

Evaluación de la efectividad del arrecife artificial de Tabarca (Alicante) (sureste de la península Ibérica)

J. T. Bayle Sempere y A. A. Ramos Esplá

Unidad de Biología Marina. Universidad de Alicante. Apartado 99. E-03080 Alicante, España.
Correo electrónico: bayle@ua.es

Recibido en enero de 2003. Aceptado en diciembre de 2003.

RESUMEN

En el área protegida de la reserva marina de Tabarca (Alicante) se levanta un arrecife artificial construido con módulos alveolares muy abiertos y un relieve vertical de 4,5 m de altura. Su eficiencia se ha estudiado mediante la comparación con fondos de roca natural y de pradera de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, 1813 en condiciones de protección. Del análisis de las variables del poblamiento íctico (densidad, número de especies, diversidad y biomasa) se desprende que el arrecife artificial de Tabarca se sitúa entre los dos tipos de fondos naturales estudiados (roca y pradera), con tendencia a semejarse a los fondos de roca natural según aumenta el tiempo de inmersión de los módulos. El análisis multivariante del poblamiento, en relación con las variables estructurales y ambientales utilizadas, evidencia la mayor importancia de la complejidad del hábitat respecto a otras variables, como la estacionalidad o la temperatura.

Palabras clave: Ictiofauna, reserva marina, roca, *P. oceanica*.

ABSTRACT

Effectiveness assessment of an artificial reef off Tabarca Island (Alicante, southeastern Iberian Peninsula)

The efficiency of an artificial reef off Tabarca Island in aggregating a fish assemblage was studied by comparing it with natural rock sea beds and Posidonia oceanica (L.) Delile, 1813 seagrass beds located in the island's marine preserve. A study of the fish assemblage's density, number of species, diversity, and biomass showed that the artificial reef was, in ecological terms, situated between the natural rock grounds and the P. oceanica seagrass bed, with some tendency towards greater similarity to the former as time of submersion increased. Multivariate analysis showed that those variables related to habitat complexity were the most important in structuring the fish assemblage.

Keywords: Fish assemblage, marine preserve, rocky bottom, *Posidonia oceanica*.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes artificiales se han considerado una herramienta de gestión adecuada para mejorar el hábitat marino, incrementar los recursos y actuar sobre los poblamientos litorales en beneficio de las localidades costeras (Seaman, Buckley y Polovina, 1989).

Las finalidades principales del uso de los arrecifes artificiales han sido, en este orden, el aumento de la producción de especies asociadas a sustratos duros (macroalgas, invertebrados y peces) y favorecer o incrementar las capturas de especies asociadas a los arrecifes (Seaman y Sprague, 1991), frecuentemente por la necesidad de mitigar las pérdidas de rendi-

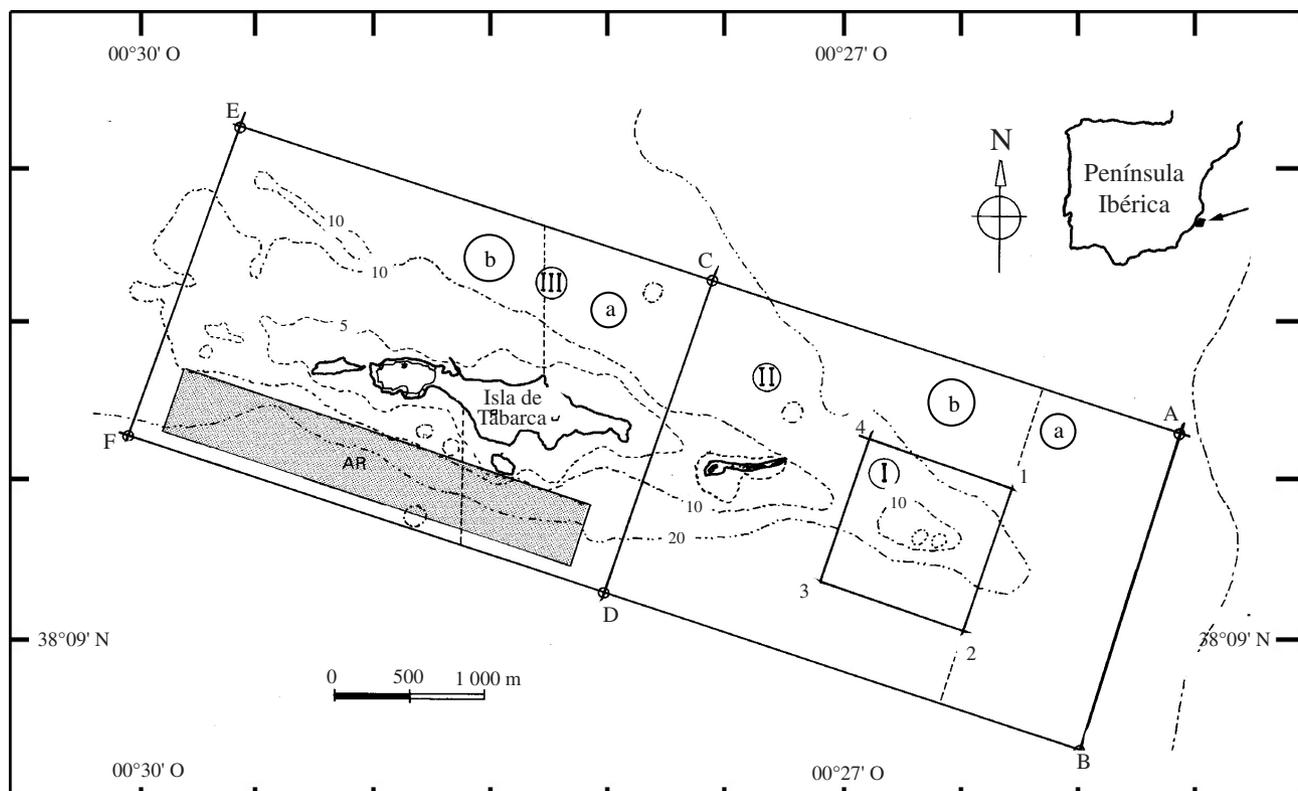


Figura 1. Localización del área de estudio. (AR): arrecife artificial.

miento por sobrepesca, contaminación o destrucción de hábitat. La escasez de conocimientos sobre la ecología de los arrecifes artificiales ha constituido un obstáculo en el debate sobre lo apropiado de su uso en la gestión de los recursos marinos litorales (Seaman, 1997a) y ha frenado su aplicación como herramienta para mitigar ciertos impactos sobre el medio marino (Bohnsack, Johnson y Ambrose, 1991). Conocer mejor el funcionamiento de estas estructuras permitiría diseños más apropiados, un uso más efectivo y el logro de respuestas acerca de los perjuicios que entrañaría la instalación de arrecifes artificiales en circunstancias determinadas.

La evaluación de la eficacia del arrecife artificial como elemento físico estructurador de poblamientos marinos naturales siempre ha sido un aspecto importante y habitualmente se ha realizado por comparación con arrecifes rocosos naturales o con áreas establecidas al azar como control (Bohnsack y Sutherland, 1985), comprobando la existencia de diferencias significativas entre las estructuras artificiales y los fondos naturales cercanos, según determinadas características estructurales y funcionales de los poblamientos (Bohnsack, Johnson y Ambrose, 1991). De esta forma, la imposibilidad de rechazar la hipótesis nula implicaría que el hábitat

artificial funcionaría como un hábitat natural, y su contribución ecológica sería directamente proporcional a la cantidad de fondo marino ocupado. Por otro lado, para determinar hasta qué punto los arrecifes artificiales son eficientes como hábitat, la comparación debería realizarse con zonas rocosas naturales no perturbadas (Carr y Hixon, 1997).

En este trabajo se estudia la eficiencia de un arrecife artificial alveolar como hábitat para albergar un poblamiento de peces litorales, comparando la ictiofauna observada durante tres años con la de unos fondos rocosos naturales y los de una pradera de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, 1813 cercana, todos dentro del área protegida de la reserva marina de Tabarca. El objetivo general es tipificar la posición relativa como hábitat del arrecife artificial entre los tipos de hábitat naturales escogidos y determinar qué factores pueden ser los determinantes de las diferencias observadas. Los objetivos específicos se concretan así:

- Comparar las características que definen la estructura de la comunidad íctica de los tres tipos de hábitat estudiados (densidad, número de especies, diversidad y biomasa) para evaluar la potencialidad del arrecife artificial respecto a los fondos naturales.

- Analizar las poblaciones ícticas presentes, insi-
stiendo en aquellas especies comunes a los tres ti-
pos de hábitat considerados.
- Analizar las relaciones entre la comunidad íc-
tica y las variables ambientales y estructurales (tipo
de fondo, época, año, temperatura y profundidad)
utilizadas para determinar la importancia relativa
de cada una como elemento estructurador de los
poblamientos.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en un arrecife alveolar ins-
talado en la reserva marina de Tabarca (Ramos y
Bayle, 1990) entre 1990 y 1992 (figura 1). Se llevó
a cabo mediante la comparación con los datos ob-
tenidos en fondos cercanos de roca natural y de
pradera de *P. oceanica*, utilizando los censos visuales
en inmersión (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985) como
metodología de muestreo. Los censos de roca natu-
ral se hicieron alrededor de un islote rocoso, a lo
largo de transectos de 50 m × 5 m, entre 8 y 14 m
de profundidad. La comparación se realizó tam-
bién con una demarcación en pradera de *P. oceani-
ca* a 15 m de profundidad para analizar la eficien-
cia del arrecife artificial sobre un rango estructural
más amplio del medio físico.

Los datos se transformaron en densidad de indi-
viduos por unidades de 10 m², para hacer compa-
rables los datos entre los distintos emplazamientos.
El número de especies no se transformó a unidad
de superficie, y se aprovechó la información sólo
para comparaciones descriptivas, dado que es una
variable afectada por el área estudiada y en cada
hábitat se trabajó sobre una superficie diferente.
La biomasa se expresó en g/10 m². La densidad de
individuos, la diversidad y la biomasa se analizaron
mediante un anova (Underwood, 1981) de tres fac-
tores (año, época y sustrato), considerando sólo los
datos de 1991 y 1992 y excluyendo los muestreos
pertenecientes al otoño por carecer de registros
completos para los dos años. Se aplicó a posteriori
el test de Tukey para determinar niveles homogé-
neos dentro de cada factor. El mismo test se aplicó
a las especies elegidas comunes a los tres tipos de
hábitat para el análisis poblacional.

El estudio cuantitativo de la estructura del pobla-
miento se realizó mediante un análisis canónico de
correspondencias (Ter Braak, 1986), relacionando
la matriz de muestras por especies con las variables

categorizadas de época (invierno, primavera, vera-
no y otoño), año (1990, 1991 y 1992) y tipo de sus-
trato (roca natural, pradera y arrecife artificial),
además de las variables cuantitativas temperatura y
profundidad. Previamente, las variables signifi-
cativas se eligieron mediante el test de Monte Carlo a
un nivel de significación del 1%. Se realizó un pri-
mer análisis, a partir del cual se eliminaron las es-
pecies con poco peso en el estudio. A continuación
se realizó un segundo análisis eliminando aquellas
especies que retenían mucha inercia pero que eran
de presencia esporádica, reduciendo las especies a
las más comunes en el transcurso del estudio.

RESULTADOS

Estructura del poblamiento

Se observaron en total 53 especies en el conjun-
to de los tres tipos de hábitat estudiados, de las que
10 se encontraron sólo en los fondos de roca natu-
ral, 4 únicamente en la pradera de *P. oceanica*, y 3
sólo en el arrecife artificial de Tabarca. Por otro la-
do, 10 especies fueron comunes a los fondos de ro-
ca natural y al arrecife artificial y 7 lo fueron entre
los fondos de *P. oceanica* y los de roca natural. Entre
el arrecife artificial y los fondos de *P. oceanica* se en-
contraron únicamente 3 especies comunes. Las res-
tantes 16 especies fueron comunes a los tres tipos
de fondo estudiados. Por separado, en el arrecife
artificial de Tabarca se observaron en total 32 espe-
cies, 30 en los fondos de *P. oceanica* y 43 especies en
los fondos de roca natural.

El número medio de especies fue claramente ma-
yor en los fondos de roca natural a lo largo de todas
las épocas de estudio (figura 2), siendo aproxima-
damente el doble que el registrado en el arrecife ar-
tificial de Tabarca y en los fondos de *P. Oceanica*; así,
los valores medios de riqueza del arrecife artificial se
asemejaron más a los de la pradera de *P. oceanica*.

La densidad de individuos es, en general, más al-
ta en los fondos de roca natural, aunque en algu-
nos muestreos (otoño de 1990, primavera de 1992)
los valores encontrados en este tipo de fondo se
asemejaron bastante a los encontrados en el arreci-
fe artificial (figura 3), con diferencias significativas
para los tres factores considerados (tabla I).

De forma similar se comportó la diversidad (fi-
gura 4), encontrándose diferencias significativas
para los tres factores (tabla I). Los valores obteni-

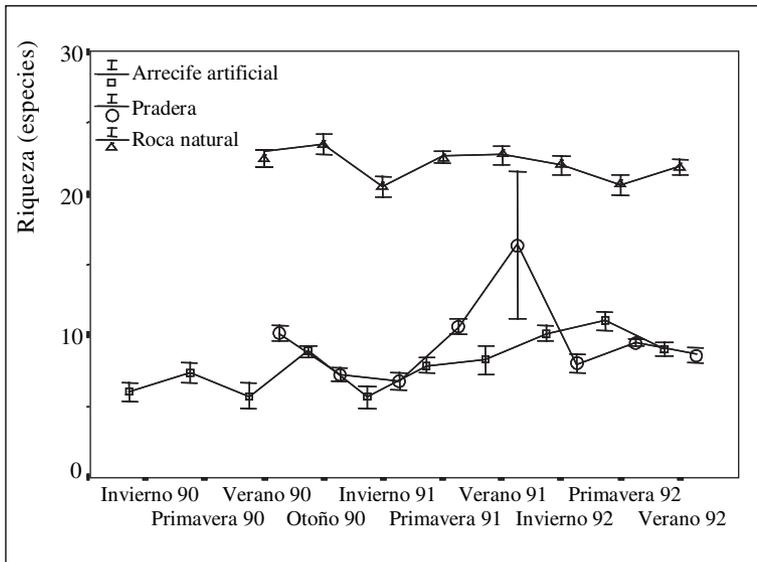


Figura 2. Número medio de especies de los tres tipos de hábitat estudiados.

dos para los fondos de roca natural son significativamente diferentes de los obtenidos en los fondos de *P. oceanica* y en el arrecife artificial, que forman un grupo homogéneo según el test de Tukey.

La biomasa (figura 5) sigue, en general, la misma pauta que las variables anteriores. La de los fondos de roca natural siempre es superior a la del arrecife artificial y a la de los fondos de *P. oceanica* (esta última, con los valores más bajos de los tres tipos de hábitat considerados), excepto en invierno de 1990, en que la biomasa del arrecife artificial es superior a los 13 kg/10 m² debido a la presencia de los cardúmenes de *Seriola dumerili* (Risso, 1810) y en otoño de 1990, cuando los valores obtenidos en el arrecife artificial se asemejaron bastante a los de

es similar entre los tres tipos de hábitat considerados. Estas diferencias se reflejan en los resultados del anova de tres factores (tabla I), que dan diferencias significativas entre los tres tipos de hábitat, quedando netamente diferenciados en el test de homogeneidad de Tukey. En cuanto al resultado de las interacciones del anova de tres factores (año, época y sustrato), cabe comentar la falta de significación de la interacción conjunta de dichos factores, lo que se interpreta como una regularidad en las pautas de variación de las características consideradas en cada hábitat estudiado respecto a los otros dos. En términos biológicos se podría decir que la comunidad íctica en cada tipo de hábitat tiene su propia dinámica, pero ésta es congruente entre los tres tipos de hábitat a lo largo del tiempo.

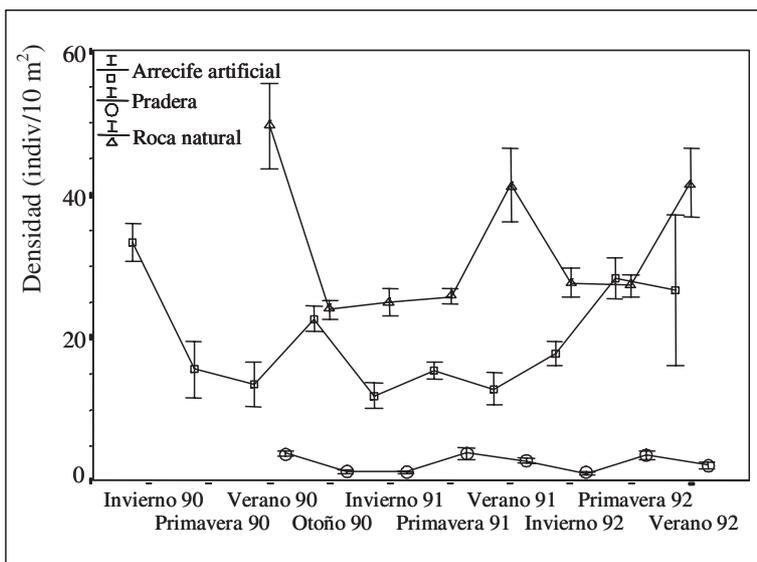


Figura 3. Densidad media (indiv/10 m²) en los tres tipos de hábitat estudiados.

Tabla I. Análisis de la varianza de tres factores (año, época y localidad) de las variables indicadas y comparación de los respectivos niveles mediante el test de Tukey. (g.l.): grados de libertad; (*): $p < 0,05$; (**): $p < 0,025$; (***): $p < 0,001$; (ns): no significativo. (I): invierno; (P): primavera; (V): verano. (PP): pradera de *P. oceanica*; (AA): arrecife artificial; (RN): roca natural.

Variable	Factor	g.l.	MS	F-ratio	Test de Tukey
Abundancia	Año	1	0,155	7,417 **	91 92
	Época	2	0,363	17,34 ***	I V P
	Localidad	2	13,05	622,5 ***	PP AA RN
	Año × época	2	0,005	0,241 ns	
	Año × localidad	2	0,203	9,710 ***	
	Época × localidad	4	0,160	7,647 ***	
	Año × época × localidad	4	0,003	0,151 ns	
Diversidad	Año	1	0,023	6,146 **	91 92
	Época	2	0,002	0,644 ns	
	Localidad	2	0,280	74,27 ***	PP AA RN
	Año × época	2	0,021	5,622 **	
	Año × localidad	2	0,028	7,619 ***	
	Época × localidad	4	0,007	1,976 ns	
	Año × época × localidad	4	0,001	0,469 ns	
Biomasa	Año	1	1,356	21,95 ***	91 92
	Época	2	1,083	17,53 ***	I V P
	Localidad	2	40,21	650,8 ***	PP AA RN
	Año × época	2	0,011	0,188 ns	
	Año × localidad	2	0,108	1,755 ns	
	Época × localidad	4	0,226	3,674 **	
	Año × época × localidad	4	0,026	0,437 ns	

Análisis a nivel de especies

De las 16 especies comunes a los tres tipos de hábitat, 6 tuvieron densidades más altas en el arrecife artificial, 9 presentaron mayor densidad en los fondos de roca natural y sólo una fue más abundante en los fondos de *P. oceanica*. Todas presentaron diferencias significativas de densidad entre los diferentes tipos de sustratos considerados (tabla II).

En el caso de *Coris julis* (Linnaeus, 1758) (figura 6), aparece con mayor densidad en el arrecife artificial, pero sin diferenciarse significativamente de los fondos de roca natural según los resultados del test de Tukey. No se encontraron diferencias significativas entre épocas estudiadas, y su presencia fue continuada a lo largo del tiempo, con máximos en primavera de 1992 en el caso del arrecife artificial y en invierno de 1991 en el caso de los fondos de roca natural.

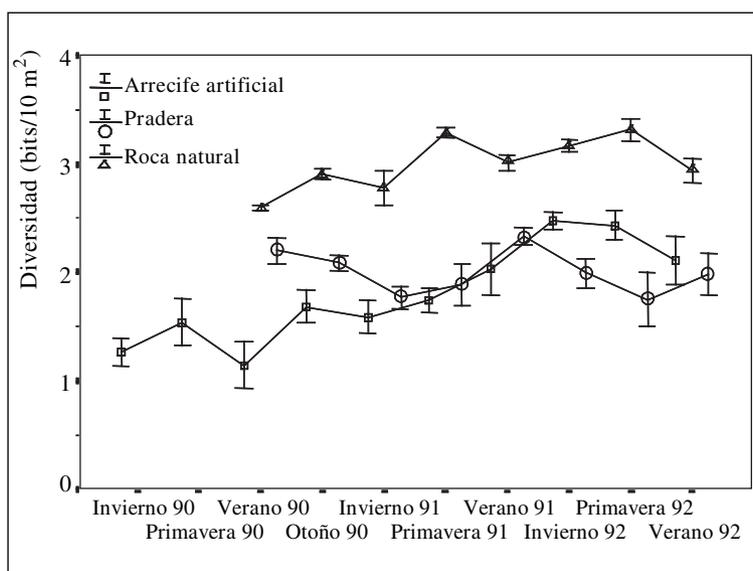


Figura 4. Valores medios de diversidad (bits/10 m²) en los tres tipos de hábitat estudiados.

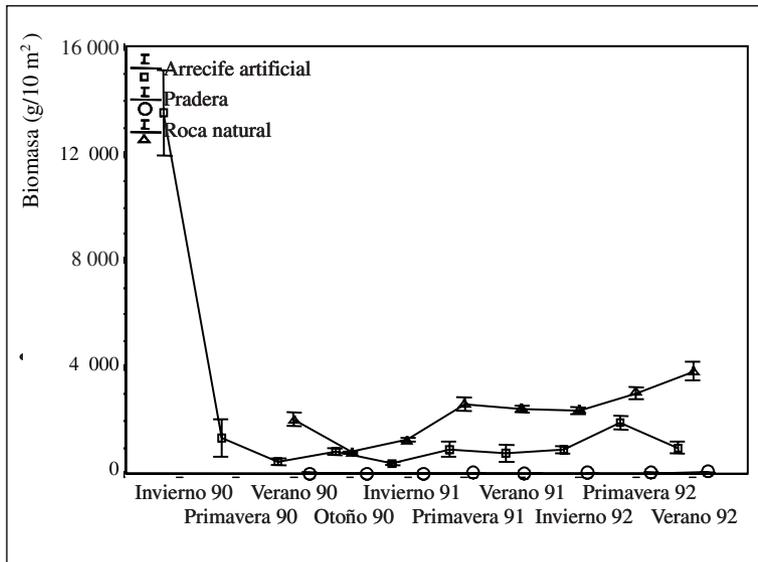


Figura 5. Biomasa media (g/10 m²) en los tres tipos de hábitat estudiados.

Tabla II. Análisis de la varianza de tres factores (año, época y localidad) de la densidad de las especies comunes a los tres tipos de fondo analizados (arrecife artificial, pradera y roca natural) y comparación de los respectivos niveles mediante el test de Tukey. (g.l.): grados de libertad; (*): p < 0,05; (**): p < 0,025; (***): p < 0,001; (ns): no significativo. (I): invierno; (P): primavera; (V): verano. (PP): pradera de *P. oceanica*; (AA): arrecife artificial; (RN): roca natural.

Especie	Factor	g.l.	MS	F-ratio	Test de Tukey
<i>Sciaena umbra</i>	Año	1	0,72	34,52 ***	91 92
	Época	2	0,01	0,47 ns	
	Localidad	2	1,86	98,68 ***	PP AA RN
	Año × época	2	0,01	0,65 ns	
	Año × localidad	2	0,38	18,06 ***	
	Época × localidad	4	0,01	0,27 ns	
	Año × época × localidad	4	0,03	1,49 ns	
<i>Diplodus annularis</i>	Año	1	0,01	9,11 **	91 92
	Época	2	0,01	8,81 ***	I V P
	Localidad	2	0,35	311,9 ***	AA PP RN
	Año × época	2	0,01	7,99 ***	
	Año × localidad	2	0,02	19,65 ***	
	Época × localidad	4	0,01	8,98 ***	
	Año × época × localidad	4	0,01	4,78 ***	
<i>Diplodus puntazzo</i>	Año	1	0,00	0,27 ns	
	Época	2	0,02	3,42 *	V I P
	Localidad	2	0,25	44,68 ***	PP RN AA
	Año × época	2	0,03	4,54 **	
	Año × localidad	2	0,01	1,15 ns	
	Época × localidad	4	0,02	3,68 **	
	Año × época × localidad	4	0,03	4,51 **	
<i>Diplodus vulgaris</i>	Año	1	0,13	3,85 ns	
	Época	2	0,37	11,36 ***	V I P
	Localidad	2	11,22	341,46 ***	PP RN AA
	Año × época	2	0,01	0,3 ns	
	Año × localidad	2	0,04	1,22 ns	
	Época × localidad	4	0,37	11,38 ***	
	Año × época × localidad	4	0,07	2,23 ns	

Tabla II (Continuación).

Especie	Factor	g.l.	MS	F-ratio	Test de Tukey	
<i>Chromis chromis</i>	Año	1	0,09	2,31	ns	
	Época	2	0,46	12,06	***	P I V
	Localidad	2	8,14	214,1	***	PP AA RN
	Año × época	2	0,06	1,61	ns	
	Año × localidad	2	0,35	9,28	***	
	Época × localidad	4	0,17	4,51	**	
	Año × época × localidad	4	0,13	3,46	**	
<i>Coris julis</i>	Año	1	0,11	5,51	**	91 92
	Época	2	0,03	1,44	ns	
	Localidad	2	0,83	42,48	**	PP <u>RN AA</u>
	Año × época	2	0,02	0,97	ns	
	Año × localidad	2	0,15	7,6	**	
	Época × localidad	4	0,11	5,45	***	
	Año × época × localidad	4	0,01	0,34	ns	
<i>Labrus merula</i>	Año	1	0,00	1,51	ns	
	Época	2	0,01	2,73	ns	
	Localidad	2	0,05	28,84	***	PP <u>AA RN</u>
	Año × época	2	0,01	3,03	ns	
	Año × localidad	2	0,01	6,66	**	
	Época × localidad	4	0,01	7,02	***	
	Año × época × localidad	4	0,00	2,17	ns	
<i>Symphodus tinca</i>	Año	1	0,23	34,51	***	91 92
	Época	2	0,06	8,71	***	<u>LV P</u>
	Localidad	2	0,84	125,9	***	PP AA RN
	Año × época	2	0,00	0,06	ns	
	Año × localidad	2	0,11	14,25	***	
	Época × localidad	4	0,09	13,67	***	
	Año × época × localidad	4	0,01	1,07	ns	
<i>Chromis chromis</i>	Año	1	0,09	2,31	ns	
	Época	2	0,46	12,06	***	P I V
	Localidad	2	8,14	214,1	***	PP AA RN
	Año × época	2	0,06	1,61	ns	

En cuanto a *Diplodus vulgaris* (E. G. St-Hilaire, 1817) y *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777), la densidad de individuos fue significativamente diferente entre los tres tipos de hábitat considerados (tabla II), y resultó mayor en el arrecife artificial. Sin embargo, la variación interanual no fue significativa. La densidad de *D. vulgaris* (figura 6) tuvo una dinámica mucho más fluctuante en el arrecife artificial que en los fondos de roca natural, con máximos en otoño de 1990, primavera de 1991 y primavera de 1992; solamente en un muestreo (verano de 1991) los valores de densidad de esta especie en el arrecife artificial fueron inferiores a los de los fondos de roca natural. *D. puntazzo* (figura 6) tuvo valores máximos de densidad en el arrecife artificial en otoño de 1990 y en primavera de 1992, y en un orden de magnitud inferior a los encontrados para *D. vulgaris* tanto en el arrecife artificial como en los fondos de roca natural.

Sciaena umbra (Linnaeus, 1758), *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758) y *Symphodus tinca* (Linnaeus, 1758) registraron densidades significativamente diferentes

en cada uno de los tipos de hábitat estudiados (tabla II). En el caso de *S. umbra* (figura 6), las densidades en el arrecife artificial acaban siendo mayores que en los fondos de roca natural, a pesar de que en estos los valores de densidad mantienen una constancia más uniforme. *C. chromis* mostró mayor densidad en los fondos de roca natural a lo largo de todo el estudio excepto en primavera de 1992, en que se registraron valores similares a los encontrados en el arrecife artificial (figura 6). La dinámica temporal fue muy fluctuante, con máximos en las épocas estivales durante los tres años estudiados, coincidiendo con los momentos de reclutamiento de los juveniles. La tercera especie, *S. tinca*, con un patrón de densidad similar entre localidades, presentó una dinámica claramente diferenciada entre fondos de roca natural y el arrecife artificial (figura 6). Si en el primer hábitat estudiado se observó una pauta más homogénea a lo largo del tiempo, con máximos en invierno de 1991 y en verano de 1992, en el arrecife artificial se registraron densidades máximas en la

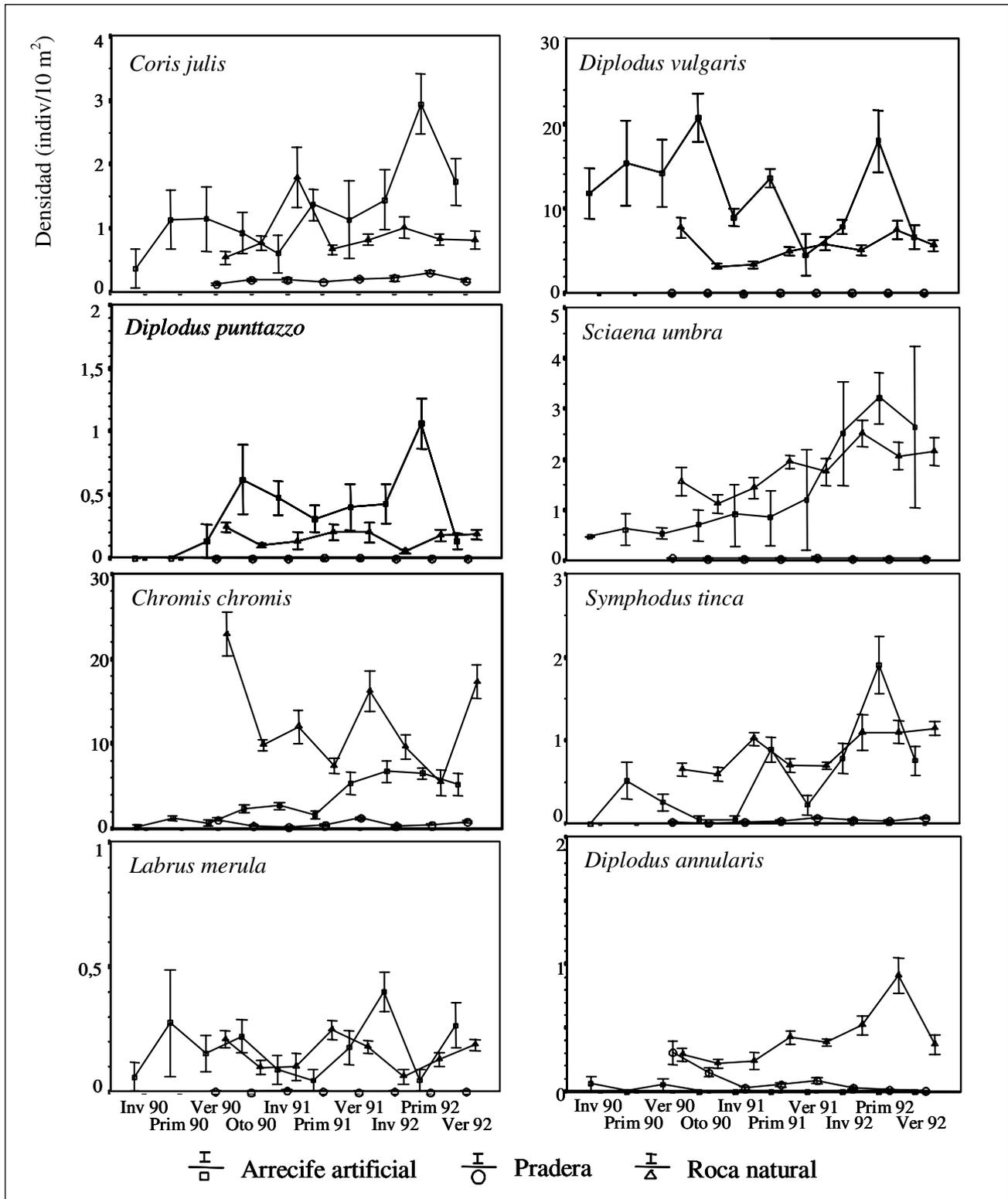


Figura 6. Densidad media (indiv/10 m²) de las especies seleccionadas en los tres tipos de hábitat estudiados.

primavera de cada año estudiado, y la mayor se produce en primavera de 1992.

Labrus merula (Linnaeus, 1758) (figura 6) mostró densidades similares entre el arrecife artificial y los

fondos de roca natural, de manera que el test de Tukey (tabla II) no aprecia diferencias significativas entre estas dos localidades. Esta especie manifestó una dinámica muy fluctuante, sin un patrón temporal

determinado, de forma que en el análisis de varianza resultó con diferencias no significativas entre años y épocas de estudio. *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758) se observó con densidades claramente más altas en los fondos de roca natural, con un máximo en primavera de 1992 (figura 6). En este caso, las densidades observadas en los fondos de *P. oceanica* fueron mayores que las observadas en el arrecife artificial.

Relación entre el poblamiento íctico y las variables ambientales consideradas

La varianza explicada por los tres primeros ejes del análisis multivariante de las especies observadas –eliminando las muy raras, con poco peso en el análisis, y aquéllas con una aparición esporádica aunque en abundancias altas, como *S. dumerili* y *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758)– es de un 41,9%. Los resultados de este análisis muestran el papel destacado de la variable sustrato (tabla III), que explica el 34,5% de la inercia total. Las variables ambientales (profundidad y temperatura) explican un porcentaje de inercia importante y comparten un porcentaje considerable de inercia con la variable sustrato. El resto de variables (año y época) explican porcentajes de inercia muy bajos y mostraron poca inercia compartida con las variables sustrato y ambientales.

La ordenación de las muestras en el espacio multivariante refleja una cierta segregación entre los diferentes tipos de fondos, aunque sin solución de continuidad definida (figura 7). En el análisis canónico de correspondencias se distinguen la mayor parte de las muestras de los fondos de *P. oceanica* en el cuadrante superior-derecho de la ordenación. En el centro se sitúan las muestras de los fondos de roca natural, y desplazadas hacia el cuadrante superior-izquierdo se encuentran la mayor parte de las muestras del arrecife artificial. Sin embargo, la segregación no es neta, apreciándose muestras de un tipo de sustrato mezcladas con otras de los otros fondos. De todos modos, la polarización de la ordenación entre

las variables roca y artificial es patente. La repartición de las especies en el espacio multidimensional sigue la tendencia marcada por las variables artificial y roca (figura 8). Hacia el extremo negativo del eje 1 encontramos a *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) y *Spondyllosoma cantharus* (Linnaeus, 1758), registradas más frecuentemente en el arrecife artificial. En el otro extremo del eje 1, se sitúan *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1854), *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841), *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) y Mugilidae, que aparecieron con mayor frecuencia en los fondos de roca natural. Hacia el extremo del cuadrante superior-derecho, se sitúan *Boops boops* (Linnaeus, 1758) y *Symphodus cinereus* (Bonnaterre, 1788) que se observaron con más frecuencia en los fondos de *P. oceanica*.

La ordenación de las variables consideradas (figura 9) muestra la polarización entre las variables artificial y roca, que definen el carácter del eje 1 como un gradiente entre dos tipos de hábitat. La variable artificial correlaciona negativamente con este eje (-0,824) y la variable roca se encuentra en la parte positiva del eje con una correlación de 0,777. Ambas resultan significativas en el proceso de selección de variables, explicando conjuntamente un 72,9% de la variabilidad explicada por todas ellas. Se refuerza así el papel del sustrato y, consecuentemente, la complejidad estructural inherente a cada tipo de hábitat al considerar sólo aquellas especies de aparición más constante a lo largo del periodo estudiado. En este caso, la variable profundidad sigue resultando no significativa, a pesar de la importancia que a priori se le suponía. Las variables relacionadas con el tiempo (año y época), aunque resultan significativas (excepto primavera y 1992), explican muy poca variabilidad de los datos (tabla IV).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos al comparar el arrecife artificial de Tabarca con los fondos rocosos naturales y de pradera de *P. oceanica* cercanos son simila-

Tabla III. Valores de inercia explicada e inercia compartida por los diferentes tipos de factores considerados.

Inercia total = 1,234				
	Año	Época	Sustrato	Ambientales
Año	0,065			
Época	0,004	0,139		
Sustrato	0,003	0,048	0,426	
Ambientales	0,010	0,051	0,295	0,319

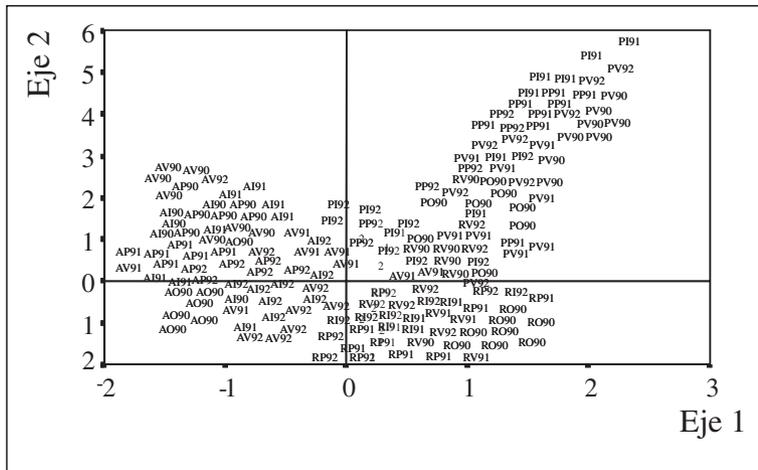


Figura 7. Ordenación de las muestras en el análisis canónico de correspondencias.

res a los obtenidos en otros estudios en cuanto al número de especies registradas. En principio, el funcionamiento de estas estructuras artificiales no debería ser diferente a la de los arrecifes naturales (Bohnsack, Johnson, y Ambrose, 1991), sin perjuicio de las diferencias debidas a las complejidades estructurales distintas o a la localización.

En general, la riqueza de especies suele ser mayor en los fondos de roca natural (Randall, 1963; Fast y Pagan, 1974; Smith, Hensley y Mathews, 1979; Alevizon *et al.*, 1985; Burchmore *et al.*, 1985; Matthews, 1985; D'Anna *et al.*, 1994; Pérez Ruzafa *et al.*, 1995; Carr y Hixon, 1997; Neves Santos, 1997; Rooker *et al.*, 1997; Herrera, 1998), aunque en ocasiones se han encontrado riquezas mayores en arrecifes artificiales que en fondos de roca natural (Stephens *et al.*, 1984; Ambrose y Swarbrick, 1989). La comparación del número de especies entre arrecifes artificiales y fondos de arena o de fanerógamas marinas suele dar valores de riqueza mayores para los arrecifes artificiales (Bregliano y Ody,

1987; D'Anna *et al.*, 1994; Fujita *et al.*, 1996), resultado con el que concuerdan los obtenidos en la comparación del arrecife artificial de Tabarca con los fondos de *P. oceanica*.

La composición de especies del arrecife artificial de Tabarca se asemejó más al poblamiento de roca natural que al de *P. oceanica*, dado el número de especies que compartían ambos tipos de fondo (26 especies). Esta tendencia, ya señalada por otros autores (Pérez Ruzafa *et al.*, 1995; D'Anna *et al.*, 1994; Matthews, 1985; Bregliano y Ody, 1987), se sitúa, en cuanto a las características de su poblamiento, entre los fondos de roca natural y los de pradera de *P. oceanica*, con unos patrones similares a los obtenidos por otros autores (Badalamenti y D'Anna, 1995; Fujita *et al.*, 1996; D'Anna *et al.*, 1995). Por otro lado, las especies comunes a los tres tipos de hábitat presentaron diferencias en cuanto a los porcentajes de abundancia en cada emplazamiento estudiado, de forma similar a lo obtenido por otros autores (Talbot, Russell y Anderson, 1978; Ambrose y Swarbrick,

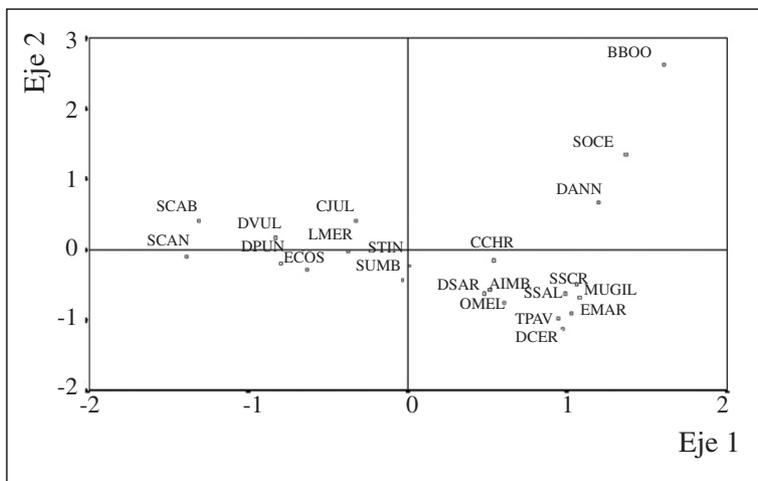


Figura 8. Ordenación de las especies en el análisis canónico de correspondencias.

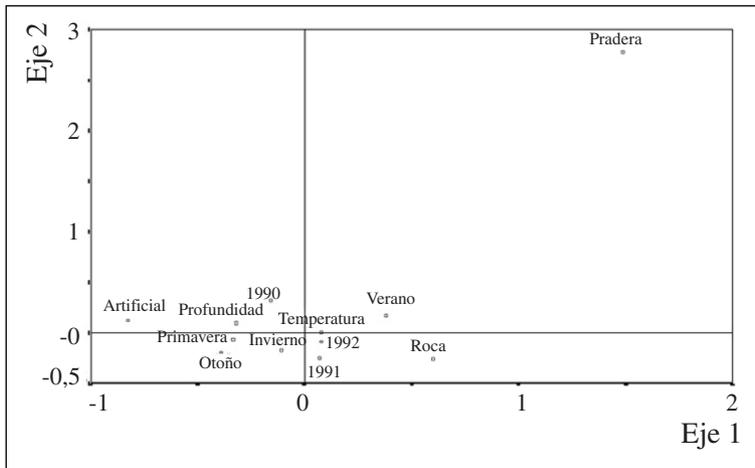


Figura 9. Ordenación de las variables en el análisis canónico de correspondencias.

1989). Las causas de estas diferencias entre los respectivos repartos de abundancias serían diversas. Por una lado, podrían deberse a causas de índole autoecológica, como el caso de *S. cabrilla*, especie típica de zonas infralitorales profundas y circalitorales (García-Rubiés, 1997), razón por la que fue mucho más abundante en el arrecife artificial; recíprocamente, *S. salpa* suele encontrarse en zonas más someras, moviéndose a lo largo de los fondos de *P. oceanica* y de roca natural, donde obtiene su alimento (Havelange *et al.*, 1997), por lo que su presencia fue anecdótica en el arrecife artificial de Tabarca.

Una causa similar explicaría la distribución de *Thalassoma pavo* (L., 1758) entre los tres tipos de hábitat estudiados, ya que es una especie típica de zonas rocosas poco profundas (Whitehead *et al.*, 1984), y también la de *Oblada melanura* (L., 1758), que suele encontrarse en los metros más superficiales de la columna de agua. En el caso de *D. vulgaris* y *D. puntazzo*, típicas de zonas rocosas infralitorales (Sala, 1997), los mayores valores de densidad registrados en el arrecife artificial de Tabarca se deberían principalmente al posible efecto de agregación de las estructuras artificiales sobre los cardúmenes de estas especies (Bohnsack y Sutherland, 1985), más razonablemente que a la mayor abundancia de éstas en el hábitat artificial. Otras especies, como *C. chromis*, *C. julis* o *S. tinca*, presentaron un incremento continuo de densidad en el arrecife artificial de Tabarca respecto a los fondos de roca natural, que estuvo, casi con seguridad, asociado al aumento de la cobertura bentónica del hábitat artificial y a la cantidad de alimento disponible asociado con la comunidad bentónica (Herrera, 1998; Relini *et al.*, 1994). El caso de *S. umbra*, aunque similar a las tres últimas especies citadas en cuanto a dinámica temporal, las causas de su

distribución numérica entre los tipos de hábitat estaría más ligada a la localización de lugares idóneos por su estructura espacial, dada su preferencia por las zonas rocosas con abundantes grietas y pequeñas cuevas donde refugiarse durante el día. No parece que las especies restantes estén condicionadas por factores propios de cada hábitat estudiado o por preferencias ecológicas. Su distinta repartición puede deberse a su comportamiento errático (por ejemplo, *Dentex dentex* (L., 1758) o *Atherina* sp.), o a que su biología esté más determinada por causas estacionales (*Mullus surmuletus* L., 1758, *S. cantharus*).

A pesar de la tendencia a presentar una composición de especies similar, el arrecife artificial de Tabarca mostró unos índices de diversidad significativamente menores que los fondos de roca natural y más similares a los valores de los fondos de *P. oceanica*. Probablemente, esto sea imputable al tiempo de inmersión de los módulos (Relini *et al.*, 1994), aunque algunos autores muestran resultados que igualan la diversidad de los arrecifes artificiales con los fondos de roca natural (Ambrose y Swarbrick, 1989). Por otro lado, la inmadurez del poblamiento del arrecife artificial de Tabarca y la debilidad de las interacciones interespecíficas serían la causa de la mayor variabilidad del poblamiento del arrecife artificial respecto los fondos de roca natural (Talbot, Russell y Anderson, 1978).

La densidad y la biomasa tuvieron siempre valores mayores en los fondos de roca natural que en el arrecife artificial de Tabarca o en los fondos de *P. oceanica*. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en arrecifes artificiales cercanos (Pérez Ruzafa *et al.*, 1995; Herrera, 1998), aunque lo habitual en la literatura científica sea encontrar valores más altos de estas dos variables en los sustratos ar-

Tabla IV. Selección de variables con indicación de su significación. (*): $p < 0,05$; (**): $p < 0,01$; (ns): no significativo.

Varianza explicada por todas las variables = 0,59			
Variable	F	Varianza explicada	Varianza acumulada
Artificial	66,42 **	0,31	
Roca	26,49 **	0,12	0,43
Pradera	ns		
Profundidad	ns		
1990	12,20 **	0,04	0,47
Otoño	12,28 **	0,05	0,52
Verano	9,82 **	0,03	0,55
1991	4,10 **	0,02	0,57
1992	ns		
Invierno	3,01 **	0,01	0,58
Primavera	ns		
Temperatura	2,05 *	0,01	0,59

tificiales (Laufle y Pauley, 1985; Matthews, 1985; Ambrose y Swarbrick, 1989; DeMartini *et al.*, 1994; Danner, Wilson y Schlotterbeck, 1994; Beets y Hixon, 1994; D'Cruz, Creech y Fernández, 1994; D'Anna *et al.*, 1995; Fujita *et al.*, 1996; Fabi y Fiorentini, 1994). Las causas propuestas para explicar estos resultados sugerían el efecto concentrador de las estructuras artificiales sobre los cardúmenes de ciertas especies y las distintas unidades muestrales utilizadas para estudiar los fondos naturales o los sustratos artificiales (Bohnsack y Sutherland, 1985), lo que resulta en unas densidades mayores, independientemente de que la abundancia absoluta total fuera mayor en los fondos naturales (Ambrose y Swarbrick, 1989).

En la actualidad, como ponen de manifiesto algunos autores para el caso concreto de los arrecifes artificiales (Carr y Hixon, 1997), la causa principal de estas diferencias proviene de las complejidades y configuraciones espaciales distintas de los tipos de hábitat estudiados. La mayor parte de los trabajos citados que comparaban arrecifes artificiales con zonas rocosas naturales, muestreaban arrecifes naturales con una complejidad espacial y un tamaño muestral mucho menores que los arrecifes artificiales en estudio, resultando densidades mayores para los arrecifes artificiales, como ponen de manifiesto Rooper *et al.* (1997). Este efecto es mucho más evidente cuando la comparación se realizaba con sustratos arenosos desnudos, en los que luego se instalaba el arrecife artificial (Bregliano y Ody, 1987); la misma tendencia se observa si la comparación se realiza-

ba con macrófitos marinos (DeMartini, Roberts y Anderson, 1989; Jesse, Carpenter y Carter, 1985). Estos últimos trabajos ya ponen de manifiesto la importancia del relieve vertical y de la complejidad estructural del hábitat, aunque también se reconoce la del efecto borde (Jesse, Carpenter y Carter, 1985) o de la distancia a fondos rocosos naturales (Bombace *et al.*, 1994).

Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con los obtenidos por aquellos autores que dan preponderancia al efecto de la complejidad en la configuración del hábitat por encima de otros factores, como la profundidad, que a priori parecían poder condicionar la estructura de la comunidad (Harmelin, 1990). El arrecife artificial de Tabarca, construido con módulos alveolares muy abiertos y con un relieve vertical de 4,5 m, se ha comparado con una zona rocosa alrededor de un islote de pequeño tamaño que presentaba relieves verticales semejantes y zonas con grandes bloques rocosos, con gran profusión de grietas y pequeñas cuevas que diversificaban el espacio en cuanto a tamaño y disposición de los microhábitat. La importancia de estas características del sustrato como elemento estructurador de los poblamientos ícticos ha sido puesta de manifiesto por varios autores (Molles, 1978; Patton, Grove y Harman, 1985; Ody y Harmelin, 1994; García Charton, 1995; Friedlander y Parrish, 1998; Öhman y Rajasuriya, 1998), e incluso han sido propiedades propuestas a tener muy en cuenta en el diseño y construcción de los arrecifes artificiales (Harmelin y Bellan-Santini, 1987), considerándose fundamentales para maximizar el potencial productivo de estas estructuras (Pickering y Whitmarsh, 1997).

Los resultados del presente trabajo evidencian la mayor importancia de la complejidad estructural del hábitat respecto otros aspectos, como la estacionalidad en la estructuración y la dinámica de los poblamientos ícticos, como ya han apuntado algunos autores (Bohnsack, 1991). La heterogeneidad espacial a diferentes escalas favorece el aumento y diversificación de los recursos tróficos disponibles (Harmelin y Bellan-Santini, 1987) y aumenta la disponibilidad de refugios para los peces, contribuyendo a estructurar la comunidad íctica (Caley y St. John, 1996). Este factor, junto con una mayor disponibilidad energética (Guégan, Lek y Oberdorff, 1998), explicarían por qué los fondos de roca natural estudiados presentaron valores en las variables de la comunidad mayores que los re-

gistrados en el arrecife artificial de Tabarca, y sitúa a éste entre la roca natural y los fondos de *P. oceanica*.

A la vista de estos resultados se puede concluir que la eficiencia del arrecife artificial de Tabarca como sustrato para incrementar las poblaciones de peces litorales está limitada por su diseño, desprovisto posiblemente de una complejidad estructural mayor en cuanto a la creación de un número superior de microhábitat. Aunque se aprecie una tendencia de la comunidad íctica a asemejarse a la de roca natural en cuanto a composición, los valores de abundancia total y biomasa están muy alejados de los obtenidos en los fondos rocosos naturales. Para utilizar los arrecifes artificiales como herramienta de gestión, tendrían que simular adecuadamente la complejidad estructural de los arrecifes naturales y favorecer en todo lo posible el desarrollo de la comunidad bentónica (Carr y Hixon, 1997); además, su volumen debe ser considerablemente elevado (Ambrose y Swarbrick, 1989). De esta forma, junto con otras medidas de gestión tendientes a controlar el esfuerzo de pesca, se conseguiría que los arrecifes artificiales funcionaran como una medida de gestión eficiente de las pesquerías artesanales y como elemento de mejora del hábitat submarino.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con el apoyo y colaboración de la Secretaría General de Pesca Marítima y del Club Náutico de Santa Pola. Agradecemos también la asistencia durante los muestreos de los guardapescas Juan Fuster y José Ruso (Pichu). Este trabajo se financió con una beca de FPI de la Conselleria de Educación y Ciencia de la Generalitat Valenciana.

BIBLIOGRAFÍA

- Alevizon, W. S., R. Richardson, P. Pitts y G. Serviss. 1985. Coral zonation and patterns of community structure in Bahamian reef fishes. *Bulletin of Marine Science* 36 (2): 304-318.
- Ambrose, R. F. y S. L. Swarbrick. 1989. Comparison of fish assemblages on artificial and natural reefs off the coast of southern California. *Bulletin of Marine Science* 44 (2): 718-733.
- Badalamenti, F. y G. D'Anna. 1995. Esperienze di barriere artificiali nel Golfo di Castellammare (Sicilia Nord-Occidentale). *Biologia Marina Mediterranea* 2 (1): 165-173.
- Beets, J. y M. A. Hixon. 1994. Distribution, persistence and growth of groupers (Pisces: Serranidae) on artificial and natural patch reefs in the Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 470-483.
- Bohnsack, J. A. 1991. Habitat structure and the design of artificial reefs. En: *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. S. S. Bell, E. D. McCoy y H. R. Mushinsky (eds.): 412-426. Chapman and Hall.
- Bohnsack, J. A., D. L. Johnson y R. F. Ambrose. 1991. Ecology of artificial reef habitats and fishes. En: *Artificial habitats for marine and freshwater fisheries*. W. Seaman y L. M. Sprague (eds.): 61-107. Academic Press.
- Bohnsack, J. A. y D. L. Sutherland. 1985. Artificial reef research: a review with recommendations for future priorities. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 11-39.
- Bombace, G., G. Fabi, L. Fiorentini y S. Speranza. 1994. Analysis of the efficacy of artificial reefs located in five different areas of the Adriatic Sea. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 559-580.
- Bregliano, P. y D. Ody. 1987. Structure du peuplement ichthyologique de substrat dur à travers le suivi des recifs artificiels et d'une zone naturelle témoin. En: *Colloque franco-japonais de Océanographie* (16-21 de septembre, 1985. Marsella, Francia) 6: 101-112.
- Burchmore, J. J., D. A. Pollard, J. D. Bell, M. J. Middleton, B. C. Pease y J. Matthews. 1985. An ecological comparison of artificial and natural rocky reef fish communities in Botany Bay, New South Wales, Australia. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 70-85.
- Caley, M. J. y J. St. John. 1996. Refuge availability structures assemblages of tropical reef fishes. *Journal of Animal Ecology* 65: 414-428.
- Carr, M. H. y M. A. Hixon. 1997. Artificial reefs: the importance of comparisons with natural reefs. *Fisheries* 22 (4): 28-33.
- D'Anna, G., F. Badalamenti, M. Gristina y C. Pipitone. 1994. Influence of artificial reefs on coastal nekton assemblages of the Gulf of Castellammare (northwest Sicily). *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 418-433.
- D'Anna, G., F. Badalamenti, R. Lipari, A. Cuttitta y C. Pipitone. 1995. Fish assemblage analysis by means of a visual census survey on an artificial reef and on natural areas in the Gulf of Castellammare (NW Sicily). En: *ECOSET'95. International conference on ecology system enhancement technology for aquatic environments*. Japan International Marine Science and Technology Federation (27-31 de octubre, 1995. Tokyo, Japón): 221-226.
- D'Cruz, T., S. Creech y J. Fernández. 1994. Comparison of catch rates and species composition from artificial and natural reefs in Kerala, India. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 1029-1037.
- Danner, E. M., T. C. Wilson y R. E. Schlotterbeck. 1994. Comparison of rockfish recruitment of nearshore artificial and natural reefs off the coast of central California. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 333-343.
- DeMartini, E. E., A. M. Barnett, T. D. Johnson y R. F. Ambrose. 1994. Growth and production estimates for

- biomass-dominant fishes on a southern California artificial reef. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 484-500.
- DeMartini, E. E., D. A. Roberts y T. W. Anderson. 1989. Contrasting patterns of fish density and abundance at an artificial rock reef and a cobble-bottom kelp forest. *Bulletin of Marine Science* 44 (2): 881-893.
- Fabi, G. y L. Fiorentini. 1994. Comparison between an artificial reef and a control site in the Adriatic sea: analysis of four years of monitoring. *Bulletin of Marine Science* 55 (2-3): 538-558.
- Fast, D. E. y F. A. Pagan. 1974. Comparative observations of an artificial tire reef and natural patch reefs off southwestern Puerto Rico. En: *Proceedings of the Artificial reef conference*. L. Colunda y R. Stone (eds.) TAMU-SG-74-103: 49-50. Universidad Texas A&M.
- Friedlander, A. M. y J. D. Parrish. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224: 1-30.
- Fujita, T., D. Kitagawa, Y. Okuyama, Y. Jin, Y. Ishito y T. Inada. 1996. Comparison of fish assemblage among an artificial reef, a natural reef and a sandy-mud bottom site on the shelf off Iwate, northern Japan. *Environmental Biology of Fishes* 46: 351-364.
- García Charton, J. A. 1995. *Relaciones con el hábitat y factores ambientales que determinan la estructura espacial del poblamiento ictiológico de los fondos rocosos infralitorales del Mediterráneo occidental*. Tesis de licenciatura. Universidad de Murcia: 146 pp.
- García-Rubiés, A. 1997. *Estudi ecològic de les poblacions de peixos litorals sobre substrat rocós a la Mediterrània occidental: efectes de la fondària, el substrat, l'estacionalitat i la protecció*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona: 261 pp.
- Guégan, J. F., S. Lek y Th. Oberdorff. 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391: 382-384.
- Harmelin, J. G. 1990. Ichthyofaune des fonds rocheux de Méditerranée: structure du peuplement du coralligène de l'Île de Port Cros (Parc national, France). *Mésogée* 50: 23-30.
- Harmelin, J. G. y D. Bellan-Santini. 1987. Modèles naturels pour les récifs artificiels en Méditerranée. *Colloque franco-japonais de Océanographie* (16-21 de septembre, 1985. Marsella, Francia) 6: 85-92.
- Harmelin-Vivien, M. L., J. G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc y G. Lasserre. 1985. Evaluation des peuplements et populations de poissons. Méthodes et problèmes. *Revue Ecologique (Terre Vie)* 40: 467-539.
- Havelange, S., G. Lepoint, P. Dauby y J. M. Bouqueneau. 1997. Feeding of the sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem: diet and carbon flux. *PSZN. Marine Ecology* 18 (4): 289-297.
- Herrera, R. 1998. *Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguin (Gran Canaria) y Lanzarote*. Tesis doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria: 270 pp.
- Jesse, W. N., A. L. Carpenter y J. W. Carter. 1985. Distribution patterns and density estimates of fishes on a southern California artificial reef with comparisons to natural kelp reef habitats. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 214-226.
- Laufle, J. C. y G. B. Pauley. 1985. Fish colonization and materials comparisons on a Puget Sound artificial reef. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 227-243.
- Matthews, K. R. 1985. Species similarity and movements of fishes on natural and artificial reefs in Monterey Bay, California. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 252-270.
- Molles, M. C. 1978. Fish species diversity on model and natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecological Monographs* 48: 289-305.
- Neves Santos, M. 1997. *Ichthyofauna of the artificial reefs of the Algarve coast. Exploitation strategies and management of local fisheries*. Tesis doctoral. Universidad de El Algarve: 268 pp.
- Ody, D. y J. G. Harmelin. 1994. Influence de l'architecture et de la localisation de récifs artificiels sur leurs peuplements de poissons en Méditerranée. *Cybiurn* 18 (1): 57-70.
- Öhman, M. C. y A. Rajasuriya. 1998. Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* 53: 19-31.
- Patton, M. L., R. S. Grove y R. F. Harman. 1985. What do natural reefs tell us about designing artificial reefs in southern California. *Bulletin of Marine Science* 37 (1): 279-298.
- Pérez Ruzafa, A., J. A. García Charton, C. Marcos Diego, J. M. Gutiérrez Ortega, V. Aliaga García, E. Barcal Bellod, A. I. Fernández Martínez, M. González Wangüemert, M. Ibrahim Hegazi, P. Romero Azorín y F. Salas Herrero. 1995. Seguimiento de arrecifes artificiales y establecimiento de la situación biológica inicial de la Reserva Marina de Cabo de Palos-Islas Hormigas. Informe técnico. Universidad de Murcia: 210 pp.
- Pickering, H. y D. Whitmarsh. 1997. Artificial reefs and fisheries exploitation: a review of the "attraction versus production" debate, the influence of design and its significance for policy. *Fisheries Research* 31: 39-59.
- Ramos, A. A. y J. T. Bayle. 1990. Management of living resources in the Marine Reserve of Tabarca island (Alicante, Spain). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 114 (4): 41-48.
- Randall, J. E. 1963. An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Caribbean Journal of Sciences* 3 (1): 31-47.
- Relini, G., N. Zamboni, F. Tixi y G. Torchia. 1994. Patterns of sessile macrobenthos community development on an artificial reef in the Gulf of Genova (Northwestern Mediterranean). *Bulletin of Marine Sciences* 55 (2-3): 745-773.
- Rooker, J. R., Q. R. Dokken, C. V. Pattengill y G. J. Holt. 1997. Fish assemblages on artificial and natural reefs in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, USA. *Coral Reefs* 16: 83-92.
- Sala, E. 1997. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Marine Biology* 129: 531-539.
- Seaman, W. Jr. 1997. What if everyone thought about reefs? *Fisheries* 22 (4): 4-5.
- Seaman, W. Jr., R. M. Buckley y J. J. Polovina. 1989. Advances in knowledge and priorities for research, technology and management related to artificial aquatic habitats. *Bulletin of Marine Sciences* 44 (2): 527-532.

- Seaman, W. Jr. y L. M. Sprague. 1991. Artificial habitat practices in aquatic systems. en: *Artificial habitats for marine and freshwater fisheries*. W. Jr. Seaman y L. M. Sprague (eds.): 1-29. Academic Press.
- Smith, G. B., D. A. Hensley y H. H. Mathews. 1979. Comparative efficacy of artificial and natural Gulf of Mexico reefs as fish attractants. *Florida Marine Research Publications* 35: 1-7.
- Stephens, J. S. Jr., P. A. Morris, K. Zebra y M. Love. 1984. Factors affecting fish diversity on a temperate reef: the fish assemblage of Palos Verdes point, 1974-1981. *Environmental Biology of Fishes* 11: 259-275.
- Talbot, F. H., B. C. Russell y G. R. V. Anderson. 1978. Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems? *Ecological Monographs* 48: 425-440.
- Teer Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Underwood, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanographic and Marine Biology Annual Review* 19: 513-605.
- Whitehead, P. J. P., M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen y E. Tortonese. 1984. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean (I-III)*. Unesco. París.