces (P) y de macroalgas (M). Los niveles de los factores se convirtieron en numéricos siguiendo un ordenamiento alfabético, salvo estación, que sigue un orden natural (primavera, verano, otoño e invierno). Las abreviaturas y descripciones pueden ser consultadas en la Tabla 3.

Variable	Cantos		Profundidad		Exposición		Grava		Roca g		Roca m	
	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M
Profundidad	0.296	0.192										
Exposición	-0.114	0.042	-0.683	-0.575								
Grava	-0.435	-0.129	-0.369	-0.340	0.490	0.195						
Roca g	0.005	-0.095	0.556	0.364	-0.830	-0.616	-0.274	0.099				
Roca m	0.147	0.017	-0.319	-0.055	0.532	0.241	-0.204	-0.154	-0.869	-0.291		
Roca b	-0.238	0.131	-0.581	-0.233	0.696	0.452	0.472	-0.083	-0.653	-0.755	0.352	-0.315
Arena g	-0.460	-0.137	-0.542	-0.181	0.700	-0.115	0.921	0.222	-0.475	0.008	0.036	-0.171
Arena f	0.157	-0.067	-0.433	-0.238	0.672	0.229	-0.112	0.122	-0.648	-0.192	0.645	-0.080
Estación	-0.011	0.294	-0.123	0.177	0.076	0.000	0.026	-0.138	-0.074	-0.013	0.060	0.027
Pendiente	-	-0.094	-	0.382	-	-0.404	-	-0.195	-	0.458	-	0.153
Visibilidad	0.110	-	0.095	-	-0.120	-	-0.289	-	0.042	-	0.089	-
Zona	-0.103	0.071	-0.132	0.325	0.061	0.000	-0.390	-0.441	-0.277	-0.154	0.477	-0.349

Relación entre las comunidades de peces y el hábitat

En los GAM ajustados sobre las densidades de las especies de peces se pudo comprobar que las abundancias de estas comunidades estuvieron principalmente influenciadas por la profundidad (significativa para 8 de las 13 especies), la estacionalidad (7 especies) y la zona (6 especies) y en menor medida por la estructura del hábitat (3 especies como máximo). El año y la visibilidad resultaron respectivamente explicativos para 4 y 2 especies, al tiempo que la exposición al oleaje no resultó significativa en ningún caso (Tabla 5).

Las abundancias de *Diplodus sargus*, *D. vulgaris*, *Labrus bergylta*, *L. mixtus*, *Pollachius pollachius*, *Serranus cabrilla*, *Spondylisoma cantharus* y *Trisopterus luscus* aumentaron con la profundidad (Fig. 3). De entre las especies con un comportamiento estacional diferenciado, *S. cantharus* y *L. mixtus* aumentaron sus abundancias durante los meses del verano, al contrario que *L. bergylta*, que abundó más el resto del año. *Boops boops* disminuyó en primavera, al tiempo que *D. sargus* abundó más durante el otoño (Fig. 4). En cuanto a las preferencias espaciales a gran escala, *D. vulgaris*, *S. cabrilla* y *T. luscus* resultaron más abundantes en Mera, al tiempo que *B. boops*, Mugilidae y *S. cantharus* seleccionaron preferentemente la zona de O Portiño (Tabla 6; Fig. 5).

Roca b		Arena g		Arena f		Estación		Pendiente		Visibilidad	
P	M	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M
0.462	-0.115										
0.245	0.114	0.147	-0.112								
0.027	0.040	0.057	-0.286	0.091	0.229						
-	-0.501	-	-0.185	-	-0.157	-	0.219				
-0.082	-	-0.270	-	0.109	-	0.220	-	-	-		
0.134	0.427	-0.290	-0.066	0.405	-0.229	0.024	0.000	-	-0.170	0.286	-

Tabla 5. Variables significativas, distribución de error y link, desviación explicada y grados de libertad (gl) de los GAM ajustados sobre las abundancias de las especies de peces y de los grupos funcionales de macroalgas. Se indican las variables respuesta que no fueron transformadas por su raíz cuadrada. Las abreviaturas y descripciones pueden ser consultadas en la Tabla 3.

Especie	Variable	Error	Link	Desviación (%)	gl
<i>Boops boops</i>	Roca g + Estación + Zona	Gausiano	Identidad	35.30	6.00
<i>Conger conger</i>	Año	Gausiano	Identidad	7.96	2.61
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Cantos	Gausiano	Identidad	4.52	2.00
<i>Diplodus sargus</i>	Profundidad + Roca g + Estación	Gausiano	Identidad	30.40	5.86
<i>Diplodus vulgaris</i>	Profundidad + Grava + Zona	Gausiano	Identidad	22.20	4.26
<i>Labrus bergylta</i> *	Cantos + Profundidad + Roca g + Estación + Año	Gausiano	Log	56.10	8.00
<i>Labrus mixtus</i> *	Profundidad + Estación	Gausiano	Identidad	29.50	10.15
Mugilidae spp.	Estación + Visibilidad + Año + Zona	Gausiano	Identidad	34.40	13.50
<i>Mullus surmuletus</i>	Arena f + Estación	Gausiano	Identidad	10.70	5.00
<i>Pollachius pollachius</i>	Profundidad + Grava + Roca b + Arena g + Visibilidad + Año	Gausiano	Identidad	43.70	9.00
<i>Serranus cabrilla</i>	Profundidad + Zona	Gausiano	Identidad	23.70	3.81
<i>Spondyllosoma cantharus</i>	Profundidad + Estación + Zona	Gausiano	Identidad	37.00	6.57
<i>Trisopterus luscus</i>	Profundidad + Zona	Gausiano	Identidad	17.30	3.59
Macroalgas arborescentes*	Cantos + Profundidad + Exposición + Grava + Roca g + Roca b + Estación + Pendiente + Zona	Gausiano	Identidad	68.7	16.8
Macroalgas arbustivas*	Cantos + Profundidad + Grava + Roca g + Roca b + Arena g + Arena f + Estación + Zona	Gausiano	Identidad	61.6	17.7
Macroalgas cespitosas*	Profundidad + Exposición + Grava + Roca g + Arena g + Arena f + Estación + Pendiente + Zona	Gausiano	Identidad	68.7	17.3

*Sin transformar

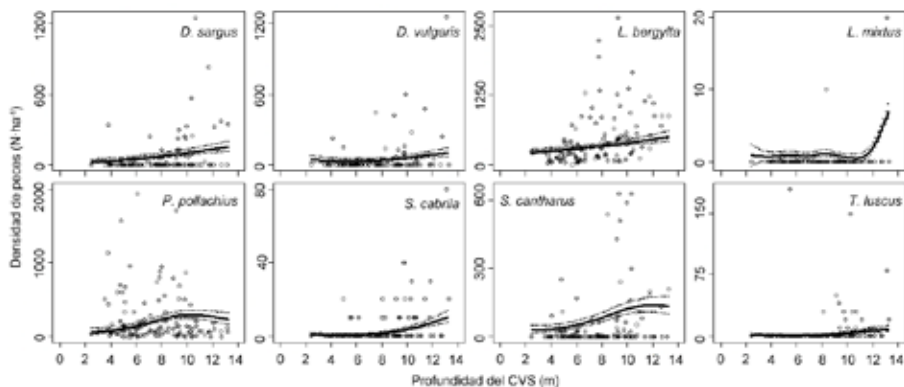


Figura 3. Efecto parcial de la profundidad sobre las densidades de las especies de peces. Se muestran exclusivamente las especies con respuestas significativas ($p \leq 0.05$). Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

La presencia de grandes formaciones rocosas favoreció incrementos en las abundancias de *B. boops*, *L. bergylta* y *D. sargus*, mientras que por el contrario *P. pollachius* prefirió los ambientes con rocas de menor desnivel. Las formaciones rocosas no continuas se asociaron con una mayor abundancia de *Dicentrarchus labrax*, *D. vulgaris* y *P. pollachius*, y por el contrario afectaron negativamente a *L. bergylta*. Finalmente, *P. pollachius* y *Mullus surmuletus* seleccionaron ambientes con influencia arenosa, de granulometría gruesa en el primer caso y fina en el segundo (Tabla 6).

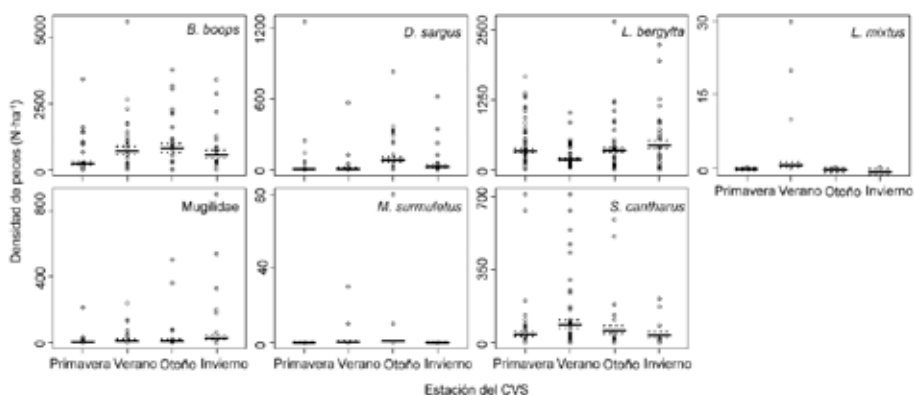


Figura 4. Efecto parcial de la estacionalidad sobre la densidad de las especies de peces. Se muestran exclusivamente las especies con respuestas significativas ($p \leq 0.05$). Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Tabla 6. Resultados de los GAM ajustados sobre las abundancias de las especies de peces. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados.

Modelo	Coeficientes paramétricos			Términos alisados
	Estimado	±DT	p	gl
<i>Boops boops</i>				
Roca g	0.1125	0.0318	0.0005	-
Estación: Otoño - Primavera	-13.3782	3.4040	0.0001	-
Estación: Primavera - Verano	11.5909	3.3009	0.0006	-
Estación: Primavera - Invierno	8.7062	3.6476	0.0183	-
Zona: Mera - O Portiño	19.2983	2.6690	<0.0001	-
<i>Conger conger</i>				
Año	-	-	0.0426	1.6100
<i>Dicentrarchus labrax</i>				
Cantos	-0.1586	0.0607	0.0100	-
<i>Diplodus sargus</i>				
Profundidad	-	-	0.0059	0.8574
Roca g	0.0376	0.0148	0.0123	-
Estación: Otoño - Primavera	-6.7238	1.3995	<0.0001	-
Estación: Otoño - Verano	-5.8832	1.5226	0.0002	-
Estación: Otoño - Invierno	-3.8642	1.6880	0.0239	-
<i>Diplodus vulgaris</i>				
Profundidad	-	-	0.0476	1.2550
Grava	-0.1837	0.0818	0.0266	-
Zona: Mera - O Portiño	-6.0737	1.3828	<0.0001	-
<i>Labrus bergylta</i>				
Cantos	0.0352	0.0151	0.0214	-
Profundidad	-	-	0.0157	0.8208
Roca g	0.0102	0.0018	<0.0001	-
Estación: Otoño - Verano	-0.6254	0.1763	0.0006	-
Estación: Primavera - Verano	-0.5661	0.1575	0.0005	-
Estación: Verano - Invierno	0.8503	0.1917	<0.0001	-
Año	-	-	0.0002	1.1743
<i>Labrus mixtus</i>				
Profundidad	-	-	0.0001	6.1470
Estación: Otoño - Verano	1.0045	0.4813	0.0391	-
Estación: Primavera - Verano	0.8606	0.4197	0.0426	-
Estación: Verano - Invierno	-1.3874	0.5242	0.0093	-
<i>Mugilidae spp.</i>				
Estación: Primavera - Invierno	3.8804	1.1600	0.0011	-
Visibilidad	-	-	0.0003	7.6543
Año	-	-	0.0064	0.8429
Zona: Mera - O Portiño	1.7720	0.8379	0.0363	-
<i>Mullus surmuletus</i>				
Arena f	0.0723	0.0226	0.0017	-
Estación: Otoño - Primavera	-0.4207	0.2090	0.0460	-
<i>Pollachius pollachius</i>				
Profundidad	-	-	0.0186	1.8002
Grava	-1.1123	0.2393	<0.0001	-
Roca b	0.7110	0.1160	<0.0001	-
Arena g	0.9532	0.2595	0.0004	-
Visibilidad	-	-	0.0153	2.2744
Año	-	-	<0.0001	0.9273
<i>Serranus cabrilla</i>				
Profundidad	-	-	<0.0001	1.8090
Zona: Mera - O Portiño	-0.8841	0.2915	0.0030	-
<i>Spondiliosoma cantharus</i>				
Profundidad	-	-	<0.0001	1.5670
Estación: Primavera - Verano	2.9639	1.1959	0.0146	-
Estación: Verano - Invierno	-3.4818	1.4748	0.0199	-
Zona: Mera - O Portiño	5.5161	0.9303	<0.0001	-
<i>Trisopterus luscus</i>				
Profundidad	-	-	0.0009	1.5930
Zona: Mera - O Portiño	-1.2053	0.3879	0.0024	-

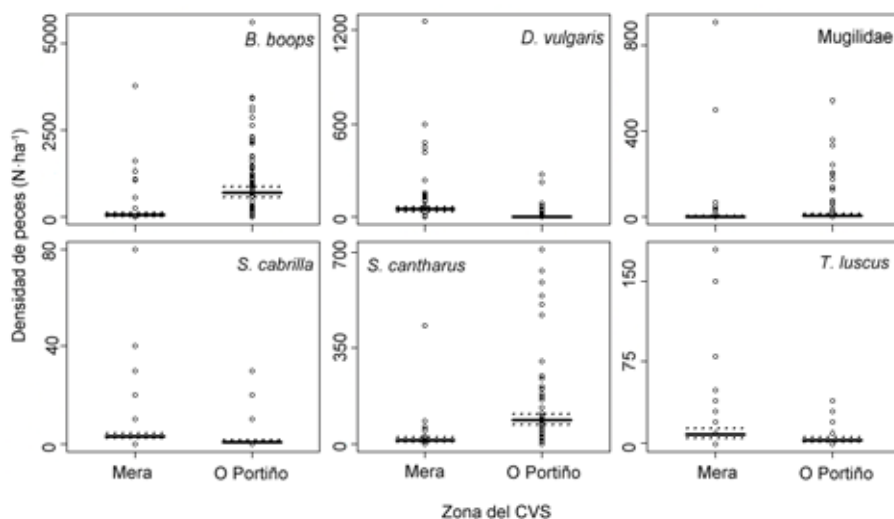


Figura 5. Efecto parcial de la zona sobre la densidad de las especies de peces. Se muestran exclusivamente las especies con respuestas significativas ($p \leq 0.05$). Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

En el DCA realizado sobre las densidades de peces se obtuvo una longitud de gradiente de 2.5, por lo que asumimos una relación lineal entre la densidad de peces y los factores ambientales dentro del rango de observación. En el PCA se evidenció un claro ordenamiento de las muestras respecto a dos factores: zona, en el eje 1 y exposición, en el eje 2 (Fig. 6a), responsables del 65.2% de la variabilidad total explicada (PC1 = 47.7%; PC 2 = 17.6%). En el RDA se mantuvo cierta división entre las muestras de sectores expuestos y no expuestos a lo largo del eje 1, pero se perdió parte de la estructura relativa a la zona en el eje 2 (Fig. 6b). Los dos primeros ejes del RDA acumularon el 25.2% de la varianza total explicada, en el primer eje se localizaron gradientes de visibilidad y de estacionalidad (14.8%) y en el segundo la estructura del hábitat (10.4%). Las muestras más profundas se relacionaron con las grandes formaciones rocosas y cantos. Los CVS más someros con las rocas de menor desnivel y las arenas. Las rocas medianas se relacionaron principalmente con la arena fina y las pequeñas con la arena gruesa y la grava. Una vez realizada una selección de las variables con mayor significación en los RDA, únicamente las grandes rocas, las rocas medianas y la estación de primavera resultaron significativas, reteniendo en conjunto el 17.0% de la variación explicada acerca de la composición y estructura de la comunidad de peces (Fig. 6c).

L. bergylta, *D. vulgaris*, *D. sargus*, *T. luscus* y *S. cabrilla* mostraron gran afinidad por los fondos más profundos y con mayor porcentaje de grandes rocas. La presencia de cantos

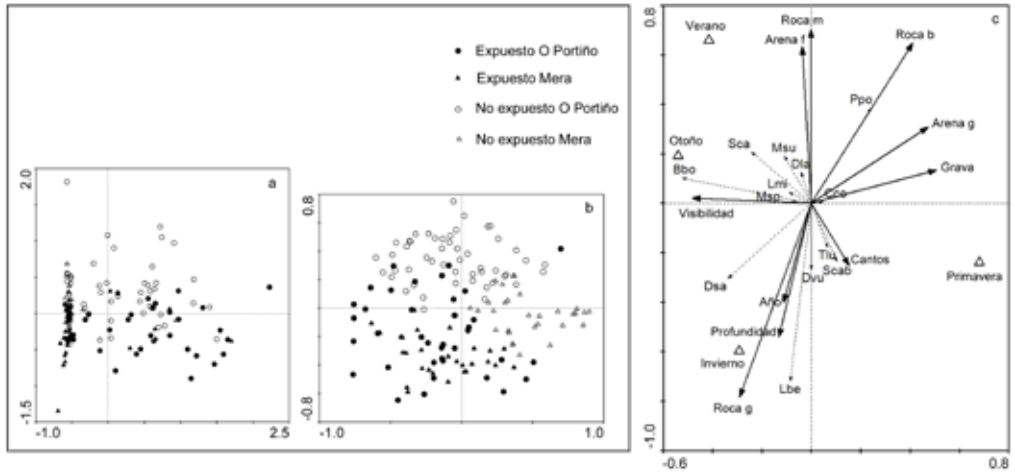


Figura 6. Diagramas bidimensionales de ordenación obtenidos mediante un análisis de componentes principales (PCA) en el recuadro a y un análisis de redundancia (RDA) en el recuadro b. Los dos análisis se realizaron sobre las muestras de las densidades de peces (transformadas por su raíz cuadrada), codificadas por zona y exposición al oleaje. Se muestra además (c) el diagrama de ordenación de un RDA realizado sobre la raíz cuadrada de las densidades de peces y sobre las variables descriptoras de la estructura del hábitat. Las abreviaturas de las especies se muestran en la Tabla 1 y las unidades y abreviaturas de las variables en la Tabla 3. Consultar la metodología para más detalles.

también favoreció la presencia de estas especies, sobre todo de *S. cabrilla* y *T. luscus*. Por el contrario, *M. surmuletus*, *D. labrax* y *P. pollachius* abundaron más a menor profundidad y en sustratos de rocas medias y pequeñas con presencia de arenas (Fig. 6c).

B. boops, *S. cantharus* y *M. surmuletus* se vieron en mayores densidades en verano y otoño, durante el invierno se incrementaron las abundancias de *L. bergylta* y *D. sargus*, al tiempo que *S. cabrilla* y *T. luscus* prefirieron la primavera. Atendiendo a este mismo eje (1), *B. boops* y Mugilidae, especies que habitualmente se encuentran cerca de la superficie mostraron una mayor correlación con la visibilidad, mientras que especies más demersales mostraron una relación menos evidente. En el caso de las especies claramente bentónicas (*T. luscus*, *S. cabrilla* y *C. conger*), la relación con la visibilidad fue nula o incluso aparentemente negativa en el caso del *C. conger* (Fig. 6c).

Relación entre las comunidades de algas y el hábitat

Casi todas las variables introducidas en los GAM (91.6%) influyeron sobre las abundancias de los grupos funcionales de macroalgas. Cada una de estas variables resultó significativa para la mayoría de los modelos (entre un 66.7 y un 100%). Es por ello que el grado de explicación obtenido en estos resultó siempre elevado (61.6 % desviación explicada ≤ 68.7; Tabla 5).

Tabla 7. Resultados de los GAM ajustados sobre las abundancias de los grupos funcionales de macroalgas. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados.

Modelo	Coeficientes paramétricos			Términos alisados
	Estimado	±DT	p	gl
Arborescentes				
<i>Intercepto</i>	26.7525	1.1939	<0.0001	-
<i>Cantos</i>	0.2403	0.0388	<0.0001	-
<i>Profundidad</i>	-	-	<0.0001	7.7990
<i>Exposición: Expuesto - No expuesto</i>	6.2773	1.1116	<0.0001	-
<i>Grava</i>	-0.1502	0.0247	<0.0001	-
<i>Roca g</i>	0.0760	0.0152	<0.0001	-
<i>Roca b</i>	0.2493	0.0163	<0.0001	-
<i>Estación: Verano - Invierno</i>	-3.3130	0.8063	<0.0001	-
<i>Pendiente</i>	-0.1892	0.0307	<0.0001	-
<i>Zona: Mera - O Portiño</i>	9.8064	0.9306	<0.0001	-
Arbustivas				
<i>Intercepto</i>	49.0957	0.9857	<0.0001	-
<i>Cantos</i>	-0.2089	0.0375	<0.0001	-
<i>Profundidad</i>	-	-	<0.0001	8.6680
<i>Grava</i>	0.1243	0.0257	<0.0001	-
<i>Roca g</i>	-0.1370	0.0138	<0.0001	-
<i>Roca b</i>	-0.2485	0.0165	<0.0001	-
<i>Arena g</i>	0.1135	0.0165	<0.0001	-
<i>Arena f</i>	-0.1947	0.0338	<0.0001	-
<i>Estación: Verano - Invierno</i>	-7.8176	0.7874	<0.0001	-
<i>Zona: Mera - O Portiño</i>	-6.9848	1.0018	<0.0001	-
Cespitosas				
<i>Intercepto</i>	25.002	1.0733	<0.0001	-
<i>Profundidad</i>	-	-	<0.0001	8.278
<i>Exposición: Expuesto - No expuesto</i>	-7.9040	1.1125	<0.0001	-
<i>Grava</i>	0.0533	0.0256	0.0377	-
<i>Roca g</i>	0.0536	0.0121	<0.0001	-
<i>Arena g</i>	-0.1245	0.0166	<0.0001	-
<i>Arena f</i>	0.0927	0.0331	0.0052	-
<i>Estación: Verano - Invierno</i>	12.007	0.9220	<0.0001	-
<i>Pendiente</i>	0.1637	0.0318	<0.0001	-
<i>Zona: Mera - O Portiño</i>	-3.1320	0.8735	0.0004	-

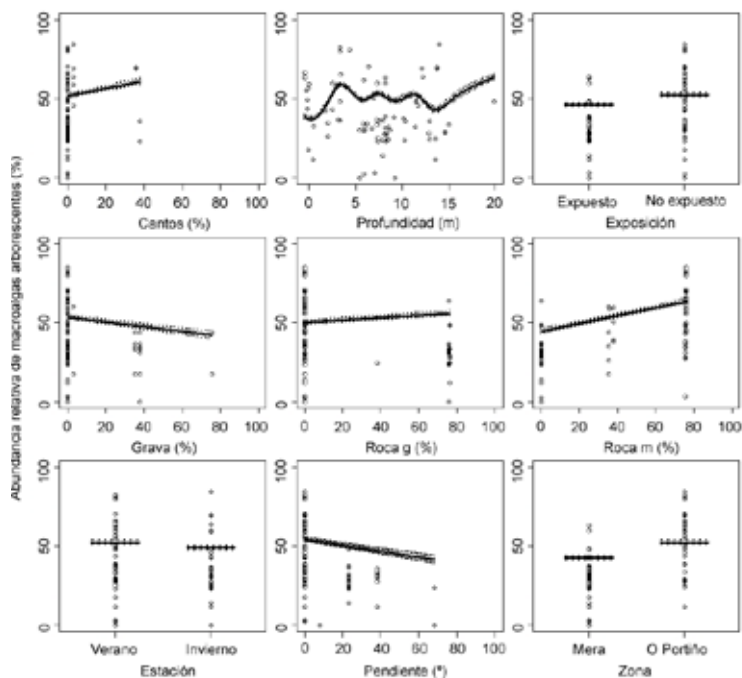


Figura 7. Efectos parciales de las variables significativas en los GAM ajustados sobre las abundancias relativas de las macroalgas arborescentes. Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Todos los grupos funcionales evidenciaron preferencias estacionales y a grandes escalas espaciales (entre zonas); las macroalgas arborescentes y arbustivas abundaron más durante el verano y mientras que las arborescentes predominaron en O Portiño, las arbustivas lo hicieron en Mera. Las macroalgas tapizantes fueron más abundantes durante el invierno y en la zona de Mera. Por el contrario, sólo las arborescentes y tapizantes mostraron diferencias en cuanto a la exposición al oleaje, el primero abundó más en los sectores no expuestos y el segundo en los expuestos (Tabla 7; Fig. 7, 8 y 9).

En cuanto a la estructura del hábitat, las arborescentes incrementaron sus abundancias conforme aumentó la profundidad, asentándose preferentemente en las superficies de las rocas con menores pendientes. Los grandes *bosques* de estas macroalgas abundaron sobre las formaciones rocosas con grandes y pequeños desniveles (Fig. 7). El aumento de la profundidad también favoreció a las arbustivas, pero estas macroalgas mostraron preferencia por los sustratos con escasas formaciones rocosas y con presencia de gravas y arenas gruesas (Fig. 8). Por último, las pequeñas macroalgas tapizantes seleccionaron las superficies más inclinadas de las grandes formaciones rocosas situadas a menor profundidad. Prefirieron además de la presencia de gravas y arenas finas (Tabla 7; Fig. 9).

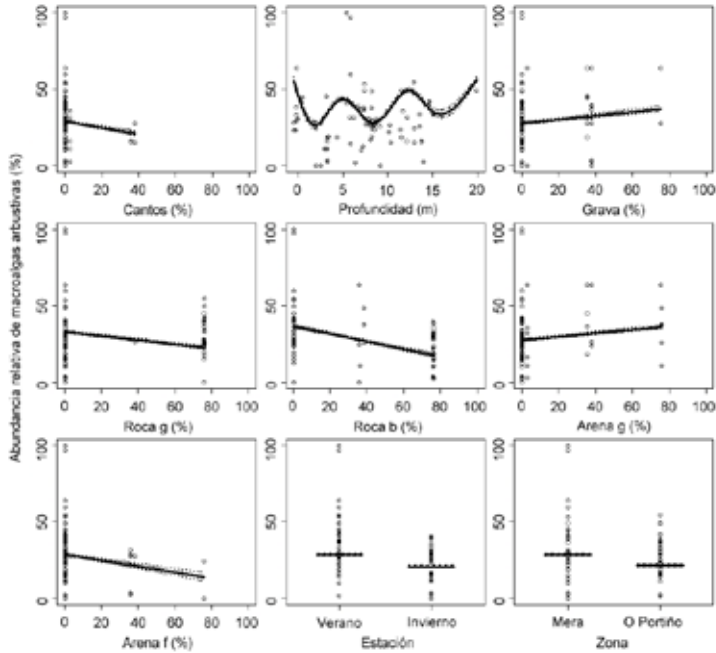


Figura 8. Efectos parciales de las variables significativas en los GAM ajustados sobre las abundancias relativas de las macroalgas arbustivas. Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

En el DCA realizado sobre las muestras de macroalgas se evidenció una relación unimodal (longitud de gradiente = 4.5) entre las abundancias de las macroalgas y los factores ambientales. El CA sobre las muestras de macroalgas reveló una estructura explicada por la zona (eje 1 = 11%) y la exposición (eje 2 = 10%; Fig. 10a). En el CCA se redujo la varianza explicada en comparación con el CA. Así, los dos primeros ejes del CCA recogieron el 14.3% del total de la varianza. La nueva ordenación de las muestras respondió, en mayor medida, a la exposición y la estacionalidad que a la zona (Fig. 10b). Mediante el test de Monte Carlo se evidenció el efecto significativo de todas las variables que fueron incorporadas en el análisis. El primer eje del CCA incorporó un gradiente de profundidad que explicó el 7.7% de la varianza total. En el segundo eje (6.6% de la varianza total) se dispuso principalmente la estructura del hábitat (Fig. 10c).

Las abundancias de grandes macrófitos como *Laminaria hyperborea*, *Desmarestia aculeata* y *Halidrys siliquosa*, mostraron una gran relación con los ambientes más profundos. Bajo los *kelps* se encontraron otras macroalgas de menor porte, como las arbustivas

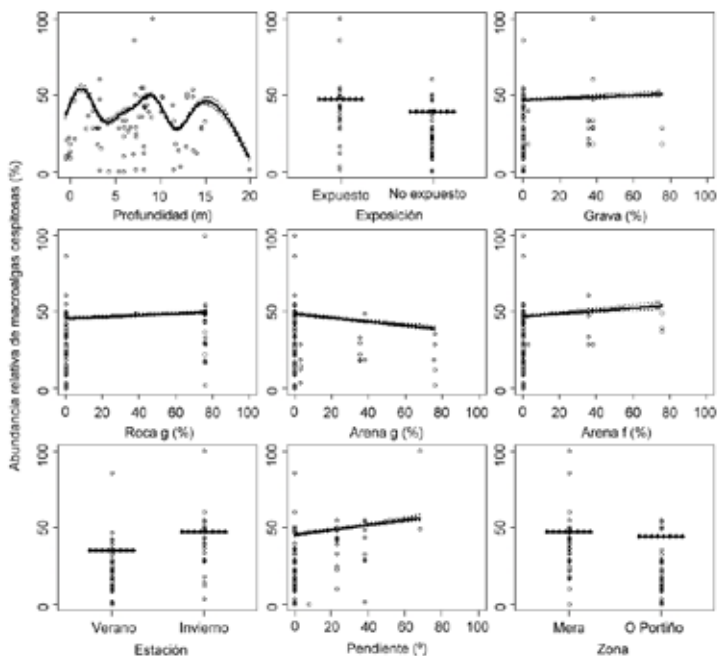


Figura 9. Efectos parciales de las variables significativas en los GAM ajustados sobre las abundancias relativas de las macroalgas tapizantes. Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Abnfeltia plicata, *Dictyota dichotoma*, *Gelidium spinosum*, *Palmaria palmata*, *Rbodymenia pseudopalmata* y *Pterosiphonia complanata* y la tapizante *Peyssonnelia* spp. Las aguas más someras fueron seleccionadas por los bosques de *Cystoseira baccata* y *Sargassum muticum*. Creciendo entre estas grandes macroalgas se asentaron preferentemente *Asparagopsis armata*, *Calliblepharis jubata*, *Chondracanthus teedei*, *Halurus equisetifolius*, *Stypocaulon* spp., y *Ulva* spp. Y tapizando las rocas *Jania rubens* y *Ceramium* spp.

Las grandes formaciones rocosas se colonizaron preferentemente por macroalgas arbustivas como *A. plicata*, *D. dichotoma*, *Gracilaria multipartita* y *Plocamium cartilagineum*, pero en estos biotopos también estuvieron presentes grandes algas como *D. aculeata* y tapizantes como *Peyssonnelia* spp. Sobre las rocas medianas se asentaron *A. armata*, *J. rubens*, *Stypocaulon* spp. y *Ulva* spp., y sobre las más bajas las grandes *C. baccata* y *S. muticum*, acompañadas de algunas arbustivas como *Gymnogongrus crenulatus*. Los bosques de *C. baccata* y sobre todo de *S. muticum* mostraron además una gran afinidad por fondos con gran cantidad de arenas finas (Fig. 10c).

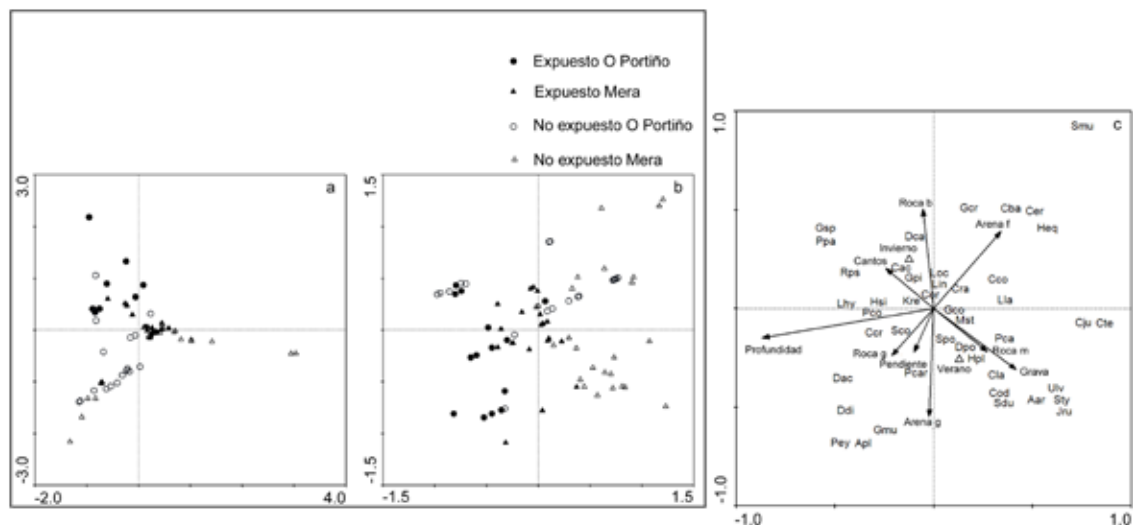


Figura 10. Diagramas bidimensionales de ordenación obtenidos mediante un análisis de correspondencia (CA) en el recuadro a y un análisis canónico de correspondencia (CCA) en el recuadro b. Los dos análisis se realizaron sobre las muestras de las abundancias relativas de macroalgas, codificadas por zona y exposición al oleaje. Se muestra además (c) el diagrama de ordenación de un CCA realizado sobre las abundancias relativas de macroalgas y sobre las variables descriptoras de la estructura del hábitat. Las abreviaturas de las especies se muestran en la Tabla 2 y las unidades y abreviaturas de las variables en la Tabla 3. Consultar la metodología para más detalles.

Los bosques de *Saccorbiza polyschides* sólo estuvieron presentes durante el verano y los de *L. ochroleuca*, a pesar de ser perennes, abundaron más en invierno. Además de estos kelps, otros macrófitos de menor porte también evidenciaron preferencias estacionales, como *Dictyopteris polypodioides* y *Heterosiphonia plumosa* que abundaron más en verano o *Chondracanthus acicularis*, *Dilsea carnosa* y *Gigartina pistillata*, que prefirieron el invierno (Fig. 10c).

Los ecosistemas submarinos de arrecifes rocosos costeros

El paisaje submarino del área de estudio estuvo muy dominado por las distintas formaciones rocosas, que ocuparon el 81.9% de la superficie total disponible. Las arenas cubrieron un 9.1% y el resto de formaciones tuvieron presencias testimoniales (Tabla 3). Aunque con distinta composición específica, en todos estos hábitats estuvieron

presentes las comunidades de macroalgas más importantes a nivel ecológico, los *bosques* de grandes macroalgas (Fig. 6, 7 y 8). Atendiendo a la interacción entre los hábitats y las comunidades de *bosques* de macroalgas y de peces, en los arrecifes costeros hemos distinguido 3 ecosistemas: ecosistemas rocosos verticales, ecosistemas rocosos horizontales y ecosistemas arenosos.

Ecosistemas rocosos verticales. Abundan más en los sectores expuestos y más profundos de los arrecifes y están constituidos por formaciones rocosas grandes (Tabla 4). Sus niveles superiores están colonizados por *bosques* de *Saccorbiza polyschides*, sustituidos más abajo por los de *Laminaria hyperborea*. En estas zonas profundas también están presentes otras grandes macroalgas como *Desmarestia aculeata*, *Halidrys siliquosa* y *Sphaerococcus coronopifolius* (Fig. 10c). *Chondrus crispus* y *Plocamium cartilagineum* dominan los estratos arbustivos de estas rocas, que son mayoritariamente tapizadas por *Peyssonnelia* spp. En la parte profunda de estos ecosistemas habitan *Labrus bergylta*, *L. mixtus*, *Serranus cabrilla* y *Trisopterus luscus* (los dos últimos frecuentemente asociados a grupos de cantos) y en la columna de agua dominan distintas especies de Sparidae: en los niveles medios los grupos de *Diplodus sargus*, *D. vulgaris* y *Spondylisoma cantharus* y en la superficie los grandes bancos de *Boops boops* (Tabla 5; Fig. 6c).

Ecosistemas rocosos horizontales. Se encuentran en los sectores no expuestos y más someros de los arrecifes y sus relieves los forman las rocas medianas y bajas (Tabla 4). Sobre las rocas medianas domina *S. polyschides*, mientras que los bosques de *kelp* de los sustratos rocosos menos profundos y de menor desnivel están constituidos mayoritariamente por *L. ochroleuca*. Su estrato arbustivo más superficial está claramente dominado por *Gelidium corneum* y el más profundo por *Heterosiphonia plumosa* y *Dictyopteris polypodioides*. Las macroalgas tapizantes son importantes en estos ecosistemas, sobre todo *Corallina* spp., *Cryptopleura ramosa* y *Lithophyllum incrustans* (Fig. 10c). Estos ambientes son el hábitat principal para *Pollachius pollachius*, reclutándose frecuentemente en primavera sobre los fondos arenosos de bajo relieve grandes bancos de juveniles (Tabla 5; Fig. 6c).

Ecosistemas arenosos. Ocupan pequeñas extensiones en los sectores menos expuestos y más someros (Tabla 4). Los densos *bosques* de *Cystoseira baccata* dominan los sustratos con mayor influencia de arenas finas, a veces acompañadas por *Sargassum muticum*. Los estratos arbustivos y tapizantes de estos ecosistemas son poco importantes y *Gymnogongrus crenulatus* y *Ceramium* spp. son respectivamente su macrófitos más representativos (Fig. 10c). Sobre los fondos arenosos de estos ecosistemas se alimentan habitualmente los pequeños grupos de *Mullus surmuletus* (Tabla 5; Fig. 6c).

5. Discusión

Escoger el método de muestreo más apropiado para obtener datos precisos y exactos acerca de las poblaciones de peces objetivo resulta muy importante para el manejo espacial de los ecosistemas marinos (Murphy & Jenkins, 2010). Los transectos de bandas usados en particular en este trabajo han sido empleados en numerosos estudios sobre la ecología de los peces (Murphy & Jenkins, 2010), pero pueden presentar algunos sesgos importantes (estos problemas se tratan en profundidad en el Capítulo IV).

En este trabajo, ninguna de las especies de peces estudiadas mostró atracción por los buceadores, pero algunas tendieron a evitarlos, perturbadas especialmente por sus burbujas. Este efecto resultó más evidente con anchos de banda medios (visibilidades de 3 a 6 m). A más de 6 m de los buceadores los peces no huyeron y con visibilidades menores de 3 m los peces no tuvieron tiempo para hacerlo, con lo que en ambos extremos, pudieron censarse correctamente (Fig. 11). Por lo tanto, únicamente las abundancias de Mugilidae y *Pollachius pollachius*, especies que mostraron variaciones en sus densidades con respecto a la visibilidad (Tabla 5) podrían haber sido subestimadas en este trabajo. Al contrario de lo aquí observado, Chapman *et al.* (1974) constataron que una población de *P. pollachius* escocesa mostró atracción por los sonidos de los buceadores. Tal y como sugieren los autores, probablemente estos animales se han habituado a obtener alimentos proporcionados indirectamente por los buceadores (al alterar el fondo y descubrir animales bentónicos). Por el contrario, la menor presencia de buceadores autónomos en el área de estudio de este trabajo no ha favorecido la aparición de estos comportamientos.

En nuestros resultados se ha constatado una relación entre el ancho de banda y los peces más cautelosos (Fig. 11), pero el número de observaciones no ha disminuido al aumentar el ancho de banda. Muy al contrario, las densidades de las especies pelágicas aumentaron con bandas anchas, ya que pudieron ser observadas cerca de la superficie (Fig. 6c). Por lo tanto, las estimaciones de densidad aquí obtenidas pueden ser consideradas como exactas.

Casi todas las especies de peces aquí estudiadas son diurnas, activas y presentaron abundancias moderadas, por lo que en nuestra opinión, sus densidades pueden considerarse como exactas. Por el contrario, *Conger conger* es una especie de hábitos nocturnos, muy sedentaria y que vive normalmente en refugios rocosos (Pita & Freire, en prensa). Durante los transectos, sistemáticamente se inspeccionaron los agujeros de las rocas, pero a pesar de ser una especie muy grande y muy capturada en el área

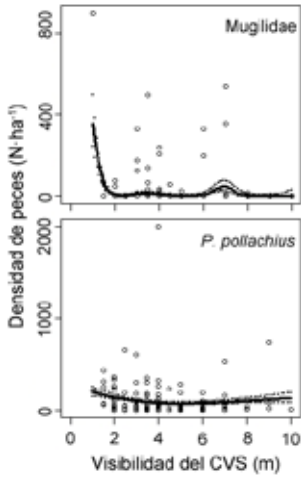


Figura 11. Efecto parcial de la visibilidad sobre la densidad de las especies de peces. Se muestran exclusivamente las especies con respuestas significativas ($p \leq 0.05$). Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

(Pita *et al.*, 2008), las densidades medias obtenidas fueron bajas ($0.34 \pm 2.73 \text{ N}\cdot\text{ha}^{-1}$). Su relación negativa con el ancho de banda, sugiere además, que se vieron más individuos cuando la visibilidad dificultó la observación de especies demersales o pelágicas y por lo tanto el buceador dirigió más su atención al sustrato (Fig. 6c). Parece pues evidente, que la densidad de esta especie podría haber sido subestimada.

Los peces establecen con el hábitat relaciones enormemente variables (Yasué *et al.*, 2010) y tienden además a formar agregaciones a muy distintas escalas (McCormick & Choat, 1987; Cheal & Thompson, 1997; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 2000; Gust *et al.*, 2001; García-Charton *et al.*, 2004; Ordines *et al.*, 2005; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006; Claudet *et al.*, 2011). Consecuentemente, los diseños

de muestreo que incorporan distintas escalas son particularmente valiosos (Andrew & Mapstone, 1987; Sale, 1998). Las escalas geográficas incorporadas implícitamente en este trabajo, varían entre centenares de metros (distancia entre réplicas) y kilómetros (distancia entre zonas). Casi la mitad de las especies de peces evidenciaron distribuciones relacionadas con la mayor de las escalas en los análisis univariantes (Tabla 5) y en los análisis multivariantes la zona explicó un elevado porcentaje de la distribución de las muestras (47.7%). En el otro extremo de la escala, la variabilidad no explicada en los GAM para el conjunto de las especies de peces fue del 72.9% (Tabla 5). Consecuentemente, la distribución de los peces fue bien explicada a gran escala pero mostraron una gran variabilidad a pequeña escala, todo lo cual está probablemente relacionado con su elevada capacidad de desplazamiento. Adicionalmente, la respuesta lineal de las densidades de los peces respecto del gradiente ambiental sugiere que parte de su rango de variación natural ha podido no ser contemplado en este trabajo.

Todos los grupos funcionales de macroalgas evidenciaron preferencias a gran escala en los análisis univariantes, en tanto que la variabilidad no explicada fue sólo del 33.7% (Tabla 5). Por el contrario, la zona explicó sólo el 11.0% de la variabilidad de las

especies de macroalgas en los análisis multivariantes, que dependieron muy claramente de la estructura del hábitat (Fig. 10c).

Además de la influencia que la escala geográfica pueda ejercer sobre la composición y abundancia de peces y macroalgas, el efecto de la zona podría ser también explicado por otros factores abióticos. Existen diferencias geológicas a ambos lados de la Ría de A Coruña y la composición mineralógica de las rocas afecta a la distribución de los organismos bentónicos (Cerrano *et al.*, 1999; Bavestrello *et al.*, 2000) y de los peces (Jennings *et al.*, 1996; Guidetti & Cattaneo-Vietti, 2002; Guidetti *et al.*, 2004). Las rocas de O Portiño son de naturaleza granítica y en Mera dominan los esquistos. Pais *et al.* (2004), encontraron diferencias en las preferencias de peces costeros por estas dos rocas, por lo que parte de la distribución de las especies de peces y macroalgas en el área de estudio, podría ser explicada por esta circunstancia. Adicionalmente, diferencias en los patrones locales de corrientes podrían también influir sobre la distribución de las comunidades.

Ha sido bien establecida la influencia que sobre la distribución y abundancia de las macroalgas ejercen la estacionalidad (Sala & Boudouresque, 1997) y factores físicos como la exposición al oleaje, la profundidad y el tipo de sustrato (Dayton *et al.*, 1999). En el caso de los peces, numerosos trabajos han destacado la importancia que para distintas comunidades tiene la estructura del hábitat en general (García-Charton & Pérez-Ruzafa, 1998; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 2000; García-Charton *et al.*, 2004) y la profundidad en particular (Fariña *et al.*, 1997; Sala & Ballesteros, 1997; Sánchez & Serrano, 2003; Francini-Filho & de Moura, 2008; Jaworski *et al.*, 2009). En este trabajo, además del efecto de la zona, la distribución de las especies de peces y macroalgas fue básicamente gobernada por la estacionalidad y por la estructura del hábitat (sobre todo la profundidad y la presencia de distintos tipos de formaciones rocosas; Tabla 5; Fig. 6 y 10). Sorprendentemente, la exposición al oleaje no resultó significativa para ninguna especie de pez en los análisis univariantes, pero sí influyó en los análisis multivariantes (Fig. 6a y 6b). El elevado grado de correlación entre los descriptores de la estructura del hábitat y la exposición (Tabla 4), sin duda motivó la ausencia del factor exposición de los GAM. Por el contrario, el elevado porcentaje de explicación de los modelos para macroalgas favoreció que parte de la variabilidad no explicada por la estructura del hábitat pudiera ser recogida por la exposición (Tabla 5). Cabe destacar, sin embargo, la falta de explicación mostrada por casi todas las variables introducidas en los GAM para *Dicentrarchus labrax* y *C. conger* (Tabla 5). Adicionalmente, ambas especies están situadas muy próximas al centroide en los RDA (Fig. 6c) y esta disposición ha sido mostrada también por otros depredadores tope

(Sánchez, 1993). Todo ello evidencia en nuestra opinión el amplio rango ambiental de estas especies y sugiere por lo tanto un comportamiento depredador de tipo oportunista.

Las especies de peces explotadas son mayores y presentan niveles tróficos más elevados que el resto de especies, pero se pierde muy poca información al inferir tendencias generales para toda la comunidad a partir de estas especies (Molloy *et al.*, 2010). Por otro lado, está bien establecido en la literatura científica el papel de los peces depredadores como indicadores de la salud del ecosistema (Myers & Worm, 2003; Myers *et al.*, 2007). Si bien se han estudiado aquí únicamente 13 especies de peces, estas son mayoritariamente carnívoras (un 76.9% del total) y se incluyen varios depredadores tope (carnívoros secundarios con >4 kg como adultos; 23.1% del total). Adicionalmente, de entre las especies comunes en los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros, únicamente no se incluyen aquí algunas especies crípticas o de pequeño tamaño (en el Capítulo IV se estudia la totalidad de la comunidad de peces). Por lo tanto, en este trabajo se han estudiado las relaciones ecológicas de las especies de peces más importantes en términos de biomasa, papel ecológico e importancia pesquera de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros. Consiguientemente, la información acerca de la ecología de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros proporcionada en este trabajo, además de para gestionar la propia pesquería submarina, que es el objetivo principal de este trabajo, puede ser empleada para evaluar la sostenibilidad a largo plazo de estos importantes ecosistemas costeros.

Capítulo II

Movimientos de tres grandes peces depredadores costeros del Noreste Atlántico: estudio preliminar mediante telemetría

Con mi pensamiento sigo el movimiento de los peces en el agua

Santiago Auserón
La estatua del jardín botánico



UNIVERSID
DA CORUÑA

BALEA

TOHATSU

1. Resumen

Labrus bergylta, *Dicentrarchus labrax* y *Conger conger* son depredadores habituales de los ecosistemas costeros del Noreste Atlántico que en este trabajo se estudian por primera vez mediante telemetría en el medio natural. Hemos demostrado la viabilidad de esta tecnología con estas especies y se ha usado la información acerca de sus movimientos para obtener resultados preliminares a corto plazo sobre fidelidad al hábitat, temporalidad diaria de la actividad y tamaño del área vital. Se emplearon complementariamente dos métodos de telemetría: seguimiento manual y automático en un tramo de costa caracterizado por su elevado grado de exposición al oleaje (A Coruña, NO de España). Los individuos de *C. conger* permanecieron en el área durante los períodos más largos (17 días), abandonando periódicamente sus refugios al atardecer o durante las noches para buscar alimento. El tamaño de su área vital fue muy pequeño (604 m²). Los *L. bergylta* no fueron detectados en los receptores automáticos, pero el tamaño de su área vital (entre 2874 y 5184 m²), evidencia un elevado grado de sedentarismo y movimientos muy limitados. Los *D. labrax* abandonaron el área durante intervalos más prolongados (9 días), detectándose igualmente durante el día o la noche. Su área vital fue la de mayor tamaño (hasta 26396 m²), evidenciando un comportamiento espacial complejo y a gran escala.

Palabras clave

Área vital; fidelidad al hábitat; marcado; peces depredadores costeros; telemetría; temporalidad diaria; uso del hábitat; VR2; VR100.

2. Introducción

Conocer de una manera precisa el uso del hábitat que realizan los depredadores marinos resulta de enorme interés, debido a su condición de indicadores de la salud de los ecosistemas que habitan (Myers & Worm, 2003; Myers *et al.*, 2007). Tradicionalmente se han empleado técnicas de marcado-recaptura (Shepherd, 1988) y observación directa (Murphy & Jenkins, 2010) para estudiar patrones de movimiento y preferencias en el uso del hábitat de los animales marinos, pero estos métodos presentan importantes limitaciones (Kearney, 1989; Murphy & Jenkins, 2010). Las recientes innovaciones experimentadas en las tecnologías de telemetría ultrasónica acuática, permiten obtener información precisa y con muy alta resolución acerca de distintos aspectos del uso del hábitat de los animales (Winter, 1996; Golet *et al.*, 2006;

Jorgensen *et al.*, 2006). Por ello, en los últimos años se han incrementado los trabajos que emplean esta tecnología para estudiar el comportamiento de distintas especies de peces (George, 2003). A pesar de ello, aún se conoce muy poco acerca del tamaño del área vital, criterios de selección del hábitat y actividad de las poblaciones de muchas especies de peces costeros (Topping *et al.*, 2005), especialmente en zonas templadas (Lowe *et al.*, 2003).

Labrus bergylta (Ascanius, 1767), *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) y *Conger conger* (Linnaeus, 1758) son algunos de los depredadores más habituales de los ecosistemas costeros del Noreste Atlántico (las comunidades de peces de estos ecosistemas se describen en detalle en los Capítulos I y IV). Distintas pesquerías europeas han explotado tradicionalmente a estas especies y su interés pesquero es creciente, pero muchos aspectos del uso que realizan del hábitat permanecen aún desconocidos (Darwall *et al.*, 1992; O'Sullivan *et al.*, 2003; Fritsch *et al.*, 2007).

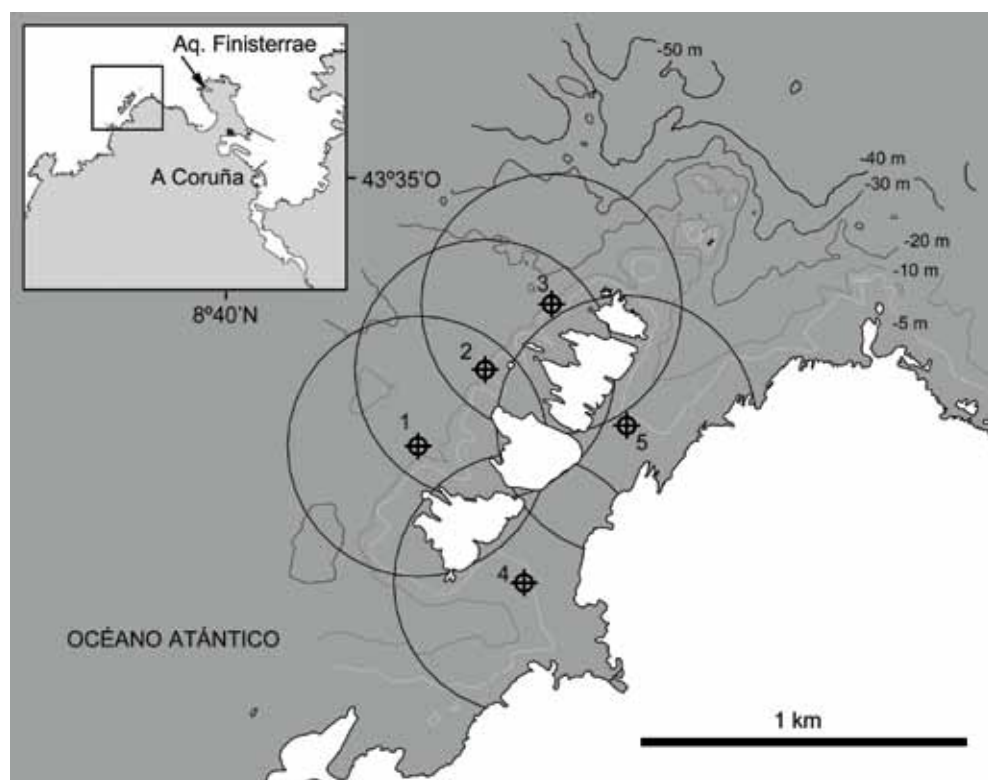


Figura 12. Mapa del área de estudio. Se indica la situación de los receptores de telemetría (VR 2; VEMCO Ltd.) y su rango de detección estimado.

L. bergylta son peces hermafroditas proterogónicos, de crecimiento lento y elevada longevidad (hasta 29 años), que sufren su inversión sexual en un amplio rango de tallas (Dipper *et al.*, 1977). Su tamaño corporal máximo es de 65.9 cm (TL) y 4.4 kg de peso (IGFA, 2001) y viven asociados a fondos rocosos litorales de hasta 20 m de profundidad (Rodríguez & Vázquez, 1994). Se distribuyen por el Atlántico Nororiental (Quignard & Pras, 1986), alimentándose principalmente de crustáceos y moluscos (Dipper *et al.*, 1977).

D. labrax son peces demersales que alcanzan 103 cm (TL; IGFA, 2001) y 12.0 kg como máximo (Fiedler, 1991). Se distribuyen por el Atlántico Nororiental y Mediterráneo (Lloris, 2002) y habitan las aguas de todo tipo de ambientes costeros, alimentándose de peces, crustáceos y moluscos (Rodríguez & Vázquez, 1994). Son depredadores muy activos que realizan migraciones estacionales y llegan en ocasiones a penetrar en estuarios y ríos (Frimodt, 1995).

C. conger, se distribuye por el Atlántico Nororiental y Mediterráneo; son peces bentónicos, de gran tamaño, que alcanzan longitudes máximas de 300 cm (TL; Smith, 1990) y 110.0 kg (Muus *et al.*, 1999). En las zonas costeras habitan mayoritariamente los ejemplares jóvenes, migrando a mayores profundidades cuando alcanzan la madurez (Maigret & Ly, 1986). Normalmente habitan a profundidades de entre 0 y 500 m (Smith, 1990), pero Mytilineou *et al.* (2005) los hallaron a más de 1000 m. Son depredadores nocturnos (Göthel, 1992) que se alimentan de peces, crustáceos y cefalópodos (Bauchot & Saldanha, 1986). Realizan un único desove a lo largo de su vida, que parece tener lugar en el área de las Islas Azores (Mc Cleave & Miller, 1994) y en la zona central del Mar Mediterráneo (Cau & Manconi, 1983).

L. bergylta, *D. labrax* y *C. conger* no han sido estudiados mediante telemetría en el medio natural. En este trabajo exploramos el uso potencial de distintas técnicas de telemetría para investigar los movimientos de estas especies en las aguas de Galicia (NO de España). Hemos analizado la influencia del método de marcado sobre el comportamiento de los peces y se cuantificó el error derivado del posicionamiento durante el seguimiento manual. Adicionalmente se obtuvo información preliminar a corto plazo acerca de la fidelidad al hábitat, temporalidad diaria de la actividad y tamaño del área vital de las tres especies. Se emplearon para ello, complementariamente, dos métodos de telemetría ultrasónica: seguimiento manual con un receptor portátil y seguimiento automático mediante estaciones de recepción fija, instaladas bajo el agua.

3. Material y métodos

Área de estudio

Este estudio tuvo lugar en el entorno de las Islas de San Pedro, cerca de la ciudad de A Coruña (43°38'N; 8°45'O). Este archipiélago está formado por un conjunto granítico de 4 islas principales y varios islotes de aproximadamente 19 ha de superficie y 12.4 m de altura máxima sobre el nivel del mar (Martínez *et al.*, 2006). Las islas se disponen paralelamente al continente formando un canal de aguas tranquilas y poco profundas (<20 m) de aproximadamente 70 ha de extensión (Fig. 12; el área de estudio se describe con detalle en la introducción general).

Hemos seleccionado este área porque las tres especies de peces estudiadas habitan aquí con densidades que oscilan entre bajas (0.3 *C. conger* y 10.7 *D. labrax* por ha) y abundantes (432.1 *L. bergylta* por ha; en el Capítulo I se proporcionan más detalles al respecto). Las tres especies son valoradas por las pesquerías recreativas en Galicia (submarina y en superficie; como se explica en el Capítulo VI) y son intensamente explotadas por las pesquerías comerciales en toda la costa de Galicia (las estadísticas oficiales de pesca las proporciona el gobierno autónomo de Galicia y están disponibles en <http://www.pescadegalicia.com>), pero en el área de estudio, únicamente *C. conger*, soporta un esfuerzo pesquero importante (Pita *et al.*, 2008).



Figura 13. Imagen de un transmisor de telemetría (pinger) mostrando las T-tags pegadas mediante resina epoxi, preparado para ser insertado sobre un pez. Los transmisores para *L. bergylta* y *D. labrax* fueron provistos de un tercer punto de anclaje (consultar la sección de material y métodos para más detalles).

Técnica de marcado

Todos los peces estudiados en este trabajo se capturaron en el área de estudio mediante nasas o artes de línea. Para reducir el estrés derivado de la manipulación, algunos de los ejemplares se anestesiaron con aceite de clavo (eugenol; 0.10 - 0.16 mL·L⁻¹ durante 30 - 45 min) hasta el nivel 4 de sedación (pérdida total de equilibrio). Se pegó una T-bar tag (Floy Tag Inc.) en cada extremo de los transmisores de telemetría con resina epoxi (Fig. 13). Los transmisores se insertaron externamente en los peces mediante una pistola, lo cual favoreció la rapidez del procedimiento (<2 min). Las marcas se implantaron sobre el dorso de *L. bergylta* y *D. labrax*, al nivel de los primeros radios de la aleta dorsal y bajo las aletas escapulares en *C. conger*. En la parte central de las marcas para *L. bergylta* y *D. labrax* se añadió un filamento adicional de nylon que se suturó a nivel subcutáneo proporcionando un tercer punto de anclaje. Todos los materiales empleados fueron previamente sumergidos en una solución antiséptica y se aplicó una pomada antibiótica de amplio espectro sobre los puntos de inserción. Las marcas no excedieron del 2.0% del peso del pez; y los peces anestesiados se recuperaron en un vivero de malla, en el sitio de su captura, hasta su plena recuperación (3 - 6 min) antes de ser liberados (Tabla 8).

Tabla 8. Individuos marcados para el seguimiento mediante telemetría automática y manual. Se indica la fecha de captura, su longitud (TL) y peso y la dosis de anestésico administrado.

Ejemplar	Marca	Capturado	TL (cm)	Peso (g)	Anestesia (mL·L ⁻¹)
<i>L. bergylta</i>	Réplica	23/04/2008	20	800	1.00 [†]
<i>C. conger</i>	-	23/04/2008	80	-	-
<i>C. conger</i> [§]	Réplica	03/04/2008	150	-	0.06
<i>C. conger</i> # 1	Codificada	04/05/2008	150	-	0.16
<i>C. conger</i> # 2	Codificada	14/05/2008	150	-	0.14
<i>C. conger</i> # 3	Codificada	14/05/2008	100	-	0.10
<i>D. labrax</i> # 4	Codificada	11/05/2008	30	550	0.05
<i>D. labrax</i> # 5	Codificada	13/05/2008	43	2850	-
<i>D. labrax</i> # 6	Codificada	13/05/2008	35	1300	-
<i>L. bergylta</i> # 7	Codificada	15/05/2008	25	800	-
<i>L. bergylta</i> # 8	Codificada	15/05/2008	20	600	-
<i>L. bergylta</i> # 9	Codificada	15/05/2008	20	600	-
<i>L. bergylta</i> # 10	Codificada	15/05/2008	25	900	0.03
<i>L. bergylta</i> # 11	Continúa	24/08/2008	20	1000	-
<i>C. conger</i> # 12	Continúa	01/09/2008	70	-	0.12
<i>L. bergylta</i> # 13	Continúa	09/09/2008	35	2200	-
<i>D. labrax</i> # 14	Continúa	28/09/2008	20	700	-
<i>D. labrax</i> # 15	Continúa	02/10/2009	20	1000	-

[†]Dosis letal; *C. conger*[§] es el mismo pez que *C. conger* # 1 (la fecha de captura de *C. conger* # 1 corresponde a su fecha de liberación).

Influencia del marcado sobre el comportamiento de los peces

Se organizaron varias campañas para capturar peces de las especies estudiadas para comprobar la influencia del marcado sobre su comportamiento en las instalaciones del *Aquarium Finisterrae* (A Coruña; Fig. 12). Solo pudieron ser obtenidos dos ejemplares de *C. conger* y uno de *L. bergylta* (Tabla 8), debido a problemas de pesca ocasionados por el mal tiempo y el pésimo estado del mar. El ejemplar de *L. bergylta* se capturó en el área de estudio y se trasladó (<1 h de trayecto) en un recipiente con aireación mecánica hasta un tanque de 3000 L de capacidad. La renovación del tanque fue de 375 L.h⁻¹ con captación en el interior del área de estudio. Los *C. conger* se capturaron mediante el mismo protocolo y se introdujeron en un tanque de 800 L con circuito cerrado y provisto de filtración mecánica. Se midieron diariamente, la temperatura, oxígeno disuelto, pH, salinidad y compuestos nitrogenados de los tanques, que no variaron significativamente de los del área de estudio.

Se implantaron réplicas de las marcas realizadas con resina sobre el ejemplar de *L. bergylta* y uno de los *C. conger* siguiendo el protocolo ya explicado. Las réplicas fueron de igual peso y volumen que las verdaderas y provistas de un punto de anclaje en cada extremo. El ejemplar marcado de *C. conger* retenía aire en el interior de su cavidad corporal desde su captura, por lo que durante el séptimo día de cautiverio se introdujeron tubos de PVC en el tanque para que los peces pudiesen mantenerse en el fondo. Se realizaron observaciones del comportamiento cada 10 minutos durante las primeras 6 horas y posteriormente 2 veces al día durante el resto del período de cautiverio. Específicamente se observó en cada ejemplar:

1. Flotación. Se consideró que el pez flotaba si parte de su cuerpo se encontró en la superficie del agua y en el fondo en caso contrario.
2. Equilibrio. Si la desviación del plano longitudinal del pez respecto de la vertical se estimó superior a 10°, se lo consideró desequilibrado y equilibrado si el ángulo no superó 10°.
3. Actividad. Si el pez se desplazó se lo consideró activo y si permaneció inmóvil, inactivo.
4. Alimentación. Si el pez ingirió el alimento ofrecido o no.

Las observaciones del comportamiento se integraron en bases de datos por especie en las que cada caso se corresponde con una observación (N=55 en *L. bergylta* y N=146 en *C. conger*; Fig. 14).

Se usaron modelos de regresión múltiple para analizar la influencia del tiempo desde el marcado (como una variable explicativa cuantitativa) sobre el comportamiento de los peces (variable respuesta). Adicionalmente, se comparó el comportamiento de los individuos marcados y no marcados en el caso de los modelos para *C. conger* (como una variable explicativa cualitativa con dos niveles, marcado y no marcado).

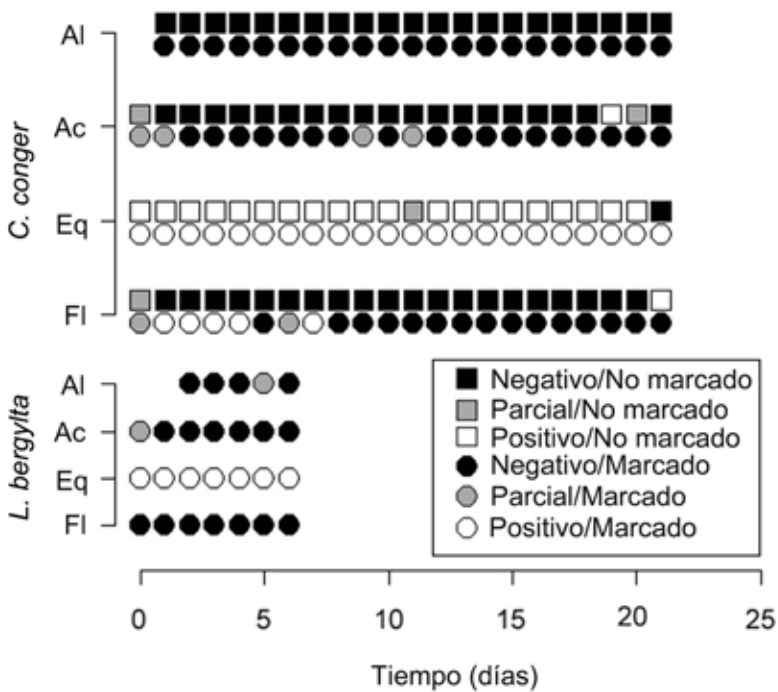


Figura 14. Comportamiento de *C. conger* y *L. bergylta* en cautividad. Se muestra la flotación (FI), el equilibrio (Eq), actividad (Ac) alimentación (Al). Blanco = positivo durante todo el día; gris = variable a lo largo del día; negro = negativo durante todo el día. La forma hace referencia a si el pez se marcó con una réplica de una marca de telemetría o no.

Se ajustaron diferentes modelos generalizados aditivos de regresión logística (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990; Wood, 2006) con estructura de errores binomial y función (link) logit mediante el paquete estadístico R, versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2008). Para ajustar los modelos se emplearon funciones alisadas mediante regresiones penalizadas flexibles por tramos (*thin-plate*; Wood, 2003), con la flexibilidad por defecto del paquete *mgcv* (Wood, 2000). Para seleccionar el modelo más adecuado en cada caso se usó cuando fue posible el criterio de Akaike (Akaike, 1973), y cuando no, se usó el porcentaje de desviación explicada. Se calculó el área bajo la curva ROC (AUC) para validar los modelos (Harrell, 2001) y se usó la herramienta *predict* para obtener inferencias a partir del modelo definitivo (esta misma estructura de ajuste, selección e inferencia se usó para el resto de los GAM usados en este trabajo, Tabla 9).

Tabla 9. Variables significativas, distribución de error y link, número de observaciones, número de Akaike (AIC), desviación explicada, grados de libertad (gl) y área bajo la curva ROC (AUC) de los GAM ajustados sobre el comportamiento de los peces en cautividad, la fidelidad al área de los peces y la precisión en el posicionamiento de las marcas de telemetría. M = marcado; NM = no marcado; la interacción se denota mediante '*'.

Variable respuesta	Variable explicativa	Error	Link	N			AIC	Desviación (%)	gl	AUC
				Total	Positivo					
					M	NM				
Alimentación de <i>L. bergylta</i>	Tiempo (min)	Binomial	Logit	12	1	-	9	6.9	1.0	0.82
Actividad de <i>L. bergylta</i>	Tiempo (min)	Binomial	Logit	55	7	-	29	23.4	2.7	0.90
Actividad de <i>C. conger</i>	Tiempo (min) * marca (M o NM) + marca (M o NM)	Binomial	Logit	146	32	3	79	64.3	7.2	0.97
Equilibrio de <i>C. conger</i>	Tiempo (min) * marca (M o NM) + marca (M o NM)	Binomial	Logit	146	73	71	22	14.0	4.0	0.94
Flotación de <i>C. conger</i>	Tiempo (min) * marca (M o NM) + marca (M o NM)	Binomial	Logit	146	44	5	72	64.1	4.0	0.95
Fidelidad al área de <i>C. conger</i>	Tiempo (días) * <i>C. conger</i> (1. 2 o 3) + <i>C. conger</i> (1. 2 o 3) + período del día	Binomial	Logit	3612	12	-	84	61.7	11.1	1.00
Fidelidad al área de <i>D. labrax</i>	Tiempo (días) * <i>D. labrax</i> (4. 5 o 6) + <i>D. labrax</i> (4. 5 o 6) + período del día	Binomial	Logit	3612	36	-	67	45.3	10.7	1.00
Precisión de las marcas (m)	Intensidad (dB) * Ganancia (dB) + Ganancia (dB)	Poisson	Log	2550	-	-	33996	68.6	49.4	-

Fidelidad al hábitat y patrones de actividad diaria

Entre el 10 y el 15 de abril de 2008 se instalaron en el área de estudio 5 receptores automatizados VR2 (VEMCO Ltd.) que almacenan la fecha y la hora de las señales efectuadas por emisores de telemetría dentro de su área de detección. Mediante una prueba de alcance previa en el área de estudio, se determinó para estos receptores una distancia máxima de recepción de 400 m, por lo que para maximizar la cobertura espacial se situaron 3 estaciones de recepción en el tramo expuesto y 2 en el no expuesto (Fig. 12). Los receptores situados en las estaciones 1 y 3 se perdieron debido al oleaje, pero el primero pudo ser recuperado en marzo de 2010. Los demás receptores se retiraron el 19 de abril de 2009.

Entre el 4 y el 15 de mayo de 2008 se marcaron y liberaron 4 ejemplares de *L. bergylta*, 3 de *D. labrax* y 3 *C. conger* en el área de estudio (Tabla 8). Se emplearon *pingers* codificados V13-1H, 69 kHz (VEMCO Ltd.) de 36 x 13 mm, que emiten señales que permiten su reconocimiento individual. La duración esperada de sus baterías fue de aproximadamente 300 días (intervalos de silencio de 50 - 130 s).

Los datos almacenados en los receptores se descargaron mediante el software VUE 1.4.2 (VEMCO Ltd.). La información se organizó y codificó en bases de datos, indicando si cada ejemplar se detectó durante el amanecer, el día, el atardecer o la

Ejemplar	Detecciones			Días	Movimientos					
	Total	Usadas			Distancia (m)					
		N	N (>120 s)		Total	Total _{máx}	Total _{mín}	Diaria	Diaria _{máx}	Diaria _{mín}
<i>C. conger</i> # 1	57	57	-	17	-	-	-	-	-	-
<i>C. conger</i> # 2	134	134	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>C. conger</i> # 3	1	1	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>D. labrax</i> # 4	991	991	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>D. labrax</i> # 5	3	3	-	9	-	-	-	-	-	-
<i>D. labrax</i> # 6	74838	2506	-	10	-	-	-	-	-	-
<i>L. bergylta</i> # 7	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>L. bergylta</i> # 8	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>L. bergylta</i> # 9	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>L. bergylta</i> # 10	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-
<i>L. bergylta</i> # 11	66077	5	1	1	86.32	119.04	64.75	82.39	113.62	61.81
<i>C. conger</i> # 12	78466	52	4	17	240.63	657.81	73.70	13.82	37.77	4.23
<i>L. bergylta</i> # 13	45374	13	4	9	179.71	277.87	114.32	19.32	29.88	12.29
<i>D. labrax</i> # 14	65535	45	31	1	10714.30	11074.22	10392.08	5200.12	5374.81	5043.73
<i>D. labrax</i> # 15	63373	663	66	2	4804.75	9974.51	2747.28	2508.98	5208.56	1434.59

noche, de cada uno de los 300 días siguientes a su liberación. El amanecer se definió como las 2 horas previas a la salida del sol y el atardecer como las dos horas previas al ocaso. Esta información se usó para estudiar la fidelidad al hábitat y la actividad diaria por especie mediante GAM (Tabla 9). La fidelidad al hábitat se midió como la probabilidad de detección en una o más estaciones, en relación al tiempo desde la liberación de cada pez; y la actividad diaria como la probabilidad de detección por período del día.

Velocidad media, distancia diaria recorrida y tamaño del área vital

Se organizaron campañas de seguimiento manual en agosto y septiembre de 2008 y en octubre de 2009. Se marcaron 2 *L. bergylta*, 2 *D. labrax* y 1 *C. conger* (Tabla 8) con *pingers* continuos V13-1H, de 36 x 13 mm, 60 - 84 kHz (VEMCO Ltd.). Para localizar a los animales se utilizó un hidrófono direccional VH110 conectado a un receptor portátil VR100 (VEMCO Ltd.) que capta las señales emitidas por los *pingers* (1 por s) y almacena la fecha y hora de cada señal, su intensidad (dB), la ganancia del aparato (dB) y la posición geográfica del receptor por medio de un GPS interno. Cada pez fue seguido individual e ininterrumpidamente desde una embarcación durante las 48 h siguientes a su liberación, y cuando las condiciones del mar lo permitieron, se trató de localizarlo en días posteriores (Tabla 10).

Movimientos						
Velocidad (m·s ⁻¹)			AV (m ²)	ACA (m ²)	r ² (m ²)	E
Promedio	Promedio _{max}	Promedio _{min}				
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
0.95±0.98	4.04±4.84	0.04±0.07	2873.64	541.56	707.14	1.98
0.75±0.83	4.31±3.68	0.02±0.06	603.86	51.84	186.86	1.43
0.38±0.68	1.83±3.05	0.04±0.09	5183.53	1246.40	2014.07	2.70
0.41±1.27	0.70±1.85	0.33±1.27	9029.14	1840.41	4321.04	1.99
0.70±1.13	4.29±3.55	0.08±0.76	26395.55	3618.23	27199.93	2.37

Tabla 10. Detecciones totales y detecciones usadas después de un filtrado obtenidas para cada pez en los receptores de telemetría. Se indican adicionalmente las detecciones con intervalos >120 s que se incluyeron en las estadísticas de movimientos. Se indica también para cada pez la distancia total recorrida, la distancia diaria recorrida, la velocidad, el tamaño del área vital (AV), el tamaño del área central de actividad (ACA), la dispersión (r²) y la excentricidad (E) de sus movimientos (consultar la sección de material y métodos para más detalles).

Las detecciones se usaron para calcular la distancia en m entre las posiciones sucesivas ($D_{A \rightarrow B}$):

$$D_{A \rightarrow B} = \sqrt{\left((Longitud_A - Longitud_B)^2 + (Latitud_A - Latitud_B)^2 \right)}$$

donde $Longitud_A$ y $Latitud_A$ son las coordenadas geográficas (UTM) de la primera posición y $Longitud_B$ y $Latitud_B$ son las coordenadas geográficas finales.

De una manera similar, en función del tiempo transcurrido entre detecciones, se obtuvo la velocidad media ($m \cdot s^{-1}$) entre posiciones sucesivas. Posteriormente, en función de la distancia total recorrida y el tiempo total de seguimiento, se estimó para cada pez, la distancia recorrida en un período de 24 h (en $m \cdot día^{-1}$).

Finalmente se introdujeron en un GIS las bases de datos de detecciones y se analizaron con la Animal Movement Analyst Extension 1.1 para Arcview (Hooge & Eichenlaub, 1997). Se añadió también en el GIS una capa con la superficie batimétrica generada mediante datos monohaz, obtenida en una campaña acústica con una resolución de cuadrícula de 5 - 10 m (Sánchez-Carnero & Aceña, com. pers.). Se estimaron áreas vitales fijas tipo Kernel mediante parámetros alisados y cálculos *ad hoc* y se consideró el contorno del 50% como el área central de actividad y el contorno del 95% como el área vital (m^2 ; Hooge *et al.*, 1997). Se usaron exclusivamente las posiciones obtenidas dentro del área de estudio, excluyéndose los movimientos efectuados por los peces al abandonar el área de manera definitiva.

El programa proporciona también una medida de la dispersión de los movimientos (r^2) mediante la distancia promedio cuadrática al centro de actividad y de su excentricidad mediante la proporción entre los ejes mayor y menor del rango de longitud (cercano a 1 indica un rango de forma circular, e incrementalmente alargado si >1).

Precisión de las estimaciones de los movimientos obtenidos mediante seguimiento manual

Conocer la precisión de las técnicas de telemetría resulta de interés a la hora de evaluar los resultados, pero no resulta frecuente encontrar este tipo de resultados en trabajos científicos. Golet *et al.* (2006) filtraron las posiciones originales para mejorar los posicionamientos obtenidos con tecnologías de telemetría complejas y ya de por sí muy precisas (sistema RAPT). Por otro lado, Sackett *et al.* (2007), con sistemas

manuales de telemetría similares a los aquí empleados, seleccionaron intensidades de 120 dB, con ganancias ≤ 12 dB para obtener resoluciones a una escala de metros.

En este trabajo hemos incrementado la resolución espacial de nuestros resultados, seleccionando las posiciones obtenidas con las mayores intensidades de recepción (100 - 105 dB de umbral) y con menores ganancias (< 6 dB; Fig. 15). Adicionalmente, en septiembre de 2008 se realizó una prueba para estimar la precisión de las marcas continuas V13-1H mediante el cálculo del error de detección (ED) de cada posicionamiento.



Figura 15. A modo de ejemplo se representa el recorrido del *C. conger* # 12 sin filtrar (a) y después del filtrado (b).

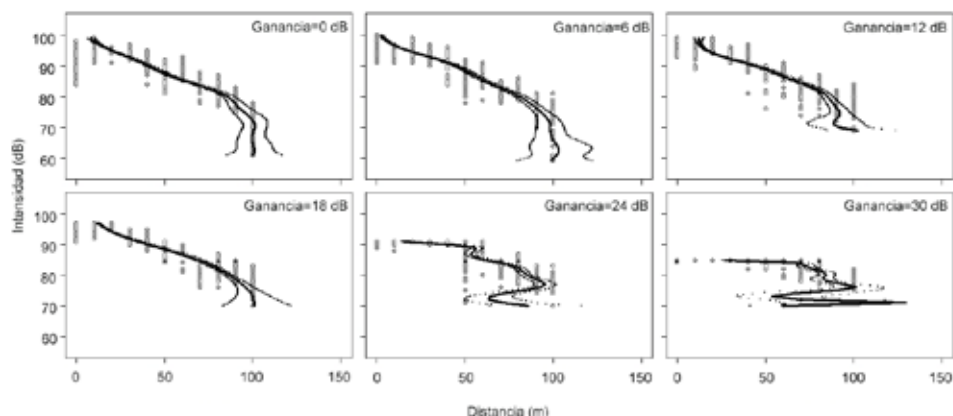


Figura 16. Resultados de la prueba de precisión para las estimaciones de movimientos obtenidas en seguimientos manuales mediante un receptor VR 100 (VEMCO Ltd.). Los puntos indican las intensidades de recepción obtenidas en función de la distancia a la marca para cada ganancia del receptor. Se representa la predicción (línea continua) y su DT (línea de puntos) obtenidas mediante GAM.

Se situó una de las marcas continuas en una zona de 17 m de profundidad, suspendida a 1.5 m sobre el fondo. Se introdujo el hidrófono en el agua sobre la marca captándose los pulsos durante 1 min en 11 posiciones separadas cada 10 m (entre 0 y 100 m). Se repitió el procedimiento para distintas ganancias del aparato (0, 6, 12, 18, 24 y 30 dB). Se descargó el receptor mediante el software VR100 Host Software 2.2 (VEMCO Ltd.) y se organizó la información en una base de datos que relacionó la intensidad de cada detección con la distancia a la marca, para cada ganancia. Se usó un GAM (Tabla 9) para predecir la distancia a la marca en función de la ganancia y la intensidad de recepción (Tabla 11; Fig. 16). Se estimó un ED máximo de ± 4.09 m al posicionar una señal recibida con una intensidad ≥ 100 dB, empleando una ganancia ≤ 6 dB (Tabla 12).

Teniendo en cuenta el ED asociado a cada posición (± 4.09 m), se estimó la distancia máxima ($D_{m\acute{a}x}$) y mínima ($D_{m\acute{i}n}$) entre las posiciones (en m) para obtener un intervalo de confianza para cada recorrido:

$$D_{m\acute{a}x} = D_{A \rightarrow B} + 2|ED| \text{ y } D_{m\acute{i}n} = D_{A \rightarrow B} - 2|ED|$$

Tabla 11. Resultados de los GAM ajustados sobre el comportamiento de los peces en cautividad, la fidelidad al área de los peces y la precisión en el posicionamiento de las marcas de telemetría. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado y se omite el valor de referencia usado en las comparaciones entre niveles. Se indican además el número de observaciones o su rango, los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados. La interacción se denota mediante^{*/**}.

Modelo	N	Coeficientes paramétricos			Términos alisados			
		Estimado	±DT	p	Rango	gl	p	
Alimentación de <i>L. bergylta</i>								
<i>Intercepto</i>	12	-2.3979	0.8263	0.0037	Tiempo (min)	3005-8765	<0.0001	1.0000
Actividad de <i>L. bergylta</i>								
<i>Intercepto</i>	55	-232.3000	309.7000	0.4530	Tiempo (min)	10-9125	1.7230	0.7810
Actividad de <i>C. conger</i>								
<i>Intercepto</i>	146	-3.7235	0.5494	<0.0001	Tiempo (min) * Marcado	0-30030	3.5610	0.0003
<i>Marcado</i>	73	1.2905	2.1226	0.5430	Tiempo (min) * No marcado	0-30030	1.6830	0.0083
Equilibrio de <i>C. conger</i>								
<i>Intercepto</i>	146	4.2070	0.3299	<0.0001	Tiempo (min) * Marcado	0-30030	<0.0001	1.0000
<i>Marcado</i>	73	132.8000	2479000.0000	1.0000	Tiempo (min) * No marcado	0-30030	0.7353	<0.0001
Flotación de <i>C. conger</i>								
<i>Intercepto</i>	146	-2.6101	0.3108	<0.0001	Tiempo (min) * Marcado	0-30030	0.9386	<0.0001
<i>Marcado</i>	73	2.5301	0.4894	<0.0001	Tiempo (min) * No marcado	0-30030	<0.0001	1.0000
Fidelidad al área de <i>C. conger</i>								
<i>Intercepto</i>	3612	-184.6729	43.0724	<0.0001	Tiempo (días) * <i>C. conger</i> # 1	0-300	1.7640	0.0059
<i>C. conger</i> # 2	1204	-44.7657	56.0872	0.4248	Tiempo (días) * <i>C. conger</i> # 2	0-300	1.7220	<0.0001
<i>C. conger</i> # 3	1204	39.0230	50.1882	0.4368	Tiempo (días) * <i>C. conger</i> # 3	0-300	1.6380	<0.0001
<i>Día</i>	903	-0.8531	0.1253	<0.0001				
<i>Atardecer</i>	903	-1.6350	0.1570	<0.0001				
<i>Noche</i>	903	0.2988	0.1016	0.0033				
Fidelidad al área de <i>D. labrax</i>								
<i>Intercepto</i>	3613	-97.9246	6.8590	<0.0001	Tiempo (días) * <i>D. labrax</i> # 1	0-300	1.8080	<0.0001
<i>D. labrax</i> # 5	1204	89.2603	6.8615	<0.0001	Tiempo (días) * <i>D. labrax</i> # 2	0-300	1.1850	<0.0001
<i>D. labrax</i> # 6	1204	-9456.6866	720.8635	<0.0001	Tiempo (días) * <i>D. labrax</i> # 3	0-300	1.676	<0.0001
<i>Día</i>	903	0.4833	0.1100	<0.0001				
<i>Atardecer</i>	903	-1.4726	0.1147	<0.0001				
<i>Noche</i>	904	0.4833	0.1108	<0.0001				
Precisión de las marcas (m)								
<i>Intercepto</i>	2550	3.8770	0.0228	<0.0001	Intensidad (dB) * Ganancia 0 dB	61-97	7.3100	<0.0001
<i>Ganancia 6 dB</i>	475	-0.0431	0.0314	0.1690	Intensidad (dB) * Ganancia 6 dB	59-100	8.1060	<0.0001
<i>Ganancia 12 dB</i>	448	0.0194	0.0348	0.5770	Intensidad (dB) * Ganancia 12 dB	69-99	7.715	<0.0001
<i>Ganancia 18 dB</i>	430	0.0014	0.0326	0.9660	Intensidad (dB) * Ganancia 18 dB	70-97	4.329	<0.0001
<i>Ganancia 24 dB</i>	426	-7.2520	1.7530	<0.0001	Intensidad (dB) * Ganancia 24 dB	70-91	7.981	<0.0001
<i>Ganancia 30 dB</i>	371	-380.2000	236.2000	0.1080	Intensidad (dB) * Ganancia 30 dB	70-91	7.909	<0.0001

Intensidad (dB)	Ganancia (dB)								
	0			6			12		
	Predicción	±DT	ED	Predicción	±DT	ED	Predicción	±DT	ED
100	-	-	-	2.61	1.48	4.09	-	-	-
95	19.98	1.07	21.05	17.26	1.07	18.33	16.90	1.07	17.98
90	41.10	1.05	42.16	45.13	1.05	46.18	44.26	1.06	45.32
85	61.83	1.04	62.87	61.45	1.04	62.49	67.53	1.05	68.57
80	85.99	1.04	87.03	81.13	1.04	82.17	85.29	1.04	86.32
75	94.94	1.07	96.01	93.03	1.05	94.08	92.08	1.06	93.14
70	100.89	1.07	101.96	98.06	1.08	99.15	92.04	1.18	93.21
65	99.83	1.10	100.93	101.11	1.15	102.27	-	-	-
60	-	-	-	100.29	1.17	101.47	-	-	-

4. Resultados

Influencia del marcado sobre el comportamiento de los peces

Los ejemplares de *C. conger* no aceptaron el alimento suministrado en cautividad por lo que transcurridos 21 días se finalizó la experiencia (Fig. 14). No se observaron diferencias significativas entre los animales en cuanto a su actividad ($p = 0.543$), aunque este comportamiento varió con el tiempo ($p \leq 0.008$). Los dos *C. conger* se mostraron activos al inicio de la experiencia y permanecieron inactivos a partir del segundo día. Entre los días 9 y 11 el ejemplar marcado mostró períodos de actividad y permaneció inactivo desde entonces. Por el contrario el ejemplar no marcado aumentó su actividad hacia el final del período. No se observaron diferencias en el equilibrio entre los dos ejemplares ($p = 1.0$), pero el no marcado evidenció una tendencia significativa al desequilibrio hacia el final de la experiencia ($p < 0.001$). Se observaron diferencias entre los dos *C. conger* en cuanto a su flotación ($p < 0.001$). El ejemplar no marcado se mantuvo en el fondo durante casi toda la experiencia ($p > 0.900$), mientras que el marcado flotó durante los primeros 7 días ($p < 0.001$; Tabla 11; Fig. 14).

La marca del ejemplar de *L. bergylta* se desprendió durante el día 6 de cautividad y el ejemplar murió posteriormente por un exceso de anestesia durante el remarcado (1.0 mL·L⁻¹ durante 1 min). Durante toda la experiencia se mantuvo equilibrado y en el fondo del tanque (Fig. 14). Su actividad y comportamiento alimentario durante el cautiverio no variaron significativamente con respecto al tiempo ($p \geq 0.900$), aunque el primer día fue más activo y durante el quinto día aceptó el alimento suministrado (Tabla 11; Fig. 14).

Ganancia (dB)								
18			24			30		
Predicción	±DT	ED	Predicción	±DT	ED	Predicción	±DT	ED
-	-	-	-	-	-	-	-	-
17.44	1.06	18.50	-	-	-	-	-	-
40.99	1.05	42.05	42.44	1.07	43.52	-	-	-
68.85	1.04	69.89	61.48	1.06	62.53	26.52	1.04	27.55
86.17	1.03	87.20	84.82	1.04	85.86	84.53	1.06	85.59
97.42	1.06	98.48	83.32	1.10	84.42	90.71	1.24	91.95
100.66	1.21	101.87	85.69	1.35	87.04	60.09	1.45	61.54
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 12. Predicciones realizadas mediante GAM para el cálculo del error de detección (ED) en función de la intensidad de la recepción y de la ganancia del receptor. No se realizaron predicciones para los valores fuera del rango obtenido en la prueba de precisión del receptor VR 100 (VEMCO Ltd.).

Fidelidad al hábitat y patrones de actividad diaria

Se detectaron 192 señales procedentes de *C. conger* y 3500 de *D. labrax*, pero no se detectaron señales procedentes de *L. bergylta*. En realidad el número de detecciones de *D. labrax* fue mayor, ya que el # 6 se detectó ininterrumpidamente en la estación 4 desde el cuarto día desde su liberación hasta el final de la experiencia y durante algunos períodos en las estaciones # 1 y # 5 hasta el día 10 (Fig. 17). Se interpretó que el pez murió o perdió la marca a partir del día 10, por lo que todas las detecciones posteriores a este día fueron eliminadas (Tabla 10).

La probabilidad de detección para *C. conger* disminuyó conforme aumentó el tiempo transcurrido desde su liberación ($p \leq 0.006$). Aunque no se hallaron diferencias entre los ejemplares ($p \geq 0.058$), *C. conger* # 2 y # 3 sólo se detectaron el día de su liberación, mientras que *C. conger* # 1 se detectó intermitentemente entre el día 4 y el 17. Se hallaron diferencias en la probabilidad de detección de *C. conger* a lo largo del día, siendo más probable detectarlos durante el atardecer o las noches ($p \leq 0.003$; Tabla 11; Fig. 18). La totalidad de las detecciones de *C. conger* se obtuvieron en receptores situados en el tramo no expuesto (Fig. 17).

El tiempo transcurrido desde la liberación también disminuyó la probabilidad de detección de *D. labrax* ($p \leq 0.001$), pero en este caso las diferencias entre ejemplares resultaron significativas ($p < 0.001$). *D. labrax* # 4 se detectó desde su liberación hasta que abandonó el área el segundo día. Por el contrario, *D. labrax* # 5 y # 6 abandonaron

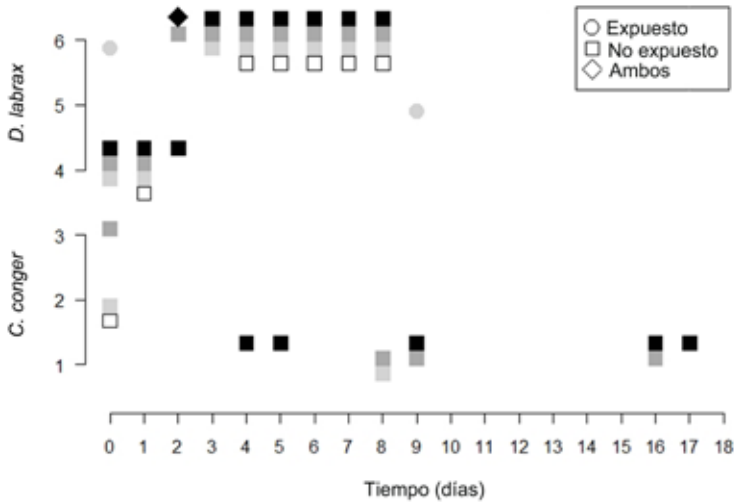


Figura 17. Detecciones en los receptores automáticos (VR2; VEMCO Ltd.) por individuo y período del día (blanco= amanecer, gris claro = día, gris oscuro = atardecer, negro = noche). Los círculos indican detecciones en receptores situados en el tramo no expuesto, los cuadrados en el tramo expuesto y los rombos en ambos.

el área el día de su liberación; *D. labrax* # 6 volvió a los 2 días (perdiendo la marca o muriendo posteriormente) y *D. labrax* # 5 regresó durante las primeras horas del día 9, detectándose en las dos estaciones del tramo expuesto (Fig. 17). La probabilidad de detección fue mayor durante el día y la noche que durante los períodos crepusculares ($p < 0.001$; Tabla 11; Fig. 18).

Velocidad media, distancia diaria recorrida y tamaño del área vital

Se posicionaron 111451 señales procedentes de *L. bergylta*, 78466 del *C. conger* # 12 y 128908 de *D. labrax*, aunque el filtrado posterior redujo de manera importante el número de posiciones utilizadas. *D. labrax* # 15 dejó de desplazarse a las 46 h del inicio del seguimiento. Se interpretó que perdió la marca o murió, por lo que todas las detecciones posteriores a ese momento no se incluyeron en los análisis (Tabla 10).

Los peces se movieron en el área de estudio a velocidades promedio que oscilaron entre 0.38 ± 0.68 (DT) y 0.95 ± 0.98 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$. Las velocidades promedio de *L. bergylta* fueron las más extremas, *L. bergylta* # 11 realizó los desplazamientos más rápidos (0.95 ± 0.98 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) y *L. bergylta* # 13 los más lentos (0.38 ± 0.68 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). *D. labrax* desarrolló velocidades intermedias (entre 0.41 ± 1.27 y 0.70 ± 1.13 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), mientras que los movimientos de *C. conger* fueron moderadamente veloces (0.75 ± 0.83 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$).

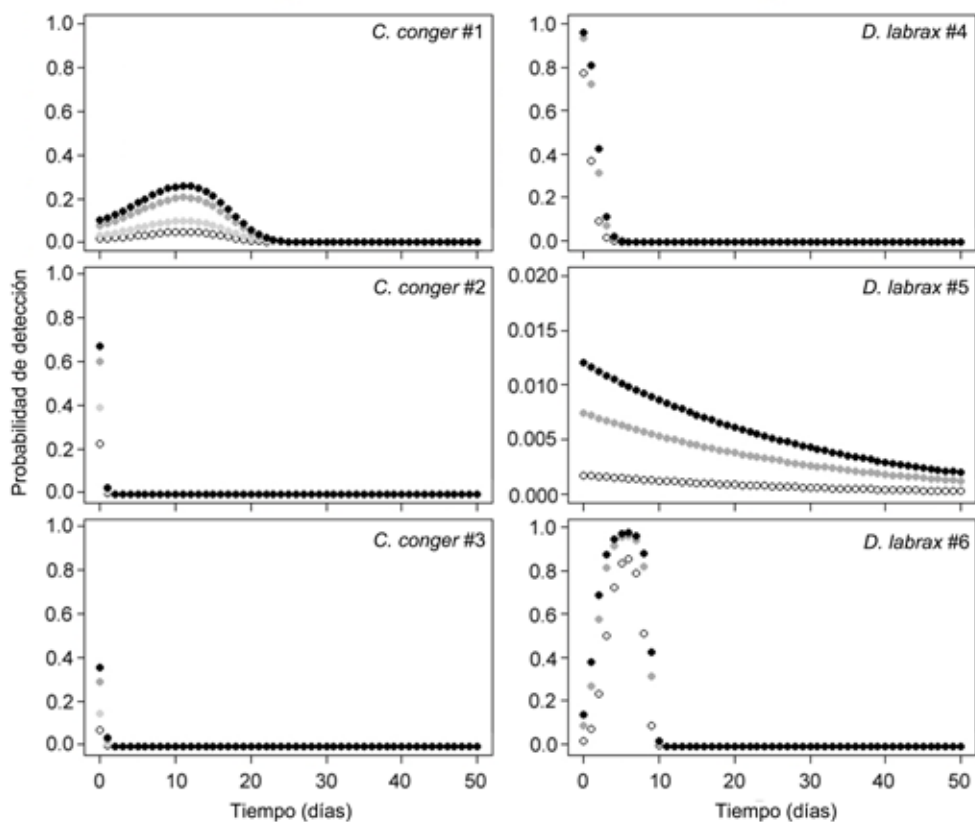


Figura 18. Efecto parcial del tiempo desde la liberación del pez (hasta el día 50) sobre la probabilidad de detección para cada período del día (blanco= amanecer, gris claro = día, gris oscuro = atardecer, negro = noche). Los puntos representan las predicciones realizadas mediante GAM. Las escalas de los ejes son variables.

Por el contrario, las distancias recorridas por *C. conger* y *L. bergylta* (entre 13.82 y 82.39 m·día⁻¹) fueron mucho más restringidas que las de *D. labrax* (entre 2508.98 y 5200.12 m·día⁻¹). Consecuentemente, las áreas vitales fueron de menor tamaño para *L. bergylta* y *C. conger* (entre 603.86 m² y 5183.53 m²) que para *D. labrax* (entre 9029.14 y 26395.55 m²; Tabla 10; Fig. 19).

D. labrax # 14 abandonó el área de las Islas de San Pedro a las 48 h del inicio de su seguimiento, recorriendo 8629 m hasta que se perdió su señal (Fig. 19). Durante el desplazamiento se estimó para este pez una velocidad de crucero de 2.66 ± 3.14 m·s⁻¹ (entre 2.65 ± 3.13 y 2.67 ± 3.14 m·s⁻¹ teniendo en cuenta el *ED*) y una velocidad máxima de 8.25 m·s⁻¹ (de 8.22 a 8.28 m·s⁻¹).

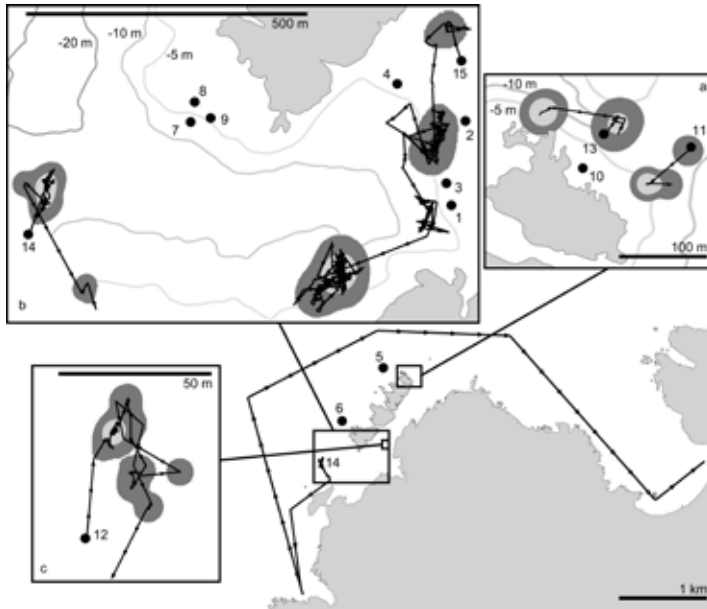


Figura 19. Movimientos, áreas vitales (gris oscuro) y áreas centrales de actividad (gris claro) de los peces seguidos mediante telemetría manual. Los peces # 11 y # 13 son *L. bergylta*, el # 12 un ejemplar de *C. conger* y los # 14 y # 15 *D. labrax*. Se muestra además el desplazamiento realizado por *D. labrax* # 14 hacia el final de su período de seguimiento de 48 h.

5. Discusión

En este trabajo se ha demostrado la viabilidad del uso de telemetría ultrasónica subacuática con *L. bergylta*, *D. labrax* y *C. conger* en su medio natural. Las técnicas de telemetría aquí empleadas tienen un gran potencial para ser usadas en estudios acerca de los movimientos y el uso del hábitat de las tres especies. Además, hemos modificado metodologías ampliamente utilizadas, como la técnica de marcado externo y aportado innovaciones como la cuantificación del *ED* que pueden ser de interés para trabajos futuros con peces y otros animales acuáticos. Sin embargo, los resultados acerca de los movimientos de los peces deben ser considerados como preliminares. Los objetivos de trabajos futuros sobre estas especies deberían incluir el incremento del número de peces marcados y la mejora de la fiabilidad del marcado a largo plazo. De esta manera podrían ser obtenidas un mayor número de observaciones, especialmente a largo plazo. Pine *et al.* (2003) recomiendan realizar estudios piloto para comprobar la retención de las marcas, y en este sentido, comprobar la retención de marcas implantadas quirúrgicamente podría ser de gran interés.

En los estudios de telemetría, antes de efectuar experimentos en el campo, es importante conocer las tasas de retención de marcas y de mortalidad y analizar su influencia sobre el comportamiento de los animales (Fabrizio & Pessutti, 2007). El uso de cirugía suele resultar una buena opción en estudios de telemetría a largo plazo, ya que las marcas internas pueden permanecer durante años sin dar problemas (Jepsen *et al.*, 2002). Adicionalmente, en algunos trabajos que emplearon marcado externo se constató un número elevado de marcas desprendidas (Sackett *et al.*, 2007). Por el contrario, la técnica de inserción quirúrgica es compleja y se la ha asociado a elevados riesgos de muerte, infección y pérdida de marcas, todo lo cual se ha mencionado como argumentos a favor de la inserción externa (Jepsen *et al.*, 2002). Økland *et al.* (2001) compararon ambos métodos y obtuvieron mejores resultados mediante el marcado externo. Además, a menudo las marcas externas no necesitan del uso de anestésicos, con lo que a corto plazo presentan aún mayores ventajas (Jepsen *et al.*, 2002).

Ambos tipos de inserción presentan por lo tanto ventajas e inconvenientes importantes. En nuestro caso, decidimos incorporar un tercer punto de anclaje a las marcas destinadas a *L. bergylta* y *D. labrax*, después de comprobar que el ejemplar de *L. bergylta* marcado en cautividad se desprendió de su marca. Aun de este modo, persistió cierta incertidumbre acerca de la retención de las marcas o la salud de algunos de los peces (como *D. labrax* # 6 y # 15). En este sentido, la escasez de detecciones a largo plazo (después del día 17 desde la liberación), e incluso su inexistencia para *L. bergylta*, podrían relacionarse con fallos en el marcado. Por otro lado, es necesario tener en cuenta que la escasa movilidad de *L. bergylta* (confirmada mediante seguimiento manual), la complicada batimetría del hábitat y su modo de vida bentónico, sin duda dificultaron su detección, sobre todo en los receptores situados en el tramo expuesto; los receptores # 2 y # 3 se perdieron debido al oleaje (algunas de las olas sobrepasaron los 8 m durante el tiempo que duró el seguimiento), a pesar de que sus anclajes consistieron en bloques de hormigón de 50 kg instalados a -15 m (Fig. 12).

Las mayores ventajas de la técnica de marcado externo adoptada resolvieron finalmente la cuestión del método de inserción: es sencilla de usar incluso sin entrenamiento previo, es muy rápida (<2 min) y no precisa siempre del uso de anestésicos. Consiguientemente, se minimizó el sufrimiento de los peces, favoreciendo su recuperación rápida, adelantando el reinicio de su actividad normal, cuestión clave en los estudios sobre comportamiento animal. Además, el anestésico empleado (eugenol) es eficiente, los peces se recuperan rápido y con elevadas tasas de supervivencia y no es tóxico para humanos ni para el medio ambiente (Jepsen *et al.*, 2002; Pastor *et al.*, 2009).

Pudimos comprobar que el proceso de marcado no afectó al comportamiento de los peces, aunque pudimos estudiar menos animales de los esperados en un principio. En

cautividad, se comprobó que el comportamiento de *C. conger* (marcado y control) no fue diferente. La alteración en la flotabilidad del ejemplar marcado se originó durante su captura y se solucionó al introducir un refugio en el fondo de su tanque. Lo que es más, el único ejemplar en evidenciar signos de debilidad (desequilibrio) fue el no marcado, momento en que se decidió finalizar la experiencia y liberar a los animales. El comportamiento del ejemplar de *L. bergylta* también resultó normal (equilibrada y en el fondo del tanque) durante toda la experiencia, aceptando incluso alimento no vivo durante el quinto día (Fig. 14).

Løkkeborg *et al.* (2002), discutieron el efecto del tiempo entre posicionamientos sucesivos sobre las estimaciones de velocidad, y establecieron que intervalos >120 s subestimaron la velocidad en un 60%, aunque intervalos >136 s no elevaron significativamente este porcentaje. Por otro lado, Lagardère *et al.* (1990) establecieron que posicionar cada 15 s dio buenos resultados para estimar la velocidad de *D. labrax*. Debido al método aquí empleado para mejorar la resolución espacial, el intervalo entre posiciones sucesivas no fue fijo, variando entre 1 s y 416 h. Consiguientemente, algunos de los resultados de distancia y velocidad podrían haber sido subestimados, aunque mayoritariamente se obtuvieron con intervalos <120 s (Tabla 10).

Un número bajo de días de observación (Topping *et al.*, 2005), menos de 30 - 50 localizaciones (Seaman & Powell, 1996; Seaman *et al.*, 1999) y la presencia de autocorrelación espacial entre las observaciones (Swihart & Slade, 1985), tienden a subestimar el área vital. El filtrado realizado para aumentar la resolución espacial disminuyó paralelamente la resolución temporal de los seguimientos (se han usado entre un 0.01 y un 1.05% de las posiciones originales, Tabla 10; Fig. 15). En nuestro caso, el tamaño de las áreas vitales ha sido obtenido a partir de experiencias con un promedio de 6 ± 7 días y 156 ± 284 localizaciones (Tabla 10). Si bien el número de días y de localizaciones podría resultar bajo (los ejemplares de *D. labrax* fueron seguidos durante un máximo de 2 días), resultando en áreas vitales menores de lo esperado, por otro lado es de suponer que las posiciones derivadas de los filtrados, con intervalos aleatorios entre posiciones, habrá mantenido bajo control la autocorrelación en nuestras observaciones.

Los ejemplares de *C. conger*, *D. labrax* y *L. bergylta* aquí estudiados evidenciaron usos muy distintos del mismo hábitat. *C. conger* presentó la mayor fidelidad al área, permaneciendo en ella ininterrumpidamente durante los períodos más largos (hasta 17 días). Emplearon refugios rocosos para descansar, pues su patrón de detecciones a largo plazo alternó largos períodos de ausencia (dentro del refugio) con presencias puntuales (fuera del refugio). Además, parecieron utilizar el mismo refugio de manera habitual, ya que a corto plazo los movimientos del *C. conger* # 12 resultaron poco excéntricos (1.43) y en relación con

el área vital el tamaño de su área central de actividad también fue reducido (8.6%; Tabla 10). Los periodos de mayor actividad fueron el atardecer y las noches, abandonando los refugios probablemente con la intención de buscar alimento (Fig. 18). La duración de las excursiones varió entre 1 y 7 h y se sucedieron con intervalos de entre 1 y 7 días (Fig. 17).

D. labrax abandonó el área durante los intervalos más prolongados (hasta 9 días). No hubo diferencias entre el día o la noche en cuanto a su actividad, lo que podría explicarse por su particular comportamiento social; los ejemplares solitarios de *D. labrax* son nocturnos, mientras que en grupo, son más activos durante el día (Anras *et al.*, 1997; Oca *et al.*, 2005). El recorrido efectuado por *D. labrax* # 14 hacia el final de su período de seguimiento manual (Fig. 19) y el retorno de *D. labrax* # 5 y # 6 al área de estudio (Fig. 17), evidencian que esta especie puede realizar importantes desplazamientos diarios (promedio de 3855 ± 1903 m.día⁻¹; Tabla 10). El comportamiento espacial de los ejemplares de *D. labrax* aquí estudiados resultó por lo tanto complejo y operó a grandes escalas espaciales. Esto resulta congruente con otros estudios sobre esta especie, que señalan importantes movimientos (incluso de miles de km) asociados al reclutamiento de juveniles, migraciones alimenticias y reproductivas (Pickett *et al.*, 2004; Fritsch *et al.*, 2007).

Los limitados movimientos realizados por los ejemplares de *L. bergylta* (Tabla 10; Fig. 19) y la ausencia de detecciones en los receptores automáticos, sugieren un elevado grado de sedentarismo, aunque son necesarios más estudios para confirmarlo. Otros lábridos asociados a fondos rocosos muestran elevadas fidelidades al área (Topping *et al.*, 2006) y áreas vitales bien definidas y relativamente pequeñas (Topping *et al.*, 2005). García-Castrillo (2000) definió en particular a esta especie como marcadamente territorial y según Darwall *et al.* (1992) no realiza migraciones. El tamaño del área vital promedio aquí obtenido (4029 ± 1633 m²; Tabla 10) es comparable al calculado por Topping *et al.* (2005) para otros lábridos de aguas templadas y hábitos similares (15134 ± 26007 m²).

El presente trabajo representa el primer estudio mediante telemetría sobre *C. conger* y *L. bergylta* y el primero sobre *D. labrax* en el medio natural. Existen experiencias previas con *D. labrax* en cautividad o en mesocosmos (Anras *et al.*, 1997; Lagardère *et al.*, 1990; Webber, *et al.* 2001; Oca *et al.*, 2005), pero sus resultados pueden tener poco que ver con los obtenidos en el medio natural (Hedger *et al.*, 2010). Toda información novedosa acerca de aspectos desconocidos de la dinámica espacial de las poblaciones de peces, especialmente en el caso de los depredadores, resulta de gran interés. En este sentido, la información sobre los movimientos a corto plazo aquí aportada es de utilidad para trabajos futuros sobre la ecología de estas especies, pero también podría ser usada (con precaución, dado su carácter preliminar) en la gestión de sus pesquerías.

Capítulo III

Relaciones tróficas de las comunidades de peces de arrecifes rocosos de Galicia estimadas mediante isótopos estables

Cuando reflexionamos sobre esta lucha, nos podemos consolar con la completa seguridad de que la guerra en la naturaleza no es incesante, que no se siente ningún miedo, que la muerte es generalmente rápida y que el vigoroso, el sano y el feliz sobrevive y se multiplica.

Charles Darwin
El origen de las especies



1. Resumen

Las tasas entre los isótopos estables del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se han usado ampliamente para estudiar las relaciones tróficas de diversos organismos, incluyendo a los peces marinos. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ sufren incrementos constantes promedio en los tejidos orgánicos, posibilitando inferencias exactas de los hábitos tróficos y la obtención de estimaciones acerca del nivel trófico. Por el contrario, las tasas $\delta^{13}\text{C}$ son más estables y posibilitan conocer el origen de la materia orgánica consumida. En este trabajo se usaron $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para obtener información acerca de la ecología trófica de 5 especies de peces de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia (NO de España). Las 5 especies evidenciaron hábitos carnívoros, pero explotaron recursos muy diferentes: *Conger conger* y *Diplodus sargus* se alimentaron de organismos bentónicos, *Chelon labrosus* de organismos pelágicos y *Dicentrarchus labrax* y *Labrus bergylta* fueron poco selectivos en cuanto al origen de la materia orgánica que consumieron. Los niveles tróficos más elevados fueron obtenidos por *C. conger* (3.2 ± 0.1 DT) y *D. labrax* (3.0 ± 0.2), lo cual indica que actúan como depredadores tope en estos ecosistemas. En el otro extremo, *C. labrosus* (2.4 ± 0.2) pareció consumir una importante proporción de elementos de origen vegetal de pequeño tamaño, como microalgas.

Palabras clave

Arrecifes rocosos costeros; comunidades de peces costeros; nivel trófico; relaciones isotópicas; relaciones tróficas; $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$.

2. Introducción

Las relaciones tróficas que se establecen entre las distintas especies de un ecosistema aportan información muy necesaria para un amplio rango de estudios ecológicos. Los análisis de contenidos estomacales se han usado tradicionalmente para obtener este tipo de información, pero los trabajos que emplean las concentraciones de isótopos en los tejidos orgánicos son cada vez más populares. La tasa entre los isótopos estables del carbono ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$, expresadas como $\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$, expresadas como $\delta^{15}\text{N}$), se ha usado ampliamente para estudiar las relaciones ecológicas de diversos organismos (e.g. Peterson & Fry, 1987; Fantle *et al.*, 1999; Bucci *et al.*, 2007; Carabel *et al.*, 2009; Freire *et al.*, 2009), incluyendo las relaciones tróficas de los peces costeros (e.g. Hansson *et al.*, 1997; Jennings *et al.*, 1997; Pinnegar & Polunin, 2000; Fredriksen, 2003; Melville & Connolly, 2003; Correia *et al.*, 2011). La información basada en el

enriquecimiento de estos isótopos en los tejidos de los peces se ha empleado además en la gestión de sus pesquerías (e.g. Weidman & Millner, 2000; Jennings *et al.*, 2002; Pinnegar *et al.*, 2002).

La teoría subyacente se basa en que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ sufren incrementos constantes promedio en los tejidos orgánicos del $3.4\text{‰} \pm 1\text{‰}$ (DT) en cada transferencia trófica y los de $\delta^{13}\text{C}$ del $0.4\text{‰} \pm 1.3\text{‰}$ (Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002). Dado que las tasas de los isótopos de C están más ligadas que las del N al origen de la materia orgánica, pueden ser empleadas para inferir si los peces se alimentan en ambientes pelágicos o bentónicos (Pinnegar & Polunin, 2000). De esta manera, valores elevados de $\delta^{13}\text{C}$ harían referencia a un origen bentónico de la materia orgánica y valores bajos a un origen pelágico. Por otro lado, el enriquecimiento isotópico puede ser afectado por las diferentes tasas de renovación de los tejidos de un mismo organismo (Tieszen *et al.*, 1983; Lee-Thorp *et al.*, 1989). De esta manera, los tejidos con bajas tasas de renovación, como los musculares, integran isótopos acumulados durante largos períodos de tiempo (meses) de la vida del animal (Raikow & Hamilton, 2001) posibilitando una mayor exactitud en la inferencia de los hábitos tróficos que los métodos convencionales de análisis estomacales.

En este trabajo hemos empleado las tasas entre los isótopos estables del C ($\delta^{13}\text{C}$) y del N ($\delta^{15}\text{N}$) para obtener información acerca de las relaciones tróficas de las especies de peces más frecuentes y de mayor tamaño de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia (NO de España; las comunidades de peces se describen en los Capítulos I y IV). Estas comunidades de peces son explotadas por pesquerías artesanales (las estadísticas oficiales de pesca las proporciona el gobierno autónomo de Galicia y están disponibles en <http://www.pescadegalicia.com>) y recreativas (los detalles se presentan en el Capítulo VI), por lo que las informaciones acerca de aspectos poco estudiados de las relaciones tróficas entre estos peces y sus hábitats, resultan particularmente valiosas para gestionar de una manera sostenible, y a largo plazo, tanto sus pesquerías como los ecosistemas que habitan en general.

3. Material y métodos

En junio de 2005 se disputaron 2 campeonatos de pesca submarina en el Golfo Ártabro ($43^{\circ}22'\text{N}$; $8^{\circ}22'\text{O}$) en los que se capturaron 275 peces (Fig. 20; el área de estudio se describe con detalle en la introducción general). Los peces fueron pescados con arpones por los buceadores que compitieron en los campeonatos a profundidades

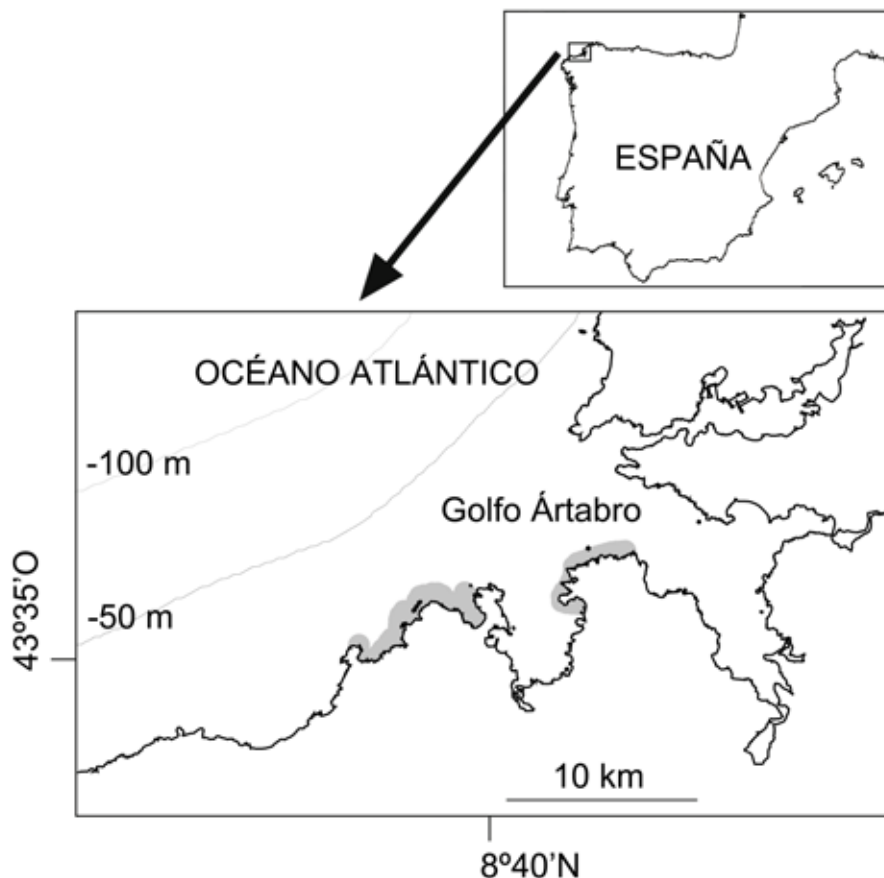


Figura 20. Mapa del área de estudio en el Golfo Ártabro. El color gris indica los tramos de costa utilizados por los buceadores de 2 campeonatos de pesca submarina para capturar los peces analizados en este trabajo.

que no superaron los 30 m. Durante el posterior proceso de identificación y pesado de las capturas se tomaron muestras del tejido muscular de 73 ejemplares de las 6 especies capturadas (6 familias; Tabla 13). Dentro de las limitaciones impuestas por la organización de los campeonatos se trató de abarcar el mayor rango posible de tallas de cada una de las especies (Fig. 21). Los buceadores distinguen entre pintos y maragotas, dos morfotipos de *Labrus bergylta*. La coloración de los pintos es rojiza y la de las maragotas verdosa o marrón. Además, los pintos alcanzan mayores tamaños (base de datos del la FEGAS, datos no publicados) y aunque esta especie realiza su inversión sexual en un amplio rango de tallas (Dipper *et al.*, 1977), probablemente en la forma pinto predominen machos y en la maragota hembras.

Tabla 13. $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y nivel trófico (NT) de las especies de peces estudiadas. Se indica el número de individuos analizados y su peso por especie, morfotipo y familia.

Especie	Morfotipo	Familia	N	Peso (g)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\pm\text{DT}$	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\pm\text{DT}$	NT	$\pm\text{DT}$
				Promedio	$\pm\text{DT}$						
<i>Chelon labrosus</i>	Mújol	Mugilidae	6	1225.00	387.39	-19.52	1.08	10.84	0.67	2.4	0.2
<i>Conger conger</i>	Congrio	Congridae	7	8252.57	2909.98	-16.74	0.32	13.63	0.28	3.2	0.1
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Lubina	Moronidae	5	1670.00	471.62	-18.10	0.65	12.93	0.57	3.0	0.2
<i>Diplodus sargus</i>	Sargo	Sparidae	6	1391.67	477.51	-17.28	0.43	11.70	0.28	2.6	0.1
<i>Labrus bergylta</i>	Maragota	Labridae	29	1284.48	262.18	-18.38	0.93	12.05	1.05	2.7	0.3
<i>Labrus bergylta</i>	Pinto	Labridae	20	1592.50	387.39	-18.91	1.43	12.36	1.25	2.8	0.4

Se recolectó aproximadamente 1 cm² del músculo de la región dorsal de cada uno de los peces. Las muestras se refrigeraron y antes de 3 h se congelaron a -30°C para ser almacenadas. Durante el año 2009 se liofilizaron en un liofilizador Telstar Cryodos -50 durante 48 h y posteriormente se redujeron a un polvo fino mediante un mortero de ágata. Para analizar la composición isotópica (de C y N) en los tejidos, se analizaron 3 réplicas por muestra en los Servicios de Apoyo á Investigación (SAIN) de la Universidade de A Coruña. En el SAIN se procesaron en un analizador elemental ThermoFinnigan FlashEA1112 acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas ThermoFinnigan Delta^{plus}.

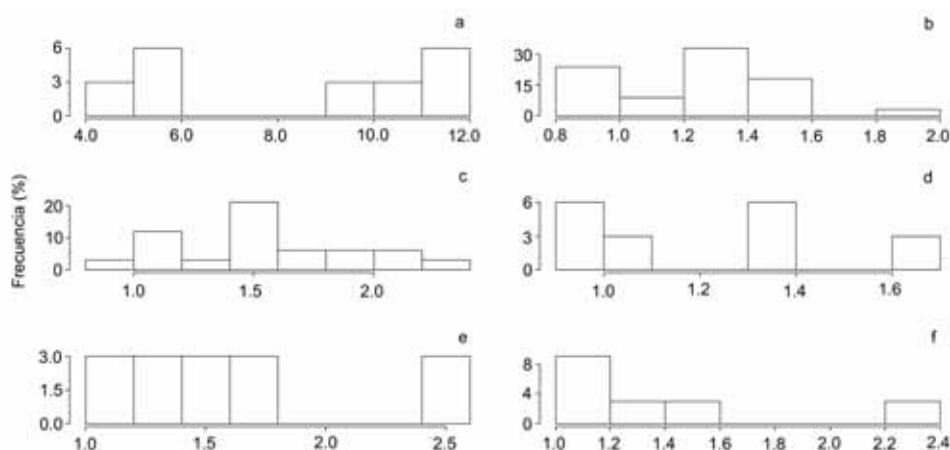


Figura 21. Histogramas de frecuencias de las tallas de los peces analizados (a = *C. conger*; b = maragota; c = pinto; d = *C. labrosus*; e = *D. labrax*; f = *D. sargus*).

Las tasas de los isótopos de C y N se calcularon mediante:

$$\delta X = \left[\left(R_{\text{Muestra}} \div R_{\text{Referencia}} \right) - 1 \right] \cdot 10^3 (\text{‰})$$

donde $\delta X = \delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ y $R = {}^{12}\text{C}/{}^{13}\text{C}$ o ${}^{14}\text{N}/{}^{15}\text{N}$. Las referencias empleadas fueron la Belemnita Pee Dee (para el C) y el aire atmosférico (para el N). Siguiendo las recomendaciones de Carabel *et al.* (2006) no se acidificaron las muestras.

Análisis de datos

La estimación de los niveles tróficos de las especies se utiliza frecuentemente en los estudios ecológicos actuales (e.g. Cabana & Rasmussen, 1994; Vander Zanden *et al.*, 1997; Kline & Pauly, 1998) facilitando las comparaciones entre especies y ecosistemas estudiados en los distintos trabajos. Nosotros empleamos los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para obtener el nivel trófico de cada especie, según el modelo desarrollado por Hobson & Welch (1992):

$$\text{NT} = 1 + (\delta^{15}\text{N}_{\text{Consumidor}} - 6.3) \div 3.4$$

donde NT es el nivel trófico del consumidor (‰), 6.3 es el $\delta^{15}\text{N}$ (‰) promedio de los productores primarios en los ecosistemas estudiados (tomado de Carabel *et al.*, 2006) y 3.4 es el enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ (‰) por nivel trófico (Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002). Un NT próximo a 1 corresponde a un herbívoro y un NT > 2 se corresponde con una dieta carnívora.

4. Resultados

$\delta^{13}\text{C}$

En general, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos indican que las especies de peces aquí estudiadas emplearon estrategias de alimentación muy diferentes. El consumo de organismos bentónicos resultó más importante para *Conger conger* ($-16.7 \pm 0.3\text{‰}$) y *Diplodus sargus* ($-17.3 \pm 0.4\text{‰}$). Por el contrario *Chelon labrusus*, consumió organismos más ligados a los ambientes pelágicos ($-19.5 \pm 1.1\text{‰}$). *Dicentrarchus labrax* y los 2 morfotipos de *L. bergylta* (maragotas y pintos) presentaron valores intermedios, y por lo tanto fueron menos selectivos en sus estrategias de alimentación (Tabla 13; Fig. 22).

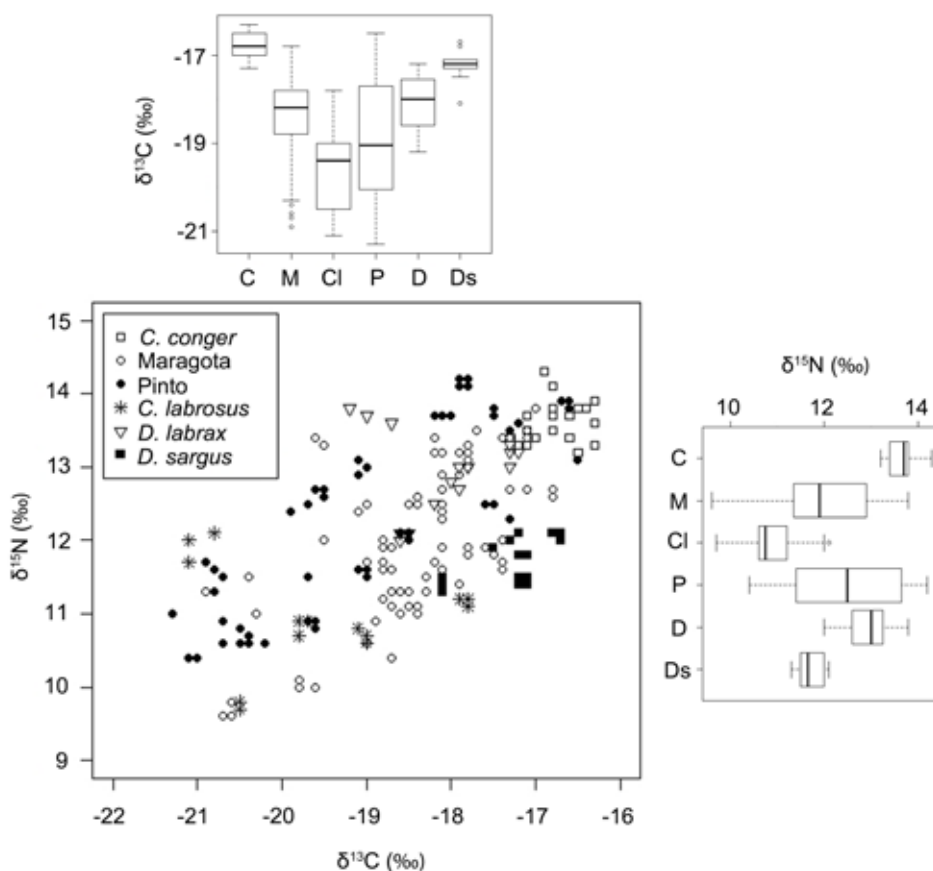


Figura 22. Relaciones entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para las especies de peces estudiadas. Se indica además el rango y la mediana de los valores obtenidos por cada especie respecto de cada variable (C = *C. conger*; M = maragota; P = pinto; Cl = *C. labrosus*; D = *D. labrax*; Ds = *D. sargus*).

$\delta^{15}\text{N}$

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en los tejidos de los peces fueron también muy diferentes entre las distintas especies. *C. conger*, presentó los valores más elevados de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos musculares, *D. labrax*, *D. sargus*, maragotas y pintos presentaron valores intermedios y *C. labrosus* los más bajos (Tabla 13; Fig. 22).

El nivel trófico de todas las especies de peces fue >2 , por lo que sus dietas deben considerarse como carnívoras, pero *C. conger* y *D. labrax* mostraron un nivel trófico muy superior (≥ 3.0) al del resto (que varió entre 2.4 y 2.8; Tabla 13).

5. Discusión

Independientemente del ecosistema, el enriquecimiento promedio en $\delta^{15}\text{N}$ por nivel trófico es del 3.4‰, aunque puede resultar variable para distintas especies (Minagawa & Wada; 1984; Post, 2002). Pese a ello, el valor de $\delta^{15}\text{N}$ utilizado como referencia de enriquecimiento por nivel trófico en la literatura científica varía entre 3.0 y 3.8‰. Por otro lado, aunque las estimaciones más usuales para el cálculo de los niveles tróficos suelen incluir $\delta^{15}\text{N}$ de organismos locales como referencias de línea base, en algunos trabajos se asumen relaciones lineales entre la $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos y sus niveles tróficos (e.g. Jennings *et al.*, 2001). A modo de ejemplo, el $\delta^{15}\text{N}$ usado por Fredriksen (2003) como referencia de producción primaria en los ecosistemas noruegos de *bosques de kelp* fue del 4.4‰ y en ecosistemas similares del Norte de España fue del 6.3‰ (Carabel *et al.*, 2006). Por todo ello, los niveles tróficos estimados para una misma especie en diferentes trabajos pueden resultar muy variables y deben ser comparados con cautela (Tabla 14).

Los elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos musculares de *C. conger* ($13.6 \pm 0.3\text{‰}$) y *D. labrax* ($13.0 \pm 0.6\text{‰}$) y sus niveles tróficos (3.2 ± 0.1 y 3.0 ± 0.2) evidencian que estas especies actúan como depredadores tope en los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de esta región del Océano Atlántico. El rol ecológico de *C. conger* y *D. labrax* es congruente con los resultados de otros trabajos en ecosistemas costeros mediterráneos o en cautividad (Tabla 14). Sin embargo, estos 2 grandes peces presentaron diferencias en cuanto al origen de la materia orgánica que consumieron. *C. conger* tiene hábitos de vida muy ligados al fondo oceánico, lo cual resulta congruente con los elevados niveles de $\delta^{13}\text{C}$ hallados en sus tejidos. La alimentación de *D. labrax* por el contrario no dependió tanto de fuentes de C bentónico. Las diferencias en la variabilidad de los rangos de $\delta^{13}\text{C}$ de ambos depredadores sugieren que *C. conger* es muy selectivo en cuanto a la elección de sus presas, mientras que *D. labrax* depreda sobre una gama más amplia de presas potenciales (Tabla 13; Fig. 22).

D. sargus, maragotas y pintos presentaron concentraciones isotópicas que evidencian hábitos carnívoros, en congruencia con los valores obtenidos en otros trabajos (Tabla 14). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos de *D. sargus* fueron muy similares a los obtenidos en trabajos en el Mar Mediterráneo ($11.4 \pm 1.8\text{‰}$ calculado a partir de Jennings *et al.*, 1997 y Pinnegar & Polunin, 2000). Pero mientras que Pinnegar & Polunin (2000) sugieren que estos animales incorporan peces en su dieta, en nuestra opinión, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos para esta especie sugieren que se alimentaron muy selectivamente de animales bentónicos como moluscos o crustáceos (Tabla 13; Fig. 22).

Tabla 14. Valores de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y nivel trófico (NT) obtenidos para las mismas especies de peces en distintos trabajos. Se indican los valores obtenidos en el presente trabajo para establecer comparaciones.

Especie	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	NT
<i>Chelon labrosus</i>			
Este trabajo	10.84	-19.52	2.35
<i>Conger conger</i>			
Pinnegar and Polunin (2000)	9.49	-17.25	3.30
Este trabajo	13.63	-16.74	3.17
<i>Dicentrarchus labrax</i>			
Franco-Nava (2004)*	15.40	-18.60	-
Pinnegar et al. (2002)	15.80	-	4.53
Este trabajo	12.93	-18.10	2.97
<i>Diplodus sargus</i>			
Jennings et al. (1997)	13.60	-16.30	-
Jennings et al. (1997)	11.20	-17.80	-
Jennings et al. (1997)	11.60	-18.50	-
Pinnegar & Polunin (2000)	9.13	-18.95	-
Este trabajo	11.70	-17.28	2.60
<i>Labrus bergylta</i>			
Fredriksen (2003)	12.67	-18.03	3.20
Este trabajo (maragota)	12.05	-18.38	2.70
Este trabajo (pinto)	12.36	-18.91	2.80

*En cautividad

Por el contrario, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en los músculos de maragotas y pintos indican que fueron poco selectivos en sus hábitos tróficos y explotaron ambientes diversos para alimentarse. Los amplios rangos en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos sobre todo en los pintos sugieren además comportamientos depredadores muy variables y de tipo oportunista (Fig. 22). Cabe además destacar para esta especie que los animales bentónicos resultaron más importantes en la dieta de las maragotas que en la de los pintos (Tabla 13; Fig. 22). Estas diferencias podrían deberse a que el mayor tamaño de los pintos (Tabla 13) les permite explotar fuentes de alimentación más amplias en los mismos ecosistemas o usar diferentes ambientes para vivir o para cazar.

La alimentación de *C. labrosus* en los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros es muy distinta al del resto de las especies estudiadas de esta comunidad de peces. Los valores

de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos indican una presencia muy importante en su dieta de pequeños organismos pelágicos (Fig. 22). Además, su bajo nivel trófico sugiere una alimentación basada en vegetales o pequeños animales planctónicos (Tabla 13).

La longitud de la cadena trófica estimada en este trabajo (3.2) es congruente con longitudes estimadas por Hall & Raffaelli (1993) para todo tipo de ecosistemas, por lo que las especies aquí estudiadas pueden representar a la comunidad de depredadores de los arrecifes rocosos costeros en su conjunto. Por otro lado, está bien establecido en la literatura científica el papel de los peces depredadores como indicadores de la salud del ecosistema (Myers & Worm, 2003; Myers *et al.*, 2007). Adicionalmente, se pierde muy poca información al inferir tendencias generales para toda la comunidad a partir de estas especies (Molloy *et al.*, 2010). En este sentido, la información sobre las relaciones tróficas aquí aportada no sólo es de utilidad para ser empleada en otros trabajos sobre la ecología de estas especies o para el manejo de sus pesquerías, sino que puede ser usada para la gestión general de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros.

Capítulo IV

Comparación de tres métodos de censo para el análisis de la estructura de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros

¿Y cómo podría yo ahora definir las impresiones que me produjo aquel paseo bajo las aguas?

Julio Verne
Veinte mil leguas de viaje submarino



1. Resumen

Los censos visuales subacuáticos (CVS) realizados por buceadores son uno de los métodos más empleados y mejor considerados para el estudio de las comunidades de todo tipo de peces costeros, pero recientemente se han comenzado a usar sistemas basados en grabaciones de vídeo. Entre estos sistemas se incluyen las cámaras subacuáticas remotas (CSR) y los vehículos operados por control remoto (ROV). En este trabajo se usan CVS mediante buceadores en transectos lineales, CVS mediante ROV en transectos lineales y CVS en estaciones fijas mediante CSR para estudiar la estructura de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros que estuvo constituida por 15 especies. En los censos mediante buceadores se obtuvo una mayor riqueza específica (12 especies) que mediante ROV (9) y CSR (7). Se estimó que los buceadores identificaron al 92% de las especies presentes en el área, mediante ROV el 87% y mediante CSR el 83%. Además, las varianzas de las estimaciones de densidad de los censos mediante buceadores fueron menores que las del resto de métodos, por lo que resultaron los más precisos. Los censos mediante CSR fueron los más imprecisos y aunque mediante esta técnica se obtuvo el mayor número de réplicas (136 grabaciones de 17 s de duración), también se obtuvo un número más elevado de ceros (85% de las observaciones) que mediante buceadores (16 réplicas y 60% de ceros) y mediante ROV (11 réplicas y 70% de ceros). Los CVS mediante buceadores resultaron el método más preciso y fiable, incluso para censar las especies menos abundantes, poco frecuentes, crípticas o de pequeño tamaño. Resultó además más barato y rápido que los métodos de vídeo para realizar inventarios de fauna, y para estimar las densidades de las especies de peces de los arrecifes rocosos costeros. Complementar su uso con CVS mediante CSR o ROV en condiciones meteorológicas desfavorables, a elevadas profundidades o durante periodos de tiempo prolongados, podría proporcionar excelentes resultados en el estudio de la ecología de estas comunidades costeras.

Palabras clave

Arrecifes rocosos costeros; buceo autónomo; censos visuales subacuáticos; comunidades de peces; ROV; vídeo subacuático.

2. Introducción

La información precisa y exacta acerca de la diversidad y densidad es muy importante en los estudios sobre la ecología de las comunidades de peces (Andrew & Mapstone,

1987). Su disponibilidad facilita también la gestión de los impactos sobre sus poblaciones (McCormick & Choat, 1987; Murphy & Jenkins, 2010), pero no existe ningún método de caracterización de las comunidades de peces que carezca de sus propios sesgos (Lincoln Smith, 1989).

Desde que Brock (1954) las usó por primera vez para obtener estimaciones de abundancias de peces, los métodos de censos visuales subacuáticos (CVS) mediante buceadores han mejorado notablemente (Valle & Bayle-Sempere, 2009). Por ello son en la actualidad una de las técnicas más empleadas y mejor consideradas para el estudio de las comunidades de todo tipo de peces costeros (Brock, 1982; Thresher & Gunn, 1986; McCormick & Choat, 1987; Medley *et al.*, 1993; Jennings & Polunin, 1995; Samoily & Carlos, 2000; De Girolamo & Mazzoldi, 2001; Watson *et al.*, 2005; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006; Cote & Perrow, 2006; Murphy & Jenkins, 2010).

Los transectos de bandas en particular han sido empleados con éxito en todo tipo de ecosistemas para proporcionar datos de densidades de peces y para establecer conexiones entre las comunidades y el hábitat (Murphy & Jenkins, 2010); pero a pesar de ser el método de CVS más preciso (DeMartini & Roberts, 1982; Kimmel, 1985; Guidetti *et al.*, 2005), puede presentar algunos problemas derivados de (1) sesgos relacionados con los observadores: la experiencia del buceador o diferencias entre las observaciones de varios buceadores pueden influir en los resultados (Thompson & Mapstone, 1997; Edgar & Barrett, 1999; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006; Cote & Perrow, 2006);

(2) sesgos relacionados con la interacción entre buceadores y peces: si bien De Girolamo & Mazzoldi (2001) no hallaron ninguna relación entre la presencia de buceadores y las densidades de peces mediterráneos, en algunos casos se ha comprobado que los peces modifican su comportamiento acercándose a los buceadores (Chapman *et al.*, 1974; Cole, 1994) o evitándolos (Brock, 1954; Capítulo I). La distancia a la que se realizan las observaciones puede constituir una de las fuentes principales de sesgos (Edgar & Barrett, 1999; Cote & Perrow, 2006). Conforme aumenta la distancia entre el observador y el pez, disminuye el número de observaciones, por lo que las densidades de los peces son habitualmente subestimadas (Blyth-Skyrme *et al.*, 2006). Consecuentemente, parece apropiado usar factores de conversión para obtener estimaciones de densidad absoluta (Thresher & Gunn, 1986). Sale & Sharp (1983) y Cheal & Thompson (1997), por ejemplo, calcularon el efecto del ancho de banda sobre la densidad de los peces, permitiendo de este modo las comparaciones entre estudios diferentes. Por otro lado, las modificaciones en las velocidades de natación del buceador se han relacionado con variaciones en las estimaciones de densidades de

peces (Smith, 1988). Con velocidades bajas tienden a ser sobreestimadas las especies con mayor capacidad de movimiento y a altas velocidades se subestiman los pequeños peces crípticos (Valle & Bayle-Sempere, 2009); y

(3) sesgos relacionados con los peces: las especies activas y diurnas son adecuadamente censadas pero se ha comprobado una fuerte tendencia a subestimar las especies nocturnas, crípticas, pequeñas, muy abundantes o muy móviles (Christensen & Winterbottom, 1981; Brock, 1982; DeMartini & Roberts, 1982; Jennings & Polunin, 1995; Ackerman & Bellwood, 2000; Willis, 2001; Blyth-Skyrme *et al.*, 2006).

Por otro lado, el tiempo que los buceadores pueden permanecer bajo el agua durante los censos es muy limitado (Kimmel, 1985) y por ello, los trabajos que usan CVS mediante buceadores no suelen realizar un número elevado de réplicas. Como resultado, estos métodos obtienen potencias estadísticas bajas y cuando son empleados para establecer comparaciones tienden a subestimar las diferencias (Samoilys & Carlos, 2000).

Una alternativa reciente a los CVS mediante buceadores, son los métodos que emplean grabaciones de vídeo subacuático. Entre estas técnicas se incluyen grabaciones efectuadas por cámaras operadas por buceadores (e.g. Watson *et al.*, 2005), cámaras arrastradas desde embarcaciones (e.g. Carbines & Cole, 2009), cámaras subacuáticas remotas (CSR) instaladas sobre el fondo marino (e.g. Francour *et al.*, 1999; Willis & Babcock, 2000; Willis *et al.*, 2000; Cappo *et al.*, 2004; Stobart *et al.*, 2007) y vehículos operados por control remoto (ROV) provistos de cámaras (en Stoner *et al.*, 2008 se puede consultar una amplia revisión de estos métodos).

Una de las principales ventajas de las técnicas de vídeo subacuático consiste en que se obtienen registros permanentes que pueden ser compartidos y visualizados tantas veces como se necesite por diferentes observadores (Harvey *et al.*, 2001; Cappo *et al.*, 2003). De esta manera se limita el sesgo derivado del observador (Harvey *et al.*, 2001; 2004) e incluso permite que observadores sin experiencia realicen los censos (Cappo *et al.*, 2003). Adicionalmente, son técnicas de ejecución rápida, ya que no es necesario identificar los peces, cuantificar sus abundancias y realizar anotaciones bajo el agua (Harvey *et al.*, 2001) y pueden usarse bajo un amplio rango de condiciones meteorológicas y a profundidades inaccesibles para los buceadores (Cappo *et al.*, 2003). El uso de sistemas remotos con programación de secuencias de grabación permite además su uso durante períodos de tiempo prolongados e incrementar así el número de réplicas (Murphy & Jenkins, 2010). Estos sistemas también reducen el impacto derivado de la presencia de los buceadores (Cappo *et al.*, 2003).

Pero estas técnicas también presentan inconvenientes: suelen ser sistemas caros, voluminosos y difíciles de manejar y su uso implica un trabajo posterior de visualización de las grabaciones (Murphy & Jenkins, 2010). Los sistemas de grabación remota, en particular, tienen ángulos de visión restringidos, por lo que están más indicados para censar peces móviles y conspicuos (Cappo *et al.*, 2003; Murphy & Jenkins, 2010) y suelen registrar un elevado número de ceros (Cappo *et al.*, 2003). Los sesgos derivados del uso de ROV no han sido tan bien estudiados como los de los buceadores, pero en la revisión de Stoner *et al.* (2008) se recogen problemas derivados del propio movimiento del aparato, de la luz empleada en las grabaciones, del ruido de los motores, o de los campos eléctricos y magnéticos generados por los equipos del ROV.

En este trabajo se han usado 3 métodos diferentes de CVS para caracterizar la estructura de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros del Noreste Atlántico (Galicia, NO de España). Se han realizado censos mediante buceo autónomo en transectos lineales, censos mediante grabaciones de vídeo realizadas por ROV en transectos lineales y censos mediante grabaciones de vídeo realizadas por CSR en estaciones fijas. Se han obtenido estimaciones mediante cada método de la riqueza específica (número total de especies censadas), de la frecuencia relativa de cada especie, del número de individuos por especie y de su densidad absoluta en el área de estudio. Se han comparado la precisión y la exactitud de las estimaciones de riqueza específica y densidad por especie obtenidas mediante cada uno de los métodos de CVS.

3. Material y métodos

Área de estudio

Este estudio tuvo lugar el 19 y 20 de abril de 2010 en el entorno de las Islas de San Pedro, cerca de la ciudad de A Coruña (43°38'N; 8°45'O). Este archipiélago está formado por un conjunto granítico de 4 islas principales y varios islotes de aproximadamente 19 ha de superficie y 12.4 m de altura máxima sobre el nivel del mar (Martínez *et al.*, 2006). Las islas se disponen paralelamente al continente, formando un canal de aguas tranquilas y poco profundas (<20 m) de aproximadamente 70 ha de extensión (Fig. 23; el área de estudio se describe con detalle en la introducción general).

Todos los censos de peces se realizaron durante 2 días en este canal y la secuencia de ejecución de los distintos métodos en el área fue la siguiente: durante el primer día se realizaron en primer lugar los CVS mediante buceadores, posteriormente se

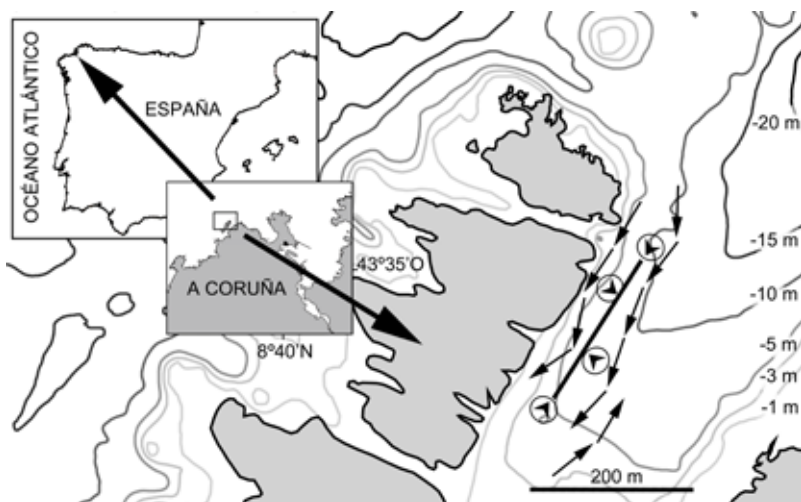


Figura 23. Mapa del área de estudio indicando el lugar donde se realizaron los censos de peces. La línea de trazo más grueso indica la situación del cabo guía de 200 m empleado para realizar los CVS mediante buceo (4 transectos de 50 m). Las flechas muestran el sentido de realización de los transectos del ROV y los círculos la ubicación de las CSR (la flecha indica el sentido de la grabación).

instalaron las unidades de CSR y finalmente se realizaron los censos mediante ROV. Durante el segundo día se empleó primero el ROV, después se realizaron los censos mediante buceadores y finalmente se retiraron las unidades de CSR. En todos los métodos se identificaron los peces al nivel de especie, salvo los integrantes de las familias Ammodytidae y Mugilidae y de los géneros *Scomber* y *Symphodus*, debido a la dificultad de su identificación bajo el agua. En adelante se ha usado el término especie como sinónimo de todas estas agrupaciones taxonómicas.

CVS mediante buceadores

Se situaron 4 transectos de 50 m de longitud a lo largo de un cabo guía provisto de marcas cada metro, que fue instalado previamente sobre el fondo marino del área de estudio (Fig. 23). Una pareja de buceadores autónomos nadaron a lo largo del cabo realizando un censo en cada uno de los 4 transectos y los repitieron durante el recorrido de vuelta. Para asegurarse de que cada censo constituyó una muestra independiente, los buceadores se detuvieron durante 5 min al finalizar cada transecto. Durante los 2 días que duró la experiencia se realizaron un total de 16 CVS mediante buceo autónomo (8 CVS por día en los 4 transectos). El área total muestreada fue de 4400 m² y el tiempo total de observación de 143 min.

En los censos se identificaron visualmente las especies de peces a lo largo de los transectos, anotando la abundancia total de cada una. Aunque por razones de seguridad los censos se realizaron en parejas, todas las observaciones fueron obtenidas por el mismo buceador, con experiencia previa en la realización de CVS. De esta manera se mantuvo bajo control la variabilidad intra e interobservador. La velocidad de natación promedio de los buceadores fue de $5.8 \pm 0.9 \text{ m}\cdot\text{min}^{-1}$, y emplearon $8.9 \pm 1.7 \text{ min}$ para muestrear $275 \pm 77.5 \text{ m}^2$. El ancho de banda varió en función de la visibilidad, estimada mediante las marcas del cabo guía (fue en promedio de $2.8 \pm 0.8 \text{ m}$), y se obtuvo multiplicando la visibilidad promedio del transecto por 2.

CVS mediante ROV

En este trabajo se usó un ROV *Bleeper Evo* de pequeñas dimensiones ($0.9 \times 0.6 \times 0.4 \text{ m}$) y muy manejable (41 kg) desarrollado por la compañía *Praesentis*. El ROV se equipó con 6 motores reversibles, 4 de empuje horizontal (8 Kgf) y 2 de empuje vertical (4 Kgf). En su parte frontal fue instalada una cámara de vídeo de alta resolución (CCD de 520 líneas) con una apertura de lente de 105° . La señal de vídeo analógica se condujo a una tableta digitalizadora conectada a una unidad de grabación.

El ROV se dirigió desde una embarcación fueraborda para realizar transectos paralelos al cabo guía instalado para los CVS mediante buceo. Mediante un GPS instalado en la embarcación, se trató de que de los transectos tuviesen una longitud aproximada de 50 m. Al inicio y final de cada transecto se obtuvieron las coordenadas geográficas sobre la vertical del aparato para obtener la distancia real recorrida. Para asegurar la independencia de las muestras, el tiempo entre el final de un censo y el inicio del siguiente superó en todos los casos los 5 min. Durante los 2 días de duración de la experiencia se muestreó un área de 1198 m^2 y se empleó para ello un tiempo de 73 min.

Se realizaron 11 transectos con el ROV de una longitud promedio de $54.5 \pm 5.1 \text{ m}$. Durante los recorridos el aparato se mantuvo cerca del fondo (aprox. 1.5 m) y navegando a un promedio de $15.0 \pm 10.3 \text{ m}\cdot\text{min}^{-1}$, empleándose $6.6 \pm 6.7 \text{ min}$ en recorrer los transectos. Las áreas muestreadas por el ROV en cada censo fueron de un promedio de $108.9 \pm 10.3 \text{ m}^2$ (se estimó un ancho de banda fijo de 2 m en todos los casos).

Los archivos de imágenes se descargaron en un PC para ser visualizados y estimar las abundancias de las especies de peces grabadas.

CVS mediante CSR

Se usaron 4 unidades de CSR, modelo *X-CAM* desarrolladas por la compañía *Praesentis*, provistas de lentes de 105° de apertura y sensores CCD de 420 líneas de resolución. Unas estructuras articuladas de acero permitieron orientar las cámaras paralelamente al fondo marino. Cada unidad dispuso de un microprocesador para programar la duración y el intervalo de las secuencias de grabación y de sistemas para almacenar los archivos de imagen digital. Las CSR funcionaron mediante baterías de litio (12 Ah y 12 V) y todo el sistema se protegió dentro de carcasas subacuáticas estancas. La programación y el volcado de las imágenes generadas se realizaron mediante una *interface* gráfica en un PC.

Las 4 unidades de CSR se situaron distribuidas uniformemente a lo largo del cabo guía instalado para realizar los CVS mediante buceadores (Fig. 23). Cada unidad fue programada para realizar grabaciones de 17 s de duración y a intervalos de 20 min entre las 09:00 y las 21:00 h. Se extendió un cabo delante de cada unidad, con marcas cada metro, para estimar las áreas de muestreo, que fueron en todos los casos de 2 m² (2 m de longitud y 1 m de ancho de banda). El área total muestreada fue de 272 m² y el tiempo total de observación de 38.5 min.

Tabla 15. Número de individuos, frecuencia absoluta y densidad por especie y método de CVS (B = mediante buceadores; CSR = mediante vídeo remoto; ROV = mediante ROV).

Especie	Familia	B					
		N	F (%)	Densidad (N-ha ⁻¹)			
				Promedio	±DT	Mín.	Máx.
<i>Ammodytidae</i> spp.	Ammodytidae	995	38	2109.82	4050.70	0.00	15000.00
<i>Boops boops</i>	Sparidae	156	38	278.57	531.10	0.00	1457.14
<i>Coris julis</i>	Labridae	524	100	1219.64	459.10	542.86	2050.00
<i>Centrolabrus exoletus</i>	Labridae	4	25	8.48	15.91	0.00	50.00
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Labridae	4	25	12.50	22.36	0.00	50.00
<i>Labrus bergylta</i>	Labridae	193	100	420.98	206.95	150.00	1000.00
<i>Mugilidae</i> spp.	Mugilidae	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Mullus surmuletus</i>	Mullidae	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Parablennius gattorugine</i>	Blenniidae	1	6	3.13	12.50	0.00	50.00
<i>Pollachius pollachius</i>	Gadidae	104	63	244.64	447.71	0.00	1350.00
<i>Scomber</i> spp.	Scombridae	7	13	12.50	34.55	0.00	114.29
<i>Serranus cabrilla</i>	Serranidae	6	25	13.39	24.03	0.00	57.14
<i>Symphodus</i> spp.	Labridae	174	100	421.87	286.72	142.86	1150.00
<i>Taurulus bubalis</i>	Cottidae	1	6	3.13	12.50	0.00	50.00
<i>Trisopterus luscus</i>	Gadidae	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00

Durante los 2 días de duración de la experiencia, se obtuvieron en las 4 unidades de CSR, un total de 136 secuencias (censos) de vídeo digital. Los archivos se descargaron en un PC y se visualizaron para estimar las abundancias de las especies de peces grabadas en los censos.

Análisis de datos

Se compararon las densidades obtenidas por especie y método mediante un análisis de las varianzas (ANOVA) de modelos lineales basados en mínimos cuadrados generalizados. Los análisis se realizaron mediante la herramienta *gls* del paquete estadístico R, versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2008).

Para comparar la eficiencia de los inventarios realizados por cada método, y para predecir la riqueza de especies esperada para cada uno, se construyeron curvas de acumulación de especies (Longino & Colwell, 1997; Soberón & Llorente, 1993). Para modelar la relación entre el número de especies y el esfuerzo de muestreo se ha empleado la ecuación de Clench (Soberón & Llorente, 1993). El orden de las muestras fue previamente aleatorizado (50 veces) mediante el software Estimates 8.0. Se empleó el coeficiente de determinación (R^2) para evaluar el ajuste del modelo. Estos análisis se realizaron mediante el paquete estadístico Statistica 7.1.

ROV						CSR					
N	F (%)	Densidad (N·ha ⁻¹)				N	F (%)	Densidad (N·ha ⁻¹)			
		Promedio	±DT	Mín.	Máx.			Promedio	±DT	Mín.	Máx.
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	28	2	1029.41	8821.64	0.00	95000.00
12	27	102.37	201.84	0.00	624.78	11	2	404.41	3551.48	0.00	40000.00
97	100	821.47	670.24	87.84	2142.09	35	15	1286.77	3751.36	0.00	30000.00
6	9	46.52	154.28	0.00	511.68	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
1	9	8.11	26.91	0.00	89.25	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
24	73	198.32	262.96	0.00	878.43	5	4	183.82	944.40	0.00	5000.00
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	2	1	73.53	604.09	0.00	5000.00
1	9	8.77	29.07	0.00	96.43	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
18	45	153.93	269.93	0.00	843.17	3	2	110.29	737.09	0.00	5000.00
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
20	91	169.64	125.47	0.00	374.74	14	10	514.71	1641.97	0.00	10000.00
0	0	0.00	0.00	0.00	0.00	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00
5	9	42.58	141.24	0.00	468.43	0	0	0.00	0.00	0.00	0.00

4. Resultados

En los censos se contabilizaron un total de 2541 peces, pertenecientes a 15 especies (10 familias). Las familias más diversas fueron Labridae, con 5 especies y Gadidae, con 2. Las especies observadas con mayor frecuencia en todos los métodos fueron *Coris julis*, *Labrus bergylta* y *Symphodus* spp. (Tabla 15).

En los censos mediante buceo se obtuvo el mayor número de observaciones (2169 peces), mientras que en los censos mediante ROV y mediante CSR se contaron 184 y 98 peces, respectivamente. Los buceadores también obtuvieron una mayor riqueza específica (12 especies) que los otros métodos. En los censos mediante ROV se registraron 9 especies y 7 mediante CSR. Salvo *Trisopterus luscus*, *Mullus surmuletus* (censados mediante ROV) y Mugilidae spp. (censados mediante CSR) todas las especies presentes en el área fueron censadas por los buceadores (Tabla 15).

La especie más abundante en los CVS mediante buceo fue Ammodytidae spp., con una densidad promedio de $2110 \pm 4051 \text{ N}\cdot\text{ha}^{-1}$, mientras que *C. julis* lo fue en los censos mediante ROV ($821 \pm 670 \text{ N}\cdot\text{ha}^{-1}$) y CSR ($1287 \pm 3751 \text{ N}\cdot\text{ha}^{-1}$; Tabla 15).

Tabla 16. Tabla ANOVA mostrando los resultados de los tests t mediante mínimos cuadrados generalizados empleados para contrastar la hipótesis nula de que las densidades de las especies de peces difieren entre métodos de CVS (B = mediante buceadores; CSR = mediante vídeo remoto; ROV = mediante ROV). Se indica el valor de p. Las diferencias pair-wise se consideraron significativas cuando $p < 0.05$.

Especie	B vs. ROV	B vs. CSR	ROV vs. CSR
Ammodytidae spp.	0.5121	0.6187	0.6892
<i>Boops boops</i>	0.8906	0.8843	0.7684
<i>Coris julis</i>	0.7688	0.9415	0.6678
<i>Centrolabrus exoletus</i>	0.0135	0.4103	0.0002
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	0.2451	<0.0001	0.0078
<i>Labrus bergylta</i>	0.5155	0.3052	0.9578
<i>Mugilidae</i> spp.	1.0000	0.6168	0.6731
<i>Mullus surmuletus</i>	0.0024	1.0000	0.0002
<i>Parablennius gattorugine</i>	0.0387	0.0024	1.0000
<i>Pollachius pollachius</i>	0.7391	0.4650	0.8413
<i>Scomber</i> spp.	0.0030	<0.0001	1.0000
<i>Serranus cabrilla</i>	<0.0001	<0.0001	1.0000
<i>Symphodus</i> spp.	0.6706	0.8165	0.4674
<i>Taurulus bubalis</i>	0.0387	0.0024	1.0000
<i>Trisopterus luscus</i>	0.0024	1.0000	0.0002

Tabla 17. Número de muestras (censos) obtenidas en cada uno de los métodos de censos de peces. Se indican también los ajustes (R^2) y las pendientes de las rectas de acumulación de especies, el porcentaje de especies observadas y una estimación del número de muestras necesario para obtener un inventario que incluya el 95% de las especies (B = mediante buceadores; CSR = mediante vídeo remoto; ROV = mediante ROV).

Método	Muestras	R^2	Pendiente	Especies (%)	Muestras 95%
B	16	0.99	0.07	91.9	33
ROV	11	0.98	0.14	87.0	45
CSR	136	1.00	0.01	83.0	445

Las densidades de las especies más frecuentes y abundantes no variaron significativamente entre métodos. Por el contrario, las densidades de especies poco frecuentes y con bajas abundancias como *Serranus cabrilla*, *Ctenolabrus rupestris*, *Centrolabrus exoletus*, *Scomber* spp., *Taurulus bubalis*, *Parablennius gattorugine*, *Trisopterus luscus* y *Mullus surmuletus* variaron según el método. Entre las especies menos frecuentes y abundantes, únicamente las diferencias en las densidades de Mugilidae spp. no resultaron significativas (Tabla 16).

Las pendientes de las curvas de acumulación de especies obtenidas para los censos mediante buceo y mediante CSR indican que aunque incompletos, estos inventarios pueden considerarse suficientemente fiables (*sensu* Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Tabla 17). Por el contrario, los censos mediante ROV, resultaron poco fiables (Tabla 17; Fig. 24).

Mediante los parámetros obtenidos a partir de la ecuación de Clench se estimó que los buceadores muestrearon el 92% de las especies que potencialmente habitan en el área, en los censos mediante ROV se registró el 87% y en los censos mediante CSR el 83% (Tabla 17).

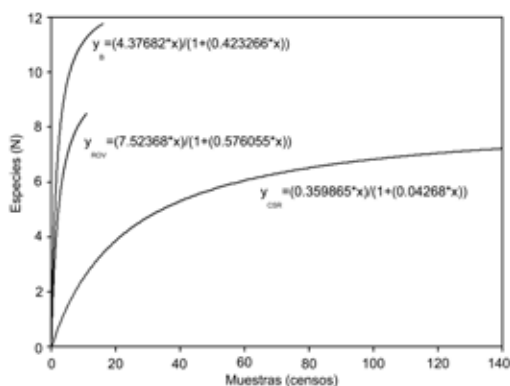


Figura 24. Curvas de acumulación de especies obtenidas para cada método de censo mediante la ecuación de Clench. Se indica la ecuación de la curva en cada caso (B = mediante buceadores; CSR = mediante vídeo remoto; ROV = mediante ROV).

5. Discusión

Numerosos trabajos han comparado distintos métodos de CVS de peces realizados mediante buceo (e.g. DeMartini & Roberts, 1982; Kimmel, 1985; Bannerot & Bohnsack, 1986; Kulbicki & Sarramégna, 1999; Samoilys & Carlos, 2000; Schmitt *et al.*, 2002; Guidetti *et al.*, 2005), también se han comparado los censos mediante buceo con censos mediante vídeo subacuático (e.g. Bortone *et al.*, 1991; Harvey & Shortis, 1995; Willis & Babcock, 2000; Willis *et al.*, 2000; Harvey *et al.*, 2002; 2004), los censos mediante distintas técnicas de vídeo subacuático (e.g. Harvey *et al.*, 2002; Watson *et al.*, 2005; Stobart *et al.*, 2007) o los censos basados en la pesca con métodos que no capturan a los peces (e.g. Kulbicki & Wantiez, 1990; Willis *et al.*, 2000; Cappo *et al.*, 2004). Cuando las comparaciones se realizan sobre estimaciones de densidad, éstas han de ser tratadas con especial precaución, ya que los distintos métodos presentan sesgos propios que puede afectar a los resultados (Guidetti *et al.*, 2005).

Las unidades de muestreo de los métodos de censos comparadas en este trabajo presentaron áreas diferentes. Según el método, las longitudes fueron fijas (buceo y CSR) o variables (ROV) y los anchos de banda fueron variables (buceo) o fijos (ROV y CSR). Pero en todos los casos se estimaron las abundancias de los peces en superficies conocidas, obteniéndose estimaciones de densidad real. Por lo que, tanto las estimaciones de riqueza específica como las de densidad, son comparables entre sí. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que el esfuerzo (superficie y tiempo) ejercido por unidad de muestreo varió entre los métodos. Así, el tiempo necesario para realizar un censo fue siempre de 17 s mediante CSR, pero llegó a 15 min mediante buceo y a 25 min mediante ROV. Las áreas muestreadas por censo también variaron entre métodos: fueron siempre de 2 m² mediante CSR, pero alcanzaron los 350 m² mediante buceo y a 130 m² mediante ROV.

A pesar de estas diferencias en los esfuerzos ejercidos por unidad de muestreo, todos los métodos precisaron aproximadamente del mismo tiempo para la obtención de resultados (entre el trabajo de campo y de procesado posterior de las imágenes). Por ello, en realidad se está comparando aquí la operatividad de cada método para realizar estimaciones precisas y exactas, en las condiciones de trabajo real. En este sentido, para obtener un inventario con el 95% de las especies potenciales del área faltarían aún 17 UVC mediante buceo, 34 mediante ROV y 309 mediante CSR (Tabla 17). Repartiendo equitativamente los 2 días que duró la experiencia entre los 3 métodos, únicamente sería necesario invertir un total de 3 días para lograr este objetivo empleando buceadores, pero serían necesarios un total de 7 días usando un ROV y 21

días empleando CSR. Adicionalmente, el tiempo necesario para descargar y visionar las grabaciones digitales duplicó, en la práctica, el tiempo invertido en el trabajo de campo de los 2 últimos métodos.

Samoilys & Carlos (2000) recomiendan aumentar, en la medida de lo posible, la replicación de los CVS mediante buceo, que suele ser baja en los trabajos que emplean este tipo de métodos. En este sentido, los censos mediante CSR obtuvieron en este trabajo un número de muestras muy superior (136) al de los censos mediante buceo y ROV (16 y 11, respectivamente). Pero el número de ceros obtenidos mediante este método fue también muy superior (85% de las observaciones) al obtenido mediante buceo (60%) y ROV (70%), limitando en la práctica, de una manera importante, su potencia estadística para establecer comparaciones.

Atendiendo a las varianzas de las estimaciones de densidad obtenidas por los 3 métodos, los censos mediante CSR resultaron los más imprecisos, mientras que los censos mediante buceo fueron los más precisos (Tabla 15). Los censos realizados por los buceadores fueron también mejores para obtener inventarios de fauna fiables (Tabla 17; Fig. 24), incluyendo a las especies menos abundantes y frecuentes (Tabla 15). Además, también fueron el método más apropiado para detectar la presencia de especies crípticas (*T. bubalis*) o de pequeño tamaño (*P. gattorugine*).

Por todo ello, los CVS mediante buceadores resultaron en este trabajo el método más barato, rápido, preciso y exacto para realizar inventarios de fauna y para estimar densidades de especies. Ahora bien, cuando se trata de estudiar comunidades de peces, los mejores resultados se han obtenido combinando varios métodos de censos (e.g. Willis & Babcock, 2000; Willis *et al.*, 2000; Cappel *et al.*, 2004; Watson *et al.*, 2005; Murphy & Jenkins, 2010). En este sentido, complementar el uso de censos mediante buceo con CSR o ROV en condiciones meteorológicas desfavorables, a elevadas profundidades o durante periodos de tiempo elevados, podría proporcionar excelentes resultados en el estudio de la ecología de las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros.



Parte segunda

**Impactos humanos sobre
las comunidades de peces de
arrecifes rocosos costeros**

Capítulo V

Cuasi-colapso de una comunidad de peces de arrecifes rocosos costeros del Noreste del Océano Atlántico

Era un viejo que pescaba solo en un bote en la Corriente del Golfo y hacía ochenta y cuatro días que no cogía un pez.

Ernest Hemingway
El viejo y el mar



1. Resumen

Estimaciones muy divergentes sobre las consecuencias de la sobrepesca en los ecosistemas marinos enfrentan a la comunidad científica desde hace años. El uso de estadísticas de capturas comerciales para estimar tendencias ha sido muy criticado, pero otras fuentes alternativas con series temporales amplias son escasas. Aquí empleamos el archivo histórico (1953 - 2007) de las pesquerías recreativas submarinas en Galicia (NO de España), libre de los problemas comunes a otros registros pesqueros, para estimar cambios a largo plazo en los ecosistemas costeros. Hemos estimado mediante modelos aditivos de regresión múltiple generalizada (GAM) descensos de un 83% en las abundancias de los peces de arrecifes rocosos costeros en los últimos 50 años. En el mismo período, el tamaño corporal promedio disminuyó un 36%. Adicionalmente, la frecuencia relativa de captura ha disminuido para las especies con mayor valor comercial. La sobrepesca comercial ha llevado a estos ecosistemas tan cerca de su colapso, que es necesario implementar medidas que aseguren su recuperación.

Palabras clave

Colapso de pesquerías; estadísticas de capturas comerciales; GAM; peces costeros; pesca submarina; pesquerías recreativas; sobrepesca; tendencias a largo plazo.

2. Introducción

La presión pesquera ha aumentado fuertemente en los últimos años (McGoodwin, 1995; Christensen *et al.*, 2003). El esfuerzo de pesca se dirige hacia abajo de la cadena trófica (Pauly *et al.*, 1998), a través de ella (Essington *et al.*, 2006) y hacia la profundidad de los océanos (Morato *et al.*, 2006), abriendo nuevas pesquerías y manteniendo la explotación de las tradicionales. A pesar de ello, las capturas mundiales se mantienen estables incluso en un contexto de incremento constante en la efectividad de las técnicas pesqueras (Alverson *et al.*, 1994; Hall, 1999; Watson & Pauly, 2001; FAO, 2008).

Según algunos autores, la actual sobreexplotación de los caladeros mundiales podría conducir a un colapso generalizado de los recursos pesqueros (Jackson, 2001; Pauly *et al.*, 2003; Zeller & Pauly, 2005; FAO, 2008). Numerosos trabajos constatan pérdidas de diversidad específica (Worm *et al.*, 2006), disminuciones de abundancias (MacIntyre *et al.*, 1995; Cortés, 2002; Baum *et al.*, 2003; Christensen *et al.*, 2003; Myers & Worm, 2003; Campana *et al.*, 2004; Jennings & Blanchard, 2004; Hampton *et al.*, 2005; Levin

et al., 2005; Lotze *et al.*, 2006; Thurstan *et al.*, 2010), disminuciones de la talla de especies comerciales (Baum & Myers, 2004; Coll *et al.*, 2004; Sáenz-Arroyo *et al.*, 2005; Richardson *et al.*, 2006; Sibert *et al.*, 2006; Myers *et al.*, 2007; Worm *et al.*, 2009) y extinciones (Malakoff, 1997; Casey & Myers, 1998; Fogarty & Murawski, 1998; Roberts & Hawkins, 1999; Dulvy *et al.*, 2000). Sin embargo, a pesar de estas evidencias, la divergencia en las cuantificaciones del impacto de la sobrepesca continúa siendo muy elevada (Hilborn, 2007).

En este trabajo hemos analizado las tendencias temporales a largo plazo en las abundancias, tamaños corporales y frecuencias relativas de las poblaciones de peces costeros de una región del Noreste Atlántico. Para ello hemos empleado el archivo histórico de la *Federación Galega de Actividades Subacuáticas* (FEGAS), que incluye la totalidad de los registros de los 864 campeonatos de pesca submarina realizados en Galicia (NO de España) entre 1953 y 2007.

Las pesquerías recreativas gallegas son muy selectivas en cuanto a sus especies objetivo (ver el Capítulo VI), que incluyen algunos de los actuales predadores tope de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros (ver el Capítulo III). Los materiales y los métodos empleados han variado a lo largo de la serie temporal. En los inicios de la pesquería (antes de 1970) el uso de trajes de protección de neopreno no estaba generalizado y se empleaban arpones con rendimientos inferiores a los actuales. Por el contrario, desde finales del siglo XX la actividad de los buceadores se ha profesionalizado por medio de patrocinadores y emplean habitualmente técnicas como el *marcado*, que consiste en la localización de peces sedentarios en los días previos a un campeonato (Rodríguez & León, 1997).

La serie temporal disponible en el archivo de la FEGAS es muy amplia, ininterrumpida e incluye la década de 1970, el período con mayor incremento del esfuerzo pesquero comercial (FAO, 2008). Su fiabilidad es muy elevada debido a que los buceadores compiten entre ellos en la clasificación y por lo tanto son los principales interesados en que se registren sus capturas. Adicionalmente el esfuerzo se ha ejercido constantemente sobre las mismas localidades y especies. Sin embargo, debido a las mejoras en las técnicas y materiales de pesca es probable que la eficiencia de los buceadores se haya incrementado con el tiempo.

Las estimaciones obtenidas en este trabajo nos permitieron cuantificar de un modo muy preciso los cambios en las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros en los últimos 50 años; una comunidad que tradicionalmente ha sido explotada en Galicia por

una flota comercial heterogénea y que emplea distintas artes de pesca (Freire & García-Allut, 2000; la flota comercial del área de estudio se describe en Pita *et al.*, 2008).

Los trabajos científicos centrados en comunidades costeras son escasos, a pesar de su tradicional explotación por la pesca artesanal y de que el ser humano históricamente ha sobreexplotado a más del 90% de sus especies ecológica o económicamente más relevantes (Lotze *et al.*, 2006).

3. Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio, que comprende la totalidad de la costa de Galicia (1295 km) se ha dividido en 5 ecorregiones (modificadas de Otero, 1926; Pagés, 2000) que hemos identificado como zonas. Estas zonas son también reconocidas por los buceadores gallegos y se emplean en la organización de los campeonatos. Los campeonatos

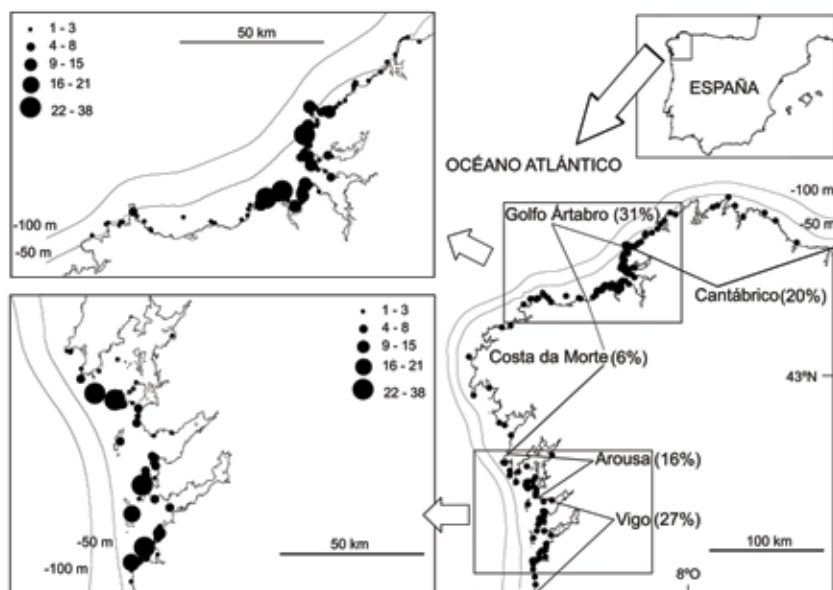


Figura 25. Mapa del área de estudio con las 267 localidades de los 864 campeonatos celebrados durante la serie temporal 1953 - 2007. Se muestran las zonas en que se ha dividido el área (entre paréntesis el porcentaje de campeonatos celebrados). El tamaño de los puntos indica el número de campeonatos celebrados en cada localidad.

Tabla 18. Número de campeonatos de pesca submarina de cada ámbito y modalidad, celebrados entre 1953 y 2007.

Ámbito	Modalidad		
	Individual	Parejas	Equipos
Estatad	2	0	0
Regional	85	13	6
Interclub	117	1	0
Social	608	23	9

generalmente se celebran en el exterior de las bahías y en áreas expuestas. La longitud del tramo de costa en el que se desarrolla la competición puede variar entre unas decenas de metros y varios kilómetros y aunque su profundidad pueda ocasionalmente superar los 50 m, los buceadores no pescan por debajo de 30 m (Fig. 25; el área de estudio se describe en detalle en la introducción general).

Campeonatos de pesca submarina

Se han celebrado 864 campeonatos en 267 localidades entre 1953 y 2007. En los campeonatos, los buceadores operan en apnea y emplean un arpón para capturar el máximo número de peces con el mayor peso total. El buceador que obtiene el pez de mayor tamaño (pez trofeo) también es premiado.

Existen campeonatos individuales, por parejas o por equipos (3 buceadores), por lo que cada unidad de pesca está integrada por entre 1 y 3 buceadores según la modalidad del campeonato (en adelante emplearemos el término buceador para referirnos a la unidad de pesca). Atendiendo a la procedencia de los buceadores y a su clasificación en las competiciones previas, los campeonatos pueden ser de ámbito estatal (donde participan los buceadores mejor clasificados en España), regional (los mejores de Galicia), interclubs (buceadores de toda Galicia) o social (del mismo club de pesca; Tabla 18).

La normativa de los campeonatos es más restrictiva que la que regula la pesca submarina recreativa (ver el Capítulo VI): sólo se permiten peces de más de 1 kg y no pueden capturarse ejemplares de la Superclase Agnatha, de la Clase Chondrichthyes ni de los Órdenes Pleuronectiformes y Lophiiformes de la Clase Actinopterygii. Además, a partir de 1995 sólo se permitió capturar 3 *Conger conger* por buceador y sólo uno desde 1999. En 1993 se fijó un máximo de 3 ejemplares de *Balistes caprisus* y en 1995 se limitó a 5 el número de *Mugilidae* spp. Las cuotas se establecieron para evitar que las capturas superabundantes sobre estas especies afectaran a los resultados de las competiciones, lo cual sucedió muy ocasionalmente. Las capturas han permanecido por debajo de estas cuotas durante toda la serie temporal y por lo tanto, en la práctica, no han condicionado las capturas de los campeonatos.

Los buceadores identificaron correctamente la mayoría de las especies de peces, pero ocasionalmente agruparon varias especies bajo un mismo morfotipo, o emplearon morfotipos distintos para formas de la misma especie (Tabla 19). De esta manera, los buceadores distinguieron entre pintos y maragotas, dos formas de *Labrus bergylta*, un hermafrodita proterogínico. Probablemente en la forma pinto predominen machos y en la maragota hembras, a pesar de que sufre su inversión sexual en un amplio rango de tallas (Dipper *et al.*, 1977). Por el contrario, el morfotipo sargo agrupó a las especies *Diplodus annularis*, *D. sargus* y *D. vulgaris* y el morfotipo mújol a *Chelon labrosus*, *Liza aurata* y *L. ramada*. En adelante emplearemos el término especie para referirnos al morfotipo.

Tabla 19. Número de individuos, frecuencia relativa de captura y tamaño corporal por especie, de los peces trofeo capturados en los campeonatos de pesca submarina disputados entre 1953 y 2007.

Morfotipo	Especie	Familia	N	F (%)	Peso (g)		
					Promedio	Mín.	Máx.
Abadejo	<i>Pollachius pollachius</i>	Gadidae	7	0.10	1849.29	600	4020
Aguja	<i>Belone belone</i>	Belonidae	2	0.03	907.00	500	1314
Cazón	<i>Galeorhinus galeus</i>	Triakidae	1	0.01	2870.00	2870	2870
Congrio	<i>Conger conger</i>	Congridae	17	0.25	3480.77	2000	10000
Corvina	<i>Argyrosomus regius</i>	Sciaenidae	4	0.06	3988.75	2750	6430
Dentón	<i>Dentex dentex</i>	Sparidae	1	0.01	2695.00	2695	2695
Dorada	<i>Sparus aurata</i>	Sparidae	4	0.06	2592.50	1880	3400
Lubina	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Moronidae	452	6.61	3103.09	600	7200
Maragota	<i>Labrus bergylta</i>	Labridae	5138	75.17	1983.10	500	4500
Morena	<i>Muraena helena</i>	Muraenidae	1	0.01	7100.00	7100	7100
Mújol	<i>Chelon labrosus</i>						
	<i>Liza aurata</i> <i>Liza ramada</i>	Mugilidae	251	3.67	1344.2	500	3425
Pez ballesta	<i>Balistes capriscus</i>	Balistidae	214	3.13	1541.55	1000	2990
Pez de limón	<i>Seriola dumerili</i>	Carangidae	1	0.01	16400.00	16400	16400
Pez de San Pedro	<i>Zeus faber</i>	Zeidae	3	0.04	2063.33	1500	2990
Pintarroja	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Scyliorhinidae	1	0.01	6000.00	6000	6000
Platija	<i>Platichthys flesus</i>	Pleuronectidae	1	0.015	850.00	850	850
Salema	<i>Sarpa salpa</i>	Sparidae	7	0.10	1864.29	1475	2320
Sargo	<i>Diplodus annularis</i>						
	<i>Diplodus sargus</i> <i>Diplodus vulgaris</i>	Sparidae	729	10.66	1642.93	755	4130
Sargo breado	<i>Diplodus cervinus</i>	Sparidae	1	0.01	2405.00	2405	2405

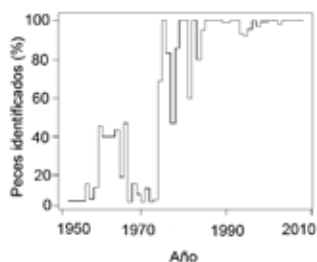


Figura 26. Porcentaje anual de peces identificados sobre el total de los ejemplares de mayor tamaño capturados por buceador y campeonato, entre 1953 y 2007 (N = 10385).

Bases de datos

Los resultados de los 864 campeonatos disputados entre 1954 y 2007 se integraron en 3 bases de datos. El número de peces capturados por buceador y campeonato se incluyó en la base de datos de capturas (N = 13427), en la base de datos de tamaño corporal se incluyó el peso del pez trofeo, identificado al nivel de especie, y en la última base de datos se incluyó el peso y la especie del pez de mayor tamaño capturado por cada uno de los buceadores del campeonato. El peso del mayor pez capturado por buceador no siempre estuvo disponible, y sólo se registró frecuentemente a partir de 1974; por ello, esta base de datos contuvo

sólo 6808 casos. Sin embargo, el peso y especie del pez trofeo estuvo siempre disponible, excepto entre 1960 y 1964 (N = 848; Fig. 26).

En cada una de las 3 bases de datos se incluyó información completa acerca de la duración en horas, del número de buceadores, de la modalidad, del ámbito, de la localidad y de la fecha de celebración de cada campeonato.

Análisis estadístico

Empleamos modelos aditivos de regresión múltiple generalizada (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990; Wood, 2006) para analizar las tendencias temporales en el número de capturas, en el tamaño corporal general y en el tamaño corporal de las especies más frecuentes (frecuencia >0.25%, Tabla 19). Adicionalmente, hemos analizado las tendencias temporales de la probabilidad relativa de captura de las especies más frecuentes (Tabla 20).

En los modelos ajustados sobre el número de las capturas y sobre los tamaños corporales se incluyó la influencia del área geográfica, de la duración en horas (como una medida del esfuerzo de pesca ejercido), del número de buceadores (como un estimador de la competencia entre buceadores) y de las diferentes categorías de campeonatos (modalidad y ámbito). Adicionalmente, se valoró en estos modelos la inclusión de la interacción entre el tiempo y la zona (Tabla 20). La inclusión del esfuerzo (horas de

Tabla 20. Variables significativas en los GAM ajustados con interacción (C) y sin interacción (S) Año - Zona sobre el número de capturas por buceador y campeonato, sobre el peso del pez trofeo por campeonato, sobre el peso del pez trofeo por especie, sobre la probabilidad relativa de captura (PRC) por especie del pez trofeo por campeonato y sobre la PRC por especie del pez de mayor tamaño capturado por pescador y campeonato. Se indica la distribución de error y link, el número de observaciones o de presencias positivas en el caso de los modelos logísticos, el número de Akaike (AIC), la desviación explicada y los grados de libertad (gl) de los modelos. Se indica además si se detectó sobredispersión, si existió un buen ajuste de los residuos y el área bajo la curva ROC (AUC), empleados en las validaciones. Finalmente se indican los modelos seleccionados. Los modelos que no evidenciaron un efecto temporal significativo no han sido incluidos.

Variable respuesta	Variable explicativa	Error	Link	N	AIC		Desviación (%)		gl		AUC
					S	C	S	C	S	C	
Capturas [‡]	Año + horas + buceadores + ámbito + modalidad + zona	Poisson	Log	13427	105154	103558	22.5	24.4	35.5	70.2	-
Capturas [§]	Año + horas + buceadores + ámbito + modalidad + zona	Quasipoisson	Log	13427	105166	103609	22.5	24.3	33.9	64.2	-
Capturas [†]	Año + horas + buceadores + ámbito + modalidad + zona	Binomial negativo	Log	13427	68841	68735	15.9	16.9	32.2	59.0	-
Pez trofeo											
Tamaño corporal [§]	Año + horas + buceadores + zona	Gausiano	Identidad	848	153355	153268	8.9	10.1	29.5	48.4	-
Tamaño corporal [†]	Año + horas + buceadores + zona	Gamma	Log	848	150359	150295	9.1	10.0	29.9	48.8	-
Tamaño corporal de <i>L. bergylta</i> [†]	Año + horas + buceadores + ámbito + zona	Gausiano	Identidad	597	9096	9095	38.9	40.4	15.5	22.4	-
Tamaño corporal de <i>L. bergylta</i> [§]	Año + horas + buceadores + ámbito + zona	Gamma	Log	597	9159	9162	34.1	35.1	14.5	20.8	-
PRC <i>L. bergylta</i> [†]	Año	Binomial	Logit	597	966	-	4.8	-	5.1	-	0.65
PRC <i>D. labrax</i> [†]	Año	Binomial	Logit	179	859	-	2.2	-	4.5	-	0.61
PRC Mugilidae spp. [†]	Año	Binomial	Logit	11	109	-	15.3	-	4.9	-	0.79
Pez de mayor tamaño por pescador											
PRC <i>L. bergylta</i> [†]	Año	Binomial	Logit	5116	7476	-	2.3	-	9.8	-	0.60
PRC <i>D. labrax</i> [†]	Año	Binomial	Logit	452	3206	-	4.1	-	8.6	-	0.65
PRC <i>Diplodus</i> spp. [†]	Año	Binomial	Logit	726	4458	-	3.9	-	7.6	-	0.62
PRC <i>B. caprisicus</i> [†]	Año	Binomial	Logit	214	1687	-	11.9	-	5.3	-	0.78

[†]Seleccionado; [‡]Sobredispersos; [§]Anormalmente distribuidos

pesca) como variable explicativa es análogo al análisis directo de la CPUE, pero más robusto estadísticamente, especialmente cuando existen tendencias temporales en el esfuerzo (Baum & Myers, 2004).

El ajuste, selección y validación de los modelos se realizó mediante el paquete estadístico R, versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2008). Se evaluaron distintos modelos con distintas estructuras de errores y funciones link y el uso para las variables respuesta de funciones alisadas, mediante regresiones penalizadas flexibles por tramos (*thin-plate*; Wood, 2003), con la flexibilidad por defecto del paquete *mgcv* (Wood, 2000). Para seleccionar el modelo más adecuado en cada caso, se usó, cuando fue posible, el criterio de Akaike (Akaike, 1973) y cuando no, se usó el porcentaje de desviación explicada. El área bajo la curva ROC se usó para comprobar el ajuste de los modelos logísticos (Harrell, 2001) y la herramienta *gam.check* para el control de los residuos del resto de modelos. Se empleó finalmente la herramienta *predict* para obtener inferencias a partir del modelo definitivo. Para estas estimaciones se usó, en cada caso, el valor promedio de las variables cuantitativas y los niveles con una mayor frecuencia de las cualitativas. Las diferencias temporales se calcularon mediante el porcentaje de cambio entre predicciones anuales o entre el promedio de las estimaciones anuales entre períodos.

4. Resultados

Campeonatos de pesca submarina

En los 54 años estudiados los buceadores capturaron 69472 peces de 24 especies diferentes (15 familias; Tabla 19). El promedio por buceador y campeonato fue de 5.3 ± 7.0 (DT) peces (la duración media de un campeonato fue de 4.7 ± 1.4 h) y el peso del pez de mayor tamaño obtenido por buceador y campeonato fue de 1.9 ± 0.8 kg. El peso promedio de *Dicentrarchus labrax* (3.1 ± 1.4 kg) fue el más elevado de entre las especies más frecuentes. *L. bergylta* fue la especie más capturada de esta pesquería (75%; Tabla 19) y su frecuencia relativa de captura se mantuvo elevada a lo largo de toda la serie temporal (Fig. 27).

Se ha celebrado al menos un campeonato cada año, con una media de 15.6 ± 18.0 por año, aunque su frecuencia se ha incrementado con el tiempo. En la primera década de la serie el promedio fue de 1.6 ± 0.5 , llegando a 49.1 ± 6.7 en la última. La mayoría duraron 4 h (54%), fueron de ámbito social (74%) y de la modalidad individual (94%; Tabla 18). El promedio de buceadores por campeonato fue de 16.0 ± 10.2 en los individuales, de 10.1 ± 4.4 por parejas y de 10.5 ± 7.2 por equipos.

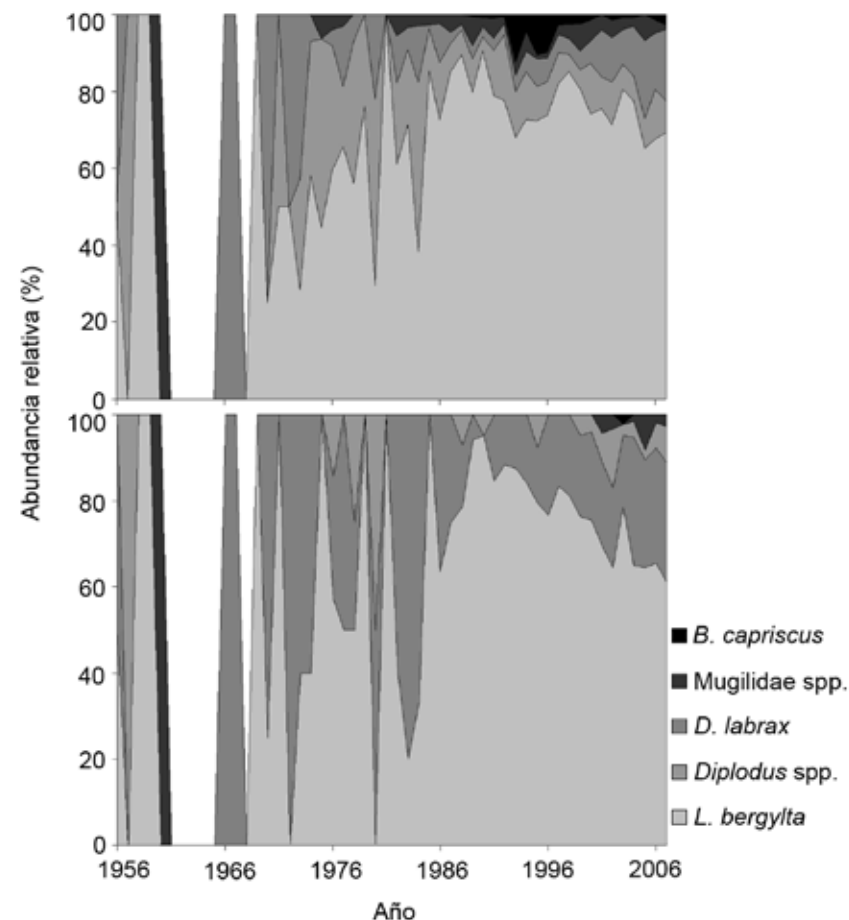


Figura 27. Frecuencias relativas anuales de captura del pez trofeo (abajo) y del pez de mayor tamaño capturado por buceador y campeonato (arriba) entre 1953 y 2007. No se representan las especies poco frecuentes (en conjunto suponen <1% del total). No se dispone de datos entre 1961 - 1965 ni en 1968.

Reducciones en el número de capturas

Las tendencias temporales estimadas para el número de capturas resultaron en general negativas en todas las zonas (Tabla 21). En el Golfo Ártabro, la zona con la serie temporal más larga, se estimó que cada buceador capturó 18.7 ± 8.4 peces por campeonato en 1953 y tan solo 3.2 ± 0.3 en 2007. Las diferencias entre las capturas obtenidas al inicio y al final de la serie estudiada variaron entre el 20.4% del Cantábrico y el 82.8% del Golfo Ártabro (Fig. 28). Comparando los porcentajes de cambio respecto de la década previa, únicamente se ha observado un incremento en el

caso del Golfo Ártabro (51.8%) en la década de 1970. Por el contrario, las reducciones observadas para esta misma zona oscilaron entre el 55.1% de la década de 1980 y el 23.7% de la de 2000. Las disminuciones más negativas para el resto de zonas tuvieron lugar en la última década de la serie temporal (Tabla 22).

El número de capturas fue muy dependiente del esfuerzo (horas de pesca). Cada buceador incrementó sus capturas en un 56.0% al pasar de 3 a 5 h de pesca, moderándose esta tendencia entre 5 y 8 h (un 29.9%), máxima duración de los campeonatos disputados en una jornada. Sin embargo, según aumentó el número de buceadores en el área, disminuyó el número de capturas. La disminución causada por la competencia entre buceadores fue muy intensa (del 74.5%) entre 2 y 10 buceadores (Fig. 29).

El ámbito del campeonato también influyó sobre el número de capturas. En los sociales se obtuvieron capturas entre un 11.0% y un 63.7% menos abundantes que en el resto

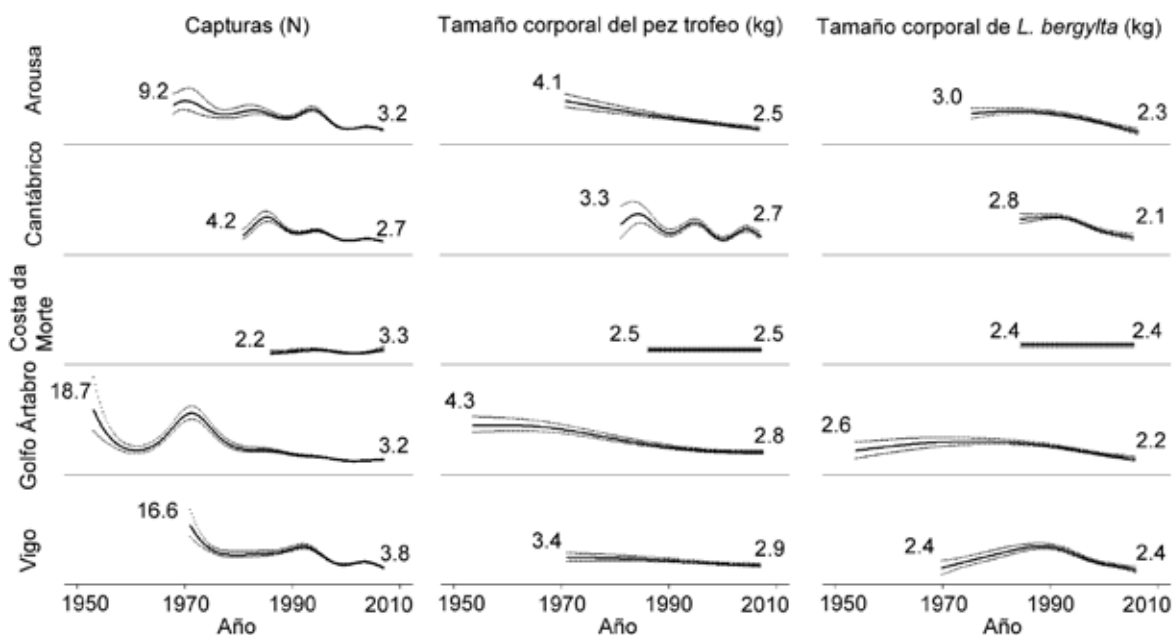


Figura 28. Tendencias temporales en el número de capturas, en el tamaño corporal del pez trofeo y en el tamaño corporal de *L. bergylta*. Se representan la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM para cada zona, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Tabla 21. Resultados del modelo GAM ajustado sobre el número de capturas por buceador y campeonato. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados. La interacción se denota con '*'. Se indica el número de observaciones por nivel de las variables cualitativas y el rango de las numéricas.

	Coeficientes paramétricos				Términos alisados			
	N	Estimado	±DT	p		Rango	gl	p
Intercepto		2.3010	0.0729	<0.0001	Año*Arousa	1968-2007	7.3640	<0.0001
Ámbito					Año*Cantábrico	1981-2007	7.8600	<0.0001
<i>Estatal</i>	66	0.7447	0.1553	<0.0001	Año*Costa da Morte	1986-2007	4.1670	0.3300
<i>Regional</i>	2653	-0.1527	0.0363	<0.0001	Año*Golfo Ártabro	1953-2007	8.6130	<0.0001
<i>Social</i>	7578	-0.2696	0.0391	<0.0001	Año*Vigo	1971-2007	7.5640	<0.0001
Modalidad					Horas	3-25	7.0220	<0.0001
<i>Individual</i>	12900	-0.5303	0.0690	<0.0001	Buceadores	2-59	6.4220	<0.0001
<i>Equipos</i>	157	0.2329	0.1167	0.0459				
Zona								
<i>Cantábrico</i>	2258	-0.1972	0.0505	<0.0001				
<i>Costa da Morte</i>	588	-0.6616	0.0783	<0.0001				
<i>Golfo Ártabro</i>	4297	-0.2739	0.0352	<0.0001				
<i>Vigo</i>	4053	0.1973	0.0361	<0.0001				

y en los estatales se lograron las más abundantes. Cuando los buceadores operaron en equipos obtuvieron capturas un 26.2% más abundantes que cuando lo hicieron en parejas. Las capturas menos abundantes se obtuvieron en solitario, un 41.2% menores que en parejas y un 53.4% menores que en equipos (Fig. 30).

Tabla 22. Cambios temporales en las abundancias de peces costeros, en el tamaño corporal general y en el de *L. bergylta* para cada zona. Se indica el porcentaje de cambio promedio respecto de la década anterior estimado a partir de las predicciones anuales de cada modelo.

Modelo	Zona																General
	Arousa				Cantábrico		C. da Morte		Golfo Ártabro				Vigo				
	70	80	90	00	90	00	90	00	60	70	80	90	00	80	90	00	
Número de capturas	-10.5	-14.6	-11.6	-48.6	-32.4	-37.1	19.9	-11.0	-24.5	51.8	-55.1	-31.9	-23.7	-26.0	0.5	-39.5	82.8
Tamaño corporal		-12.4	-13.0	-11.8	-13.6	-8.9	0.0	0.0	-2.0	-9.8	-13.9	-11.3	-4.8	2.6	5.2	-4.9	36.0
Tamaño corporal de <i>L. bergylta</i>		1.8	-6.1	-14.4	-1.9	9.3	0.0	0.0	6.7	4.3	-1.5	-8.3	11.3	17.5	2.6	17.3	12.8

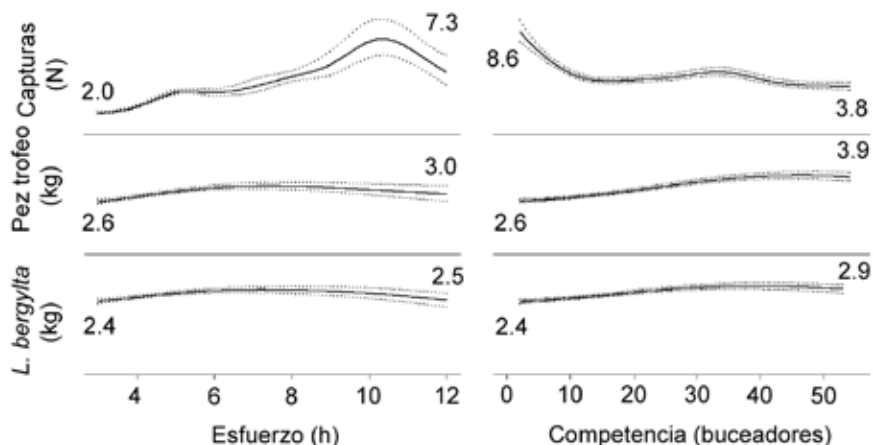


Figura 29. Efecto parcial del esfuerzo (horas de pesca) y la competencia entre buceadores (número de buceadores) sobre el número de capturas, el tamaño corporal del pez trofeo y el tamaño corporal de *L. bergylta*. Se representan la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Se han detectado patrones espaciales relevantes en las abundancias. En la Costa da Morte las capturas fueron entre un 25.9% y un 67.5% menores que en otras zonas y hacia el Sur del área de estudio, en Vigo y Arousa, los buceadores obtuvieron los mejores resultados (Fig. 30).

Tabla 23. Resultados del modelo GAM ajustado sobre el peso del pez trofeo por campeonato. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados. La interacción se denota con '*'. Se indica el número de observaciones por nivel de las variables cualitativas y el rango de las numéricas.

	Coeficientes paramétricos				Términos alisados			
	N	Estimado	±DT	p	Rango	gl	p	
Intercepto		7.9405	0.0268	<0.0001	Año*Arousa	1968-2007	0.9674	<0.0001
Zona					Año*Cantábrico	1981-2007	6.9972	<0.0001
<i>Cantábrico</i>	172	0.0474	0.0412	0.2498	Año*Costa da Morte	1986-2007	0.0002	>0.5000
<i>Costa da Morte</i>	52	-0.1227	0.0518	0.0180	Año*Golfo Ártabro	1953-2007	1.9585	<0.0001
<i>Golfo Ártabro</i>	256	0.0276	0.0337	0.4139	Año*Vigo	1971-2007	0.9634	0.0232
<i>Vigo</i>	228	0.0752	0.0344	0.0290	Horas	3-25	3.0744	<0.0001
					Buceadores	2-59	1.9517	<0.0001

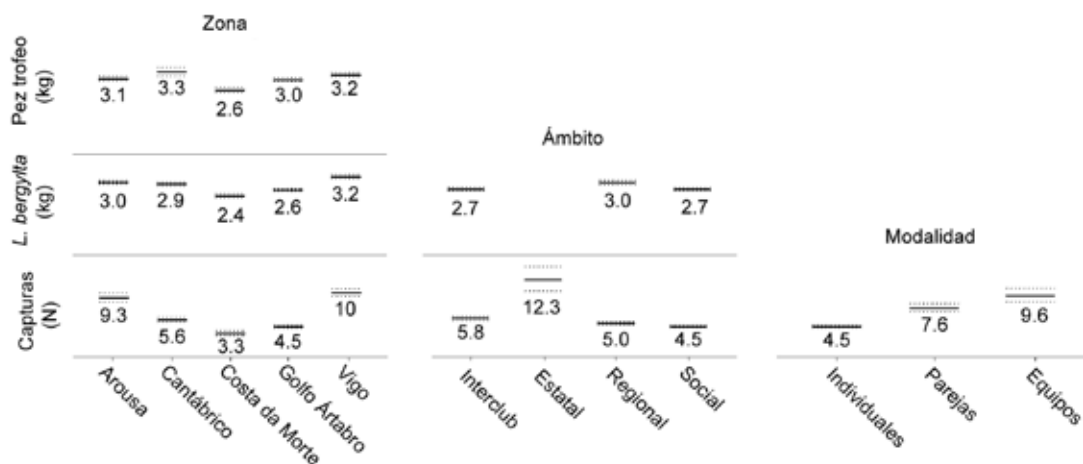


Figura 30. Efecto parcial de la zona, del ámbito y de la modalidad del campeonato sobre el número de capturas, el tamaño corporal del pez trofeo y el tamaño corporal de *L. bergylta*. Se representan la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM, fijando el resto de variables en el promedio en el caso de las cuantitativas y en el nivel con mayor frecuencia en el caso de las cualitativas.

Reducciones en el tamaño corporal

El tamaño corporal se ha reducido de manera continuada en todas las zonas, salvo en la Costa da Morte (Tabla 23). El peso promedio del pez trofeo en el Golfo Ártabro pasó de 4.3 ± 0.4 kg en 1953 a 2.8 ± 0.1 kg en 2007 (una reducción del 35.9%). En el resto de zonas las reducciones en los tamaños variaron entre el 13.8% de Vigo y el 39.5% de Arousa (Fig. 28). La década con mayores caídas fue la de 1980, con una disminución del 13.9% en el Golfo Ártabro y un 13.6% en el Cantábrico. Sin embargo, la de 1990 fue la década con mayores disminuciones en Vigo y Arousa, con un 5.2% y un 13.0% respectivamente (Tabla 22).

El tamaño corporal del pez trofeo dependió fuertemente de la duración del campeonato, incrementándose en un 33.2% al aumentar de 3.0 a 7.5 h el esfuerzo de pesca. Incrementos posteriores en el esfuerzo (de 7.5 a 12.0 h) redujeron el tamaño corporal en un 12.9%. El número de buceadores del campeonato también influyó sobre tamaño corporal, obteniéndose mayores tamaños conforme aumentó el número de buceadores en el área. En el intervalo entre 2 y 46 buceadores, el tamaño corporal de los peces se incrementó en un 52.4%, estabilizándose posteriormente en torno a este

Tabla 24. Resultados del modelo GAM ajustado sobre el peso del pez trofeo por campeonato en el caso de *L. bergylta*. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados. La interacción se denota con '*'. Se indica el número de observaciones por nivel de las variables cualitativas y el rango de las numéricas.

	Coeficientes paramétricos				Términos alisados			
	N	Estimado	±DT	p	Rango	gl	p	
Intercepto		2703.2500	73.2550	<0.0001	Año*Arousa	1976-2007	1.8600	<0.0001
Ámbito					Año*Cantábrico	1986-2007	3.4940	<0.0001
Regional	56	263.9270	94.6380	0.0055	Año*Costa da Morte	1986-2007	0.0000	>0.5000
Social	468	-4.9660	76.6000	0.9483	Año*Golfo Ártabro	1955-2007	1.7450	<0.0001
Zona					Año*Vigo	1971-2007	3.5830	<0.0001
Cantábrico	123	-193.1690	69.9000	0.0059	Horas	3-12	1.8050	0.0069
Costa da Morte	39	-355.2980	94.5470	0.0002	Buceadores	2-54	1.9270	<0.0001
Golfo Ártabro	161	-260.6530	62.8110	<0.0001				
Vigo	157	85.1480	64.7760	0.1892				

porcentaje (Fig. 29). Las diferencias geográficas en el tamaño corporal resultaron poco acusadas. Aún de este modo, en la Costa da Morte se capturaron ejemplares entre un 11.5% y un 18.0% menores que en el resto de zonas (Fig. 30).

En 1955 el peso promedio de *L. bergylta* en el Golfo Ártabro era de 2.6 ± 0.3 kg y en 2007 pasó a ser de 2.2 ± 0.1 kg, una reducción del 12.4% (ninguna otra especie frecuente evidenció efectos temporales significativos; Tabla 24). Las reducciones entre el inicio y el final de la serie temporal en el resto de zonas oscilaron entre el 2.9% de Vigo y el 26.3% del Cantábrico (Fig. 28). En la última década de la serie temporal, el tamaño de *L. bergylta* sufrió los mayores descensos, entre el 9.3% del Cantábrico y el 17.3% de Vigo (Tabla 22). Los efectos del esfuerzo, competencia entre buceadores, ámbito y área geográfica sobre el tamaño de *L. bergylta* resultaron similares a los observados para el conjunto de las especies capturadas (Fig. 29 y 30).

Alteraciones en la probabilidad relativa de captura

La mayoría de los peces trofeo capturados en los campeonatos fueron *L. bergylta*, *D. labrax* y Mugilidae spp. Las probabilidades de captura de estas especies han cambiado con el tiempo (Tabla 25); sin embargo, las probabilidades de captura de *Diplodus* spp. y de *B. caprisicus* no superaron en ningún año 0.07 ± 0.03 y no variaron significativamente con el tiempo (Fig. 31).

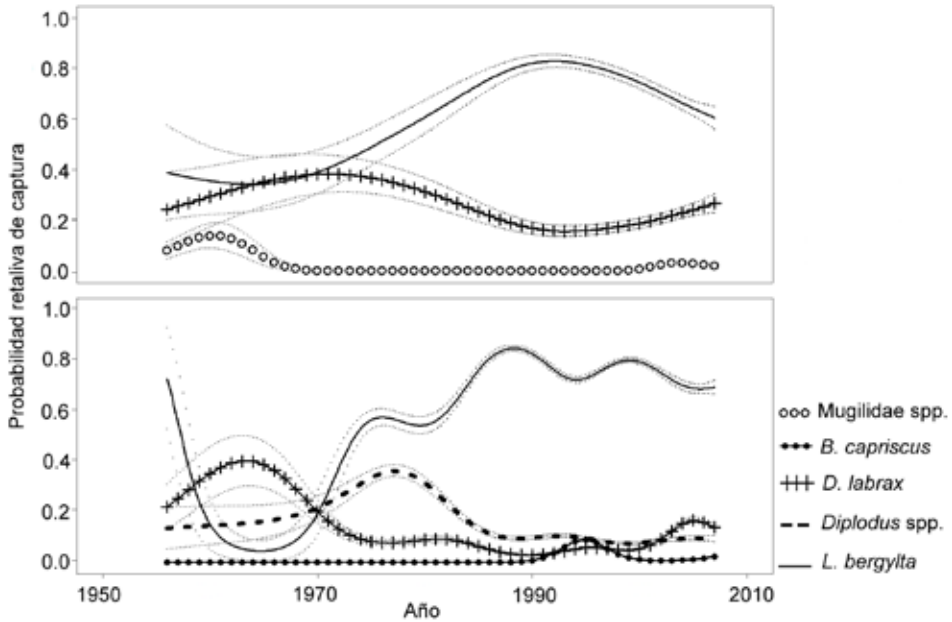


Figura 31. Tendencias temporales en la probabilidad relativa de captura del pez trofeo (arriba) y del pez de mayor tamaño capturado por buceador y campeonato (abajo). Se representan la predicción anual (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM para las especies más frecuentes (>0.25% del total). Las especies con probabilidades máximas inferiores a 0.09 no se representaron.

Antes de 1970, las probabilidades de captura de *L. bergylta* y *D. labrax* eran similares, entre 0.34 ± 0.11 y 0.39 ± 0.12 para *L. bergylta* y entre 0.24 ± 0.15 y 0.38 ± 0.08 para *D. labrax*. Sin embargo, las capturas de *L. bergylta* se incrementaron posteriormente hasta su máximo histórico (0.83 ± 0.03) en los primeros años de la década de 1990. Coincidiendo con el incremento en la frecuencia de *L. bergylta*, la probabilidad de *D. labrax* descendió gradualmente hasta 0.16 ± 0.02 , su valor más bajo, en 1993 (Fig. 31).

Las probabilidades de captura de *L. bergylta* y *D. labrax* mostraron variaciones más acusadas en los modelos ajustados sobre el peso del pez de mayor tamaño capturado por cada uno de los buceadores del campeonato (Tabla 25). Además, *Diplodus* spp. se mantuvo como la segunda especie más capturada a lo largo de la mayor parte de la serie temporal, alcanzando su probabilidad máxima (0.36 ± 0.02) en 1977 (Fig. 31).

5. Discusión

En la actualidad se debate intensamente acerca del grado de alteración de los ecosistemas marinos, cuestionándose incluso la existencia de una disminución generalizada en las abundancias de los stocks pesqueros (Hilborn, 2007). Parte de la polémica está originada por el uso de registros de pesca comercial para realizar estimaciones de abundancias.

Los trabajos recientes con series temporales amplias (al menos 14 años) estimaron descensos promedio del 78% en el número de individuos y del 54% en las biomásas de varios grupos de animales marinos (Tabla 26). Muchos de estos trabajos emplearon registros de pesca comercial para estimar abundancias y tamaños corporales, pero las dificultades e imprecisiones derivadas de este uso son múltiples. En general, las series históricas empleadas suelen carecer de datos fidedignos anteriores a 1970 (Sáenz-Arroyo *et al.*, 2005) y es frecuente que no proporcionen referencias espaciales concretas (Watson *et al.*, 2004). Adicionalmente, parte de los registros son sistemáticamente distorsionados o incluso mantenidos en secreto (Watson & Pauly, 2001). Por último, los índices de CPUE empleados en algunos trabajos resultan poco apropiados, pues

Tabla 25. Resultados de los modelos GAM para las especies más frecuentes ajustados sobre la probabilidad relativa de captura del pez trofeo por campeonato y sobre la probabilidad relativa de captura del pez de mayor tamaño capturado por pescador y campeonato. Se indican las presencias positivas por especie, el intercepto estimado, su DT y el valor de p asociado, los grados de libertad (gl) y el valor de p del término alisado año.

Morfortipo	N	Intercepto			Año	
		Estimado	±DT	p	gl	p
Pez trofeo						
Lubina	179	-1.3252	0.0867	<0.0001	3.5450	0.0013
Maragota	597	0.9550	0.0852	<0.0001	4.0800	<0.0001
Mújol	11	-6.4594	0.6538	<0.0001	3.9080	<0.0001
Pez ballesta	2	-6.0343	0.1299	<0.0001	0.0029	>0.5000
Sargo	35	-3.1575	0.1026	<0.0001	1.2710	0.1490
Pez de mayor tamaño por pescador						
Lubina	452	-2.7618	0.0367	<0.0001	7.6320	<0.0001
Maragota	5116	1.1334	0.0301	<0.0001	8.7900	<0.0001
Mújol	250	-3.2670	0.0362	<0.0001	0.0015	>0.5000
Pez ballesta	214	-4.5784	0.2173	<0.0001	4.2660	<0.0001
Sargo	726	-2.1977	0.0334	<0.0001	6.6210	<0.0001

Tabla 26. Cambios relativos promedio en el número, en las biomásas y en los tamaños corporales de especies marinas obtenidos de una selección de trabajos recientes. Los promedios se calcularon a partir de las estimaciones de los trabajos originales. Se indican la zona y el período estudiado y los promedios generales y por grupos de autores, agrupados siguiendo a Hilborn (2007). Se presentan además estimaciones propias para establecer comparaciones.

Referencia	Área	Especie	Período	Cambio relativo (%)		
				Capturas (N)	Biomasa	Tamaño corporal
<i>Ecólogos</i>						
MacIntyre <i>et al.</i> (1995)	Atlántico	Stocks pesqueros	1500-1984		-86	
Baum <i>et al.</i> (2003)	Atlántico	Tiburones	1986-2000	-72		
Christensen <i>et al.</i> (2003)	Atlántico	Grandes peces	1900-1999		-90	
			1950-1999		-67	
Myers & Worm (2003)	Global	Grandes peces	1952-1999		-90	
Baum & Myers (2004)	Atlántico	Tiburones	1950-1990	-82		-58
Jennings & Blanchard (2004)	Atlántico	Grandes peces	Histórico*		-98	
		Peces			-38	
Sáenz-Arroyo <i>et al.</i> (2005)	Pacífico	Meros	1940-2000	-90		-25
Richardson <i>et al.</i> (2006)	Atlántico	Rayas	1976-2003			-34
Myers <i>et al.</i> (2007)	Atlántico	Tiburones	1972-2003	-96		-32
Thurstan <i>et al.</i> (2010)	Atlántico	Peces demersales	1898-2007		-94	
Promedio ecólogos				-84	-84	-43
<i>Científicos pesqueros</i>						
Fogarty & Murawski (1998)	Atlántico	Stocks pesqueros	1960-1990		-50	
Cortés (2002)	Atlántico	Tiburones	1978-2000	-85		
Campana <i>et al.</i> (2004)	Atlántico	Tiburones azules	1986-2000	-10		
Coll <i>et al.</i> (2004)	Mediterráneo	Peces costeros	1975-2001	-42	-59	-25
Hampton <i>et al.</i> (2005)	Pacífico	Atunes	1950-2003	-60		
Sibert <i>et al.</i> (2006)	Pacífico	Atunes	1950-2004		-62	-10
		Atunes adultos	1950-2005		-53	
Promedio científicos pesqueros				-57	-57	-18
<i>Ecólogos y científicos pesqueros</i>						
Worm <i>et al.</i> (2009)	Global	Stocks pesqueros	1977-2007		-11	
		Peces pesqueros y no pesqueros	1960-2009		-33	-22
		Grandes peces demersales			-56	
		Peces demersales medianos			-8	
		Pequeños peces demersales			-1	
		Peces pelágicos			143	
		Invertebrados			23	
Promedio general				-78	-54	-37
Este trabajo	Atlántico	Peces costeros	1953-2007	-83		-36
			1960-2007	-49		-36
			1970-2007	-76		-32
			1980-2007	-44		-22
			1990-2007	-36		-9

*Biomasa actual comparada con la biomasa hipotética en ausencia de pesca.

no suelen valorar la influencia del comportamiento de los pescadores, que abren continuamente nuevos caladeros y pesquerías, abandonando los menos productivos (Hilborn *et al.*, 1995; Walters, 2003; Ahrens & Walters, 2005).

La información de campeonatos recreativos aquí utilizada carece de estas limitaciones y permite analizar los cambios históricos producidos sobre las poblaciones de peces de los arrecifes rocosos costeros con un alto nivel de certidumbre. El empleo de registros procedentes de la pesca recreativa para el estudio de pesquerías ha recibido históricamente muy poca atención (Gartside *et al.*, 1999; Post *et al.*, 2002; Coleman *et al.*, 2004; Cooke & Cowx, 2004; Morales-Nin *et al.*, 2005; Lewin *et al.*, 2006; Pawson *et al.*, 2008; Zeller *et al.*, 2008) y menos aún la información con origen específico en la pesca submarina (Smith & Nakaya, 2002). A pesar de ello, se han usado con éxito para evaluar el estado de las comunidades de peces costeros (Coll *et al.*, 2004; Richardson *et al.*, 2006; Steffe *et al.*, 2007; Godoy *et al.*, 2010).

Hilborn criticó en 2007 como exageradas las estimaciones del grupo de autores que él definió como *ecólogos*, al tiempo que afirmaba que las de los *científicos pesqueros* resultaban más realistas. El primer grupo estimó declives promedio del 84% en el número de individuos y los segundos del 57%. Nosotros hemos estimado aquí que las abundancias de las poblaciones de peces de los arrecifes rocosos costeros de Galicia se redujeron en un 83% en los últimos 54 años (Tabla 26).

En un reciente artículo, autores de ambos grupos, revisaron conjuntamente las disminuciones de abundancias a largo plazo para algunos grupos de animales marinos (Worm *et al.*, 2009). El declive máximo estimado por los autores fue de un 56% en la biomasa de grandes peces demersales. En cambio, los medianos y pequeños demersales, únicamente se redujeron en un 8% y un 1%, respectivamente. Nuestras estimaciones para los mismos periodos evidencian mayores descensos en las abundancias. En realidad las mayores reducciones son esperables en la biomasa y no en el número de capturas, debido a que se han observado disminuciones en los tamaños corporales en numerosos trabajos (algunos ejemplos en la Tabla 26). En nuestro caso hemos estimado una reducción general del tamaño corporal de un 36% en los últimos 54 años (Tabla 26).

Una parte de la reducción del tamaño corporal que hemos estimado aquí podría ser explicada por la evolución temporal de las frecuencias de *L. bergylta* y *D. labrax*. Pero *L. bergylta* ha disminuido a su vez su tamaño en un 13%, una reducción muy importante para un mesodepredador de su talla (4.5 kg como máximo, Tabla 18). Por

otro lado, se han producido notables descensos en las frecuencias de *D. labrax* y de *Diplodus* spp., especies muy apreciadas por las pesquerías comerciales (las estadísticas oficiales de pesca las proporciona el gobierno autónomo de Galicia y están disponibles en <http://www.pescadegalicia.com>) y recreativas en Galicia (ver el Capítulo VI) y que mantienen elevados valores comerciales. Parece evidente que el mayor esfuerzo de pesca realizado sobre las especies más valiosas ha reducido sus abundancias (Fig. 31).

El efecto a corto plazo de los campeonatos sobre las poblaciones de peces podría ser localmente relevante, ya que a partir de 10.5 h de pesca se obtienen capturas menos abundantes y en 7.5 h los buceadores han capturado a los peces de mayor tamaño (Fig. 29). Pero contrariamente a lo concluido para el Mediterráneo (Coll *et al.*, 2004) y para el Sur del Pacífico (Godoy *et al.*, 2010) el efecto global de las pesquerías recreativas submarinas en Galicia es en realidad menor (ver el Capítulo VI). La flota comercial que opera en Galicia captura unas 100 especies por medio de artes de arrastre, palangres, redes de enmalle, cercos y nasas y muchas de estas pesquerías están sobreexplotadas y mal gestionadas (Freire & García-Allut, 2000; Freire *et al.*, 2002). Aunque la contaminación marina y la construcción de infraestructuras que alteran los hábitats marinos (ver el Capítulo VII) pueden también haber contribuido, en nuestra opinión, la sobrepesca comercial es la principal responsable de las alteraciones en las abundancias y en los tamaños corporales y los cambios en las frecuencias de las poblaciones de peces evidenciadas en este trabajo.

Los descensos en las abundancias y los tamaños corporales de las poblaciones de peces estimados en este trabajo evidencian un escenario de severa sobreexplotación de estos ecosistemas costeros que está muy cerca de la definición usual de colapso (*sensu* Worm *et al.*, 2006). Adicionalmente, las mejoras en las técnicas y materiales de pesca submarina experimentadas sobre todo hasta 1970 y desde 2000 pueden haber ocultado tendencias temporales más negativas que las aquí estimadas (ver Olson & Cunningham, 1989). Resulta además notable que la sobreexplotación de estos ecosistemas se evidencie en especies que no son objetivo preferente de las pesquerías comerciales (<http://www.pescadegalicia.com>). Sería de esperar por lo tanto que las especies que históricamente han sido más explotadas, muestren mayores alteraciones en sus abundancias y tamaños corporales.

Resulta conocido que la pesca comercial, no sólo reduce las poblaciones de sus peces objetivo, sino que afecta a los ecosistemas en su conjunto (Sherman, 1991; Apollonio, 1994; Botsford *et al.*, 1997; Pitcher & Pauly, 1998). Durante los últimos 50 años se han alterado los ecosistemas costeros de Galicia tan profundamente, que en nuestra

opinión se ha puesto en peligro no sólo la sostenibilidad de las pesquerías de peces costeros, sino también la pervivencia del resto de las especies y servicios de estos ecosistemas (en Christensen *et al.*, 1996 se puede consultar una amplia revisión de los bienes y servicios proporcionados por los ecosistemas en buen estado).

Afortunadamente, los descensos en las abundancias y tamaños corporales aquí estimados permiten establecer referencias para la reconstrucción (*sensu* Pitcher & Pauly, 1998; Pitcher, 2001) de estos ecosistemas, evitando el Síndrome de las Tendencias Cambiantes (*shifting baseline syndrome; sensu* Pauly, 1995).

Capítulo VI

Impacto de la pesca submarina sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros de Galicia

El pescador, por mucho que lo haya beneficiado y favorecido la buena fortuna, nunca está totalmente satisfecho. Es una debilidad básica del intelecto.

Zane Grey

Relatos de pesca en mares vírgenes



1. Resumen

Los trabajos sobre comunidades de peces objeto de pesca submarina son muy escasos y contradictorios, a pesar del creciente interés social y económico de este sector y del incremento en su conflictividad con las pesquerías comerciales. En Galicia (NO de España) se trata de una actividad cada vez más popular y en la actualidad operan aproximadamente 5000 buceadores. La sostenibilidad a largo plazo de las poblaciones de peces de los arrecifes rocosos costeros de Galicia está en peligro a causa de su sobreexplotación, pero no existe información acerca del impacto de la pesquería recreativa submarina. En este trabajo se usaron modelos aditivos de regresión múltiple (GAM) para analizar el impacto de los campeonatos de pesca submarina sobre las comunidades de peces costeros. Además se estimaron las capturas obtenidas por la pesquería submarina para compararlas con las comerciales sobre las mismas especies. La pesca submarina competitiva tuvo, en general, efectos muy limitados sobre las poblaciones de peces estudiadas, pero los campeonatos con capturas elevadas provocaron descensos (hasta de un 83%) en las abundancias de la especie más capturada, *Labrus bergylta*. A pesar de ello, su recuperación fue rápida debido probablemente a la inmigración desde zonas próximas y más profundas. La pesquería recreativa submarina obtiene el 20% del total de las capturas realizadas sobre sus 29 especies de peces objetivo; pero fue muy selectiva y concentró el 99.5% de sus capturas (2499 t durante el año 2007) sobre, únicamente, 6 especies. Por ello, las capturas recreativas sobre la especie más capturada *L. bergylta* (1749 t) fueron superiores a las comerciales (266 t). En general las pesquerías comerciales ejercen un impacto muy superior al de las pesquerías submarinas sobre las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros, pero las evidencias aquí proporcionadas acerca del impacto de la pesca submarina, justifican su inclusión en los modelos de gestión de estos ecosistemas costeros.

Palabras clave

Arrecifes rocosos costeros; censos visuales subacuáticos; comunidades de peces costeros; impactos humanos; pesca submarina; sobrepesca.

2. Introducción

Existe una creciente preocupación acerca de los efectos de las pesquerías recreativas sobre los ecosistemas mundiales (Schroeder & Love, 2002; Cooke & Cowx, 2006; Lewin *et al.*, 2006). Este sector obtiene aproximadamente el 12% de la cosecha global

de peces (Cooke & Cowx, 2004) y en algunas regiones sus capturas rivalizan con las comerciales (Coleman *et al.*, 2004). Sin embargo, los trabajos sobre comunidades de peces objeto de pesca recreativa son escasos, todo ello a pesar del creciente interés social y económico de este sector y del incremento de su conflictividad con las pesquerías comerciales (Kearney, 2001; Pawson *et al.*, 2008). Consecuentemente, el uso de modelos de gestión inadecuados, tradicionalmente basados en decisiones políticas cortoplacistas, está perjudicando gravemente la sostenibilidad a largo plazo de estas pesquerías (Kirkegaard & Gartside, 1998).

La pesca mediante arpones es el método más antiguo de pesca (Yellen *et al.*, 1995) pero en la actualidad la pesca submarina recreativa genera un intenso debate (Lincoln Smith *et al.*, 1989; Smith & Nakaya, 2002). Esta pesquería, de entre las diferentes modalidades de pesca recreativa, resulta especialmente controvertida. Los trabajos acerca de sus consecuencias son particularmente escasos (Jouvenel & Pollard, 2001; Morales-Nin *et al.*, 2005) y contradictorios. Si bien Smith & Nakaya (2002) la consideran ecológicamente sostenible, otros autores le atribuyen importantes efectos negativos sobre los ecosistemas (Russell, 1977; Harmelin *et al.*, 1995; Coll *et al.*, 2004; Godoy *et al.*, 2010). Por otro lado, la ausencia de controles que proporcionen información para su gestión (Pawson *et al.*, 2008; Godoy *et al.*, 2010) no ha impedido su regulación (Morales-Nin *et al.*, 2005) e incluso la imposición de restricciones severas (Smith & Nakaya, 2002).

Las aguas costeras de Galicia (NO de España) han sido tradicionalmente explotadas por la flota artesanal. Muchas de las pesquerías costeras han sido tan mal gestionadas y sobreexplotadas (Freire & García-Allut, 2000; Freire *et al.*, 2002) que recientemente han surgido serias dudas acerca de la salud de estos ecosistemas (estas cuestiones se han tratado en el Capítulo V). Varias especies de peces costeros son también capturadas por las pesquerías submarinas pero no existe información acerca de su impacto. Se trata de una actividad cada vez más popular y en la actualidad, aproximadamente, 5000 buceadores operan en Galicia. Por ello, la información acerca de sus consecuencias resulta de interés para gestionar adecuadamente los ecosistemas costeros.

Aproximadamente 500 buceadores participan cada año en competiciones de pesca submarina y la información acerca de sus capturas se registra en el archivo de la *Federación Galega de Actividades Subacuáticas* (FEGAS). Este archivo contiene información acerca de todos los campeonatos de pesca submarina realizados en Galicia desde 1953. Se trata de una información muy fiable, ya que los buceadores compiten entre ellos en la clasificación y por lo tanto son los principales interesados en que se registren sus

capturas. Adicionalmente los cambios en la capturabilidad son mínimos, ya que el esfuerzo se ha ejercido constantemente sobre las mismas localidades y especies (más detalles en el Capítulo V) y ha habido pocas variaciones en los materiales y métodos de pesca (Rodríguez & León, 1997).

Después de la celebración de cada campeonato serían esperables descensos transitorios en las abundancias de los peces del área. La amplitud de estos descensos dependería del tiempo transcurrido desde la celebración de cada campeonato y de la abundancia de las capturas obtenidas. Para comprobar estas hipótesis, hemos empleado la base de datos del archivo de campeonatos de la FEGAS para analizar (1) la relación de la tasa de cambio entre las capturas de campeonatos consecutivos disputados en la misma zona con el tiempo transcurrido entre ellos; y (2) el efecto de una serie de campeonatos sobre las abundancias de las comunidades de peces costeros estimadas mediante censos visuales subacuáticos (CVS). Se han usado CVS por su bajo impacto sobre las poblaciones estudiadas (Schmitt *et al.*, 2002) y su gran flexibilidad para todo tipo de condiciones y especies (De Girolamo & Mazzoldi, 2001).

Adicionalmente, se realizaron encuestas a buceadores para obtener estimaciones acerca de las capturas de la pesca submarina no competitiva y se establecieron comparaciones con las capturas realizadas por la pesca comercial sobre las mismas especies.

3. Material y métodos

La pesca submarina en Galicia

La pesca submarina en Galicia se practica exclusivamente en apnea. Los buceadores capturan peces (y algunos cefalópodos) costeros mediante un arpón. Se trata de una actividad exclusivamente recreativa, por lo que sus capturas no pueden ser comercializadas. En los inicios de esta pesquería (las décadas entre 1950 y 1970) el uso de trajes de protección de neopreno no estaba generalizado y se empleaban arpones menos efectivos que los actuales (Rodríguez & León, 1997). Si bien la tecnología ha variado poco con el tiempo, su normativa se ha ido haciendo más restrictiva. En la actualidad los buceadores están obligados a poseer una licencia de pesca y se ha limitado su esfuerzo reduciendo el número de días hábiles e imponiendo una cuota máxima permitida de 5.0 kg por buceador y día (Xunta de Galicia, 2009). El número de licencias en el año 2000 fue de 2916 y en 2007 llegaron a 5290 (Consellería de pesca de la Xunta de Galicia, com. pers.).

Tabla 27. Frecuencia absoluta (F) y densidad por especie en los CVS de peces (N = 146). Se indican además la frecuencia relativa de captura del pez trofeo en los campeonatos de pesca submarina y las capturas por especie estimadas para la pesquería recreativa competitiva (1953 - 2007), para la pesquería recreativa submarina en general (2007) y para la comercial (2007; fuente: <http://www.pescadegalicia.com>). Para el reparto de las capturas por especie se usó el porcentaje de captura del ejemplar trofeo para la pesca competitiva y para la recreativa se otorgó la frecuencia mínima a las especies censadas en los CVS que no fueron nunca capturadas como ejemplares trofeo.

Morfortipo	Especie	Familia	CVS				Capturas				
			F (%)	Densidad (N-ha ⁻¹)			Pesca submarina			Comerciales (t)	
				Promedio	±DT	Min. Max.	Pez trofeo (F%)	Competitiva (t)	Recreativa (t)		
Abadejo	<i>Pollachius pollachius</i>	Gadidae	89.73	266.90	538.02	0	5210	0.10	0.10	2.38	338.76
Aguja	<i>Belone belone</i>	Belonidae	-	-	-	-	-	0.03	0.03	0.68	44.65
Boga	<i>Boops boops</i>	Sparidae	49.32	556.44	939.73	0	5570	0.00	-	0.34	506.82
Cabrilla	<i>Serranus cabrilla</i>	Serranidae	20.55	3.90	10.13	0	80	0.00	-	0.34	1137.95
Cazón	<i>Galeorhinus galeus</i>	Triakidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	262.75
Chopa	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Sparidae	46.58	63.97	145.87	0	710	0.00	-	0.34	140.19
Congrio	<i>Conger conger</i>	Congridae	2.05	0.34	2.73	0	30	0.25	7.12	175.87	3602.81
Corvina	<i>Argyrosomus regius</i>	Sciaenidae	-	-	-	-	-	0.06	0.06	1.36	12.58
Dentón	<i>Dentex dentex</i>	Sparidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	11.66
Dorada	<i>Sparus aurata</i>	Sparidae	-	-	-	-	-	0.06	0.06	1.36	48.99
Faneca	<i>Trisopterus luscus</i>	Gadidae	13.70	5.41	21.69	0	180	0.00	-	0.34	908.56
Gallano	<i>Labrus mixtus</i>	Labridae	2.74	0.48	3.18	0	30	0.00	-	0.34	49.63
Lubina	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Moronidae	19.86	10.68	38.18	0	340	6.61	6.23	153.85	277.11
Maragota	<i>Labrus bergylta</i>	Labridae	100.00	432.10	440.05	10	2640	75.17	70.79	1748.84	266.44
Morena	<i>Muraena helena</i>	Muraenidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	0.03
Mújol	<i>Chelon labrosus</i>	Mugilidae	21.23	32.33	111.14	0	900	3.67	3.46	85.43	47.46
	<i>Liza aurata</i>										
	<i>Liza ramada</i>										
Pez ballesta	<i>Balistes capriscus</i>	Balistidae	-	-	-	-	-	3.13	2.95	72.84	0.14
Pez de limón	<i>Seriola dumerili</i>	Carangidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	0.00
Pez de San Pedro	<i>Zeus faber</i>	Zeidae	-	-	-	-	-	0.04	0.04	1.02	1417.65
Pintarroja	<i>Scylliorhinus canicula</i>	Scylliorhinidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	108.80
Platija	<i>Platichthys flesus</i>	Pleuronectidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	26.08
Salema	<i>Sarpa salpa</i>	Sparidae	-	-	-	-	-	0.10	0.10	2.38	192.58
Salmonete de roca	<i>Mullus surmuletus</i>	Mullidae	3.42	0.96	7.18	0	80	0.00	-	0.34	110.20
Sargo	<i>Diplodus annularis</i>	Sparidae	-	-	-	-	-	10.67	10.04	248.14	0.00
	<i>Diplodus sargus</i>		26.71	53.49	158.13	0	1250	0.00	0.00		344.66
	<i>Diplodus vulgaris</i>		34.93	64.25	283.73	0	3040	0.00	0.00		0.00
Sargo breado	<i>Diplodus cervinus</i>	Sparidae	-	-	-	-	-	0.01	0.01	0.34	0.00

Entre 1953 y 2007 se disputaron en Galicia 864 campeonatos de pesca submarina, capturándose en ellos un total de 101 t de peces (Tabla 27). En cada campeonato participó un promedio de 22.1 ± 12.9 (DT) buceadores y su captura por unidad de esfuerzo (CPUE) fue de 1.6 ± 1.9 kg por buceador y hora. Los campeonatos se celebraron a lo largo de toda la costa de Galicia (1295 km) pero preferentemente en los arrecifes rocosos situados en el exterior de las bahías y en áreas expuestas al oleaje. La longitud del tramo de costa en el que se desarrollaron varió entre unas decenas de metros y varios kilómetros y aunque la profundidad pudo ocasionalmente superar los 50 m, los buceadores no pescan por debajo de 30 m. En los campeonatos, los buceadores disponen de un tiempo limitado (4.7 ± 1.3 h como promedio) para obtener el mayor peso en sus capturas. Su normativa es más restrictiva que la que regula la pesca submarina recreativa: sólo se permiten peces de más de 1 kg y no pueden capturarse ejemplares de la Superclase Agnatha, de la Clase Chondrichthyes, ni de los Órdenes Pleuronectiformes y Lophiiformes de la Clase Actinopterygii. Además, existen restricciones para el número de ejemplares de *Conger conger*, *Balistes capriscus* y *Mugilidae* spp.

El archivo de campeonatos contiene información acerca de la duración en horas, el número de buceadores, la localidad y la fecha de celebración de cada campeonato. Contiene además el número y peso de las capturas totales por buceador (el peso de *C. conger* se registró separadamente) y de los peces de mayor tamaño (peces trofeo) capturados en cada campeonato, que pertenecieron a 24 especies (15 familias; Tabla 27). En general se identificó correctamente la mayoría de las especies de peces, pero ocasionalmente se agruparon varias especies bajo un mismo morfotipo, o se emplearon morfotipos distintos para formas de la misma especie. De esta manera los buceadores distinguieron entre pintos y maragotas, dos formas de *Labrus bergylta*, el morfotipo sargo agrupó a las especies *Diplodus annularis*, *D. sargus* y *D. vulgaris* y el morfotipo mújol a *Chelon labrosus*, *Liza aurata* y *L. ramada*. Hemos empleado genéricamente el término especie para referirnos al morfotipo.

Cambios en las tasas de capturas de los campeonatos

Como hipótesis, las capturas obtenidas en un campeonato deberían ser menores cuando anteriormente se ha disputado un campeonato en la misma zona. La disminución será tanto mayor cuanto menos tiempo haya transcurrido entre las competiciones. Para comprobar esta hipótesis, la información del archivo de campeonatos de la FEGAS se integró en una base de datos, agrupando en 29 zonas los campeonatos celebrados en tramos de costa próximos. La longitud promedio de las zonas fue de 15.8 ± 7.4 km (Fig. 32).

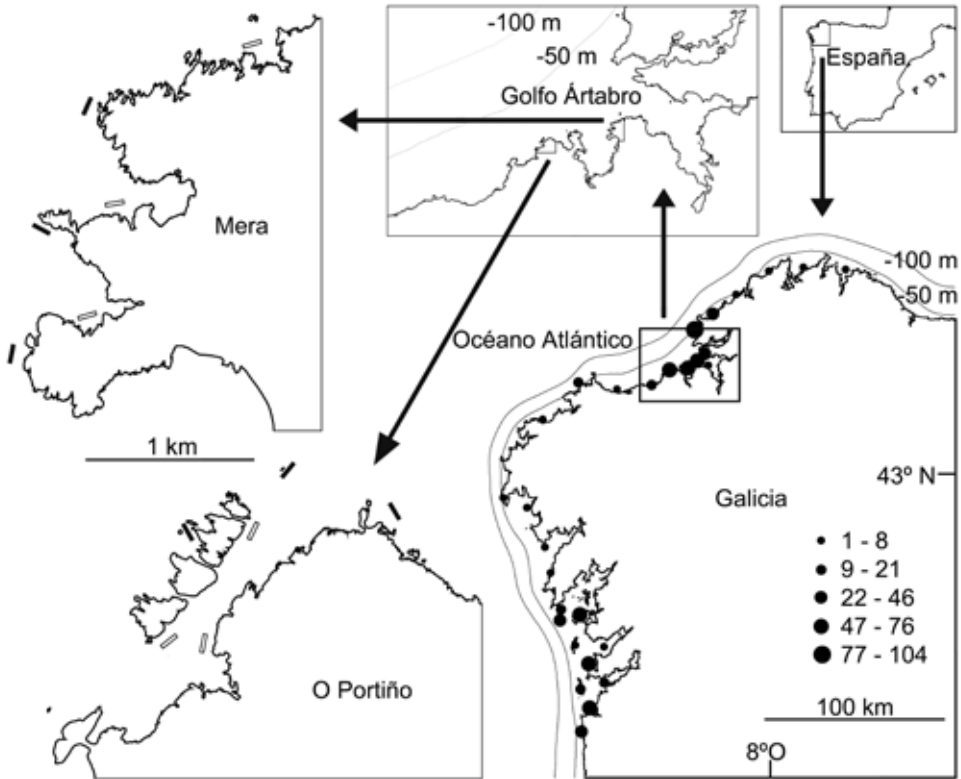


Figura 32. Mapa del área de estudio indicando el número de campeonatos celebrados en cada zona (el tamaño de los puntos indica el número de campeonatos). Se muestra la situación de las zonas con arrecifes rocosos seleccionadas para realizar CVS en el Golfo Ártabro (O Portiño y Mera). Las líneas indican la situación de los transectos (100 m). Se han dibujado de color negro los transectos situados en sectores expuestos al oleaje y de blanco los situados en sectores protegidos.

En cada una de las zonas se calculó la tasa de cambio en la CPUE entre pares de campeonatos consecutivos ($T_{C1 \rightarrow C2}$) como el cociente entre las capturas por buceador y hora de cada par:

$$T_{C1 \rightarrow C2} = CPUE_{C2} \div CPUC_{C1}$$

donde $CPUE_{C1}$ y $CPUE_{C2}$ son las capturas (kg) por buceador y hora en el primer y en el segundo campeonato, respectivamente.

Cambios en las abundancias de los peces

Como hipótesis, las capturas obtenidas en los campeonatos ocasionan disminuciones en las densidades de las comunidades de peces que habitan el área. Sería esperable que su efecto fuese mayor cuanto menor sea el tiempo transcurrido desde la celebración del campeonato y cuanto mayor fuese el tamaño de las capturas obtenidas. Para contrastar estas hipótesis se seleccionó un área de arrecifes rocosos en el entorno de la Ría de A Coruña (43°22'N; 8°22'O; el área se describe detalladamente en la introducción general) y durante 4 años (2003 - 2006) se monitorizaron las densidades de sus comunidades de peces mediante CVS. La monitorización de las densidades de peces se realizó en dos zonas costeras con similar orientación al oleaje, a ambos lados de la Ría: Mera, al NE de la Ría y O Portiño, al O (Fig. 32).

La exposición al oleaje es uno de los factores físicos que determinan en mayor medida la ecología de las comunidades de peces en general (Gust *et al.*, 2001; Micheli *et al.*, 2005; Pais *et al.*, 2007) y las del área de estudio en particular (como se demuestra en el Capítulo I). Por ello, en cada tramo se seleccionaron dos sectores con diferente exposición al oleaje, expuesto y no expuesto. En cada sector se situaron tres transectos fijos para realizar CVS de peces en los sitios de pesca más usados por los buceadores (un experto buceador con un elevado conocimiento del área identificó estas ubicaciones). Aunque por razones de seguridad los CVS se realizaron en parejas, todas las observaciones fueron obtenidas por el mismo buceador, con experiencia previa en la realización de CVS. De esta manera se mantuvo bajo control el efecto de la variabilidad intra e interobservador. El ancho de banda de los transectos varió en función de la visibilidad, estimada mediante marcas de cinta adhesiva dispuestas cada metro en un cabo guía. Se obtuvieron la profundidad y la temperatura mediante un ordenador de buceo (registros cada 4 s). A lo largo del año la temperatura del agua varió entre 9.0 °C y 18.4 °C y la profundidad máxima alcanzada fueron 19.9 m.

Las comunidades de peces se muestrearon visualmente a lo largo de transectos de 100 m de longitud. El buceador nadó despacio (5.0 m·min⁻¹) anotando las abundancias de los taxones capturados por los pescadores submarinos (se excluyeron las especies crípticas o de pequeño tamaño de las familias Bleniidae, Gobiidae, Labridae y Sparidae). Todos los individuos se identificaron al nivel de especie, salvo los integrantes de la familia Mugilidae, debido a la dificultad de su identificación bajo el agua.

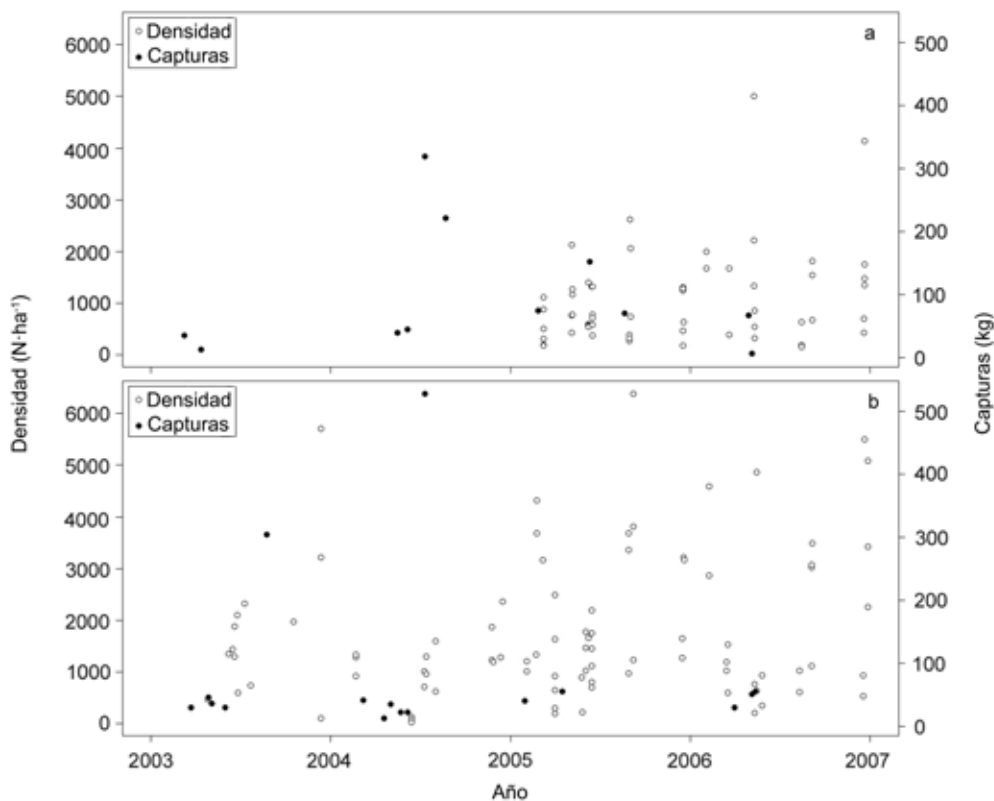


Figura 33. Capturas obtenidas en los campeonatos (puntos negros) y densidades de las comunidades de peces objetivo de la pesca submarina obtenidas mediante CVS (puntos blancos) en Mera (a) y O Portiño (b) entre 2003 y 2007.

Se realizaron un total de 146 CVS (48.7 h de observación), con periodicidad trimestral (preferentemente en los meses de febrero, mayo, agosto y noviembre). Según la información disponible en el archivo de la FEGAS, en el mismo período se disputaron en el área 27 campeonatos (Fig. 33), incluyendo un campeonato de España (en el que compitieron un número elevado de buceadores experimentados). Se capturaron un total de 2.39 t de peces (88.4 ± 120.1 kg como promedio en cada campeonato) y participaron 17.2 ± 10.7 buceadores, que obtuvieron 1.0 ± 0.7 kg por hora.

Capturas obtenidas por la pesca submarina recreativa

En el año 2003 se solicitó la colaboración de todos los practicantes de la pesca submarina asociados a la FEGAS para obtener información acerca de su esfuerzo de pesca. Para ello se publicó un cuestionario en la página web de la FEGAS (<http://www.fegas.net>) y en la revista Espacio Submarino (que es recibida por todos los asociados de la FEGAS y tiene una tirada trimestral de aproximadamente 6000 ejemplares). En el cuestionario se preguntó si participaban en campeonatos de pesca y se pidió que cuantificaran su esfuerzo de pesca en relación al número de horas de pesca por jornada y al número de jornadas por mes, para cada estación del año. Fueron contestadas un total de 54 encuestas.

Se ha asumido que los buceadores que participan en campeonatos ejercen mayores esfuerzos de pesca que los pescadores que no lo hacen y por ello se estimó separadamente el esfuerzo de pesca ejercido por estos dos grupos de buceadores (31 encuestas contestadas por buceadores que participaron y 23 por buceadores que no lo hicieron). Combinando el esfuerzo estacional obtenido de las encuestas (por separado para los dos grupos de buceadores) con la CPUE obtenida de la base de datos de campeonatos se estimaron las capturas anuales realizadas por la pesca submarina no competitiva (durante el año 2007).

Con la finalidad de comparar las capturas recreativas con las comerciales, las capturas obtenidas en todos los campeonatos se asignaron a las especies objetivo de esta pesquería, mediante la frecuencia de captura de cada especie en el registro de ejemplares trofeo del archivo de campeonatos (Tabla 27). De la misma manera, se asignaron las capturas anuales obtenidas por la pesquería recreativa (en 2007), pero asignando adicionalmente la frecuencia mínima de captura (0.01%) a las especies censadas en los CVS que no fueron nunca capturadas como ejemplares trofeo (Tabla 27).

Análisis de datos

Se usaron modelos aditivos de regresión múltiple (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990; Wood, 2006) para analizar (1) la relación entre el tiempo y la tasa de cambio entre pares de campeonatos consecutivos disputados en la misma zona; y (2) la relación entre las capturas obtenidas en un campeonato y/o el tiempo transcurrido desde su celebración y las densidades de las especies de peces objetivo de la pesca submarina, obtenidas mediante CVS en la misma área (Tabla 28).

Tabla 28. Variables significativas, distribución de error y link, desviación explicada y grados de libertad (gl) de los GAM ajustados sobre la tasa de cambio entre pares de campeonatos consecutivos, sobre la densidad general de los peces, sobre las densidades de *Boops boops* y sobre las densidades de *Labrus bergylta*. Se muestran exclusivamente los modelos con variables significativas.

Variable respuesta	Variable explicativa	Error	Link	Desviación (%)	gl
Log [(CPUE _n /CPUE _{n-1})+1]	Tiempo (días)	Gausiano	Log	0.00	1.00
Densidad de peces general	Tiempo (días)	Gamma	Log	26.80	5.22
Densidad de <i>Boops boops</i>	Tiempo (días)	Gausiano	Identidad	40.30	4.90
Densidad de <i>Labrus bergylta</i>	Peso (g)	Gamma	Log	14.30	2.00

En los últimos 50 años las abundancias de las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros han disminuido un 83% y el tamaño corporal promedio es en la actualidad un 36% menor (en el Capítulo V se detallan las tendencias temporales que operan sobre estos peces). Para mantener bajo control la influencia de esta tendencia temporal a largo plazo, el tiempo máximo entre eventos, considerado en los modelos,

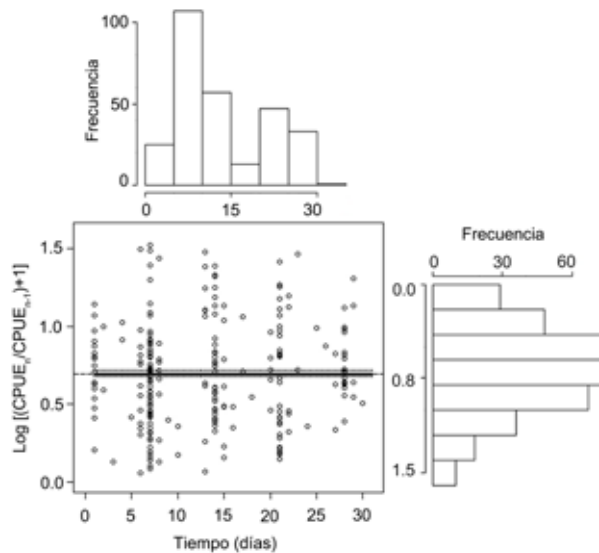


Figura 34. Efecto parcial del tiempo entre pares de campeonatos en la misma zona sobre la tasa de cambio en la CPUE (en escala logarítmica). Se representan las observaciones (puntos) y la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM. Se muestran además los histogramas de frecuencias de ambas variables.

fue de 1 mes. En los modelos para analizar el cambio en las densidades de peces (2), los campeonatos muy próximos (menos de 30 días) se consideraron como un único evento, agregándose sus capturas y considerándose el tiempo hasta el último de ellos.

El ajuste, selección y validación de los modelos se realizó mediante el paquete estadístico R, versión 2.9.2 (R Development Core Team, 2008). Se evaluaron distintos modelos con la variable respuesta transformada, con distintas estructuras de errores y funciones link y el uso para las variables respuesta de funciones alisadas, mediante regresiones penalizadas flexibles por tramos (*thin-plate*; Wood, 2003), con la flexibilidad por defecto del paquete *mgcv* (Wood, 2000). Se seleccionaron los modelos más adecuados en cada caso principalmente mediante el criterio de Akaike (Akaike, 1973) y secundariamente mediante el porcentaje de desviación explicada. Se usó la herramienta *gam.check* para el control de los residuos y se empleó finalmente la herramienta *predict* para obtener inferencias a partir del modelo definitivo.

4. Resultados

Cambios en las tasas de capturas de los campeonatos

Se seleccionaron y analizaron 241 pares de campeonatos localizados en 24 de las 29 zonas estudiadas. La captura promedio en estos campeonatos fue de 87.5 ± 105.6 kg de peces y en total se extrajeron 21.1 t.

La tasa promedio de cambio en la CPUE fue de 1.1 ± 0.7 y en el modelo ajustado sobre esta tasa (Tabla 28) no se evidenció ningún efecto temporal (Tabla 29). Consiguientemente, las capturas obtenidas en un campeonato no influyeron sobre las capturas del siguiente campeonato disputado en la zona, con independencia del tiempo transcurrido entre ellos (Fig. 34).

Cambios en las abundancias de los peces

Se contabilizaron un total de 18757 individuos pertenecientes a 13 especies y 8 familias de peces. El promedio por CVS fue de 128.5 ± 132.3 peces y la densidad promedio de 1491.2 ± 1271.4 N·ha⁻¹. Las especies más frecuentes (F%) en los censos fueron *Labrus bergylta* (100.0%) y *Pollachius pollachius* (89.7%), 8 especies presentaron frecuencias medias ($13.7 \leq F\% \leq 49.3$), y sólo ocasionalmente se censaron *Mullus surmuletus*, *L. mixtus* y *Conger conger* ($2.1 \leq F\% \leq 3.4$). Las especies más abundantes fueron *Boops boops*

Tabla 29. Resultados de los GAM ajustados sobre la tasa de cambio entre pares de campeonatos consecutivos, sobre la densidad general de los peces, sobre las densidades de *Boops boops* y sobre las densidades de *Labrus bergylta*. Se indican los coeficientes paramétricos estimados, su DT y el valor de p asociado. Se indican además los grados de libertad (gl) y el valor de p de los términos alisados. Se muestran exclusivamente los modelos con variables significativas.

Modelo	Coeficientes paramétricos			Términos alisados
	Estimado	±DT	p	gl
Log [(CPUE _n /CPUE _{n-1})+1]				
<i>Intercepto</i>	-0.3620	0.0303	<0.0001	-
<i>Tiempo</i>	-	-	1.0000	0.0002
Densidad de peces general				
<i>Intercepto</i>	6.7280	0.1090	<0.0001	-
<i>Tiempo</i>	-	-	0.0245	4.2240
Densidad de <i>Boops boops</i>				
<i>Intercepto</i>	56.8600	20.5400	0.0090	-
<i>Tiempo</i>	-	-	0.0053	3.8980
Densidad de <i>Labrus bergylta</i>				
<i>Intercepto</i>	6.2910	0.1726	<0.0001	-
<i>Peso</i>	0.0000	0.0000	0.0005	-

(556.4 ± 939.7 N·ha⁻¹), *L. bergylta* (432.1 440.1 N·ha⁻¹) y *P. pollachius* (266.9 ± 538.0 N·ha⁻¹). *M. surmuletus*, *L. mixtus* y *C. conger* fueron las especies menos abundantes (0.3 ± 2.7 ≤ N·ha⁻¹ ≤ 1.0 ± 7.2; Tabla 27).

La densidad de las 13 especies monitorizadas varió en relación al tiempo transcurrido desde el campeonato (Tabla 29). Las densidades mínimas se obtuvieron transcurridos 8 días desde un campeonato (447.0 ± 104.6 N·ha⁻¹) y las máximas después de 25 días (2619.2 ± 912.4 N·ha⁻¹; Fig. 35a).

B. boops fue la única especie que evidenció un efecto temporal en los modelos ajustados sobre las densidades de cada especie por separado (Tabla 29). Esta relación resultó similar a la de la comunidad en su conjunto (Fig. 35b).

La magnitud de las capturas obtenidas en los campeonatos únicamente influyó sobre las densidades de *L. bergylta* (Tabla 29), que sufrieron reducciones en sus abundancias después de los campeonatos. Las mayores reducciones (83%) se dieron después de los campeonatos en los que se obtuvieron mayores capturas (Fig. 36).

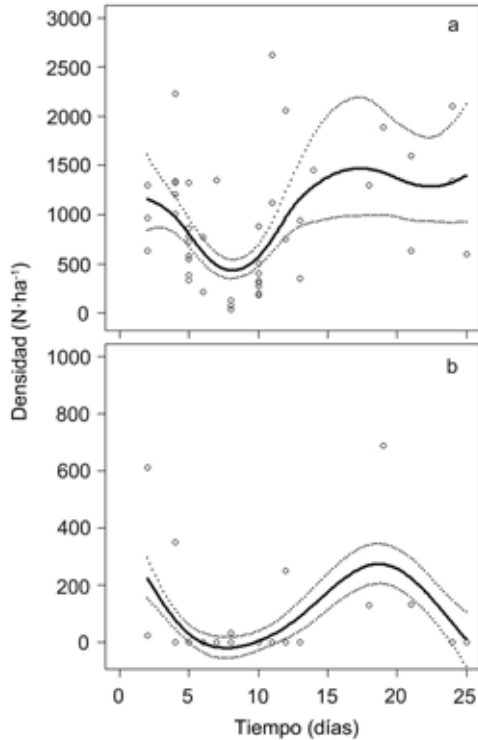


Figura 35. Efecto parcial del tiempo transcurrido desde un campeonato sobre las densidades de las comunidades de peces objetivo de la pesca submarina (a) y de *B. boops* (b), obtenidas mediante CVS. Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM.

no participaron en campeonatos (153.5 h·buceador⁻¹). Durante el resto del año el esfuerzo ejercido por los buceadores que participaron en campeonatos fue mayor que el ejercido por los que no lo hicieron y en general su esfuerzo se repartió de una manera más equitativa a lo largo del año (Tabla 30).

Mediante la información estacional proporcionada por los buceadores en las encuestas se estimó que el esfuerzo anual ejercido por los buceadores que participaron en campeonatos fue de 294.4 h·buceador⁻¹ y el ejercido por los que no participaron fue de 289.3 h·buceador⁻¹ (Tabla 30).

Capturas obtenidas por la pesca submarina recreativa

Mediante la información obtenida en las encuestas realizadas a los buceadores se estimó que el esfuerzo estacional de pesca ejercido por la pesquería submarina no competitiva fue de un promedio de 74.1 ± 48.9 h·buceador⁻¹. Esta pesquería presentó importantes variaciones estacionales: el mayor esfuerzo se ejerció durante los meses de verano (146.1 h·buceador⁻¹), coincidiendo con la mayor CPUE en los campeonatos (1.8 kg·h⁻¹·buceador⁻¹); por el contrario, durante el invierno los buceadores pescaron durante pocas horas (37.0 h·buceador⁻¹) y con una menor efectividad (1.0 kg·h⁻¹·buceador⁻¹; Tabla 30).

De los 54 buceadores encuestados, 31 participó en campeonatos de pesca submarina. Cabe destacar que aunque estos buceadores también ejercieron un mayor esfuerzo durante el verano (144.8 h·buceador⁻¹), este resultó menor que el esfuerzo ejercido por los buceadores que

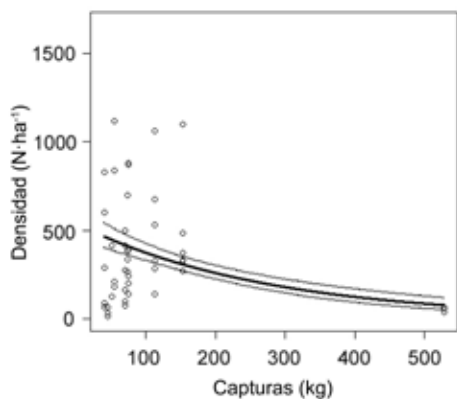


Figura 36. Efecto parcial de las capturas realizadas en los campeonatos sobre las densidades de *L. bergylta* obtenidas mediante CVS. Se representan las observaciones (puntos), la predicción (líneas continuas) y su DT (líneas punteadas) estimadas mediante GAM.

La máxima cuota anual permitida para la pesquería submarina no competitiva varía en función del número de buceadores y del número de días hábiles por año, ya que en la actualidad la máxima cuota diaria permitida por unidad de esfuerzo es constante (5.0 kg·día⁻¹· buceador¹). A modo de ejemplo, en el año 2007, el número de días hábiles para esta pesquería fue de 220, por lo que la cuota máxima anual permitida fue de 5819 t (en 2007 se emitieron 5290 licencias).

Mediante la información acerca de la CPUE promedio en las competiciones de pesca submarina y del esfuerzo anual de pesca ejercido por los buceadores, se estimó que las capturas anuales de la pesca submarina no competitiva en el año 2007 fueron de 2496 t. Estas capturas supusieron el 43% de la máxima cuota anual permitida para el mismo año (5290 licencias de pesca submarina, 220 días hábiles de pesca y una cuota máxima diaria de 5.0 kg por buceador). La pesquería submarina recreativa (competitiva y no competitiva) capturó en conjunto 2499 t durante el mismo año (Tabla 27).

Los buceadores recreativos fueron muy selectivos tanto en competición como fuera de ella, concentrando el 99.5% de sus capturas sobre 6 de las 29 especies disponibles: *L. bergylta*, *Diplodus* spp., *C. conger*, *Dicentrarchus labrax*, Mugilidae spp. y *Balistes capriscus* (Tabla 27).

Tabla 30. Capturas estimadas para la pesca submarina no competitiva en Galicia (año 2007) para los buceadores que participan en campeonatos (C; N = 500) y para los que no lo hacen (NC; N = 4790). Se indican además las capturas por unidad de esfuerzo en los campeonatos de pesca submarina (CPUE) y el esfuerzo de pesca por estación obtenido de encuestas realizadas a buceadores, empleados en las estimaciones.

Estación	CPUE (kg·buceador ⁻¹ ·h ⁻¹)	Esfuerzo (h·buceador ⁻¹)		Capturas (t)	
		C	NC	C	NC
Primavera	1.60	56.67	51.00	45.46	391.90
Verano	1.76	144.79	153.46	127.47	1294.29
Otoño	1.67	54.49	52.72	45.54	422.10
Invierno	0.98	38.43	32.09	18.78	150.26

5. Discusión

La escala espacial empleada en este trabajo para analizar los cambios en las tasas de capturas de los campeonatos, aunque grande (la longitud promedio de las zonas fue de 15.8 ± 7.4 km; Fig. 32), no es inapropiada para detectar estos cambios, ya que los campeonatos suelen concentrarse en unas pocas localidades dentro de cada zona. Sin embargo, la pesca puede generar fuertes impactos sobre las comunidades de peces a escalas espaciales muy pequeñas (Ordines *et al.*, 2005), por lo que los impactos a menores escalas podrían no haber sido detectados. Pero por otra parte, las escalas de los campeonatos y de los CVS en Mera y O Portiño fueron muy similares y el tramo de costa empleado por los buceadores en los campeonatos siempre incluyó la localización de todos los transectos empleados para el análisis de su impacto. Adicionalmente, la escala de los transectos empleados para estimar las abundancias de los peces fue muy pequeña (100 m; Fig. 32).

La densidad conjunta de las especies de peces monitorizadas en los CVS fue muy influenciada por la densidad de la especie más abundante, *B. boops* (Tabla 27). Por ello, la densidad general y la de *B. boops* mantuvieron una relación muy similar con el tiempo transcurrido desde el último campeonato (Fig. 35a y 35b). *B. boops* es una especie frecuente y abundante en el área (Tabla 27), pero en realidad, debido a su pequeño tamaño (Valle *et al.*, 2003) no es un objetivo en los campeonatos. Durante los CVS estos peces formaron habitualmente grandes cardúmenes en la parte superior de la columna de agua y mostraron una elevada capacidad de desplazamiento. Por ello, las diferencias temporales observadas en las densidades generales y de *B. boops* en particular, en nuestra opinión, no responden a la influencia de los campeonatos, sino a cambios naturales que no han sido estudiados en este trabajo (la ecología de esta especie se trata en el Capítulo I).

L. bergylta es también una especie frecuente y abundante en el área, y muy capturada como trofeo en los campeonatos (Tabla 27) y sedentaria (Darwall *et al.*, 1992; García-Castrillo, 2000; Pita & Freire, en prensa). Por ello, la reducción observada en sus abundancias, después de campeonatos con elevadas capturas (83%), sí parece responder a un impacto directo de la pesca submarina competitiva (Fig. 36). En todo caso, la ausencia de un efecto temporal en el modelo ajustado sobre esta especie (Tabla 29), sugiere una rápida recuperación de sus poblaciones, probablemente debido a la inmigración desde zonas próximas y más profundas.

A pesar de la existencia de una fuerte tendencia a largo plazo de disminución de las abundancias y tamaños corporales de los peces de estos ecosistemas (Capítulo V), en el período analizado (1 mes), sólo se han detectado disminuciones en las abundancias de *L. bergylta*. Por ello, si bien la ausencia de un efecto temporal en los modelos ajustados sobre las tasas de cambio en las CPUE de campeonatos implica que estos resultados deben de ser considerados como robustos, por otro lado, parte del descenso en las abundancias de *L. bergylta* podría ser también explicado por la propia tendencia a largo plazo.

En los campeonatos de pesca submarina se ejercen localmente considerables esfuerzos de pesca (107.2 ± 71.8 buceadores·h) y aunque su impacto a corto plazo sobre las poblaciones de algunas especies de peces es relevante (Fig. 36), el efecto global de la pesquería submarina competitiva en Galicia es en realidad poco importante. El total de las capturas de la pesca submarina competitiva, 101 t de peces en 54 años, suponen únicamente el 1% de los desembarcos realizados en 2007 por la flota comercial sobre las mismas especies (las estadísticas oficiales de pesca las proporciona el gobierno autónomo de Galicia y están disponibles en <http://www.pescadegalicia.com>; Tabla 27).

Las capturas anuales estimadas para el conjunto de la pesca submarina en Galicia supusieron un 20% de las capturas totales anuales sobre las mismas especies (comerciales y recreativas submarinas en el año 2007). Notablemente, en 2007 las capturas recreativas sobre *L. bergylta* (1749 t) fueron mayores que las comerciales (266 t; Tabla 27). Sin embargo, la comparación aquí realizada, entre las capturas de ambas pesquerías, podría sufrir variaciones significativas, ya que (1) el esfuerzo estacional de pesca ejercido por la pesca submarina se estimó mediante relativamente pocas encuestas (aproximadamente un 1% del total de buceadores) y por lo tanto debe de ser empleado con cautela;

(2) las capturas de la pesquería submarina se estimaron mediante las CPUE de los campeonatos. Si bien estas estimaciones son robustas, ya que se obtuvieron a partir de un elevado número de observaciones (13427 casos), están sesgadas en cuanto a que la eficacia de los buceadores que participan en campeonatos seguramente supera la media. En consecuencia, las capturas obtenidas por la pesquería recreativa submarina probablemente han sido sobreestimadas;

(3) el reparto por especie de las capturas competitivas y de la pesca recreativa submarina, se ha basado fundamentalmente en la frecuencia de captura de los peces trofeo del archivo de campeonatos. En este registro están mejor representadas las especies de mayor tamaño corporal, por lo que las capturas relativas sobre estas especies (y se incluye aquí *L. bergylta*) probablemente han sido sobreestimadas; y

(4) la existencia de una explotación ilegal, no declarada y no reglamentada (INDNR) en las pesquerías comerciales está ampliamente reconocida (Watson & Pauly, 2001; Pauly *et al.*, 2002; Zeller & Pauly, 2005; Pauly, 2009). Por su propia naturaleza, es especialmente difícil realizar estimaciones acerca de las capturas INDNR en Galicia, pero se ha estimado que a nivel mundial son varias veces superiores a las capturas oficiales (FAO, 2008). Consiguientemente, las capturas comerciales mostradas en la Tabla 27 probablemente resulten significativamente inferiores a las reales.

Por todo ello, las comparaciones realizadas en este trabajo entre las pesquerías recreativas y comerciales deben de ser empleadas con cautela. A falta de trabajos específicos que permitan establecer comparaciones más precisas entre las capturas de ambas pesquerías, la principal responsabilidad en la sobreexplotación actual de los ecosistemas costeros de Galicia (tratada en el Capítulo V; Freire & García-Allut, 2000; Freire *et al.*, 2002) corresponde a las pesquerías comerciales. Pese a ello, las evidencias aquí proporcionadas acerca del impacto de la pesca submarina gallega sobre las poblaciones de peces de los arrecifes rocosos costeros en general, y en particular sobre *L. bergylta*, son lo suficientemente importantes como para justificar su inclusión en los modelos de gestión de estos ecosistemas.

Capítulo VII

Como asignar valor económico a los caladeros cuando las estadísticas de pesca no son espacialmente explícitas

Hay dos modos de conciencia:
una es luz, y otra, paciencia.
Una estriba en alumbrar
un poquito el hondo mar;
otra, en hacer penitencia
con caña o red, y esperar
el pez, como pescador.
Dime tú. ¿Cuál es mejor?
¿Conciencia de visionario
que mira en el hondo acuario
peces vivos,
fugitivos,
que no se pueden pescar,
o esa maldita faena
de ir arrojando a la arena,
muertos, los peces del mar?

Antonio Machado
Campos de Castilla



1. Resumen

Las estadísticas de capturas pesqueras no suelen incluir referencias espaciales que permitan evaluar los daños causados por las perturbaciones naturales o humanas. En este trabajo se presenta una metodología para asignar un origen geográfico a las capturas pesqueras que permite estimar el valor bruto de la explotación de cada caladero. Para ello se combinaron estadísticas de comercialización con un análisis etnográfico para proporcionar una localización geográfica al esfuerzo de pesca. Se ha utilizado la construcción del Puerto de Punta Langosteira en Galicia (NO de España) como un caso de estudio para analizar su impacto sobre las pesquerías del área. Se identificaron 253 embarcaciones procedentes de 14 puertos base que pescan en un total de 80 caladeros situados a lo largo de la costa de Galicia. El valor bruto anual derivado de la comercialización de las capturas fue de 8.28 M€ y varió entre un mínimo de 4928 € y un máximo de 0.60 M€, con un promedio de 0.104 M€ por caladero.

Palabras clave

Aguas costeras; asignación espacial; estadísticas pesqueras; gestión de pesquerías; valoración económica.

2. Introducción

La evaluación de los daños causados a las pesquerías marinas por la construcción de infraestructuras, procesos contaminantes u otras perturbaciones, está limitada en la mayor parte de los casos por la falta de referencias espaciales en los datos estadísticos de capturas (Watson *et al.*, 2004). Normalmente, las bases de datos oficiales agregan las informaciones de zonas geográficas mayores que las afectadas por la mayoría de las perturbaciones (Watson *et al.*, 2004). Para solucionar en parte este problema se han desarrollado recientemente soluciones tecnológicas como el sistema para monitorizar la actividad pesquera mediante satélites, desarrollado en la Unión Europea, que permitirá relacionar directamente las capturas con su origen geográfico (regulación de la Comisión Europea 2244/2003).

Las transacciones comerciales en los mercados de primera venta pueden servir como indicadores básicos del valor económico de una pesquería. Sin embargo, esta información no es suficiente para asignar valor a un área geográfica específica. La

asignación de una localización geográfica al valor económico de un caladero requiere conocer los ingresos y el esfuerzo de pesca ejercido por todas las unidades extractivas.

Muchas poblaciones costeras de Galicia (NO de España) dependen fuertemente de la explotación de los recursos marinos debido a la situación estratégica de esta región y a la morfología de su amplia y biológicamente rica área costera (Freire & García-Allut, 2000). En marzo de 2005 comenzó la construcción de un gran puerto en Punta Langosteira, en la costa Noroeste de Galicia, afectando a una importante área de pesca para la flota local. Es de esperar que el nuevo puerto ocasione impactos directos sobre las pesquerías por la desaparición de las áreas de pesca ocupadas por las nuevas estructuras y por las restricciones ocasionadas por las áreas de navegación preferente, restringidas a la pesca. En el área opera una flota muy diversa en términos de toneladas de registro bruto (TRB), artes y métodos de pesca, que cuenta con numerosos puertos base y mantiene una intensa actividad pesquera. Sus capturas son vendidas diariamente mediante subasta holandesa (a la baja) en 17 lonjas (centros de primera venta) asociadas a los puertos y a organizaciones de pescadores (cofradías); estas lonjas se distribuyen por toda la costa en torno al nuevo puerto (Fig. 37). La construcción de esta infraestructura motivó la necesidad, por parte del sector pesquero, de valorar económicamente las capturas obtenidas en cada uno de los caladeros potencialmente afectados por la construcción del puerto.

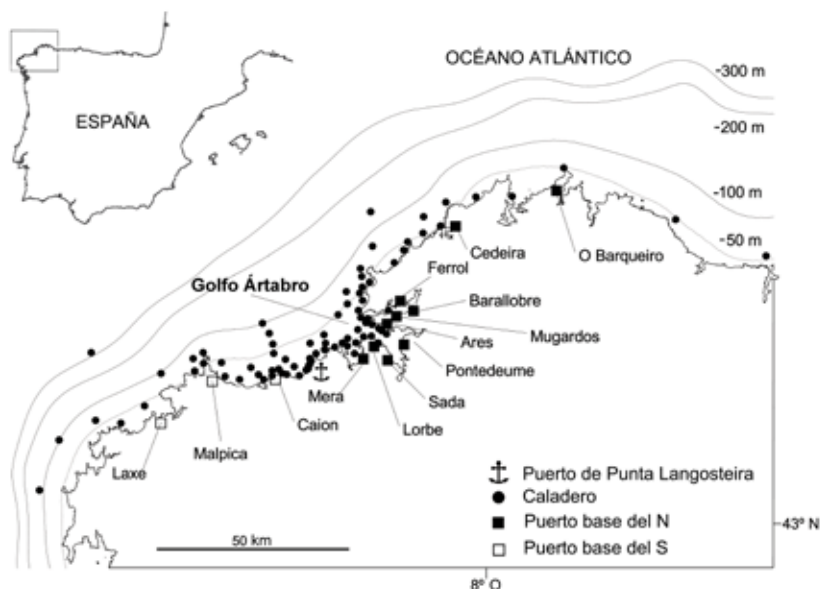


Figura 37. Mapa del área de estudio indicando la situación del Puerto de Punta Langosteira, de los caladeros identificados y de los puertos base de las flotas estudiadas.

En el presente trabajo se utiliza la construcción del Puerto de Punta Langosteira como un caso de estudio para desarrollar una metodología de aplicación general que permita asignar un origen geográfico a las capturas realizadas por una flota pesquera. A continuación, el valor económico es segregado a una escala espacial adecuada para analizar los daños provocados por las perturbaciones locales (Fig. 38). Nuestro método combina la información estadística disponible (características de la flota, capturas e ingresos brutos de comercialización) con los resultados de un análisis etnográfico (basado en entrevistas dirigidas a pescadores, para identificar caladeros de pesca y asignarles un esfuerzo de pesca específico). Se empleó además un Sistema de Información Geográfica (SIG) para integrar los diferentes resultados y para situar sobre una cartografía el valor económico de cada caladero de pesca.

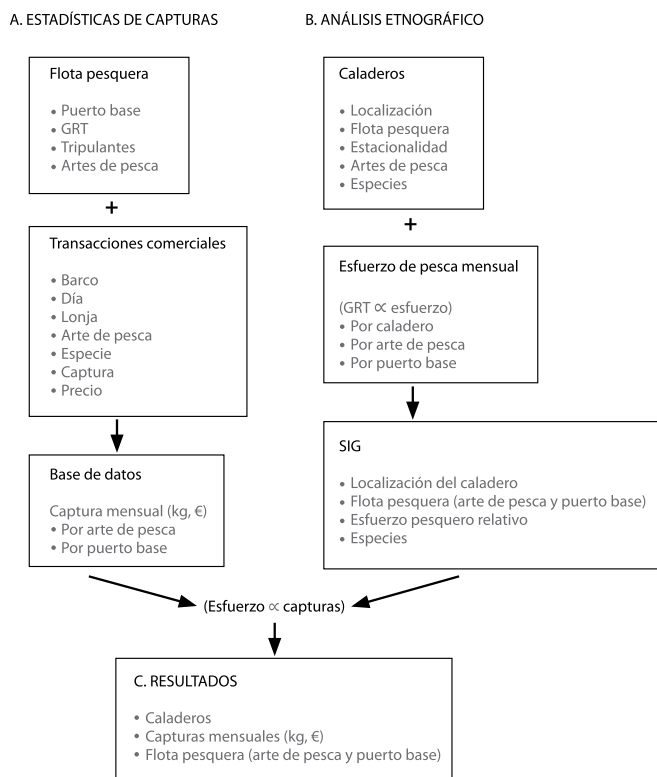


Figura 38. Resumen de la metodología desarrollada para la asignación espacial de las capturas de una flota pesquera a partir de estadísticas de capturas desprovistas de localización geográfica.

3. Material y métodos

Bases de datos de estadísticas de capturas

Para evaluar el impacto directo de las nuevas infraestructuras portuarias se recopiló, estandarizó, corrigió y actualizó la información estadística disponible sobre la actividad pesquera (que carecía de localización geográfica). La información sobre la flota pesquera que opera en el área de estudio fue proporcionada por las cofradías de pescadores. Estas organizaciones aportaron datos actualizados (año 2005) relativos al número de barcos, TRB, número de tripulantes y artes empleadas por cada barco (un barco puede emplear varias artes siempre que no lo haga de manera simultánea). Se obtuvo inicialmente información acerca de un total de 389 barcos, pero finalmente se empleó información de 253 barcos de 14 cofradías (sólo las cofradías con barcos que operaron en el área durante parte del ciclo anual de pesca fueron incluidas en este trabajo). Se analizó por separado la información proporcionada por las cofradías situadas al Norte y al Sur de Punta Langosteira, debido a sus diferencias en cuanto a la exposición al oleaje oceánico (el Sur es más expuesto; Fig. 37).

Una gran mayoría de esta flota (83.0%) empleó artes varias (grupo heterogéneo que incluye artes de línea, nasas y redes de enmalle) de acuerdo con un ciclo anual de pesca ambiental y administrativamente bien caracterizado; un 16.6% empleó el cerco durante todo el año y tan sólo un barco utilizó volanta estacionalmente, siguiendo el ciclo reproductivo de ciertas especies. En promedio, los barcos que usaron artes varias desplazaron 6.85 TRB, oscilando entre 37.44 y 0.30 TRB. El desplazamiento promedio de los cerqueros fue de 23.02 TRB y varió entre 49.89 y 3.91 TRB.

A partir de los registros proporcionados por las lonjas y por vendedores particulares autorizados, se obtuvo información acerca de las capturas comerciales (kg) y del valor obtenido en su primera venta (€) durante la serie temporal 1995 - 2004. Inicialmente se recopilaron un total de 163748 transacciones comerciales por barco, que incluyeron información acerca de su cofradía de pertenencia, del arte de pesca empleado y de los nombres científicos y comerciales de sus capturas. La información acerca de las transacciones de cada barco estuvo disponible de manera diaria (94.5% del total), mensual (3.5%) o anual (1.9%).

La flota de artes varias capturó una amplia variedad de especies. En los desembarcos que identificaron las especies capturadas destacaron *Octopus vulgaris* (30.6% de la biomasa total capturada), *Conger conger* (12.8%), *Merluccius merluccius* (6.7%), *Raja*

spp. (5.0%), *Sepia officinalis* (2.2%) y *Maja brachydactyla* (1.1%). El cerco capturó mayoritariamente *Sardina pilchardus* (49.7%), *Trachurus trachurus* (41.6%) y *Scomber* spp. (6.0%). La volanta capturó mayoritariamente *M. merluccius* (40.8%) y *Pollachius pollachius* (31.1%).

Dado que las pesquerías del área de estudio son muy estacionales en la explotación de los caladeros, en las artes empleadas y en las especies capturadas, se estandarizó la base a datos mensuales. Los datos anuales se segregaron en mensuales, estimados en función del porcentaje mensual de capturas realizadas por barcos con datos mensuales o diarios. Los datos diarios fueron agregados en mensuales.

A partir de la base de datos estandarizada (capturas por barco, arte y mes) se obtuvieron estimaciones mensuales de las capturas y su valor de venta para las flotas de todas las cofradías, para cada arte y especie capturada. Finalmente se obtuvieron las capturas y su importe bruto de comercialización anual para el conjunto de especies capturadas con cada arte. Los datos no asignados a un arte específico fueron distribuidos entre los de cerco y artes varias, en base a la importancia relativa de estas artes, respecto del total anual respectivo de capturas e importe. Se emplearon únicamente datos posteriores a 1998 debido a que la información original proporcionada por las cofradías resultó más completa (todas las cofradías aportaron datos posteriores a 1998; Tabla 31). La volanta no fue incluida en esta estimación debido a su baja importancia relativa respecto del total de las capturas (0.1%) e importe de comercialización (0.4%).

Tabla 31. Capturas obtenidas por la flota pesquera estudiada y valor bruto derivado de su comercialización durante el período 1995 - 2004. Se indican la importancia relativa de las capturas y su valor para cada flota y área de pesca.

Año	Cerco				Artes varias				Cerco (%)			
	Capturas (t)		Valor (M€)		Capturas (t)		Valor (M€)		Capturas (t)		Valor (M€)	
	Norte	Sur	Norte	Sur	Norte	Sur	Norte	Sur	Norte	Sur	Norte	Sur
1995	6501	728	3080	293	11	0	21	0	-	-	-	-
1996	4019	499	2509	248	6	0	48	0	-	-	-	-
1997	4295	469	2704	289	58	0	206	0	-	-	-	-
1998	2872	4286	2409	2920	365	2043	373	2802	-	-	-	-
1999	3139	3770	2075	2688	443	1713	387	2506	87.6	68.8	84.3	51.8
2000	2621	4085	1768	2424	660	529	821	2402	79.9	88.5	68.3	50.3
2001	3503	4055	2309	2873	177	547	794	2486	95.2	88.1	74.4	53.6
2002	2943	3845	2205	2747	196	598	613	2384	93.8	86.5	78.3	53.5
2003	3043	2040	1799	1029	303	309	1043	1281	91.0	86.8	63.3	44.6
2004	3487	2428	1955	1629	479	575	2070	2601	87.9	80.9	48.6	38.5
Total	36423	26206	22812	17140	2696	6315	6377	16463				

Análisis etnográfico para la asignación espacial del esfuerzo de pesca

Para reconstruir el ciclo anual de pesca, para identificar los caladeros explotados y para obtener información sobre el esfuerzo de pesca de cada barco, se realizaron entrevistas con los armadores y patrones profesionales de pesca afectados por la construcción de la nueva infraestructura. Se realizaron entrevistas a un 26% de la flota (27% para artes varias y 24% para cerco). El porcentaje de respuesta global (entrevistas efectuadas respecto de las programadas) fue del 31%, mientras que por artes, los porcentajes variaron entre el 33% obtenido por las artes varias y el 22% de la flota del cerco (Tabla 32).

Tabla 32. Número de entrevistas programadas y realizadas a armadores y patrones de pesca para cada arte de pesca. Se indica la fecha de la entrevista.

Puerto base	Artes varias		Cerco		Fecha
	Programadas	Realizadas	Programadas	Realizadas	
Ares	9	5	7	2	18/07/2005
Ferrol	80	5	0	0	08/07/2005
Laxe	13	9	0	0	15/07/2005
Lorbé	15	9	0	0	07/07/2005
Malpica	23	12	14	0	06/07/2005
Mera	10	9	4	0	07/07/2005
Pontedeume	3	1	7	0	18/07/2005
Sada	11	1	12	7	24/06/2005
Caión	10	6	1	1	06/07/2005
Total	174	57	45	10	

Un investigador explicó el procedimiento de la entrevista a los grupos de pescadores convocados por el representante de mayor rango de cada cofradía (patrón mayor). En una primera fase, sobre una cartografía detallada del área de estudio, cada pescador localizó el punto central de los caladeros explotados por su barco. Las localizaciones que los diferentes patrones señalaron para un mismo caladero fueron en la práctica coincidentes a la escala empleada (1:55000), incluso para los cerqueros, a pesar de que estos barcos capturan peces pelágicos muy móviles.

Posteriormente, los pescadores respondieron un cuestionario en el que se preguntó acerca de la actividad de su barco en cada caladero, las artes empleadas y sus especies objetivo en cada estación del año. La actividad estacional por arte, caladero y especie resultó muy homogénea para cada flota (incluso entre diferentes cofradías).

La información de los cuestionarios fue digitalizada en un SIG. Este sistema integró la localización geográfica de los caladeros para definir una única base de datos estacionales que identificó para cada caladero su posición geográfica, el tipo de flota definida en función del arte y del TRB, y las especies objetivo presentes.

Las bases de datos de estadísticas pesqueras y de asignación del esfuerzo de pesca fueron analizadas mediante el siguiente procedimiento:

1. A cada barco se le asignó un esfuerzo relativo de pesca (correspondiente a su TRB) y seguidamente este esfuerzo se distribuyó entre los caladeros explotados en cada estación del año. En los casos en que un mismo barco operó en varios caladeros simultáneamente, el esfuerzo fue repartido equitativamente entre los caladeros explotados.
2. Se obtuvo el valor de uso mensual de cada caladero mediante un reparto equitativo de los datos trimestrales.
3. Se agregó el uso mensual que cada barco hizo del caladero (en TRB) para obtener los porcentajes de uso de cada cofradía y arte de pesca.
4. Se asignaron las capturas y el valor bruto de comercialización a cada caladero mediante al porcentaje de uso mensual (TRB agregado). Se asumió que las capturas de la flota fueron proporcionales al esfuerzo de pesca ejercido.
5. Los datos mensuales por caladero y arte se agregaron por año.

4. Resultados

Se identificaron un total de 80 caladeros en el área de estudio, localizados a escasa distancia de la línea costera (menos de 20 km). La mayoría de los caladeros (94%) se situaron en fondos de menos de 100 m de profundidad, el 5% entre 100 m y 200 m y sólo un 1% superó los 200 m (Fig. 37).

Se estimó el valor económico bruto anual derivado de la comercialización de las capturas de todos los caladeros identificados, para la serie temporal (1995 - 2004); se presentan aquí únicamente las estimaciones para el año 2004. El valor económico

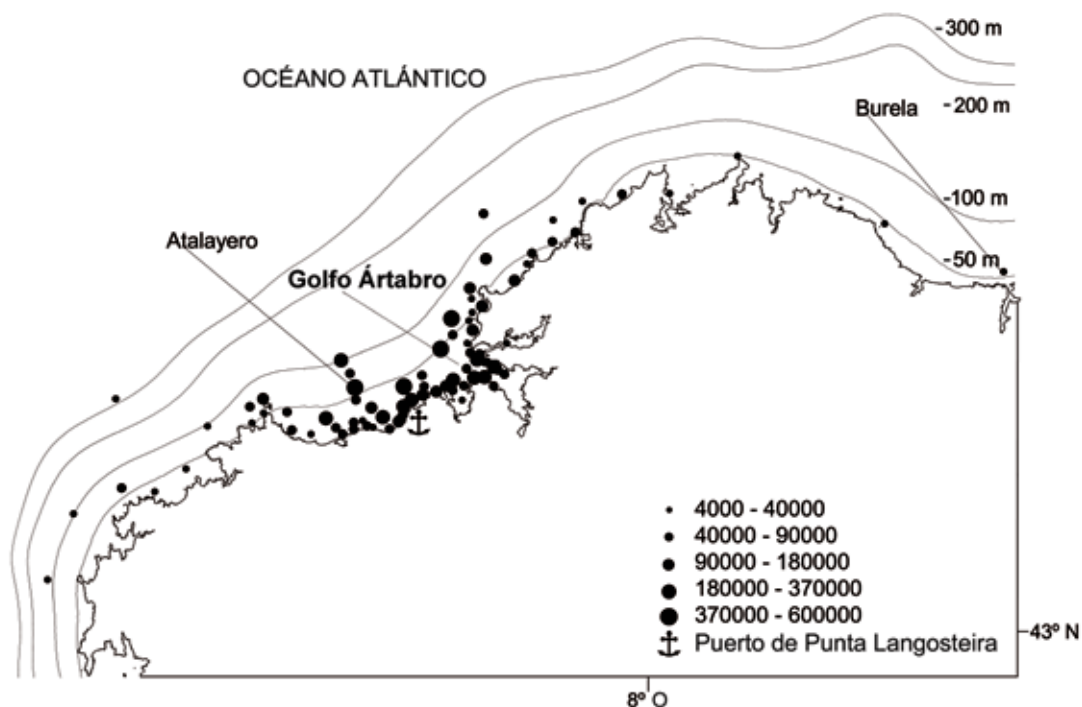


Figura 39. Caladeros explotados por las flotas estudiadas y valor bruto de su comercialización (€) en 2004.

de las pesquerías fue muy elevado en el Golfo Ártabro, probablemente debido al gran número de puertos base en esta zona (Fig. 39).

El valor económico bruto anual de las capturas del conjunto de los caladeros estudiados ascendió a 8.28 M€. El caladero más importante económicamente para la flota estudiada fue Atalayero, que anualmente generó 0.60 M€ (7.2% de las ventas totales). El banco de menor valor económico (0.1%) fue el de Burela, con un valor anual de sólo 4928 €. El importe promedio por banco fue de 0.104 M€.

Las distintas flotas estudiadas tendieron a concentrar sus capturas en los caladeros más cercanos a sus respectivos puertos base. De esta manera, la flota de artes varias del

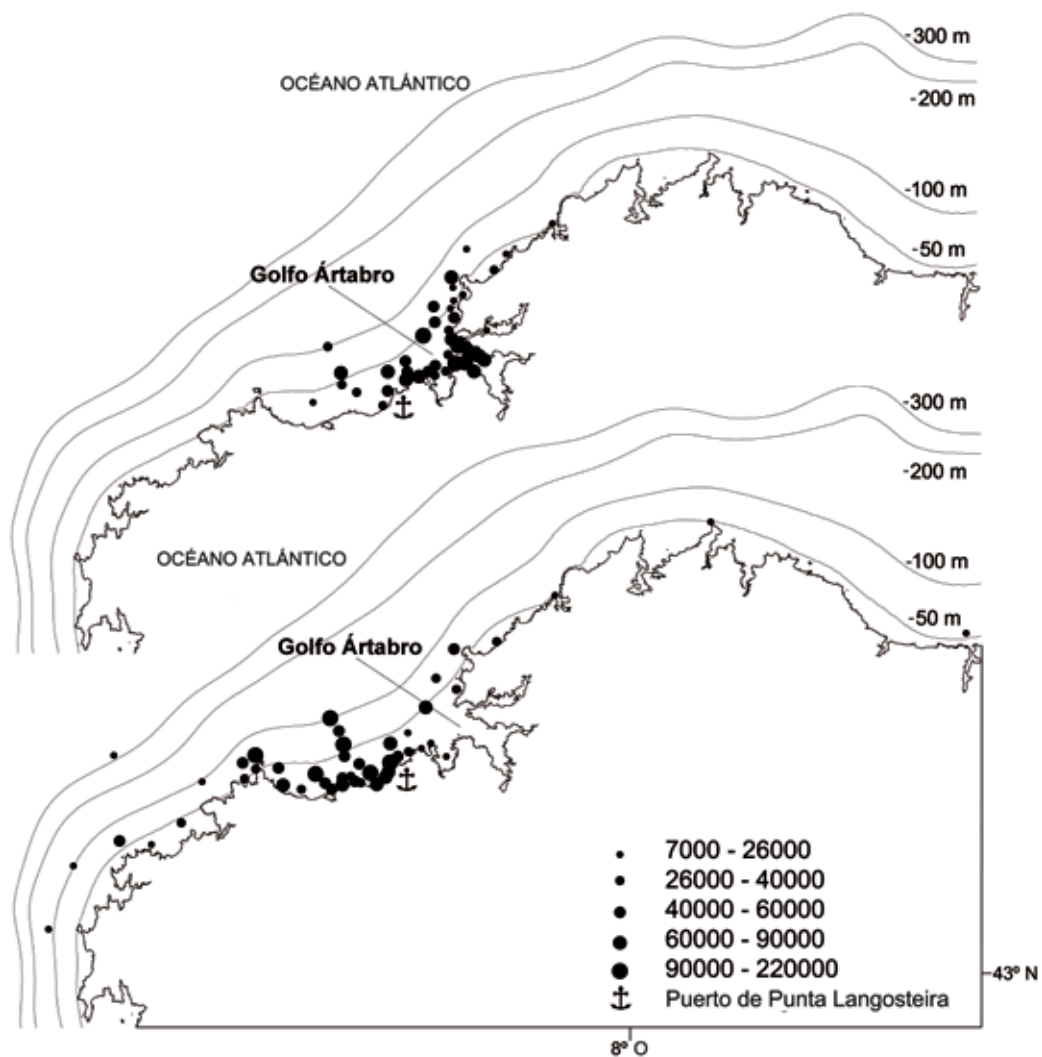


Figura 40. Caladeros explotados por la flota de artes varias del Norte (arriba) y del Sur (abajo) y valor bruto de comercialización (€) en 2004.

Norte utilizó los caladeros situados en las proximidades del Golfo Ártabro, mientras que la flota de artes varias del Sur, aunque operó menos agrupada, concentró sus capturas al Sur del Golfo Ártabro (Fig. 40).

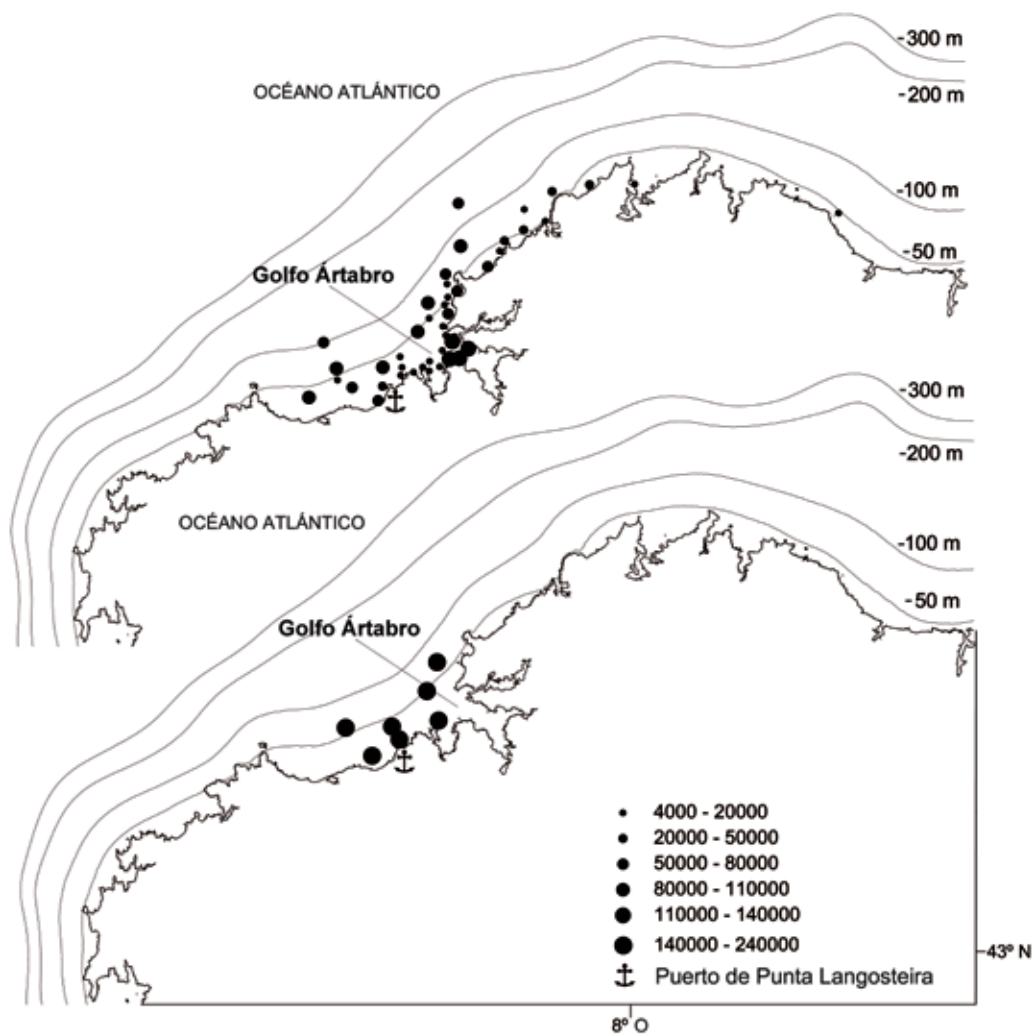


Figura 41. Caladeros explotados por la flota de cerco del Norte (arriba) y del Sur (abajo) y valor bruto de comercialización (€) en 2004.

La flota del cerco operó en sus caladeros de una forma menos dependiente de la proximidad a sus puertos base que la flota de artes varias. Sin embargo, se pudo comprobar que los cerqueros pescaron más intensamente en los caladeros más próximos a sus principales puertos base (Fig. 41).

5. Discusión

La metodología desarrollada en este trabajo está basada en dos hipótesis: (1) hemos asumido que las capturas realizadas por una flota pesquera son proporcionales al esfuerzo de pesca ejercido por la totalidad de las embarcaciones que intervienen en la pesquería; y (2) asumimos que el TRB de una flota es un buen indicador del esfuerzo pesquero ejercido.

Aunque el uso del TRB como una medida de esfuerzo pesquero goza de un amplio consenso en trabajos sobre gestión de recursos marinos (Ward *et al.*, 2004), existe cierta polémica acerca de la proporcionalidad entre las capturas realizadas por una flota y el esfuerzo de pesca. Mientras que Harley *et al.* (2001), Walters (2003), Ahrens & Walters (2005) y Hampton *et al.* (2005) cuestionan la validez de esta hipótesis, la proporcionalidad (más o menos estricta) entre ambas variables ha sido ampliamente utilizada en la gestión de pesquerías (Richards & Schnute, 1986).

Adicionalmente, se ha asumido que la capturabilidad de los barcos de cada cofradía de pescadores fue homogénea. En realidad, tanto el método (uso estacional de los caladeros, especies capturadas y artes empleadas), como la tecnología empleada por las flotas fue muy similar, de acuerdo con las respuestas obtenidas durante las entrevistas.

Las entrevistas realizadas (27% de los barcos de artes varias y 24% de los cerqueros) resultan adecuadas para representar a toda la flota y para ser empleadas para asignar una localización geográfica al esfuerzo pesquero. Sin embargo, la estimación de la distribución de las capturas de la flota del cerco del Sur, debe considerarse como preliminar por el bajo número de entrevistas realizadas (Tabla 32).

Los resultados para la serie temporal 1995 - 2004 se basaron en un análisis etnográfico realizado en 2005. En este sentido se ha asumido que la localización de los caladeros y sus patrones de explotación se han mantenido constantes durante un período de 10 años. Esta hipótesis se basa en el hecho de que tanto la localización de los caladeros, como los métodos de explotación, son conocimientos transmitidos de manera tradicional, y durante el período estudiado las características sociales y demográficas de las poblaciones en que se hallan los puertos base no han variado.

El método aquí propuesto nos ha permitido obtener estimaciones espacialmente explícitas de la producción pesquera aplicables a los casos (en general muy frecuentes) en que los sistemas de monitorización e información existentes no abordan este

objetivo. La combinación de datos estadísticos, de análisis etnográficos y de análisis espaciales mediante SIG, permiten aplicar esta metodología rápida y eficientemente. Adicionalmente, este protocolo puede ser fácilmente adaptable a otras situaciones concretas y tiene una clara utilidad, tanto en la gestión de pesquerías, como en la evaluación de daños ocasionados por perturbaciones naturales o humanas. El uso de una herramienta SIG para visualizar los resultados mejora además la perspectiva espacial y es de utilidad para los gestores, científicos y usuarios de los recursos marinos, dado que permite nuevas aproximaciones a la información ya existente.



Conclusiones

1. Ecología de las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros

Los arrecifes rocosos costeros del Golfo Ártabro (NO de Galicia) son ecosistemas poco profundos (<30 m) y caracterizados por un elevado grado de exposición al oleaje. Sus fondos están compuestos, mayoritariamente, por rocas de grandes relieves verticales y, en menor medida, por rocas de menor tamaño y sustratos arenosos. A lo largo de todo el año, los *bosques de laminariales (kelps)* y de otras grandes macroalgas son las comunidades vegetales dominantes.

Los arrecifes están habitados por una comunidad diversa compuesta por al menos 38 especies de peces (21 familias). Las especies más frecuentes son Ammodytidae spp., *Boops boops*, *Centrolabrus exoletus*, *Coris julis*, *Ctenolabrus rupestris*, *Dicentrarchus labrax*, *Diplodus* spp., *Labrus bergylta*, Mugilidae spp., *Pollachius pollachius*, *Serranus cabrilla*, *Spondyliosoma cantharus* y *Symphodus* spp.

Ammodytidae spp., *B. boops* y *P. pollachius* son especies gregarias que presentan abundancias elevadas durante todo el año, aunque *B. boops*, evidenció un mayor uso de estos ecosistemas durante el verano y el otoño. En promedio, y dependiendo del método de censo, la abundancia de Ammodytidae spp. oscila entre 2110 y 1029 N·ha⁻¹; la de *B. boops* entre 102 y 556 N·ha⁻¹; y la de *P. pollachius* entre 110 y 267 N·ha⁻¹. También los lábridos *C. julis* (821 - 1287 N·ha⁻¹), *L. bergylta* (198 - 432 N·ha⁻¹) y *Symphodus* spp. (170 - 515 N·ha⁻¹), son peces abundantes en todas las estaciones, aunque *L. bergylta* es más numeroso durante los meses invernales. La mayoría de las especies de esta comunidad de peces evidencian requerimientos específicos respecto de la composición y estructura del hábitat a pequeña (decenas de metros) y a mediana escala (cientos de metros); pero la profundidad es la característica del hábitat con mayor influencia; así *D. sargus*, *D. vulgaris*, *L. bergylta*, *L. mixtus*, *P. pollachius*, *S. cabrilla*, *S. cantharus* y *Trisopterus luscus* tienden a ser más abundantes a mayor profundidad.

Los peces de estos ecosistemas emplean distintas estrategias de alimentación para explotar los recursos disponibles. Así, *Conger conger* y *D. labrax*, que son los depredadores tope, se comportan de modos muy distintos: *C. conger* puede permanecer inactivo durante varios días en un refugio rocoso y sale al atardecer o durante las noches para alimentarse de animales bentónicos. *D. labrax* tiene un comportamiento espacial mucho más complejo, opera a gran escala (varios km) y evidencia estrategias alimentarias más flexibles, ya que consume tanto organismos bentónicos como pelágicos. En el otro extremo de la cadena trófica, *Chelon labrosus* consume una

importante proporción de fitoplancton pelágico. Entre ambos extremos de la cadena trófica se sitúan los carnívoros como *D. sargus*, que se alimenta mayoritariamente de animales bentónicos o *L. bergylta*, que evidencia un elevado grado de sedentarismo, realiza movimientos muy limitados, y es poco selectivo en cuanto al origen de la materia orgánica que consume.

2. Impactos humanos sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos costeros

La sobrepesca comercial en Galicia ha provocado en los últimos 50 años descensos de un 83% en las abundancias de los peces de los arrecifes costeros y de un 36% en su tamaño corporal promedio. Además, la frecuencia relativa de captura ha disminuido para las especies comerciales más valoradas.

Los campeonatos de pesca submarina en Galicia tienen efectos muy limitados sobre las comunidades peces, pero los campeonatos con capturas elevadas provocan descensos (de hasta un 83%) en las abundancias de *L. bergylta* (la especie más capturada). Pese a ello, las abundancias de esta especie a nivel local se recuperan rápidamente, probablemente debido a la inmigración desde zonas próximas y más profundas.

La pesquería recreativa submarina es muy selectiva y concentra el 99.5% de sus capturas sobre únicamente 6 especies: *C. conger*, *D. labrax*, *L. bergylta*, Mugilidae spp., *Balistes caprisicus* y *Diplodus* spp. Esta pesquería es responsable del 20% del total de las capturas (comerciales y recreativas submarinas) realizadas sobre sus 29 especies de peces objetivo.

En este trabajo no se ha analizado el impacto de la pesquería recreativa en superficie sobre las comunidades de peces de arrecife. El número de licencias de pesca marítima en superficie expedidas por la administración es aproximadamente 10 veces superior a las de pesca submarina (Consellería de pesca de la Xunta de Galicia, com. pers.). La cuota máxima permitida por pescador y día (5 kg) es la misma que para la pesca submarina, pero la legislación no limita el número de días hábiles para esta actividad (Xunta de Galicia, 2009). La pesca en superficie no es tan selectiva en cuanto a especie y talla como la submarina, no está limitada por la profundidad, ni tan condicionada por el estado del mar. Por todo ello, el impacto potencial de esta modalidad de pesca recreativa debe de ser superior al de la pesca submarina.

Además de la sobrepesca, la construcción de infraestructuras es uno de los impactos más importantes que el ser humano ejerce sobre los ecosistemas costeros. A modo de ejemplo, la construcción del Puerto de Punta Langosteira (A Coruña) motivó la pérdida total o parcial de 24 de los 80 caladeros explotados por las cofradías de pescadores del área. Ahora bien, algunos de estos caladeros no fueron ocupados por las nuevas infraestructuras portuarias, sino que están afectados por la creación de rutas de navegación preferente, donde la actividad pesquera está limitada. En este sentido, no todas las consecuencias de la construcción del puerto tendrán probablemente efectos negativos para las comunidades de peces, pues las rutas marítimas restringidas a la pesca, e incluso las nuevas áreas portuarias, pueden actuar en la práctica como áreas marinas protegidas (AMPs).

3. Recomendaciones para la gestión sostenible de las comunidades de peces y de los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia

Los modelos empleados en Galicia para gestionar las pesquerías costeras de peces se han basado tradicionalmente en la regulación del esfuerzo por arte o especie, pero han demostrado ser ineficaces para conservar los ecosistemas costeros en buen estado a largo plazo.

La sobrepesca comercial ha llevado a los ecosistemas de arrecifes rocosos costeros de Galicia tan cerca de su colapso que es necesario implementar medidas que aseguren su recuperación. Consiguientemente, los modelos de gestión de estos ecosistemas sólo deben de permitir un nivel de explotación que no perjudique su reconstrucción a medio o largo plazo. Para ello no debe usarse el estado actual de los ecosistemas como una referencia, sino que deben emplearse referencias anteriores, cuando menos, al inicio de la actividad pesquera industrial (década de 1970). Existen registros de capturas no comerciales a largo plazo, como el archivo de campeonatos de la *Federación Galega de Actividades subacuáticas* (desde 1950), que pueden usarse como referencias del estado original de estos ecosistemas.

Las pesquerías comerciales ejercen un impacto sobre las comunidades de peces de los arrecifes rocosos costeros muy superior al de las pesquerías submarinas. Pero por otro lado, las capturas de ambas pesquerías sobre *L. bergylta* son similares, por lo que la inclusión de las pesquerías submarinas en los modelos de gestión está justificada.

La gestión de los ecosistemas costeros debe considerar también a las pesquerías recreativas en superficie, cuyo impacto no ha sido aún evaluado en Galicia. En este sentido, es necesario realizar estudios que determinen el esfuerzo ejercido por estos pescadores y cuantifiquen sus capturas por especie.

La creación de una red de AMPs costeras podría resultar muy efectiva para la recuperación de las abundancias de algunas especies de peces de estos ecosistemas rocosos. Los peces sedentarios, como *C. conger* y *L. bergylta*, que realizan pocos desplazamientos diarios (<90 m) y viven durante días en áreas pequeñas (<6000 m²), podrían ser eficazmente protegidos en AMPs, incluso de pequeño tamaño. El control de la contaminación de las áreas portuarias y de las rutas de navegación restringidas a la pesca (AMPs *de facto*) podría ser también muy beneficioso para estas especies.

Las especies más móviles, como *D. labrax*, que realizan importantes desplazamientos diarios (>8 km), no serían adecuadamente protegidas en AMPs de pequeño tamaño. Para proteger a las especies más móviles sería conveniente implementar medidas eficientes de regulación del esfuerzo pesquero, como por ejemplo la limitación de los días de extracción (que además es fácil de controlar); o bien crear grandes AMPs.

Complementariamente, sería beneficioso identificar y proteger pequeñas áreas con importancia ecológica (hábitats de reproducción y/o cría) para cada especie. En este sentido, los ambientes arenosos con rocas bajas son empleados como áreas de reclutamiento de juveniles por *P. pollachius* y como áreas de alimentación por *Mullus surmuletus*. Por ello, además de los grandes relieves rocosos, en las AMPs costeras deben de incluirse zonas protegidas del oleaje que contengan ecosistemas rocosos horizontales (formados por rocas bajas) y arenosos.

Normalmente es preferible emplear métodos de censo que no provoquen la muerte de los individuos muestreados (sobre todo en las AMPs). El uso de censos visuales subacuáticos (CVS) mediante buceadores, es el método más rápido, barato, preciso y fiable para evaluar el éxito de las medidas de protección sobre las comunidades de peces de arrecifes rocosos. Para realizar CVS a elevadas profundidades o durante periodos de tiempo prolongados, son útiles los métodos basados en sistemas de grabación de vídeo mediante cámaras subacuáticas remotas (CSR) o vehículos operados a control remoto (ROV).



Bibliografía

Ackerman, J.L. & Bellwood, D.R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series* 206: 227-237.

Ahrens, R. & Walters, C. (2005). Why are there still large pelagic predators in the oceans? Evidence of severe hyper-depletion in longline catch-per-effort. In: W.a.C.P.F. Commission (ed.), First meeting of the Western and Central Pacific Fisheries Commission-SC1 ME-WP-3. Noumea, New Caledonia.

Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: B.N. Petrov & F. Csaki (eds.), 2nd international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest.

Alverson, D.L., Freeberg, M.H., Murawski, S.A. & Pope, J.G. (1994). A global assessment of fisheries bycatch and discards. *FAO Fisheries Technical Papers*.

Andrew, N.L. & Mapstone, B.D. (1987). Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology* 25: 39-90.

Anras, M.L.B., Lagardère, J.P. & Lafaye, J.Y. (1997). Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: group effects on swimming patterns and amplitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 162-168.

Apollonio, S. (1994). The use of ecosystem characteristics in fisheries management. *Reviews in Fisheries Science* 2:157-180.

Austin, M.P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.

Baker, J.M. & Little, A. (1989). Worker variability in biological recording. In: J. McManus & M. Elliot (eds.), *Developments in estuarine and coastal study techniques*. International Symposium Series. Olsen and Olsen, Fredensborg.

Bannerot, S.P. & Bohnsack, J.A. (1986). A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA.

Bauchot, M.L. & Saldanha, L. (1986). Congridae. In: P.J.P Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese (eds.), *Fishes of the Northeastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris.

Baum, J.K. & Myers, R.A. (2004). Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecology Letters* 7: 135-145.

Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J. & Doherty, P.A. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299: 389-392.

Bavestrello, G., Calcinai, B., Cattaneo-Vietti, R., Cerrano, C., Morri, C., Puce, S. & Sara, M. (2000). Bio-mineralogy as a structuring factor for marine epibenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* 193: 241-249.

Beiras, R., Bellas, J., Fernández, N., Lorenzo, J.I. & Cobelo-García, A. (2003). Assessment of coastal marine pollution in Galicia (NW Iberian Peninsula); metal concentrations in seawater, sediments and mussels (*Mytilus galloprovincialis*) versus embryo-larval bioassays using *Paracentrotus lividus* and *Ciona intestinalis*. *Marine Environmental Research*. 56: 531-553.

Bellas, J., Fernández, N., Lorenzo, I. & Beiras, R. (2008). Integrative assessment of coastal pollution in a Ría coastal system (Galicia, NW Spain): Correspondence between sediment chemistry and toxicity. *Chemosphere* 72: 826-835.

Blyth-Skyrme, R.E., Kaiser, M.J., Hiddink, J.G., Edwards-Jones, G. & Hart, P.J.B. (2006). Conservation benefits of temperate Marine Protected Areas: variation among fish species. *Conservation Biology* 20: 811-820.

Bortone, S.A., Martin, T. & Bundrick, C.M (1991). Visual census of reef fish assemblages: A comparison of slate, audio, and video recording devices. *Northeast Gulf Science* 12: 17-23.

Botsford, L.W., Castilla, J.C. & Peterson, C.H. (1997). The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* 277:509-515.

Brock, R.E. (1982). A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science* 32: 269-276.

Brock, V.E. (1954). A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *The Journal of Wildlife Management* 18: 297-308.

Bucci, J.P., Showers, W.J., Rebach, S., DeMaster, D. & Genna, B. (2007). Stable isotope analyses ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the trophic relationships of *Callinectes sapidus* in two North Carolina estuaries. *Estuaries and Coasts* 30: 1049-1059.

Buxton, C.D. & Smale, M.J. (1989). Abundance and distribution patterns of three temperate marine reef fish (Teleostei: Sparidae) in exploited and unexploited areas off the southern Cape coast. *Journal of Applied Ecology* 26: 441-451.

Cabana, G. & Rasmussen, J.B. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372: 255-257.

Campana, S.E., Marks, L., Joyce, W. & Kohler, N. (2004). Catch, bycatch, and indices of population status of blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian Atlantic. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas Collective Volume of Scientific Papers*, 80.

Cappo, M., Harvey, E., Malcolm, H. & Speare, P. (2003). Potential of video techniques to monitor diversity, abundance and size of fish in studies of marine protected areas. In: J.P. Beumer, Grant, A. & Smith, D.C. (eds.), *Aquatic Protected Areas—What Works Best and How do we Know*. World Congress on Aquatic Protected Areas Proceedings, Cairns.

Cappo, M., Speare, P. & De'ath, G. (2004). Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302: 123-152.

Carabel, S., Godínez-Domínguez, E., Verísimo, P., Fernández, L. & Freire, J. (2006). An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of experimental marine biology and ecology* 336: 254-261.

Carabel, S., Verísimo, P. & Freire, J. (2009). Effects of preservatives on stable isotope analyses of four marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 348-350.

Carbines, G. & Cole, R.G. (2009). Using a remote drift underwater video (DUV) to examine dredge impacts on demersal fishes and benthic habitat complexity in Foveaux Strait, Southern New Zealand. *Fisheries Research* 96: 230-237.

Carson, R. (1962). *Silent spring*. Mariner Books.

Casey, J.M. & Myers, R.A. (1998). Near extinction of a large, widely distributed fish. *Science* 281: 690-692.

Cau, A. & Manconi, P. (1983). Sex-ratio and spatial displacement in *Conger conger* (L.). RAPP. P.-V. REUN. CIESM. 28: 93-96.

Cerrano, C., Arillo, A., Bavestrello, G., Benatti, U., Calcinai, B., Cattaneo-Vietti, R., Cortesogno, L., Gaggero, L., Giovine, M. & Puce, S. (1999). Organism-quartz interactions in structuring benthic communities: towards a marine bio mineralogy? *Ecology Letters* 2: 1-3.

Chapman, C.J., Johnstone, A.D.F., Dunn, J.R. & Creasey, D.J. (1974). Reactions of fish to sound generated by divers' open-circuit underwater breathing apparatus. *Marine Biology* 27: 357-366.

Cheal, A.J. & Thompson, A.A. (1997). Comparing visual counts of coral reef fish: implications of transect width and species selection. *Marine Ecology Progress Series* 158: 241-248.

Christensen, M.S. & Winterbottom, R. (1981). A correction factor for, and its application to, visual censuses of littoral fish. *South African Journal of Zoology* 16: 73-79.

Christensen, N.L., Bartuska, A.M., Brown, J.H., Carpenter, S., D'Antonio, C., Francis, R., Franklin, J.F., MacMahon, J.A., Noss, R.F., Parsons, D.J., Peterson, C.H., Turner, M.G. & Woodmansee, R.G. (1996) *The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management*. *Ecological Applications* 6:665-691.

Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J.J., Walters, C.J., Watson, R., Zeller, D. & Pauly, D. (2003). Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries* 4: 1-24.

Claudet, J., García-Charton, J.A. & Lenfant, P. (2011). Combined effects of levels of protection and environmental variables at different spatial resolutions on fish assemblages in a marine protected area. *Conservation Biology* 25: 105-114.

Cole, R.G. (1994). Abundance, size-structure, and diver-oriented behaviour of three large benthic carnivorous fishes in a marine reserve in north-eastern New Zealand. *Biological Conservation* 70: 93–99.

Coleman, F.C., Figueira, W.F., Uel, J.S. & Crowder, L.B. (2004). The Impact of United States Recreational Fisheries on Marine Fish Populations. *Science* 305: 1958–1960.

Coll, J., Linde, M., García-Rubies, A., Riera, F. & Grau, A.M. (2004). Spear fishing in the Balearic Islands (west central Mediterranean): species affected and catch evolution during the period 1975–2001. *Fisheries Research* 70: 97–111.

Comisión Europea. (2003). Commission Regulation (EC) No 2244/2003 of 18 December 2003 laying down detailed provisions regarding satellite-based Vessel Monitoring Systems. *Official Journal of the European Union*. L333: 17–27.

Cornide, J. (1788). Ensayo de una historia de los peces y otras producciones marinas de la costa de Galicia: arreglado al sistema del caballero Carlos Linneo. Con un tratado de las diversas pescas, y de las redes y aparejos con que se practican. Oficina de Benito Cano, Madrid.

Cooke, S.J. & Cowx, I.G. (2004). The role of recreational fishing in global fish crises. *BioScience* 54: 857–859.

Cooke, S.J. & Cowx, I.G. (2006). Contrasting recreational and commercial fishing: Searching for common issues to promote unified conservation of fisheries resources and aquatic environments. *Biological Conservation* 128: 93–108.

Correia, A.T., Barros, F. & Sial, A.N. (2011). Stock discrimination of European conger eel (*Conger conger* L.) using otolith stable isotope ratios. *Fisheries Research* 108: 88–94.

Cortés, E. (2002). Catches and catch rates of pelagic sharks from the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas Collective Volume of Scientific Papers* 54: 1164–1181.

Cote, I.M. & Perrow, M.R. (2006). Fish. In: W.J. Sutherland (ed.), *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge University Press, Cambridge.

Darwall, W.R.T., Costello, M.J., Donnelly, R. & Lysaght, S. (1992). Implications of life-history strategies for a new wrasse fishery. *Journal of Fish Biology* 41: 111-123.

Dayton, P.K., Tegner, M.J., Edwards, P.B. & Riser, K.L. (1999). Temporal and spatial scales of kelp demography: the role of oceanographic climate. *Ecological Monographs* 69: 219-250.

De Girolamo, M. & Mazzoldi, C. (2001). The application of visual census on Mediterranean rocky habitats. *Marine Environmental Research* 51: 1-16.

DeMartini, E.E. & Roberts, D. (1982). An empirical test of biases in the rapid visual technique for species-time censuses of reef fish assemblages. *Marine Biology* 70: 129-134.

Dipper, F.A., Bridges, C.R. & Menz, A. (1977). Age, growth and feeding in the ballan wrasse *Labrus bergylta* Ascanius 1767. *Journal of Fish Biology* 11: 105-120.

Dulvy, N.K., Metcalfe, J.D., Glanville, J., Pawson, M.G. & Reynolds J.D. (2000). Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology* 14: 283-293.

Edgar, G.J. & Barrett, N.S. (1999). Effects of the declaration of marine reserves on Tasmanian reef fishes, invertebrates and plants. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242: 107-144.

Essington, T.E., Beaudreau, A.H. & Wiedenmann, J. (2006). Fishing through marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103: 3171-3175.

Fabrizio, M.C. & Pessutti, J.P. (2007). Long-term effects and recovery from surgical implantation of dummy transmitters in two marine fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351: 243-254.

Fantle, M.S., Dittel, A.I., Schwalm, S.M., Epifanio, C.E. & Fogel, M.L. (1999). A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120: 416-426.

FAO. (2008). The state of world fisheries and aquaculture 2008. FAO, Roma.

Fariña, A.C., Freire, J. & Gonzalez-Gurriaran, E. (1997). Demersal Fish Assemblages in the Galician Continental Shelf and Upper Slope (NW Spain): Spatial Structure and Long-term Changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 435-454.

Fiedler, K. (1991). Band II: Wirbeltiere, Teil 2: Fische. In: D. Starck (ed.), *Lehrbuch der speziellen Zoologie*. Gustav Fischer Verlag., Jena.

Field J.G., Clarke K.R. & Warwick, R.M. (1982). A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-52.

Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L., Dominici-Arosemena, A., Zalmon, I.R. & Ferreira, C.E. (2004). Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64: 1680-1699.

Fogarty, M.J. & Murawski, S.A. (1998). Large-scale disturbance and the structure of marine systems: fishery impacts on Georges Bank. *Ecological Applications* 8: 6-22.

Francini-Filho, R.B. & de Moura, R.L. (2008). Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 1166-1179.

Franco, M.A., Viñas, L., Soriano, J.A., de Armas, D., González, J.J., Beiras, R., Salas, N., Bayona, J.M. & Albaigés, J. (2006). Spatial distribution and ecotoxicity of petroleum hydrocarbons in sediments from the Galicia continental shelf (NW Spain) after the Prestige oil spill. *Marine Pollution Bulletin* 53: 260-271.

Francour, P., Liret, C. & Harvey, E. (1999). Comparison of fish abundance estimates made by remote underwater video and visual census II *Naturalista Siciliano* 23: 155-168.

Fredriksen, S. (2003). Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Marine Ecology Progress Series* 260: 71-81.

Freire, J. & García-Allut, A. (2000). Socioeconomic and biological causes of management failures in European artisanal fisheries: the case of Galicia (NW Spain). *Marine Policy* 24: 375-384.

Freire, J., Bernárdez, C., Corgos, A., Fernández, L., González-Gurriarán, E., Sampedro, M.P. & Verísimo, P. (2002). Management strategies for sustainable invertebrate fisheries in coastal ecosystems of Galicia (NW Spain). *Aquatic Ecology* 36: 41-50.

Freire, J., Carabel, S., Verísimo, P., Bernárdez, C. & Fernández, L. (2009). Patterns of juvenile habitat use by the spider crab *Maja brachydactyla* as revealed by stable isotope analyses. *Scientia Marina* 73: 39-49.

Frimodt, C. (1995). Illustrated multilingual guide to the world's commercial warmwater fish. Fishing News Books, Oxford.

Fritsch, M., Morizur, Y., Lambert, E., Bonhomme, F. & Guinand, B. (2007). Assessment of sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) stock delimitation in the Bay of Biscay and the English Channel based on mark-recapture and genetic data. *Fisheries Research* 83: 123-132.

García-Castrillo, G. (2000). Peces de la bahía de Santander y su entorno. Fundación Marcelino Botín, Santander.

García-Charton, J.A. & Pérez-Ruzafa, A. (1998). Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in the Southwest Mediterranean. *Marine Ecology* 19: 111-128.

García-Charton, J.A. & Pérez-Ruzafa, A. (2000). Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology* 138: 917-934.

García-Charton, J.A., Pérez-Ruzafa, A., Sánchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., Reñones, O. & Moreno, D. (2004). Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Marine Biology* 144:161-182.

Gartside, D.F., Harrison, B. & Ryan, B.L. (1999). An evaluation of the use of fishing club records in the management of marine recreational fisheries. *Fisheries Research* 41: 47-61.

George, G.J. (2003). Acoustic tagging of black drum on Louisiana oyster reefs: movements, site fidelity and habitat use. Req deg. Master of Science, Louisiana State

University, Louisiana.

Godoy, N., Gelcich, S., Vasquez, J. & Castilla, J.C. (2010). Spearfishing to depletion: Evidence from temperate reef fishes in Chile. *Ecological Applications* 20: 1504-1511.

Golet, W.J., Scopel, D.A., Cooper, A.B. & Watson, W.H. (2006). Daily patterns of locomotion expressed by american lobsters (*Homarus americanus*) in their natural habitat. *Journal of Crustacean Biology*. 22: 610-620.

González-Gurriarán, E., Fernández, L., Freire, J., Muiño, R. & Rodríguez-Solórzano, M. (1991). Estructura de la comunidad megabentónica (crustáceos decápodos --Brachyura-- y peces demersales) de la Ría de Ferrol (Galicia, NW España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 7: 89-99.

Göthel, H. (1992). *Fauna marina del Mediterráneo*. Ediciones Omega, Barcelona.

Guidetti, P. & Cattaneo-Vietti, R. (2002). Can mineralogical features influence distribution patterns of fish? A case study in shallow Mediterranean rocky reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 82: 1043-1044.

Guidetti, P., Bianchi, C.N., Chiantore, M., Schiaparelli, S., Morri, C. & Cattaneo-Vietti, R. (2004). Living on the rocks: substrate mineralogy and the structure of subtidal rocky substrate communities in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 274: 57-68.

Guidetti, P., Verginella, L., Viva, C., Odorico, R. & Boero, F. (2005). Protection effects on fish assemblages, and comparison of two visual-census techniques in shallow artificial rocky habitats in the northern Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 85: 247-255.

Gust, N., Choat, J.H. & McCormick, M.I. (2001). Spatial variability in reef fish distribution, abundance, size and biomass: a multi scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 214: 237-251.

Hall, S.J. (1999). *The effects of fishing on marine ecosystems and communities*. Blackwell Science, Oxford.

Hall, S.J. & Raffaelli, D.G. (1993). *Food Webs: Theory and Reality*. In: M. Begon & A.H. Fitter (eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press.

Hampton, J., Sibert, J.R., Kleiber, P., Maunder, M.N. & Harley, S.J. (2005). Decline of Pacific tuna populations exaggerated? *Nature* 434: E1-E2.

Hansson, S., Hobbie, J.E., Elmgren, R., Larsson, U., Fry, B. & Johansson, S. (1997). The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology* 78: 2249-2257.

Harley, S.J., Myers, R.A. & Dunn, A. (2001). Is catch-per-unit-effort proportional to abundance? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1760-1772.

Harmelin, J.G., Bachet, F. & Garcia, F. (1995). Mediterranean marine reserves: fish indices as tests of protection efficiency. *Marine Ecology* 16: 233-250.

Harrell, F.E. (2001). Regression modeling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer Verlag, New York.

Harvey, E. & Shortis, M. (1995). A system for stereo-video measurement of sub-tidal organisms. *Marine Technology Society Journal* 29: 10-22.

Harvey, E., Fletcher, D. & Shortis, M. (2001). A comparison of the precision and accuracy of estimates of reef-fish lengths determined visually by divers with estimates produced by a stereo-video system. *Fishery Bulletin* 99: 63-71.

Harvey, E., Fletcher, D., Shortis, M. & Kendrick, G. (2004). A comparison of underwater visual distance estimates made by scuba divers and a stereo-video system: implications for underwater visual census of reef fish abundance. *Marine and Freshwater Research* 55: 573-580.

Harvey, E., Shortis, M., Stadler, M. & Cappo, M. (2002). A comparison of the accuracy and precision of measurements from single and stereo-video systems. *Marine Technology Society Journal* 36: 38-49.

Hastie, T. & Tibshirani, R.J. (1990). Generalized additive models. Chapman and Hall, London.

Hedger, R.D., Næsje, T.F., Cowley, P.D., Thorstad, E.B., Attwood, C., Økland, F., Wilke, C.G. & Kerwath, S. (2010). Residency, migratory behaviour by adult *Pomatomus saltatrix* in a South African coastal embayment. *Estuarine, Coastal and Marine Science*.

Hilborn, R. (2007). Moving to sustainability by learning from successful fisheries. *Ambio* 36: 296-303.

Hilborn, R., Walters, C.J. & Ludwig, D. (1995). Sustainable exploitation of renewable resources. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 45-67.

Hobson, K.A. & Welch, H.E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84: 9-18.

Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. (1997). Animal movement extension to arcview. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage.

Hooge, P.N., Eichenlaub, B. & Solomon, E.K. (1997). Using GIS to analyze animal movements in the marine environment. Alaska Biological Science Centre, U.S. Geological Survey, Anchorage.

IGFA. (2001). Database of IGFA angling records until 2001. Fort Lauderdale, USA. <http://www.igfa.org>.

Iglesias, J. (1981). Spatial and temporal changes in the demersal fish community of the Ria de Arosa (NW Spain). *Marine Biology* 65: 199-208.

Iglesias, J. (1983). Cambios estacionales de la megafauna bentónica de la Ria de Muros-Noya: I. Peces demersales. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 1: 131-144.

Iglesias, J. & González-Gurriarán, E. (1984). Primeros datos sobre la megafauna bentónica de la ría de Pontevedra: peces demersales y crustáceos decápodos (Brachyura). *Cuaderno Área Ciencias do Mar, Seminario de Estudos Galegos* 1: 303-319.

Jackson, J.B.C. (2001). What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98: 5411-5418.

Jaworski, A., Solmundsson, J. & Ragnarsson, S.A. (2009). Fish assemblages inside and outside marine protected areas off northern Iceland: protection effects or environmental confounds? *Fisheries Research* 102: 50-59.

Jennings, S. & Blanchard, J.L. (2004). Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology* 73: 632-642.

Jennings, S., Greenstreet, S., Hill, L., Piet, G., Pinnegar, J. & Warr, K.J. (2002). Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Marine Biology* 141: 1085-1097.

Jennings, S., Marshall, S.S. & Polunin, N.V.C. (1996). Seychelles' marine protected areas: Comparative structure and status of reef fish communities. *Biological Conservation* 75: 201-209.

Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. & Warr, K.J. (2001). Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* 213: 127-142.

Jennings, S. & Polunin, N.V.C. (1995). Biased underwater visual census biomass estimates for target-species in tropical reef fisheries. *Journal of Fish Biology* 47: 733-736.

Jennings, S., Renones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N.V.C., Moranta, J. & Coll, J. (1997). Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 146: 109-116.

Jepsen, N., Koed, A., Thorstad, E.B. & Baras, E. (2002). Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* 483: 239-248.

Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.

Jorgensen, S.J., Kaplan, D.M., Klimley, A.P., Morgan, S.G., O'Farrell, M.R. & Botsford, L.W. (2006). Limited movement in blue rockfish *Sebastes mystinus*: internal structure of home range. *Marine Ecology Progress Series* 327: 157-170.

Jouvenel, J.Y. & Pollard, D.A. (2001). Some effects of marine reserve protection on the population structure of two spearfishing target-fish species, *Dicentrarchus labrax* (Moronidae) and *Sparus aurata* (Sparidae), in shallow inshore waters, along a rocky

coast in the northwestern Mediterranean Sea. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 1-9.

Kearney, R.E. (1989). Tagging—solution or problem. In: D.A. Handcock (ed.), *Australian Society for Fish Biology tagging workshop, Proceedings no. 5*. Australian Government Publication Service, Canberra.

Kearney, R.E. (2001). Fisheries property rights and recreational/commercial conflict: implications of policy developments in Australia and New Zealand. *Marine Policy* 25: 49-59.

Kimmel, J.J. (1985). A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Environmental Biology of Fishes* 12: 23-32.

Kirkegaard, I.R. & Gartside, D.F. (1998). Performance indicators for management of marine recreational fisheries. *Marine Policy* 22: 413-422.

Kline, T.C. & Pauly, D. (1998). Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ data. In: T.J. Quin II *et al.* (eds.), *Proceedings of the International Symposium on Fishery Stock Assessment Models*. Alaska Sea Grant College Program Report.

Kulbicki, M. & Sarramégn, S. (1999). Comparison of density estimates derived from strip transect and distance sampling for underwater visual censuses: a case study of Chaetodontidae and Pomacanthidae. *Aquatic Living Resources* 12: 315-325.

Kulbicki, M. & Wantiez, L. (1990). Comparison between fish bycatch from shrimp trawlnet and visual censuses in St. Vincent Bay, New Caledonia. *Fishery Bulletin* 88: 667-675.

Lagardère, J.P., Ducamp, J.J., Favre, L., Dupin, J.M. & Sperandio, M. (1990). A method for the quantitative evaluation of fish movements in salt ponds by acoustic telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 141: 221-236.

Lee-Thorp, J.A., Sealy, J.C. & van der Merwe, N.J. (1989). Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of Archaeological Science* 16: 585-599.

Levin, P.S., Holmes, E.E., Piner, K.R. & Harvey, C.J. (2005). Shifts in a Pacific Ocean fish assemblage: the potential influence of exploitation. *Conservation Biology* 20: 1181-1190.

Lewin, W.C., Arlinghaus, R. & Mehner, T. (2006). Documented and potential biological impacts of recreational fishing: insights for management and conservation. *Reviews in Fisheries Science* 14: 305-367.

Lincoln Smith, M.P. (1989). Improving multispecies rocky reef fish censuses by counting different groups of species using different procedures. *Environmental Biology of Fishes* 26: 29-37.

Lincoln Smith, M.P., Bell, J.D., Pollard, D.A. & Russell, B.C. (1989). Catch and effort of competition spearfishermen in southeastern Australia. *Fisheries Research* 8: 45-61.

Littler, M.M. & Littler, D.S. (1980). The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist* 116: 25-44.

Lloris, D. (2002). A world overview of species of interest to fisheries. Chapter: *Dicentrarchus labrax*. FIGIS Species Fact Sheets. Species Identification and Data Programme-SIDP. FAO-FIGIS. <http://www.fao.org/figis/servlet/species?fid=2291>.

Løkkeborg, S., Ferno, A. & Jørgensen, T. (2002). Effect of position-fixing interval on estimated swimming speed and movement pattern of fish tracked with a stationary positioning system. *Hydrobiologia* 483: 259-264.

Longino, J.T. & Colwell, R.K. (1997). Biodiversity assesment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7: 1263-1277.

Lotze, H.K.L., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. & Jackson, J.B.C. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312: 1806-1809.

Lowe, C.G., Topping, D.T., Cartamil, D.P. & Papastamatiou, Y.P. (2003). Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Marine Ecology Progress Series* 256: 205-216.

- MacIntyre, F., Estep K.W. & Noji, T.T. (1995). Is it deforestation or desertification when we do it to the ocean? *Naga* 18: 3-6.
- Maigret, J. & Ly, B. (1986). Les poissons de mer de Mauritanie. Centre National de Recherches Océanographiques et des Pêches, Nouadhibou.
- Malakoff, D. (1997). Extinction on the High Seas. *Science* 277: 486-488.
- Martínez, M., Monteagudo, A., Sandoval, A. & Zas, P. (2006). Islas de San Pedro. Terranova S.L., A Coruña.
- Mc Cleave, J.D. & Miller, M.J. (1994). Spawning of *Conger oceanicus* and *Conger triporiceps* (Congridae) in the Sargasso Sea and subsequent distribution of leptocephali. *Environmental Biology of Fishes* 39: 339-355.
- McClanahan, T.R. & Arthur, R. (2001). The effect of marine reserves and habitat on populations of East african coral reef fishes. *Ecological Applications* 11: 559-569.
- McCormick, M.I. & Choat, J.H. (1987). Estimating total abundance of a large temperate-reef fish using visual strip-transects. *Marine Biology* 96: 469-478.
- McCoy, E.D. & Bell, S.S. (1991). Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky (eds.), *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, New York.
- McGoodwin, J.R. (1995). *Crisis in the World's Fisheries: People, Problems and Policies*. Stanford University Press, Stanford.
- Medley, P.A., Gaudian, G. & Wells, S. (1993). Coral reef fisheries stock assessment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 242-285.
- Melville, A.J. & Connolly, R.M. (2003). Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* 136: 499-507.
- Micheli F., Benedetti-Cecchi L., Gambaccini S., Bertocci I., Borsini C., Osio G.C. & Roman F. (2005). Cascading human impacts, marine protected areas and the structure of Mediterranean reef assemblages. *Ecological Monographs* 75: 81-102.
- Minagawa, M. & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains:

Further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.

Molloy, P.P., Anticamara, J.A., Rist, J.L. & Vincent, A.C.J. (2010). Frugal conservation: What does it take to detect changes in fish populations? *Biological Conservation* 143: 2532-2542.

Morales-Nin, B., Moranta, J., García, C., Tugores, M.P., Grau, A.M., Riera, F. & Cerdà, M. (2005). The recreational fishery off Majorca Island (western Mediterranean): some implications for coastal resource management. *ICES Journal of Marine Science* 62: 727-739.

Morato, T., Watson, R., Pitcher, T.J. & Pauly, D. (2006) Fishing down the deep. *Fish and Fisheries* 7: 24-34.

Murphy, H.M. & Jenkins, G.P. (2010). Observational methods used in marine spatial monitoring of fishes and associated habitats: a review. *Marine and Freshwater Research* 61: 236-252.

Muus, B.J., Nielsen, J.G., Dahlstrøm, P. & Nyström, B.O. (1999). Sea fish. *Scandinavian Fishing Year Book*. Wiley-Blackwell, Hedehusene, Denmark.

Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P. & Peterson, C.H. (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846-1850.

Myers, R.A. & Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280-283.

Mytilineou, C., Politou, C., Papaconstantinou, C., Kavadas, S., D'onghia, G. & Sion, L. (2005). Deep-water fish fauna in the Eastern Ionian Sea. *Belgian Journal of Zoology* 135: 229-233.

Oca, J., Masalo, I. & Reig, L. (2005). Acoustic doppler velocimetry allows determining daily swimming activity of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *World Aquaculture*. World Aquaculture Society, Bali.

Økland, F., Hay, C.J., Næsje, T.F., Thorstad, E.B. & Nickandor, N. (2001). Movements

and habitat utilisation of radio tagged carp (*Cyprinus carpio*) in a reservoir in the Fish River, Namibia. NINA·NIKU Project Report 13: 1-28.

Olson, D.E. & Cunningham, P.K. (1989). Sport-fishing trends shown by an annual Minnesota fishing contest over a 58-year period. *North American Journal of Fisheries Management* 9: 287-297.

Ordines, F., Moranta, J., Palmer, M., Lerycke, A., Suau, A., Morales-Nin, B. & Grau, A.M. (2005). Variations in a shallow rocky reef fish community at different spatial scales in the western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 304: 221-233.

Ospina-Alvarez, N., Prego, R., Álvarez, I., deCastro, M., Álvarez-Ossorio, M.T., Pazos, Y., Campos, M.J., Bernárdez, P., Garcia-Soto, C., Gómez-Gesteira, M. & Varela, M. (2010). Oceanographical patterns during a summer upwelling-downwelling event in the Northern Galician Rias: Comparison with the whole Ria system (NW of Iberian Peninsula). *Continental Shelf Research* 30: 1362-1372.

O'Sullivan, S., Moriarty, C., FitzGerald, R.D., Davenport, J. & Mulcahy, M.F. (2003). Age, growth and reproductive status of the European conger eel, *Conger conger* (L.) in Irish coastal waters. *Fisheries Research* 64: 55-69.

Otero, R. (1926). *Guía de Galicia*. Galaxia, Vigo.

Pagés, J.L. (2000). Origen y evolución geomorfológica de las rías atlánticas de Galicia. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 13:3-4.

Pais, A., Azzurro, E. & Chessa, L.A. (2004). Distribution patterns of coastal fish assemblages associated with different rocky substrates in Asinara Island National Park (Sardinia, Italy). *Italian Journal of Zoology* 71: 309-316.

Pais, A., Azzurro, E. & Guidetti, P. (2007). Spatial variability of fish fauna in sheltered and exposed shallow rocky reefs from a recently established Mediterranean Marine Protected Area. *Italian Journal of Zoology* 74: 277-287.

Pastor, J., Verdoit-Jarraya, M., Astruch, P., Dalias, N., Nelva Pasqual, J., Saragoni, G. & Lenfant, P. (2009). Acoustic telemetry survey of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the Marine Reserve of Cerbère-Banyuls: informations on the

territoriality of this emblematic species. *Comptes Rendus Biologies* 332: 732-740.

Pauly, D. (1995). Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 430-430.

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

Pauly, D., Alder, J., Bennett, E., Christensen, V., Tyedmers, P. & Watson R. (2003). The Future for Fisheries. *Science* 302: 1359-1361.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J. Froese, R. & Torres, F. (1998). Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279: 860-863.

Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Rashid Sumaila, U., Walters, C.J., Watson, R. & Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695.

Pawson, M.G., Glenn, H. & Padda, G. (2008). The definition of marine recreational fishing in Europe. *Marine Policy* 32: 339-350.

Peterson, B.J. & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics* 18: 293-320.

Pickett, G.D., Kelley, D.F. & Pawson, M.G. (2004). The patterns of recruitment of sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. from nursery areas in England and Wales and implications for fisheries management. *Fisheries Research* 68: 329-342.

Pine, W.E., Pollock, K.H., Hightower, J.E., Kwak, T.J. & Rice, J.A. (2003). A review of tagging methods for estimating fish population size and components of mortality. *Fisheries research* 28: 10-23.

Pinnegar, J.K. & Polunin, N.V.C. (2000). Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122: 399-409.

Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'Brien, C.M. & Polunin, N.V.C. (2002). Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Ecology* 39: 377-390.

Pita, P. & Freire, J. Movements of three large coastal predatory fishes in the northeast Atlantic: a preliminary telemetry study. *Scientia Marina*, en prensa.

Pita, P., Freire, J. & García-Allut, A. (2008). How to assign a catch value to fishing grounds when fisheries statistics are not spatially explicit. *Scientia Marina* 72: 693-699.

Pitcher, T.J. (2001). Fisheries Managed to Rebuild Ecosystems? Reconstructing the past to salvage the future. *Ecological Applications* 11: 601-617.

Pitcher, T.J. & Pauly, D. (1998). Rebuilding ecosystems, not sustainability, as the proper goal of fishery management. In: T. Pitcher, D. Pauly & P. Hart (eds.), *Reinventing Fisheries Management*. Chapman & Hall, London.

Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.

Post, J.R., Sullivan, M., Cox, S., Lester, N.P., Walters, C.J., Parkinson, E.A., Paul, A.J., Jackson, L. & Shuter, B.J. (2002). Canada's Recreational Fisheries: The Invisible Collapse? *Fisheries* 17: 6-17.

Prego, R., Barciela, M.C. & Varela, M. (1999). Nutrient dynamics in the Galician coastal area (Northwestern Iberian Peninsula): Do the Rias Bajas receive more nutrient salts than the Rias Altas? *Continental Shelf Research* 19: 317-334.

Prego, R. & Varela, M. (1998). Hydrography of the Artabro Gulf in summer: western coastal limit of Cantabrian seawater and wind-induced upwelling at prior cape. *Oceanologica Acta International Conference on Oceanography of the Bay of Biscay* 21: 145-155.

Quignard, J.P. & Pras, A. (1986). Labridae. In: P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds.), *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris.

R Development Core Team. (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Raikow, D.F. & Hamilton, S.K. (2001). Bivalve diets in a midwestern US stream: a stable isotope enrichment study. *Limnology and Oceanography* 46: 514-522.

Richards, L.J. & Schnute, J.T. (1986). An experimental and statistical approach to the question: Is CPUE an index of abundance?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1214-1227.

Richardson, E.A., Kaiser, M.J., Edwards-Jones, G. & Ramsay, K. (2006). Trends in sea anglers' catches of trophy fish in relation to stock size. *Fisheries Research* 82: 253-262.

Roberts, C. (2007). *The unnatural history of the sea*. Island Press, London.

Roberts, C.M. & Hawkins, J.P. (1999). Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 241-246.

Rodríguez, X. & León, X. (1997). *Pesca Submarina en Galicia*. Lea, Santiago de Compostela.

Rodríguez, X.L. & Vázquez, X. (1994). *Peixes do mar de Galicia. Peixes óseos: xeneralidades, clasificación e orde perciformes*. Ed. Xerais de Galicia, Vigo.

Rusell, B.C. (1977). Population and standing crop estimates for rocky reef fishes of North-Eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11: 23-36.

Sackett, D.K., Kennen, W.A. & Grothues, T.M. (2007). Dynamics of summer flounder, *Paralichthys dentatus*, seasonal migrations based on ultrasonic telemetry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 119-130.

Sáenz-Arroyo, A., Roberts, C.M., Torre, J. & Cariño-Olvera, M. (2005). Using fishers' anecdotes, naturalists' observations and grey literature to reassess marine species at risk: the case of the Gulf grouper in the Gulf of California, Mexico. *Fish and Fisheries* 6: 121-133.

Sala, E. & Ballesteros, E. (1997). Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 152: 273-283.

Sala, E. & Boudouresque, C.F. (1997). The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community: I Algal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 25-44.

- Sale, P.F. (1998). Appropriate spatial scales for studies of reef-fish ecology. *Austral Ecology* 23: 202-208.
- Sale, P.F. & Sharp, B.J. (1983). Corrections for bias in visual censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs* 2: 37-42.
- Samoilys, M.A. & Carlos, G. (2000). Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* 57: 289-304.
- Sánchez, F. (1993). Las comunidades de peces de la plataforma del Cantábrico. *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía* 13:137.
- Sánchez, F. & Serrano, A. (2003). Variability of groundfish communities of the Cantabrian Sea during the 1990s. *ICES Marine Science Symposia* 219: 249-260.
- Schmitt, E.F., Sluka, R.D. & Sullivan-Sealey, K.M. (2002). Evaluating the use of roving diver and transect surveys to assess the coral reef fish assemblage off southeastern Hispaniola. *Coral Reefs* 21: 216-223.
- Schroeder, D.M. & Love, M.S. (2002). Recreational Fishing and marine fish populations in California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, Santa Barbara.
- Seaman, D.E. & Powell, R.A. (1996). An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075-2085.
- Seaman, D.E., Millspaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. & Gitzen, R.A. (1999). Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 63: 739-747.
- Serrano, A., Preciado, I., Abad, E., Sánchez, F., Parra, S. & Frutos, I. (2008). Spatial distribution patterns of demersal and epibenthic communities on the Galician continental shelf (NW Spain). *Journal of Marine Systems* 72: 87-100.
- Shepherd, J.G. (1988). Fish stock assessments and their data requirements. In: J.A. Gulland (ed.), *Fish population dynamics: the implications for management*. John Wiley and Sons, New York.

- Sherman, K. (1991). The large marine ecosystem concept: research and management strategy for living marine resources. *Ecological Applications* 1:350-360.
- Sibert, J., Hampton, J., Kleiber, P. & Maunder, M. (2006). Biomass, Size, and Trophic Status of Top Predators in the Pacific Ocean. *Science* 314: 1773-1776.
- Smith, A. & Nakaya, S. (2002). Spearfishing. Is it ecologically sustainable? In: Third World Recreational Fishing Conference. Northern Territory, Australia.
- Smith, D.G. (1990). Congridae. In: J.C. Quero, J.C. Hureau, C. Karrer, A. Post & L. Saldanha (eds.), Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). JNICT & UNESCO, Lisbon and Paris.
- Smith, M.P.L. (1988). Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 43: 223-231.
- Soberón, J.M. & Llorente, J.B. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology* 7: 480-488.
- Steffe, A.S., Macbeth, W.G. & Murphy, J.J. (2007). Status of the recreational fisheries in two Australian coastal estuaries following large fish-kill events. *Fisheries Research* 85: 258-269.
- Steneck, R.S. & Dethier, M.N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Stobart, B., García-Charton, J.A., Espejo, C., Rochel, E., Goñi, R., Reñones, O., Herrero, A., Crec'hriou, R., Polti, S., Marcos, C., Planes, S. & Pérez-Ruzafa, A. (2007). A baited underwater video technique to assess shallow-water Mediterranean fish assemblages: Methodological evaluation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 345: 158-174.
- Stoner, A.W., Ryer, C.H., Parker, S.J., Auster, P.J. & Wakefield, W.W. (2008). Evaluating the role of fish behavior in surveys conducted with underwater vehicles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 1230-1243.
- Swihart, R.K. & Slade, N.A. (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66: 1176-1184.

Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2002). CANOCO Reference manual and software for canonical community ordination (Version 4.5). Wageningen University and Research Centre. Wageningen, Países Bajos.

Thompson, A.A. & Mapstone, B.D. (1997). Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 154: 53-63.

Thresher, R.E. & Gunn, J.S. (1986). Comparative analysis of visual census techniques for highly mobile, reef-associated piscivores (Carangidae). *Environmental Biology of Fishes* 17: 93-116.

Thurstan, R.H., Brockington, S. & Roberts, C.M. (2010). The effects of 118 years of industrial fishing on UK bottom trawl fisheries. *Nature Communications* 1: 1-6.

Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G. & Slade, N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57: 32-37.

Topping, D.T., Lowe, C.G. & Caselle, J.E. (2005). Home range and habitat utilization of adult California sheephead, *Semicossyphus pulcher* (Labridae), in a temperate no-take marine reserve. *Marine Biology* 147: 301-311.

Topping, D.T., Lowe, C.G. & Caselle, J.E. (2006). Site fidelity and seasonal movement patterns of adult California sheephead *Semicossyphus pulcher* (Labridae): an acoustic monitoring study. *Marine Ecology Progress Series* 326: 257-267.

Valle, C. & Bayle-Sempere, J.T. (2009). Effects of a marine protected area on fish assemblage associated with *Posidonia oceanica* seagrass beds: temporal and depth variations. *Journal of Applied Ichthyology* 25: 537-544.

Valle, C., Bayle, J.T. & Ramos, A.A. (2003). Weight-length relationships for selected fish species of the western Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 19: 261-262.

Vander Zanden, M.J., Cabana, G. & Rasmussen, J.B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1142-1158.

Vasconcelos, R.P., Reis-Santos, P., Maia, A., Fonseca, V., França, S., Wouters, N., Costa, M.J. & Cabral, H.N. (2010). Nursery use patterns of commercially important marine fish species in estuarine systems along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 613-624.

Walters, C. (2003). Folly and fantasy in the analysis of spatial catch rate data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 1433-1436.

Ward, J.M., Kirkley, J.E., Metzner, R. & Pascoe, S. (2004). Measuring and assessing capacity in fisheries. Basic concepts and management options. FAO Fisheries Technical Paper, 433 (1).

Watson, D., Harvey, E., Anderson, M. & Kendrick, G. (2005). A comparison of temperate reef fish assemblages recorded by three underwater stereo-video techniques. *Marine Biology* 148: 415-425.

Watson, R. & Pauly, D. (2001). Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature* 414: 534-536.

Watson, R., Kitchingman, A., Gelchu, A. & Pauly, D. (2004). Mapping global fisheries: sharpening our focus. *Fish and Fisheries* 5: 168-177.

Webber, D.M., Mc Kinnon, G.P. & Claireaux, G. (2001). Evaluating differential pressure in the European sea bass *Dicentrarchus labrax* as a telemetered index of swimming speed. In: J.R. Sibert & J.L. Nielsen (eds.), *Electronic Tagging and Tracking in Marine Fisheries*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Weidman, C.R. & Millner, R. (2000). High-resolution stable isotope records from North Atlantic cod. *Fisheries Research* 46: 327-342.

Willis, T.J. (2001). Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* 59: 1408-1411.

Willis, T.J. & Babcock, R.C. (2000). A baited underwater video system for the determination of relative density of carnivorous reef fish. *Marine and Freshwater Research* 51: 755-763.

Willis, T.J., Millar, R.B. & Babcock, R.C. (2000). Detection of spatial variability in relative density of fishes: comparison of visual census, angling, and baited underwater

video. *Marine Ecology Progress Series* 198: 249-260.

Winter, J. (1996). Advances in underwater biotelemetry. In: B.R. Murphy & D.W. Willis (eds.), *Fisheries Techniques*, 2nd edn. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

Wood, S.N. (2000). Modelling and Smoothing Parameter Estimation with Multiple Quadratic Penalties. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 62: 413-428.

Wood, S.N. (2003). Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 65: 95-114.

Wood, S.N. (2006). *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman and Hall / CRC, Boca Raton, USA.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J. & Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.

Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J., Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M., McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg, A.A., Watson, R. & Zeller, D. (2009). Rebuilding Global Fisheries. *Science* 325: 578-585.

Xunta de Galicia, Consellería do Mar (2009). Orde do 17 de setembro de 2009 pola que se desenvolve o Decreto 211/1999, do 17 de xuño, polo que se regula a pesca marítima de recreo. *Diario Oficial de Galicia*: 15238-15246.

Yasué, M., Kaufman, L. & Vincent, A.C.J. (2010). Assessing ecological changes in and around marine reserves using community perceptions and biological surveys. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 407-418.

Yellen, J.E., Brooks, A.S., Cornelissen, E., Mehlman, M.J. & Stewart, K. (1995). A middle stone age worked bone industry from Katanda, Upper Semliki Valley, Zaire.

Science 268: 553-556.

Zeller, D. & Pauly, D. (2005). Good news, bad news: global fisheries discards are declining, but so are total catches. *Fish and Fisheries* 6: 156-159.

Zeller, D., Darcy, M., Booth, S., Lowe, M.K. & Martell, S. (2008). What about recreational catch?: Potential impact on stock assessment for Hawaii's bottomfish fisheries. *Fisheries Research* 91: 88-97.



Departamento de Biología Celular y Molecular
Doctorado en Biología Marina y Acuicultura