

# CAMBIOS EN LAS REDES TRÓFICAS LITORALES DE ESPACIOS MARINOS PROTEGIDOS

LUIS CARDONA<sup>1</sup>, JOAN MORANTA<sup>2</sup>, OLGA REÑONES<sup>2</sup>, ADAM GOURAGUINE<sup>2,3</sup>,  
FABIANA SAPORITI<sup>1</sup>, CONXITA AVILA<sup>1</sup>, ORIOL SACRISTÁN-SORIANO<sup>1,4</sup>,  
DIEGO RITA<sup>1</sup>, ASUNCIÓN BORRELL<sup>1</sup>, ALEX AGUILAR<sup>1</sup>

## RESUMEN

El presente trabajo evalúa el efecto de la protección de la pesca sobre la estructura de la red trófica en los fondos rocosos infralitorales en dos parques nacionales españoles (Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia). Para ello, se ha estimado la abundancia y biomasa de peces en dos localidades de cada parque nacional y en cuatro zonas control abiertas a la pesca. Además, se han tomado muestras de diferentes especies de productores primarios, macroinvertebrados y peces en las mismas localidades, destinadas al análisis de isótopos estables de C y N. Los censos visuales confirman un incremento de la biomasa de peces carnívoros en ambos parques nacionales. El análisis de isótopos estables revela cambios notables en el nicho isotópico de ciertas especies como respuesta a la protección, tanto en las Islas Baleares como en Galicia. Sin embargo, dichos cambios sólo se traducen en diferencias entre la estructura de la red trófica de las localidades cerradas o abiertas a la pesca en las Islas Baleares, pero no en Galicia. Probablemente, dicha falta de respuesta se deba a la protección parcial en vigor en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia, pues sigue permitiéndose la pesca comercial, aunque no la recreativa. Por el contrario, en las áreas de estudio del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera está prohibida tanto la pesca recreativa como la comercial (excepto la pesca de calamares con potera), si bien se permite la pesca artesanal en zonas adyacentes situadas a más de 20 metros de profundidad. Estos resultados indican que para restaurar la estructura de la red trófica es necesaria una prohibición completa de la pesca y la protección estricta de los grandes peces ictiófagos.

**Palabras clave:** análisis de isótopos estables, áreas marinas protegidas, pesca, red trófica, métricas de Layman, reserva integral.

---

<sup>1</sup> IRBIO y Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Avenida Diagonal 643, 08028 Barcelona. luis.cardona@ub.edu

<sup>2</sup> GRECO, Instituto Español de Oceanografía (IEO), Centro Oceanográfico de Baleares, 07015 Palma.

<sup>3</sup> Institute of Biological, Environmental and Rural Sciences, Aberystwyth University, Aberystwyth SY23 3EB, Reino Unido.

<sup>4</sup> Centro de Estudios Avanzados de Blanes, CSIC, carretera de acceso a la Cala St Francesc 14, 17300 Blanes.

# CHANGES IN LITORAL FOOD WEBS IN MARINE PROTECTED AREAS

## ABSTRACT

We assessed the impact of protection from fishing on the food web structure of shallow rocky bottoms in two Spanish national parks: Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera and Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. First we assessed the abundance and biomass of nekto-benthic fishes at two sites in each national park and four sites outside these parks open to fishing. Furthermore, we sampled several species of primary producers, macroinvertebrates and fishes at each locality for stable isotope analysis of C and N. Underwater visual censuses revealed an increase in the biomass of carnivorous fishes at both national parks. Stable isotope analysis revealed significant shifts in the isotopic niche of several species as a response to protection, both in Galicia and the Balearic Islands. Nevertheless, food web structure between areas open to fishing and those in national parks emerged only in the Balearic Islands. This is probably because commercial fishing targeting piscivores is still allowed in the Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia where only recreational fishing is banned. By contrast, in the study areas of the Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera both recreational and commercial fishing are not allowed (except squid fishing with jig), although artisanal fishing is allowed in contiguous areas deeper than 20 m. These results reveal that restoring the original structure of the food web is possible only in no-take areas.

**Keywords:** fishing, food web, Layman metrics, marine protected areas, no-take areas, stable isotope analysis.

## INTRODUCCIÓN

La pérdida de biodiversidad es una de las características más sobresalientes del Antropoceno (ESTES *et al.* 2011; DIRZO *et al.* 2014). Su resultado es una menor estabilidad de los ecosistemas, pues esta depende de la existencia de redes tróficas complejas, integradas por numerosos vínculos tróficos entre especies (IVES & CARDINALE 2004, BASCOMPTE *et al.* 2005, MCCANN 2012). Los ecosistemas marinos no constituyen una excepción y la explotación de los recursos pesqueros ha reducido notablemente la abundancia de numerosos depredadores apicales (PAULY *et al.* 1998; CHRISTENSEN *et al.* 2003; VANDER ZANDEN & FETZER 2007; JACKSON *et al.* 2011a; MCCAULEY *et al.* 2015). En el caso de los ecosistemas litorales, allí donde se ha prohibido o reducido la presión pesquera se ha verificado un aumento en la riqueza

de especies y una mayor biomasa, en comparación con zonas expuestas a una mayor presión pesquera (GARCÍA-RUBIES & ZABALA 1990; GARCÍA-CHARTON *et al.* 2004; COLL *et al.* 2013), aunque los efectos sobre otros niveles tróficos no siempre resultan evidentes. (CARDONA *et al.* 2007; SALA *et al.* 2012).

La eliminación completa de los depredadores apicales reduce lógicamente la longitud de las redes tróficas de los ecosistemas marinos (PAULY *et al.* 1998), aunque la reducción parcial de su biomasa resulta más habitual que su completo exterminio (MCCAULEY *et al.* 2015). La teoría del forrajeo óptimo predice que el consumo de presas por depredadores hambrientos y próximos a la capacidad de carga es proporcional a la tasa de encuentro, mientras que los depredadores próximos a la saciedad seleccionan las presas para optimizar el rendimiento energético (SCHOENER

1971; PULLIAM 1974; WERNER & HALL 1974; STEPHENS & KREBS 1986; GILL 2003). Dada la existencia, en los ecosistemas acuáticos, de una relación inversa entre abundancia y tamaño corporal (BLANCHARD *et al.* 2017) y de una correlación positiva entre este último y el nivel trófico (JENNINGS 2005), la tasa de encuentro con las presas de pequeño tamaño y bajo nivel trófico será siempre superior a la de especies de mayor tamaño, por lo que, para depredadores próximos a la capacidad de carga, cabe esperar dietas dominadas por presas pequeñas y de bajo nivel trófico. Por el contrario, los depredadores cuyas poblaciones se mantiene artificialmente por debajo de la capacidad de carga debido a la explotación humana, lo que provoca indirectamente una menor competencia por el recurso trófico, deberían seleccionar sus presas para maximizar el rendimiento energético (GILL 2003), lo que llevaría a consumir presas de mayor tamaño y nivel trófico (SCHARF *et al.* 2000).

Los estudios realizados en salmónidos y pércidos lacustres de regiones frías han confirmado que sus niveles tróficos aumentan allí donde lo hace la densidad per cápita de presas de gran tamaño y nivel trófico elevado, lo que afecta de forma determinante a la longitud de las redes tróficas lacustres (VANDER ZANDEN *et al.* 1999; SVÄNBACK & PERSSON 2004; MCCANN 2012; ELORANTA *et al.* 2015). En este contexto, el nivel trófico de estos depredadores apicales aumenta al reducirse su biomasa, pues en dichas condiciones aumenta el consumo de otros peces en detrimento del zooplancton (SVÄNBACK & PERSSON 2004; MCCANN 2012). La situación parece más compleja en los ecosistemas marinos, donde el nivel trófico de los depredadores sometidos a explotación humana puede aumentar (HANSON *et al.* 2009 and 2018; DRAGO *et al.* 2009; ZENTENO *et al.* 2015; BAS *et al.* 2018) o no experimentar cambios destacables (BURTON *et al.* 2001; CORBETT *et al.* 2008; BARRETT *et al.* 2008; VALES *et al.* 2017). Obviamente las consecuencias para la estructura y longitud de la red trófica serán muy diferentes en función de la respuesta de los depredadores.

Las áreas protegidas constituyen el marco ideal para estudiar los cambios en las redes tróficas provocados por la pesca, pues albergan comu-

nidades con mayor riqueza de especies y mayor biomasa que las zonas adyacentes abiertas a la pesca (GARCÍA-CHARTON *et al.* 2004; CARDONA *et al.* 2007; SALA *et al.* 2012). Si el nivel trófico de los peces litorales marinos aumentara al disminuir sus poblaciones, como sucede en las especies lacustres antes indicadas, las redes tróficas de las zonas de reserva y las de las zonas abiertas a la pesca podrían no diferir, a pesar de ser menor la biomasa de depredadores apicales en estas últimas.

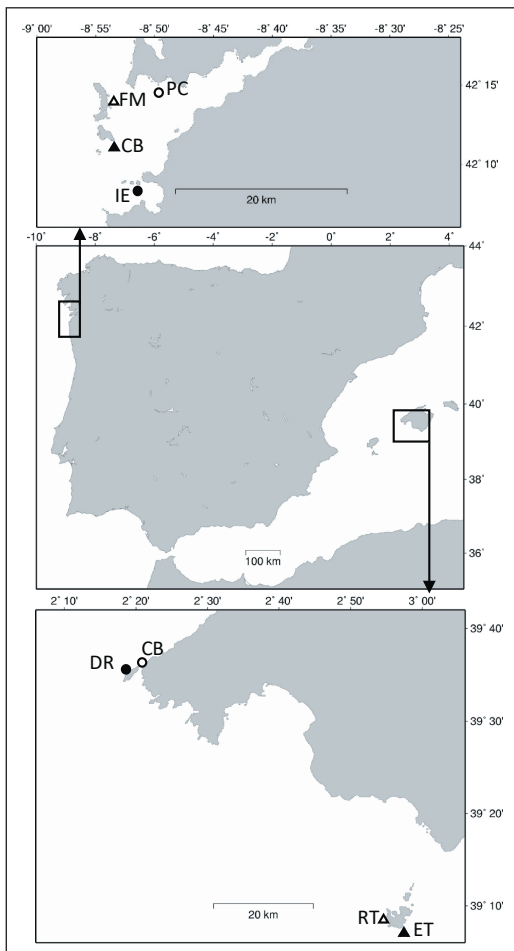
Tradicionalmente, la comparación de la estructura de las redes tróficas se ha basado en la reconstrucción de dietas mediante el análisis de contenidos estomacales y el posterior modelado de la red trófica (e.g. LIBRALATO *et al.* 2010). Sin embargo, este enfoque requiere un enorme volumen de muestras para el análisis de contenidos estomacales, lo que es difícil de obtener en espacios protegidos y de especies poco abundantes. El análisis de isótopos estables constituye una aproximación alternativa y muy robusta al análisis de la estructura de las redes tróficas. Por una parte, la abundancia relativa de  $^{15}\text{N}$  y  $^{14}\text{N}$  (expresada como  $\delta^{15}\text{N}$ ) permite determinar el nivel trófico de cada especie, mientras que la abundancia relativa de  $^{13}\text{C}$  y  $^{12}\text{C}$  (expresada como  $\delta^{13}\text{C}$ ) informa sobre las fuentes de carbono del sistema (POST 2002b). Además, existen métodos cuantitativos que permiten utilizar las relaciones isotópicas de las diferentes especies para calcular una serie de descriptores de la estructura de la red trófica, junto a sus intervalos de credibilidad (BEARHOP *et al.* 2004; LAYMAN *et al.* 2007; JACKSON *et al.* 2011b). Estos parámetros pueden calcularse independientemente para diferentes comunidades y por lo tanto representan una medida directa que integra los cambios en la estructura de las redes tróficas en respuesta a la perturbación humana. Por lo tanto, el análisis de isótopos estables indicadores ofrece un método a la vez sencillo y robusto para evaluar el impacto de la pesca sobre la estructura de las redes tróficas marinas. El objetivo del presente estudio ha sido evaluar la hipótesis según la cual la pesca modifica la estructura de las redes tróficas de los fondos rocosos infralitorales realizando para ello una comparación entre los Parques Nacionales Marítimo-Terrestres del Archipiélago de Cabrera y de las Islas Atlánticas de Galicia, donde exis-

ten restricciones a la pesca, y zonas adyacentes abiertas a la pesca.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Localidades de estudio

Se seleccionaron dos localidades en el interior de cada uno de los parques nacionales indicados, así como dos localidades control en zonas abiertas a la pesca del sudoeste de Mallorca y de la ría de Vigo (Figura 1). En las Islas Baleares, el muestreo se realizó en zonas rocosas, con manchas intercaladas de la fanerógama *Posidonia oceanica*, situadas a profundidades comprendidas entre los 5 y los 15 m, tanto en el oeste de Mallorca como en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Las cuatro zonas son similares en sus características, aunque Coll Roig y Cala en Basses se hallan más resguardadas del oleaje que Dragonera y Estells. La pesca recreativa está prohibida en la totalidad del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera desde 1991 y tampoco se permite la pesca comercial a menos de 20 m de profundidad en las dos zonas de estudio situadas en su interior. En cambio, tanto la pesca comercial como la artesanal están permitidas en las zonas control del oeste de Mallorca. Estudios previos han demostrado la existencia de diferencias notables en la estructura de las comunidades de peces del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y las zonas control del oeste de Mallorca, considerados como totalmente explotados o sobrexplotados (COLL et al., 2013 and 2021). En Galicia, el muestreo se realizó en zonas rocosas infralitorales situadas entre 3 y 6 m de profundidad, recubiertas por macroalgas, tanto en las islas Cíes como en las zonas control. Los lugares de estudio en Galicia fueron más variables, siendo Cabo dos Bicos el más expuesto y con mayor proporción de bloques y Punta Corbeira el más resguardado y con menor rugosidad. La pesca recreativa a menos de 10 m de profundidad está prohibida en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia desde 2002, pero no así la pesca artesanal (OURÉNS et al. 2015).



**Figura 1.** Localidades de estudio y muestreo en los Parques Nacionales Marítimo-Terrestres de las Islas Atlánticas de Galicia (arriba) y del Archipiélago de Cabrera (abajo) y áreas control. Los triángulos señalan las localidades situadas en zonas donde está prohibida la pesca recreativa (Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia) o donde están prohibidas la pesca recreativa y la comercial (Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera). Los círculos indican las estaciones en zonas abiertas a ambos tipos de pesca. Las estaciones de muestreo en Galicia fueron CB: Cabo dos Bicos, FM: Fuma de Monteagudo, IE: Illas Estelas y PC: Punta Corbeira. Las estaciones de muestreo en las Islas Baleares fueron RT: Coll Roig-Illa de ses Rates, ET: Estells, CB: Cala en Basses, DR: Dragonera.

**Figure 1.** Sampling sites at the Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia (top) and Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera (bottom) and control areas. Triangles denote sites where recreational fishing (Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia) or both commercial and recreational fishing (Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera) are banned. Circles denote sites open to both types of fishing. Sampling sites in Galicia were CB: Cabo dos Bicos, FM: Fuma de Monteagudo, IE: Illas Estelas y PC: Punta Corbeira. Sampling sites in the Balearic Islands were RT: Coll Roig-Illa de ses Rates, ET: Estells, CB: Cala en Basses, DR: Dragonera.

## Toma de muestras

El efecto de la protección sobre las poblaciones de peces se evaluó mediante censos visuales en cuatro transectos de 50x5 m distribuidos al azar en cada una de las ocho localidades de estudio (GARCÍA-RUBIES & ZABALA 1990; ORDINES *et al.* 2005; HARMELIN-VIVIEN *et al.* 2008). La distancia entre transectos fue superior a 20 m, para evitar la autocorrelación espacial, y para cada uno de ellos se determinaron la profundidad media, la rugosidad y la cobertura de bloques (ORDINES *et al.* 2005). Los censos se realizaron en los meses de junio y julio de 2016 (Islas Baleares) y 2017 (Galicia), siempre por la mañana y en marea alta en Galicia. Se estimó la longitud total de cada ejemplar censado, que luego sirvió para estimar su biomasa.

Una vez concluidos los censos, se recolectaron diferentes especies (n=5 para todas ellas en cada localidad) para el posterior análisis de isótopos estables. En las cuatro localidades de las Islas Baleares se muestrearon materia orgánica particulada en suspensión (POM); las algas *Carpodesmia brachycarpa*, *Dictyota dichotoma* y *Halopteris scoparia*; la fanerógama *Posidonia oceanica*, el erizo de mar *Paracentrotus lividus*; las esponjas *Crambe crambe* y *Sarcotragus spinulosus*, el bivalvo *Arca noae* (salvo en Dragonera, donde no se pudo encontrar), la anémona *Anemonia viridis*, la estrella de mar *Ophidiaster ophidianus*; ejemplares adultos de los peces *Epinephelus marginatus* (sólo en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera), *Coris julis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, *Serranus scriba*, *Serranus cabrilla*, *Symphodus tinca* y *Spondyllosoma cantharus* y juveniles de *Epinephelus marginatus*. Los ejemplares adultos de *E. marginatus* se capturaron mediante nasas (gambins) y se liberaron vivos tras ser biopsiados. Las especies muestreadas en Galicia fueron: materia orgánica particulada en suspensión (POM); las algas *Codium vermilara*, *D. dichotoma*, *Saccorhiza polyschides* y *Ulva* sp.; el erizo de mar *P. lividus*; las esponjas *C. crambe* y *Clio-na celata*; la anémona *A. viridis*, el bivalvo *Mytilus galloprovincialis*, la estrella de mar *Marthasterias glacialis*; y ejemplares adultos de los peces *Centrolabrus exoletus*, *Gobisculus flavescens*, *Dicentrarchus labrax*, *D. sargus*, *D. vulgaris*, *Labrus bergylta* morfortipo liso (maragota), *L. bergylta* morfortipo

moteado (pinto) y *Symphodus melops*. Tanto en el caso de las Islas Baleares como de Galicia, para cada especie de pez, se utilizó el mismo rango de tallas, a fin de controlar los cambios ontogénicos de dieta. Los tejidos muestreados fueron: gónadas para los erizos de mar, manto para los bivalvos, músculo blanco dorsal para los peces y un fragmento del cuerpo o del talo para el resto de especies. Estas muestras se congelaron a -20°C hasta su análisis.

## Análisis de isótopos estables

Las muestras se descongelaron a temperatura ambiente y se desecaron en una estufa de laboratorio a 55°C durante 24 horas. Una vez secas, se pulverizaron, se volvieron a secar y se trataron con una mezcla 2:1 de cloroformo y metanol para eliminar los lípidos (POST *et al.* 2007), hasta obtener un líquido transparente. El pellet se desecó nuevamente a 55°C. Las muestras de productos primarios, POM, esponjas y estrellas de mar contienen carbonato de calcio que debe eliminarse para evitar sesgos en los valores  $\delta^{13}\text{C}$ , pero el tratamiento necesario para ello altera los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ . Por lo tanto, las muestras de estas especies fueron divididas en dos alícuotas; una de ellas fue empleada para determinar el  $\delta^{15}\text{N}$ , sin ningún procesado posterior, y la otra fue tratada con HCl 0,5 N para eliminar los carbonatos y desecado nuevamente. Finalmente, se pesaron 0,3 mg de muestra en cápsulas de estaño que fueron quemadas a 900°C y los gases resultantes analizados en un espectrómetro de masas de flujo continuo (Flash 1112 IRMS Delta C Series EA, Thermo Finnigan; [www.thermofisher.com](http://www.thermofisher.com))

## Tratamiento de los datos

Se emplearon modelos lineales generalizados, realizados con la versión 25.0 de IBM SPSS, para comparar el efecto de la protección sobre la densidad y biomasa de los peces carnívoros, así como sobre los valores isotópicos y el nivel trófico de los diferentes grupos de especies estudiadas. La localidad se ha anidado dentro del factor protección y se ha incluido la interacción entre protección y especie cuando en el análisis se consideraron de forma simultánea varias especies.



El nivel trófico de cada ejemplar se calculó empleando la ecuación:

$$TP_i = TP_b + ((\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_b)/TDF);$$

siendo  $TP_i$  el nivel trófico del ejemplar  $i$ ,  $TP_b$  el nivel trófico de la especie  $b$  empleada como referencia,  $\delta^{15}N_i$  la razón isotópica del ejemplar  $i$ ,  $\delta^{15}N_b$  la razón isotópica de la especie  $b$  utilizada como referencia y TDF el valor medio del factor de discriminación trófica entre la dieta y el consumidor para el grupo taxonómico y el tejido empleado: 2,4‰ para el cuerpo de las anémonas (TILVES *et al.* 2018), 0,62 ó 1,23‰ para las gónadas de los erizos según si consumían macroalgas o macroalgas y fanerógamas (PRADO *et al.* 2012), 3,5‰ para el manto de los bivalvos (YOKOYAMA *et al.* 2005) y 3,2‰ para la musculatura de los peces (SWEETING *et al.* 2007). En ausencia de valores experimentales, se utilizó 3,5‰ para las esponjas (VAN DUYL *et al.* 2011) y 1,3‰ para las estrellas de mar (PRADO *et al.* 2012). Como nivel de referencia, para los invertebrados se empleó el valor medio de  $\delta^{15}N$  de las cuatro especies de productores primarios de cada localidad y un nivel trófico de 1. En el caso de los peces, se empleó el valor medio de  $\delta^{15}N$  de los erizos de mar de su localidad y el nivel trófico que les correspondiera, calculado mediante el procedimiento anterior.

Se ejecutó un análisis de redundancia para detectar posibles cambios en la composición de la comunidad de peces en respuesta a la protección. El modelo completo incluyó la protección de la pesca y la exposición al oleaje como variables explicativas, así como las interacciones entre ellas. Cada especie se dividió en tres clases de talla (<15 cm, 15-30 cm y >30 cm) para su análisis.

La estructura de la red trófica de cada zona se determinó mediante los descriptores de Layman, calculados a partir de los valores de isótopos estables de todas las especies de cada zona, desde POM y productores primarios hasta los depredadores apicales (SIBER; JACKSON *et al.* 2011b). Se calcularon los rangos de  $\delta^{15}N$  y  $\delta^{13}C$  (dNr y dCr, respectivamente), la distancia media al centroide (CD), la distancia media al vecino más próximo (MNND) y su desviación estándar (SDNND). La comparación de todos estos parámetros se realizó en base al intervalo de credibilidad del 95%. Todos los códigos para los análisis se encuentran en el paquete SIAR (PARNELL *et al.*

2010) y para los cálculos se empleó la versión 3.2.2 de R (R Development Core Team, 2015).

## RESULTADOS

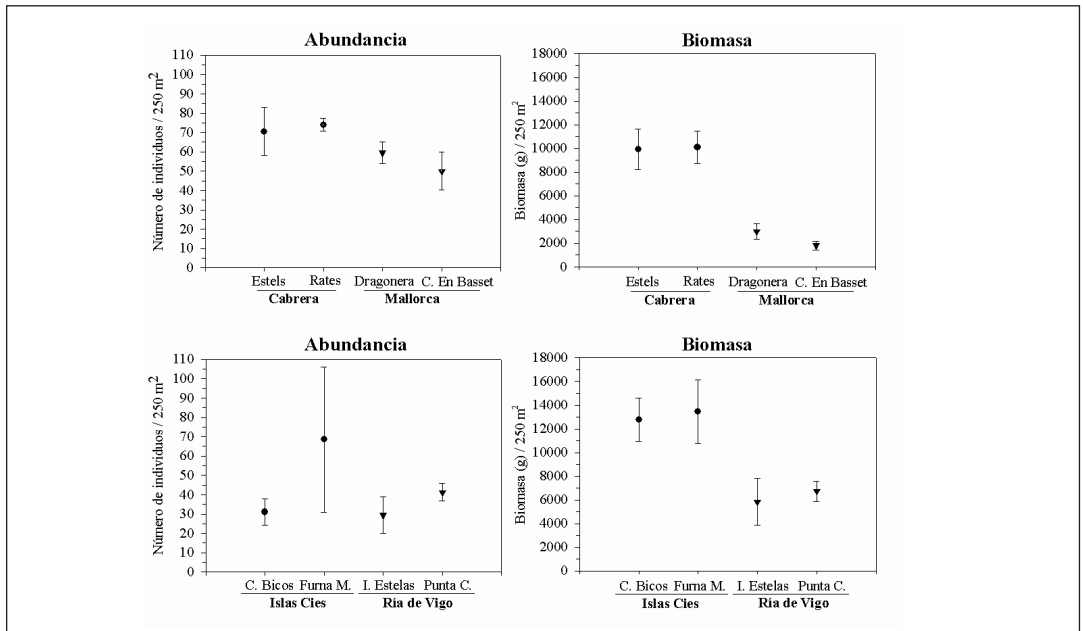
En las Islas Baleares, la profundidad media de las zonas de muestreo osciló entre 10 y 15 m, el índice de rugosidad entre 2 y 3 y la cobertura de bloques entre el 60% y el 80%. En Galicia, la profundidad media de las zonas de muestreo osciló entre 2,7 y 5,5 m, pues la turbidez del agua impidió censar a mayor profundidad, y el índice de rugosidad osciló entre 1,5 y 3,5 y la cobertura de bloques entre el 32% y el 100%.

### Efecto de la protección sobre los peces nectobentónicos carnívoros

En las Islas Baleares, la biomasa de peces nectobentónicos carnívoros se situó en torno a los 10.000 g x 250m<sup>2</sup> en las dos estaciones del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y a los 2.300 g x 250m<sup>2</sup> en las dos estaciones control fuera del Parque (Figura 2). En el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia, la biomasa de peces nectobentónicos se situó alrededor de 13.000 g x 250m<sup>2</sup>, mientras la biomasa fue de 6.000 g x 250m<sup>2</sup> en las estaciones control. En ambas regiones, la protección tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre la biomasa, pero no sobre la densidad, sin que existieran diferencias entre localidades (Tabla 1).

En las Islas Baleares, el número total de especies censadas fue superior en el interior del P.N. Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (n= 21) que en las zonas control de Mallorca (n= 14) (Figura 3). Especialmente remarcable fue la ausencia de meros (*Epinephelus* spp.) en los censos realizados en las estaciones control, aunque sí se observaron fuera de los transectos. De todos modos, ninguno de los ejemplares observados superó los 45 cm de longitud total.

En Galicia, el número total de especies censadas dentro y fuera del P.N. Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia fue el mismo (n= 6) (Figura 4). *Symphodus melops* fue la única especie con una mayor abundancia y biomasa fuera del parque, mientras que *D. vulgaris*, *D. sargus* y los dos



**Figura 2.** Abundancia y biomasa de los peces nectobentónicos carnívoros en los Parques Nacionales Marítimo-Terrestres del Archipiélago de Cabrera (arriba) y de las Islas Atlánticas de Galicia (abajo) y en las zonas control de Mallorca (arriba) y la Ría de Vigo (abajo). Cabrera: Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Islas Cies: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia.

**Figure 2.** Abundance and biomass of nectobenthic carnivorous fishes in the Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera (top) and the Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia (bottom) and in the control areas of Mallorca (top) and Ría de Vigo (bottom). Cabrera: Archipelago Maritime-Terrestrial National Park. Islas Cies: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia.

morfotipos de *L. bergylta* presentaron una mayor abundancia y/o biomasa dentro del mismo.

En las localidades del Mediterráneo, la pesca no sólo redujo la biomasa de la comunidad de peces, sino que además provocó cambios significativos en su estructura, tal como revela el análisis de redundancia (Tabla 2; Figura 5). La comunidad del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera se caracterizó por la elevada presencia de ejemplares de todas las clases de talla de *D. vulgaris*, así como de ejemplares de 15-20 cm de *S. cabrilla* y ejemplares >30cm de *E. marginatus*, *D. sargus* y *L. merula*. En cambio, las zonas abiertas a la pesca de Mallorca se caracterizaron por la abundancia de ejemplares <15 cm de *D. sargus*, *D. annularis* y *S. cabrilla*.

En las localidades del Atlántico, la pesca no alteró la estructura de la comunidad (Traza= 0,265; F= 1,443; P= 0,14), a pesar de reducir significati-

vamente la biomasa de los ejemplares >30 cm de talla y de que sólo se observaran ejemplares de *D. sargus* de esta clase de talla en el interior del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. De todos modos, cabe resaltar que las especies que más contribuyeron a la variabilidad fueron *L. bergylta* (pinto) >30 cm, *D. vulgaris* y *D. sargus* >15 cm.

### Efecto de la protección sobre los valores isotópicos de las especies mediterráneas

Se observaron diferencias estadísticamente significativas tanto en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  como en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los productores primarios analizados, siendo mayores en las zonas control de Mallorca que en las zonas cerradas a la pesca del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (Tabla 3). Dichas diferencias sugieren una mayor exposición de las locali-

Abundancia	GI	Cabrera			Islas Atlánticas		
		MS	F	P	MS	F	P
Modelo	3	476,7	1,6	0,235	1305,1	0,8	0,500
Protección	1	1225,0	4,183	0,063	826,6	0,5	0,481
Localidad(protección)	2	102,5	0,350	0,712	1544,3	1,0	0,401
Error	12	292,8					
Biomasa	GI	MS	F	P	MS	F	P
Modelo	3	78240474,7	14,4	<0,001	63174293,6	4,2	0,030
Protección	1	231832142,7	42,5	<0,001	186982378,2	12,4	0,004
Localidad(protección)	2	1444640,753	0,265	0,772	1270251,3	0,1	0,920
Error	12	5450075,3			15098333,4		

**Tabla 1.** Resultados de los modelos lineales generalizados del efecto de la protección sobre la abundancia (número de individuos por 250m<sup>2</sup>) y biomasa (g x 250m<sup>2</sup>) de peces carnívoros nectobentónicos en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de de Cabrera y el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia y las zonas control. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 1.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection on the abundance (number of individuals x 250m<sup>2</sup>) and biomass (g x 250m<sup>2</sup>) of nectobenthic carnivorous fishes at the Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera and the Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia, and control sites of Mallorca and ría de Vigo respectively. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

Efecto	Covariable	Traza	Valor propio	F	P
Modelo		0,442	44,20	3,163	0,001
Protección (M)	WE	0,315	71,26	6,645	0,001
Exposición (WE)	M	0,070	15,84	1,475	0,114
Interacción	M, WE	0,057	12,90	1,228	0,288

**Tabla 2.** Resultados del análisis de redundancia sobre la comunidad de peces del infralitoral rocoso del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y de las zonas control de Mallorca. F: variance between groups/variance between groups, P: significance level

**Table 2.** Summary statistics of the redundancy analysis conducted on the fish community from shallow rocky bottoms at Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera and control sites off Mallorca. F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

	GI	δ <sup>13</sup> C			δ <sup>15</sup> N		
		MS	F	P	MS	F	P
Modelo	9	103,2	85,7	<0,001	4,2	14,8	<0,001
Protección	1	5,1	4,3	0,042	5,8	20,5	<0,001
Localidad (protección)	2	18,6	15,5	<0,001	0,5	1,7	0,182
Especie	3	293,5	243,6	<0,001	9,7	22,9	<0,001
Protección x especie	3	2,1	1,8	0,159	0,7	2,4	0,076
Error	70	1,2			0,3		

GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

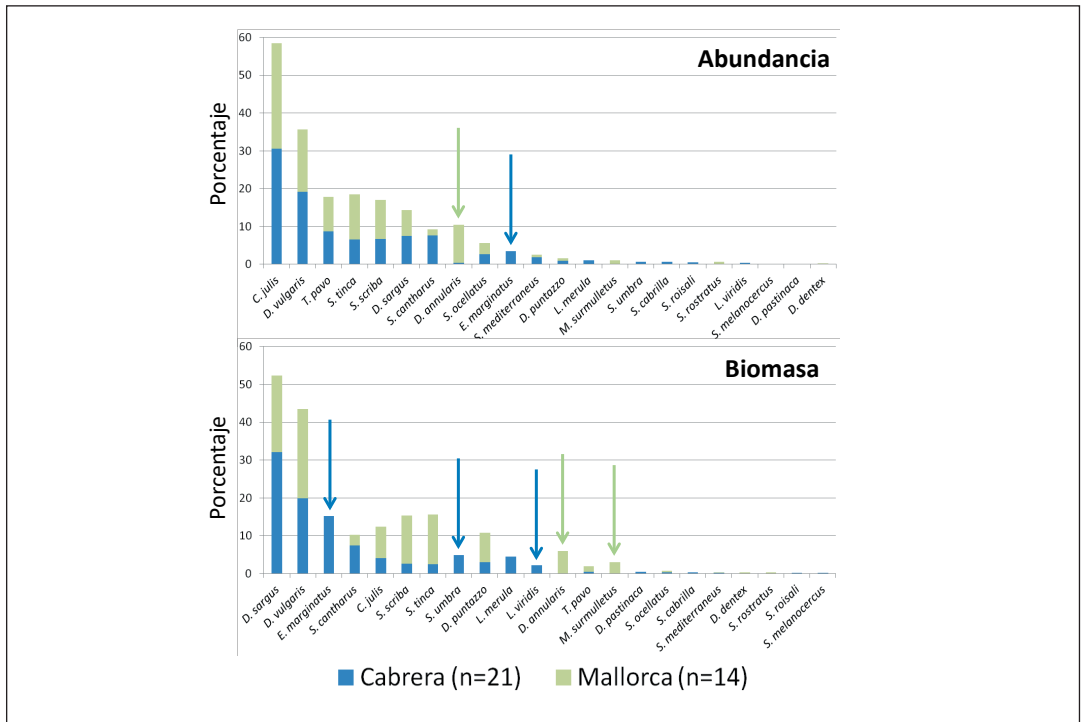
**Tabla 3.** Resultados de los modelos lineales generalizados del efecto de la protección sobre los valores de δ<sup>13</sup>C y δ<sup>15</sup>N de los productores primarios de las Islas Baleares. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 3.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the δ<sup>13</sup>C and δ<sup>15</sup>N values of primary producers from the Balearic Islands. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.



dades de Mallorca a la Corriente Balear, más rica en nutrientes, mientras que las localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera se sitúan en aguas más oligotróficas de la Cuenca Argelina (BOSC *et al.* 2004; STAMBLER 2013). Estos resultados impidieron la comparación directa de los valores isotópicos

de los consumidores de ambas zonas. Para poder hacerlo, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los consumidores de las localidades abiertas a la pesca de Mallorca se estandarizaron restándole la diferencia promedio (1,07‰) entre los valores de los productores primarios de Mallorca (más elevados) y los valores inferiores del Parque Nacional Marítimo-



**Figura 3.** Abundancia y biomasa, expresadas como porcentaje, dentro de la comunidad de las especies censadas en las Islas Baleares. Las flechas indican las especies con mayor diferencia entre las zonas del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y las zonas control en Mallorca. Cabrera: Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Islas Cies: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. *C. julis*: *Coris julis*, *D. pastinaca*: *Dasyatis pastinaca*, *D. dentex*: *Dentex dentex*, *D. annularis*: *Diplodus annularis*, *D. punctazzo*: *Diplodus punctazzo*, *D. sargus*: *Diplodus sargus*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *E. marginatus*: *Epinephelus marginatus*, *L. merula*: *Labrus merula*, *L. viridis*: *Labrus viridis*, *M. surmuletus*: *Mullus surmuletus*, *S. cabrilla*: *Serranus cabrilla*, *S. scriba*: *Serranus scriba*, *S. mediterraneus*: *Symphodus mediterraneus*, *S. cantharus*: *Spondyliosoma cantharus*, *S. melanocercus*: *Symphodus melanocercus*, *S. roissali*: *Symphodus roissali*, *S. rostratus*: *Symphodus rostratus*, *S. tinca*: *Symphodus tinca*, *S. umbra*: *Sciaena umbra*, *S. ocellatus*: *Symphodus ocellatus*, *T. pavo*: *Thalassoma pavo*,

**Figure 3.** Abundance and biomass, as percentage, of the fish species censated at the Balearic Islands. Black arrows show those species with large differences in abundance or biomass between sites at Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera and Mallorca. Cabrera: Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera. Islas Cies: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia. *C. julis*: *Coris julis*, *D. pastinaca*: *Dasyatis pastinaca*, *D. dentex*: *Dentex dentex*, *D. annularis*: *Diplodus annularis*, *D. punctazzo*: *Diplodus punctazzo*, *D. sargus*: *Diplodus sargus*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *E. marginatus*: *Epinephelus marginatus*, *L. merula*: *Labrus merula*, *L. viridis*: *Labrus viridis*, *M. surmuletus*: *Mullus surmuletus*, *S. cabrilla*: *Serranus cabrilla*, *S. scriba*: *Serranus scriba*, *S. mediterraneus*: *Symphodus mediterraneus*, *S. cantharus*: *Spondyliosoma cantharus*, *S. melanocercus*: *Symphodus melanocercus*, *S. roissali*: *Symphodus roissali*, *S. rostratus*: *Symphodus rostratus*, *S. tinca*: *Symphodus tinca*, *S. umbra*: *Sciaena umbra*, *S. ocellatus*: *Symphodus ocellatus*, *T. pavo*: *Thalassoma pavo*,

Terrestre del Archipiélago de Cabrera. En el caso del  $\delta^{15}\text{N}$ , la comparación se realizó en base al nivel trófico, cuyo cálculo ya tuvo en cuenta las diferencias locales en la línea de base.

Los invertebrados ocuparon diferentes niveles tróficos. Nivel trófico 1 en el caso de la esponja portadora de endosimbiontes *S. spinulosus*, 2 en el caso de la esponja *C. crambe*, el bivalvo *A. noae*,

el erizo *P. lividus* y la estrella *O. ophidianus* y valores entre 2 y 3 para la anémona *A. viridis* (Figura 6). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  de la esponja *S. spinulosus* variaron en función de la línea de base local, tal como sucedía con los productores primarios, pero su nivel trófico fue el mismo en todas las localidades (Tabla 4). En el caso de los herbívoros, se observaron diferencias de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  entre especies, pero no entre localidades ni tampoco en-

	GI	$\delta^{13}\text{C}$			Nivel trófico		
		MS	F	P	MS	F	P
<i>Sarcotragus spinulosus</i>							
Modelo	3	7,0	90,8	<b>&lt;0,001</b>	0,2	1,7	0,210
Protección	1	9,2	119,6	<b>&lt;0,001</b>	0,1	0,1	0,825
Localidad (protección)	2	5,9	76,4	<b>&lt;0,001</b>	0,2	2,5	0,113
Error	16	0,1					
Herbívoros							
Modelo	7	50,0	26,9	<b>&lt;0,001</b>	0,2	1,2	0,319
Protección	1	6,3	3,4	0,071	0,1	0,1	0,789
Localidad (protección)	2	2,1	1,2	0,324	0,3	2,2	0,118
Especie	2	160,0	86,0	<b>&lt;0,001</b>	0,2	1,6	0,204
Protección x especie	2	9,8	5,3	<b>0,008</b>	0,1	0,3	0,739
Error	52	1,9			0,1		
<i>Arca noae</i>							
Modelo	2	1,1	4,2	<b>0,043</b>	0,1	0,7	0,519
Localidad	2	1,1	4,2	<b>0,043</b>	0,1	0,7	0,519
Error	12	0,3			0,1		
<i>Anemonia viridis</i>							
Modelo	3	2,2	3,7	<b>0,035</b>	0,9	17,0	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	2,2	3,5	0,078	0,1	2,0	0,173
Localidad (protección)	2	2,3	3,8	<b>0,046</b>	1,3	24,5	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	2,2	3,5	0,078	0,1	2,0	0,173
Error	16				0,1		

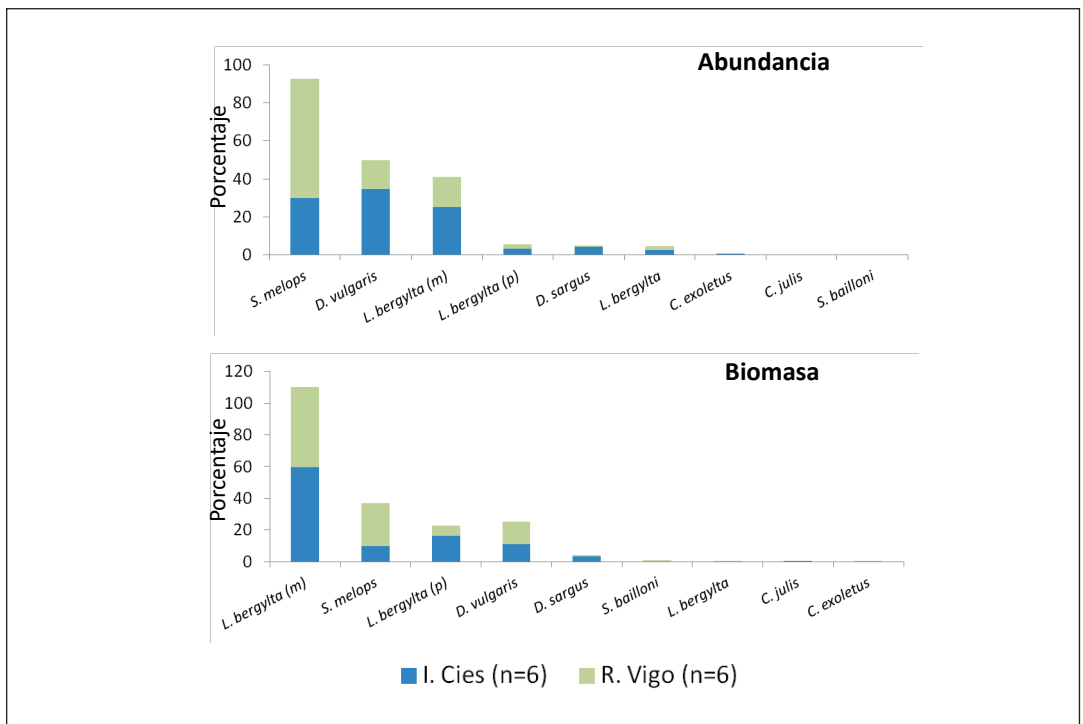
**Tabla 4.** Resultados de los modelos lineales generalizados del efecto de la protección sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y nivel trófico de los invertebrados de las Islas Baleares. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se han estandarizado de acuerdo con las diferencias entre los productores primarios de Mallorca y el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera, salvo en el caso de *Sarcotragus spinulosus*, cuyo nivel trófico es 1. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 4.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  and trophic position of invertebrates from the Balearic Islands. The values of  $\delta^{13}\text{C}$  have been standardized ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ ) according to differences in the primary producers from Mallorca and Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera except for *Sarcotragus spinulosus*, whose trophic position is 1. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

tre niveles de protección, aunque la interacción fue significativa. En cambio, el nivel trófico no se vio afectado por ninguno de los factores considerados (Tabla 4). El bivalvo *A. noae* no pudo ser muestreado en Dragonera, por lo que sólo se analizó el efecto de la localidad; su nivel trófico no varió, pero si el valor de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ . Finalmente, tanto el valor de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  como el nivel trófico de la anémona *A. viridis* se vieron afectados por la localidad, pero no por la protección. Esto se debe a que los ejemplares de Dragonera y Estells tienen un nivel trófico superior a los de Coll Roig - Illa de ses Rates y Cala en Basset.

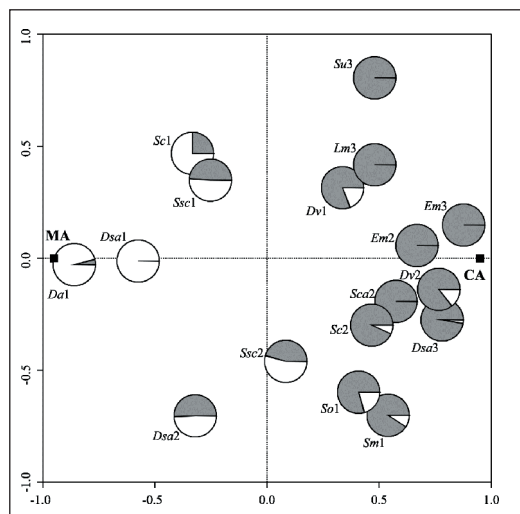
El nivel trófico de los peces carnívoros de las Islas Baleares varió entre 4 y 5 (Figura 6). Los adultos de *E. marginatus* resultaron ser los depreda-

dores apicales en las dos localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera cerradas a la pesca, con un nivel trófico promedio de 4,9. En las restantes localidades, los depredadores apicales fueron los juveniles de *E. marginatus*, acompañados por los adultos de *D. vulgaris*, *D. sargus* y *S. cantharus*, cuyos niveles tróficos se situaban en torno a 4,5. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  de los peces carnívoros se vieron afectados por la localidad, el régimen de protección (menores en Mallorca que en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera) y la especie, sin que existiera interacción entre especie y protección (Tabla 5), por lo que todas las especies respondieron del mismo modo a la protección. En cambio, el nivel trófico no se vio afectado por la protección, pero la interacción entre



**Figura 4.** Abundancia y biomasa, expresadas como porcentaje, de las especies de peces censadas en Galicia. Islas Cíes: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. *C. exoletus*: *Centrolabrus exoletus*, *C. julis*: *Coris julis*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *D. sargus*: *Diplodus sargus*, *L. bergylta (m)*: morfotipo liso *Labrus bergylta*, *L. bergylta (p)*: morfotipo pinto *Labrus bergylta*, *S. bailloni*: *Symphodus bailloni*, *S. melops*: *Symphodus melops*,

**Figure 4.** Abundance and biomass, as percentage, of the fish species censated at Galicia. Islas Cíes: Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. *C. exoletus*: *Centrolabrus exoletus*, *C. julis*: *Coris julis*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *D. sargus*: *Diplodus sargus*, *L. bergylta (m)*: plain morph *Labrus bergylta*, *L. bergylta (p)*: spotted morph *Labrus bergylta*, *S. bailloni*: *Symphodus bailloni*, *S. melops*: *Symphodus melops*,



**Figura 5.** Efecto de la protección frente a la pesca sobre la estructura de la comunidad de peces del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y las zonas control de Mallorca. Se muestra la biomasa relativa de las especies y clases de talla que más contribuyen a diferenciar las zonas cerradas a la pesca del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (CA; gris) de las zonas control de Mallorca (MA; blanco). Da: *Diplodus annularis*; Dsa: *Diplodus sargus*; Dv: *Diplodus vulgaris*; Em: *Epinephelus marginatus*; Lm: *Labrus merula*; Sca: *Serranus cabrilla*; Sc: *Spondylisma cantharus*; Sm: *Symphodus mediterraneus*; So: *Symphodus ocellatus*; Ssc: *Serranus scriba*; Su: *Sciaena umbra*. Los números indican la clase de talla (1: <15 cm; 2: 15-30 cm; 3: >30).

**Figure 5.** Effect of protection against fishing on the structure of the fish community at Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera and Mallorca. Pie charts show the relative biomass of those species and size classes contributing to the difference between Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (CA; grey) and Mallorca (MA; white). Da: *Diplodus annularis*; Dsa: *Diplodus sargus*; Dv: *Diplodus vulgaris*; Em: *Epinephelus marginatus*; Lm: *Labrus merula*; Sca: *Serranus cabrilla*; Sc: *Spondylisma cantharus*; Sm: *Symphodus mediterraneus*; So: *Symphodus ocellatus*; Ssc: *Serranus scriba*; Su: *Sciaena umbra*. Figures denote size classes (1: <15 cm; 2: 15-30 cm; 3: >30).

especie y protección fue significativa debido al aumento del nivel trófico de *C. julis*, *S. cabrilla* y *Serranus scriba* en las dos localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera.

### Efecto de la protección sobre los valores isotópicos de las especies atlánticas

No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los

productores primarios del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia y de la ría de Vigo, pero sí valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más elevados en las dos localidades de esta última zona (Tabla 6). Además, se observaron diferencias significativas entre las cuatro especies consideradas para ambos parámetros, sin interacción entre protección y especie, por lo que no existen cambios en su topología en el isoespacio (Figura 8). Estas diferencias se explicarían por factores oceanográficos (un mayor reciclado del N en la ría de Vigo, FILGUEIRA & CASTRO 2011) y no por el efecto de la protección. Por lo tanto, no fue necesario realizar ninguna corrección de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los consumidores de las localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia y de la ría de Vigo antes de compararlos. Con respecto a los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los consumidores, la comparación se basó en el nivel trófico.

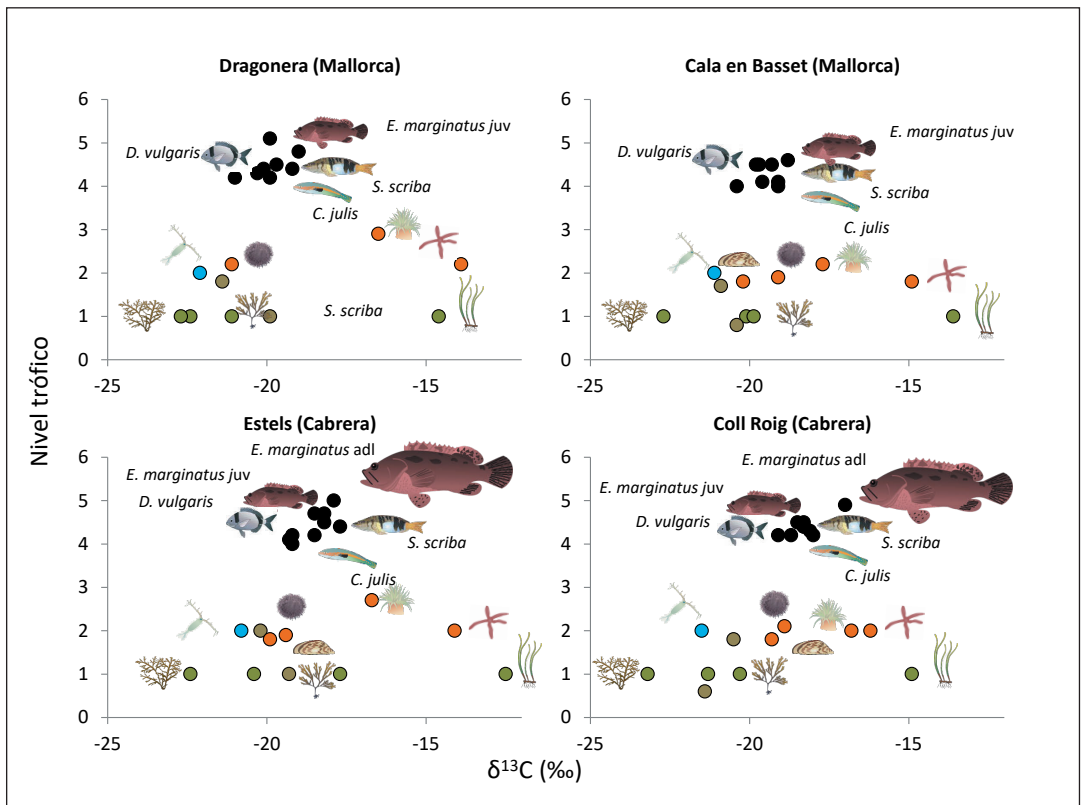
Los invertebrados ocuparon diferentes niveles tróficos. Nivel trófico 2 en el caso de las esponjas *C. crambe* y *Clione celata* y el bivalvo *M. galloprovincialis*, entre 2 y 3 para erizo *P. lividus* y la anémona *A. viridis*, y valores entre 3 y 4 para la estrella *M. glacialis* (Figura 7). Se observaron diferencias estadísticas entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los suspensívoros, pues *M. galloprovincialis* generalmente estaba más enriquecido en  $^{13}\text{C}$  que las esponjas, salvo en Cabo dos Bicos; esta diferencia resultó en un efecto significativo de la interacción (Tabla 7). También se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los niveles tróficos de los suspensívoros, con efectos significativos de la localidad y la protección, pues el nivel trófico de *M. galloprovincialis* fue similar al de las esponjas en Illas Estelas y superior en las restantes localidades. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *P. lividus* y de *A. viridis* variaron con la localidad, pero no con la protección. El nivel trófico de ambas especies también varió entre localidades y con la protección, siendo más elevado en las Islas Cíes que en la ría de Vigo y en cada una de estas zonas, mayor en la localidad más expuesta. Por último, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *M. glacialis* no variaron entre localidades ni se vieron afectados por la protección, pero el nivel trófico fue significativamente mayor en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia que en la ría de Vigo.

Con respecto a los peces, la protección no tuvo efecto sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , que no obstante variaron entre localidades y especies, con una interacción significativa entre especie y protección (Tabla 8). En cambio, el nivel trófico fue significativamente mayor en las islas Cíes que en la ría de Vigo, aunque la interacción entre protección y especie fue significativa, ya que especies como *D. sargus*, *D. vulgaris* y *S. melops* no mostraron

diferencias entre las Illas Estelas y la Furna de Monteagudo.

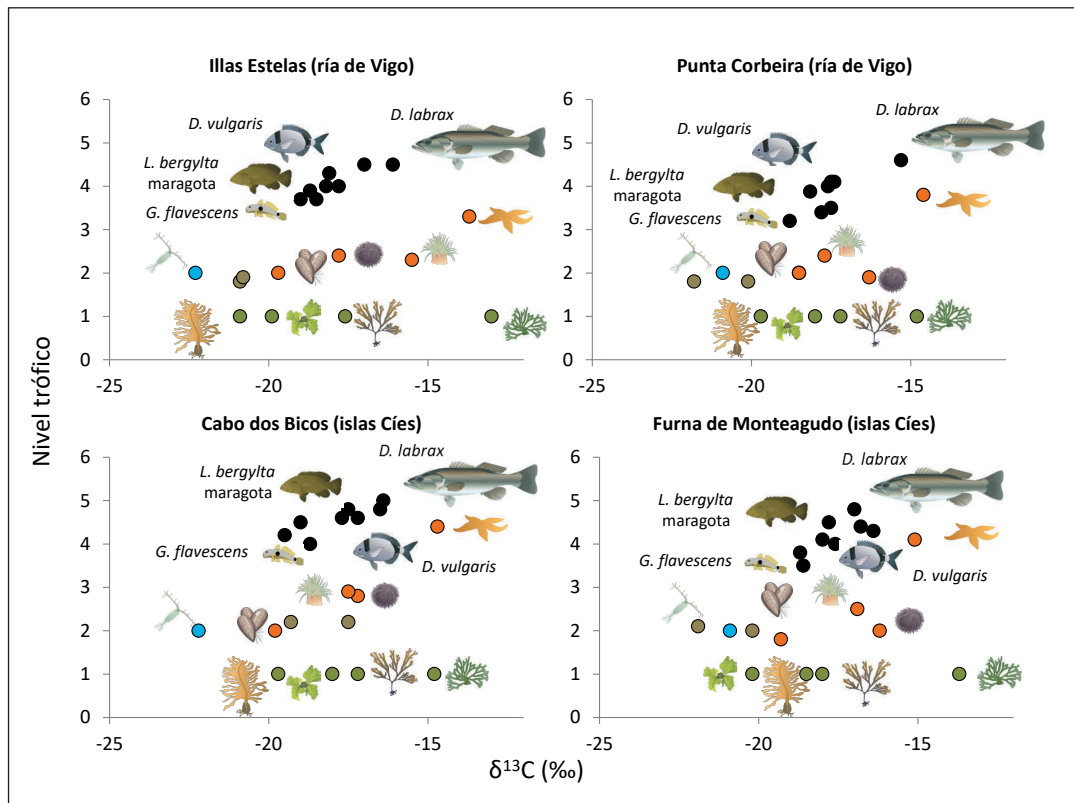
### Efecto de la protección sobre las estructuras de las redes tróficas en el Mediterráneo y el Atlántico

Las redes tróficas de las dos localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago



**Figura 6.** Posición de las especies estudiadas en el espacio delimitado por el  $\delta^{13}\text{C}$  y el nivel trófico en las localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (Estels, Coll Roig-Illa de ses Rates) y de Mallorca (Dragonera, Cala en Basset). Cada punto representa la media de una especie: POM (azul), productores primarios (verde), esponjas (caqui), otros invertebrados (naranja) y peces (negro). Por simplicidad, solo se han añadido las siluetas y los nombres de algunas especies. *C. julis*: *Coris julis*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *S. scriba*: *Serranus scriba*, *E. marginatus*: *Epinephelus marginatus*; juv: juveniles; adl: adultos. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se han estandarizado teniendo en cuenta la diferencia media entre los productores primarios de Mallorca y el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Dibujos originales procedentes de IAN/UMCES symbol and image libraries (<http://ian.umces.edu/imagelibrary/>).

**Figure 6.** Topology in the  $\delta^{13}\text{C}$ - trophic position space of the species studied at the sites off Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera (Estels, Coll Roig-Illa de ses Rates) and Mallorca (Dragonera, Cala en Basset). Color symbols show the average of each species: POM (blue), primary producers (green), sponges (khaki), other invertebrates (orange) and fishes (black). For simplicity, only a few species are identified by silhouettes and scientific names. *C. julis*: *Coris julis*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *S. scriba*: *Serranus scriba*, *E. marginatus*: *Epinephelus marginatus*; juv: juveniles; adl: adults.  $\delta^{13}\text{C}$  have been standardized to account for differences in the average of primary producers from Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera and Mallorca. Original drawings from IAN/UMCES symbol and image libraries (<http://ian.umces.edu/imagelibrary/>).



**Figura 7.** Posición de las especies estudiadas en el espacio delimitado por el  $\delta^{13}\text{C}$  y el nivel trófico en las cuatro localidades del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia (Cabo dos Bicos, Furna de Monteagudo) y de la ría de Vigo (Illas Estelas, Punta Corbeira). Cada punto representa la media de una especie: POM (azul), productores primarios (verde), esponjas (caqui), invertebrados (naranja) y peces (negro). Por simplicidad, solo se han añadido las siluetas y los nombres de algunas especies. *G. flavescens*: *Gobiusculus flavescens*, *D. labrax*: *Dicentrarchus labrax*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *L. bergylta maragota*; morfotipo liso *Labrus bergylta*. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se han estandarizado teniendo en cuenta la diferencia media entre los productores primarios del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera y Mallorca. Dibujos originales procedentes de IAN/UMCES symbol and image libraries (<http://ian.umces.edu/imagelibrary/>).

**Figure 7.** Topology in the  $\delta^{13}\text{C}$ - trophic position space of the species studied at the Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia (Cabo dos Biocs, Furna de Monteagudo) and the ría de Vigo (Illas Estelas, Punta Corbeira). Color symbols show the average of each species: POM (blue), primary producers (green), sponges (khaki), other invertebrates (orange) and fishes (black). For simplicity, only a few species are identified by silhouettes and scientific names. *G. flavescens*: *Gobiusculus flavescens*, *D. labrax*: *Dicentrarchus labrax*, *D. vulgaris*: *Diplodus vulgaris*, *L. bergylta maragota*; plain morph *Labrus bergylta*.  $\delta^{13}\text{C}$  values have been standardized to account for differences in the average values of the primary producers from Parque Nacional Marítimo-Terrestre del archipiélago de Cabrera. Original drawings from IAN/UMCES symbol and image libraries (<http://ian.umces.edu/imagelibrary/>).

go de Cabrera no difirieron entre sí en ninguno de los parámetros analizados (Tabla 9), pero sí difirieron en algunos aspectos de las redes tróficas de las dos localidades de Mallorca abiertas a la pesca. En concreto, el rango de  $\delta^{13}\text{C}$  fue significativamente menor en las dos zonas abiertas a la pesca. Además, el rango de  $\delta^{15}\text{N}$ , la distancia

al centroide y la desviación estándar de la distancia al vecino más próximo fueron inferiores en una de las zonas abiertas a la pesca (Cala en Basset) en comparación con las otras tres localidades. Por el contrario, las cuatro localidades de Galicia presentaron valores muy parecidos entre ellas para todos los indicadores.



Cambios en las redes tróficas litorales de espacios marinos protegidos

	$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$				Nivel trófico		
	GI	MS	F	P	MS	F	P
Peces carnívoros							
Modelo	17	5,0	18,4	<b>&lt;0,001</b>	0,5	14,9	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	51,1	188,0	<b>&lt;0,001</b>	0,1	0,2	0,684
Localidad(protección)	2	4,1	14,9	<b>&lt;0,001</b>	0,4	13,5	<b>&lt;0,001</b>
Especie	7	3,4	12,6	<b>&lt;0,001</b>	0,9	29,5	<b>&lt;0,001</b>
Protección x especie	7	0,3	1,0	0,423	0,1	2,8	<b>0,009</b>
Error	142	0,3			0,1		

**Tabla 5.** Efecto de la protección sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y nivel trófico de los peces nectobentónicos carnívoros de las Islas Baleares. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se han estandarizado ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ ) de acuerdo con las diferencias entre los productores primarios de Mallorca y el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 5.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  and trophic position of nectobenthic carnivorous fishes from the Balearic Islands. The values of  $\delta^{13}\text{C}$  have been standardized ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ ) according to differences in the primary producers from Mallorca and Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$		
	GI	MS	F	P	MS	F	P
Modelo	9	45,6	13,9	<b>&lt;0,001</b>	4,0	10,8	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	3,7	1,1	0,292	26,7	71,3	<b>&lt;0,001</b>
Localidad (protección)	2	0,4	0,1	0,891	2,9	7,6	<b>0,001</b>
Especie	3	132,1	40,3	<b>&lt;0,001</b>	1,1	2,9	<b>0,040</b>
Protección x especie	3	3,0	0,9	0,432	0,2	0,5	0,672
Error	70	3,3			0,4		

**Tabla 6.** Efecto de la protección sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los productores primarios del litoral de Galicia. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 6.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of primary producers from Galicia. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

	GI	$\delta^{13}\text{C}$			Nivel trófico		
		MS	F	P	MS	F	P
<b>Suspensívoros</b>							
Modelo	7	10,8	9,6	<b>&lt;0,001</b>	0,38	28,0	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	10,4	9,3	<b>0,004</b>	0,9	65,7	<b>&lt;0,001</b>
Localidad(protección)	2	11,7	2,5	<b>&lt;0,001</b>	0,1	8,4	<b>0,001</b>
Especie	2	11,1	9,9	<b>&lt;0,001</b>	0,7	52,3	<b>&lt;0,001</b>
Protección x especie	2	9,7	8,6	<b>0,001</b>	0,1	4,3	<b>0,018</b>
Error	52						
<b><i>P. lividus</i></b>							
Modelo	3	1,8	24,5	<b>&lt;0,001</b>	0,7	26,8	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	0,2	2,3	0,149	0,8	31,0	<b>&lt;0,001</b>
Localidad(protección)	2	2,7	35,6	<b>&lt;0,001</b>	0,6	24,8	<b>&lt;0,001</b>
Error	16						
<b><i>A. viridis</i></b>							
Modelo	3	4,9	10,4	<b>&lt;0,001</b>	0,3	13,8	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	1,5	3,2	0,091	0,8	31,3	<b>&lt;0,001</b>
Localidad(protección)	2	6,6	14,0	<b>&lt;0,001</b>	0,1	5,0	<b>0,021</b>
Error	16	0,5					
<b><i>M. glacialis</i></b>							
Modelo	3	1,8	0,4	0,752	1,1	11,9	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	3,1	0,7	0,421	2,4	25,5	<b>&lt;0,001</b>
Localidad(protección)	2	1,2	0,3	0,770	0,5	5,1	<b>0,019</b>
Error	16	0,1					

**Tabla 7.** Efecto de la protección sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y nivel trófico de los invertebrados de Galicia. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 7.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the  $\delta^{13}\text{C}$  and trophic position of invertebrates from Galicia. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

	GI	$\delta^{13}\text{C}$			Nivel trófico		
		MS	F	P	MS	F	P
<b>Peces carnívoros</b>							
Modelo	17	7,8	20,3	<b>&lt;0,001</b>	1,9	52,5	<b>&lt;0,001</b>
Protección	1	0,1	0,3	0,601	7,6	210,9	<b>&lt;0,001</b>
Localidad(protección)	2	2,1	5,6	<b>&lt;0,005</b>	1,5	41,5	<b>&lt;0,001</b>
Especie	7	16,1	42,2	<b>&lt;0,001</b>	2,9	82,0	<b>&lt;0,001</b>
Protección x especie	7	2,1	5,5	<b>&lt;0,001</b>	0,1	3,5	<b>0,002</b>
Error	142	0,4			0,1		

**Tabla 8.** Efecto de la protección sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y nivel trófico de los peces carnívoros de Galicia. GI: grados de libertad, MS: cuadrado medio, F: varianza entre los grupos/varianza dentro de los grupos, P: nivel de significación.

**Table 8.** Summary statistics of general lineal models to assess the effect of protection of the  $\delta^{13}\text{C}$  and trophic position of nectobenthic carnivorous fishes from Galicia. GI: Degrees of freedom, MS: mean square, F: variance between groups/variance between groups, P: significance level.

	Islas Baleares			
Localidad	ET	RT	DR	CB
dNR	11,5(13,0-10,0) <sup>a</sup>	11,5(12,8-10,2) <sup>a</sup>	11,0(12,5-9,7) <sup>a</sup>	9,7(11,2-8,4) <sup>b</sup>
dCR	9,9(12-8,4) <sup>a</sup>	9,7(11,2-8,4) <sup>a</sup>	8,4(9,7-7,1) <sup>b</sup>	8,1(9,7-6,7) <sup>b</sup>
CD	4,3(4,8-3,8) <sup>a</sup>	4,1(4,3-3,8) <sup>a</sup>	4,1(4,6-3,6) <sup>a</sup>	3,6(3,8-3,3) <sup>b</sup>
MNND	0,8(1,3-0,5) <sup>a</sup>	0,8(1,3-0,6) <sup>a</sup>	1,0(1,3-0,6) <sup>a</sup>	0,8(1,0-0,5) <sup>a</sup>
SDNND	0,8(1,0-0,5) <sup>a</sup>	0,8(1,0-0,5) <sup>a</sup>	0,8(1,0-0,5) <sup>a</sup>	0,3(0,6-0,1) <sup>b</sup>
	Galicia			
Localidad	CB	FM	IE	PC
dNR	10,2(11,9-8,8) <sup>a</sup>	10,6(12,1-9,5) <sup>a</sup>	9,4(11,1-8,1) <sup>a</sup>	10,6(11,5-9,6) <sup>a</sup>
dCR	7,7(9,6-6,2) <sup>a</sup>	8,6(10,2-7,2) <sup>a</sup>	9,7(11,2-8,3) <sup>a</sup>	7,7(9,2-6,4) <sup>a</sup>
CD	3,5(3,8-3,3) <sup>a</sup>	3,6(3,8-3,4) <sup>a</sup>	3,7(3,9-3,4) <sup>a</sup>	3,7(4-3,5) <sup>a</sup>
MNND	1,2(1,3-1,0) <sup>a</sup>	1,3(1,5-1,1) <sup>a</sup>	1,2(1,4-1,0) <sup>a</sup>	1,3(1,5-1,1) <sup>a</sup>
SDNND	0,7(1,0-0,5) <sup>a</sup>	0,8(1,1-0,6) <sup>a</sup>	0,8(1,0-0,5) <sup>a</sup>	0,8(1,1-0,5) <sup>a</sup>

**Tabla 9.** Descriptores de la red trófica (métricas de Layman) en las ocho localidades estudiadas. Los valores de la misma fila con diferente superíndice difieren significativamente entre sí. Se marcan en negrita las localidades en el interior de parques nacionales. ET: Estells, RT: Coll Roig-Illa de ses Rates, DR: Dragonera, CB: Cala en Basset; CB: Cabo dos Bicos, FM: Furna de Monteagudo, IE: Illas Estelas; PC: Punta Corbeira. dNR: rango de nitrógeno, dCR: rango de carbono, CR: distancia al centroide, MNND: distancia media al vecino más próximo, SDNND: desviación estándar de la distancia al vecino más próximo.

**Table 9.** Food web descriptors (Layman metrics) of the eight study sties. Different superscripts denote statistically significant differences for values in the same row. Sampling sites at national parks denoted by bold type. ET: Estells, RT: Coll Roig-Illa de ses Rates, DR: Dragonera, CB: Cala en Basset; CB: Cabo dos Bicos, FM: Furna de Monteagudo, IE: Illas Estelas; PC: Punta Corbeira. dNR: nitrogen range, dCR: carbon rango, MNND: mean distance to the nearest neighbor, SNND: standard deviation of the distance to the nearest neighbor.

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio demuestran, tanto en el Mediterráneo como en el Atlántico, la eficacia de la protección de la pesca, aunque sea parcial, para recuperar la biomasa de peces nectobentónicos del infralitoral rocoso. Así mismo, revelan variaciones en el nicho isotópico de ciertas especies en respuesta a la protección, aunque tan sólo en el Mediterráneo dichos cambios se trasladan a la estructura de la red trófica.

Comprobar la respuesta de la biomasa de peces nectobentónicos a la protección no era el objetivo del presente estudio, pues está ampliamente documentada (GARCÍA-RUBIES & ZABALA 1990; GARCÍA-CHARTON *et al.* 2004; HARMELIN-VIVIEN *et al.* 2008; CARDONA *et al.* 2007; SALA *et al.* 2012; COLL *et al.* 2013). Sin embargo,

se trataba de una tarea necesaria para confirmar la premisa básica del proyecto, según la cual la biomasa de peces nectobentónicos carnívoros era mayor en las zonas cerradas a la pesca, aunque fuera únicamente a la pesca recreativa. De todos modos, los resultados obtenidos en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia son de enorme relevancia, pues demuestran el fuerte impacto de la pesca recreativa sobre la biomasa de *Labrus bergyllta*, la especie más abundante en los fondos infralitorales de Galicia. Según los datos disponibles, la mitad de las capturas de dicha especie en este territorio proceden de la pesca recreativa (PITA & FREIRE 2014, 2016).

Ahora bien, mientras en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia la protección hizo aumentar únicamente la biomasa de grandes depredadores de invertebra-

dos, en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera hizo aumentar tanto la biomasa de depredadores de invertebrados como la de ictiófagos. Esta diferencia se explica porque la pesca está completamente prohibida en las dos zonas del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago Cabrera estudiadas, mientras que en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia se permite la pesca profesional artesanal, orientada en gran medida a grandes ictiófagos (OURÉNS *et al.* 2015). El resultado fue la práctica ausencia de ejemplares de *Dicentrarchus labrax* >50 cm de longitud en todas las localidades estudiadas del Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las islas Atlánticas de Galicia.

Los cambios en biomasa fueron aparejados, en algunas ocasiones, a cambios en el nicho isotópico. Así, en las Islas Baleares se observó un desplazamiento del conjunto de la comunidad íctica hacia valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más negativos en las zonas abiertas a la pesca, cambio que no se observó en los invertebrados. Esto último indica que no se trata de un artefacto debido a la corrección de la línea de base, que afecta a los dos grupos, sino de un cambio real en los peces y que implica, en las zonas abiertas a la pesca, una menor dependencia de la fanerógama *Posidonia oceanica* como fuente de carbono, en favor de las macroalgas y el fitoplancton. Esta interpretación coincidiría con la preferencia generalizada de los adultos de estas especies por los hábitats rocosos, en detrimento de las praderas de fanerógamas (FRANCOUR 1997; GUIDETTI 2000; LA MESA *et al.* 2020). Al mismo tiempo, tres especies de peces redujeron su nivel trófico en Mallorca en comparación con el Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera. Este cambio no es un artefacto provocado por la menor talla media observada en Mallorca para la mayor parte de las especies, pues el rango de tallas de cada especie analizado ha sido el mismo en todas las localidades. El caso de *C. julis* ha sido estudiado en detalle en estas mismas localidades, y se ha constatado no sólo un mayor nivel trófico para todas las clases de talla, sino también una modificación del patrón del cambio ontogenético (MORANTA *et al.* 2020). De todos modos, la magnitud absoluta del incremento del nivel trófico fue pequeña (0,25 unida-

des) y la topología de *C. julis* en el conjunto de la comunidad de peces no varió.

En realidad, la topología del conjunto de la comunidad de peces mediterráneos dentro del isoespacio fue muy estable. Únicamente *Diplodus sargus* presentó diferencias notables en su posición relativa dentro de la comunidad, siendo el depredador apical en Dragonera y en cambio el pez con el menor nivel trófico en Estells, próximo a *C. julis*.

En Galicia, el nivel trófico de tres especies de invertebrados (*P. lividus*, *A. viridis* y *M. glacialis*) y de todas las especies de peces aumentó significativamente en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia con respecto a la ría de Vigo. Dicho incremento generalizado podría estar más relacionado con el hidrodinamismo que con la protección de la pesca en sí misma. Así, el erizo *P. lividus* puede alimentarse tanto de macrófitos como de invertebrados suspensívoros, con preferencia por estos últimos (CAMPS-CASTELLÀ *et al.* 2020). Por otra parte, en muchas de las especies de peces estudiadas sólo existieron diferencias de nivel trófico entre Cabo dos Bicos y Punta Corbeira, pero no entre la Furna de Monteagudo y las Illas Estelas, lo que confirmaría la hipótesis de que el nivel trófico varía con el hidrodinamismo y no con la protección a la pesca. Sería necesario otro diseño experimental para confirmar esta hipótesis.

De todos modos, al menos en los peces, este aumento del nivel trófico es real y no es un artefacto debido a un cambio en la línea de base isotópica, pues ésta es mayor en la ría de Vigo que en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. Los cambios relativos en el nivel trófico de especies de la misma localidad avalan esta interpretación. Así, el nivel trófico de *D. vulgaris* es mayor que el del morfotipo liso de *L. bergyllta* en las dos localidades de la ría de Vigo, pero sucede lo contrario en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia. Además, los dos morfotipos de *L. bergyllta* tienen el mismo nivel trófico en las dos localidades de la ría de Vigo, pero el morfotipo liso se alimenta a un nivel trófico mayor que el moteado de la misma localidad en el Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia.

En cambio, las diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre ambos morfotipos se mantienen en todas las localidades estudiadas, con independencia del régimen de protección. En consecuencia, parece que en esta especie el nivel trófico sería densodependiente, pero no sucedería así con el uso del hábitat (CARDONA *et al.* 2020).

En general, el nivel trófico de las especies de peces estudiadas aumentó en las zonas cerradas a la pesca o no varió, en contraste con estudios previos de especies lacustres que mostraban una densodependencia inversa entre nivel trófico y disponibilidad per cápita de recursos (VANDER ZANDEN *et al.* 1999; SVÄNBACK & PERSSON 2004; MCCANN 2012; ELORANTA *et al.* 2015). La razón podría deberse a la mayor riqueza en especies y unos niveles elevados de omnivoría en los ecosistemas marinos, en comparación con los lacustres, lo que atenúa las respuestas a los cambios (LINK 2002; THOMPSON *et al.* 2007).

En cualquier caso, los descriptores de Layman revelan ciertas diferencias estadísticamente significativas entre las zonas cerradas a la pesca y las zonas abiertas de las Islas Baleares, pero no en las de Galicia. Aunque el número de localidades estudiadas es pequeño y las diferencias ob-

servadas son modestas, los resultados sugieren que, si bien una reducción parcial de la presión pesquera puede generar un fuerte incremento de la biomasa de peces nectobentónicos, sólo se observan cambios significativos en la estructura de la red trófica bajo un régimen de protección estricto, pues sólo en este contexto es posible restaurar la biomasa de los depredadores apicales. Por otra parte, la existencia de cambios densodependientes en el nicho trófico de ciertas especies revela las dificultades para realizar inferencias evolutivas sobre ecología trófica estudiando ecosistemas intensamente explotados. Esto pone de manifiesto la utilidad de zonas completamente cerradas a la pesca para comprender la dinámica natural de los ecosistemas en un contexto evolutivo.

## AGRADECIMIENTOS

El presente estudio ha sido financiado por el proyecto 1588/2015 del Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Las muestras fueron recogidas de acuerdo con los permisos 310/RX608071 y SEN265/16.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARRETT, J., JOHNSTONE, C., HARLAND, J., VAN NEER, W., ERVYNCK, A., MAKOWIECKI, D., HEINRICH, D., HUFTHAMMER, A. K., ENGHOF, I. B., AMUNDSEN, C., CHRISTIANSEN, J. S., JONES, A. K. G., LOCKER, A., HAMILTON-DYER, S., JONSSON, L., LOUGAS, L., ROBERTS, C. & RICHARDS, M. 2008. Detecting the medieval cod trade: a new method and first results. *Journal of Archaeological Science* 35: 850-861.
- BAS, M., BRIZ, I., GODINO, I., ÁLVAREZ, M., VALES, D. G., CRESPO, E. A. & CARDONA, L. 2019. Back to the future? Late Holocene marine food web structure in a warm climatic phase as a predictor of trophodynamics in a warmer South-Western Atlantic Ocean. *Global Change Biology* 25: 404-419.
- BASCOMPTÉ, J., MELIAN, J. C. & SALA, E. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *PNAS* 102: 5443-5447
- BEARHOP, S., ADAMS, C. E., WALDRON, S., FULLER, R. A., SUSAN, E. A., FULLERT, R. A. & MACLEOD, H. 2004. Determining trophic niche width : a novel approach using stable isotope analysis: *Journal of Animal Ecology*. 73: 1007-1012.
- BLANCHARD, J. L., HENEGHAN, R. F., EVERETT, J. D., TREBILCO, R. & RICHARDSON, A. J. 2017. From bacteria to whales: using functional size spectra to model marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 32: 174-186.
- BOSC E., BRICAUD, A., ANTOINE, D. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18: GB1005.
- BURTON, R. K., SNODGRASS, J. J., GIFFORD-GONZALEZ, D., GUILDERSON, T., BROWN, T. & KOCH, P. L. 2001. Holocene changes in the ecology of northern fur seals: insights from stable isotopes and archaeofauna. *Oecologia* 128: 107-115.
- CAMPS-CASTELLÀ, J., ROMERO, J. & PRADO, P. 2020. Trophic plasticity in the sea urchin *Paracentrotus lividus*, as a function of resource availability and habitat features. *Marine Ecology Progress Series* 637:71-85.
- CARDONA, L., SALES, M. & LÓPEZ, D. 2007. Changes in fish abundance do not cascade to sea urchins and erect algae in one of the most oligotrophic parts of the Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 273-282.
- CARDONA, L., REÑONES, O., GOURAGUINE, A., SAPORITI, F., AGUILAR, A. & MORANTA, J. 2020. Fishing alters resource partitioning between colour morphs in a temperate coastal fish. *Marine Ecology Progress Series* 648: 179-190.
- 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.
- COLL, J., GARCÍA-RUBIES, A., MOREY, G., REÑONES, O., ALVAREZ-BERASTEGUI, D., NAVARRO, O. & GRAU, A. M. 2013. Using no-take marine reserves as a tool for evaluating rocky-reef fish resources in the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science* 70(3): 578-590.
- COLL, J., REÑONES, O., MORANTA, J., ÁLVAREZ-BERASTEGUI, D., CARDONA, L. 2020. Els peixos del fons durs infralitorals de l'arxipèlag de Cabrera. Efectes dels 25 anys de Parc Nacional. In (Grau, A. M., Fronós, J. J., Mateu, G., Oliver, P. A., Terrasa, B. (eds. Arxipèlag de Cabrera. *Història Natural*), pp. 243-276. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, 30. 738 pp.
- CORBETT, A., CAUSEY, D., CLEMENTZ, M., KOCH, P. L., DOROFF, LEFÈVRE, C. & WEST, D. 2008. Aleut hunters, sea otters, and sea cows. In: *Human impact on ancient marine ecosystems*. Rick, T. C., and Erlandson, J. M. (eds.), 43-75. University of California Press.
- DRAGO, M., CRESPO, E. A., AGUILAR, A., CARDONA, L., GARCÍA, N., DANS, S. L. & GOODALL, N. 2009. Historic diet change of the South American sea lion in Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series* 384: 273-286.
- DIRZO, R., YOUNG, H. S., GALETTI, M., CEBALLOS, G., ISAAC, N. J. B. & COLLEN, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- ELORANTA, A. P., KAHILAINEN, K. K., AMUNDSEN, P. A., KNUDSEN, R., HARROD, C. & JONES, R. I. 2015. Lake size and fish diversity determine resource use and trophic position of a top predator in high-latitude lakes. *Ecology and Evolution* 5: 1664-1675.
- ESTES, J. A., TERBORGH, J., BRASHARES, J. S., POWER, M. E., BERGER, J., BOND, W. J., CARPENTER, S. R., ESSINGTON, T. E., HOLT, R. D., JACKSON, J. B. C., MARQUIS, R. J., OKSANEN, L., OKSANEN, T., PAINE, T. T., PIKITCH, E. K., RIPPLE, W. J., SANDIN, S. A., SCHEFFER, M., SCHOENER, T. W., SHURIN, J. B., SINCLAIR, A. R. E., SOULÉ, M. E., VIRTANEN, R. & WARDLE, D. A. 2011 Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- FILGUEIRA, R., CASTRO, B. G. 2011. Study of the trophic web of San Simó Bay (Ría de Vigo) by using stable isotopes. *Cotinental Shelf Research* 31: 476-487.
- FRANCOUR, P. 1997. Fish Assemblages of *Posidonia oceanica* Beds at Port-Cros (France, NW Mediterranean): Assessment of Composition and Long-Term Fluctuations by Visual Census. *Marine Ecology* 18: 157-173.



- GILL, A. B. 2003. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *Journal of Fish Biology* 63(S1): 105–116.
- GUIDETTI, P. 2000. Differences among fish assemblages Associated with nearshore *Posidonia* oceanic seagrass beds, rocky–algal reefs and unvegetated sand habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 515–529.
- GARCÍA-CHARTON, J. A., PÉREZ-RUZAFÁ, 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.
- GARCÍA-RUBIES, A. & ZABALA, M. 1990. Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes islands marine reserve (NW Mediterranean). *Scientia Marina* 54: 317–328.
- HANSON, N. N., WURSTER, C. M., BIRD, M. I., REID, K. & BOYD, I. L. 2009. Intrinsic and extrinsic forcing in life histories: patterns of growth and stable isotopes in male Antarctic fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series* 388: 263–272.
- HANSON, N., JONES, E. L. & HARRIS, R. N. 2018. Multi-decadal and ontogenetic trophic shifts inferred from stable isotope ratios of pinniped teeth. *Oikos* 127: 134–146.
- HARME LIN-VIVIEN, M., LE DIRÉACH, L., BAYLE-SAMPERE, J., CHARBONEL, E., GARCÍA-CHARTON, J. A., ODY, D., PÉREZ-RUZAFÁ, A., REÑONES, O., SÁNCHEZ-JEREZ, P. & VALLE, C. 2008. Gradients of abundance across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover. *Biological Conservation* 141: 1829–1839.
- IVES, A. R. & CARDINALE, B. J. 2004. Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature* 429: 174–177.
- JACKSON, J. B., ALEXANDER, K. E. & SALA, E. (eds.) 2011a. *Shifting baselines. The past and the future of ocean fisheries*. Island Press.
- JACKSON, A. L., INGER, R., PARNELL, A. C. & BEARHOP, S. 2011b. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595–602.
- JENNINGS, S. 2005. Size-based analyses of aquatic food webs. In A. Belgrano, U. M. Scharler, J. Dunne, & R. E. Ulanowicz (Eds.), *Aquatic food webs: An ecosystem approach* (pp. 86–97). Oxford, UK: Oxford University Press.
- LAYMAN, C. A., ARRINGTON, A., MONTAÑA, C.G. & POST, D. M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42–48.
- LA MESA, G., MOLINARI, A., GAMBACCINI, S. & TUNESI, L. 2020. Spatial pattern of coastal fish assemblages in different habitats in North-western Mediterranean. *Marine Ecology* 32: 104–114.
- LIBRALATO, S., COLL, M., TEMPESTA, M., SANTOJANNI, A., SPOTO, M., PALOMERA, I., ARNERI, E. & SOLIDORO, C. 2010. Food-web traits of protected and exploited areas of the Adriatic Sea. *Biological Conservation* 143: 2182–2194.
- LINK, J. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series* 230: 1–9.
- MORANTA, J., REÑONES, O., GOURAGUINE, A., SAPORITI, F. & CARDONA, L. 2020. The effects of fishing on the ontogeny of trophic position and body condition on a small-sized temperate marine fish. *Marine Environmental Research* 161: 105055.
- MCCANN, K. S. 2012. *Food webs*. Princeton University Press.
- MCCAULEY, D. J., PINSKY, M. L., PALUMBI, S. R., ESTES, J. A., JOYCE, F. H. & WARNER, R. R. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347: 1255641.
- 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.
- OURÉNS, R., CAMBIÈ, G. & FREIRE, J. 2015. Characterizing the complexity of the fleet dynamics for an effective fisheries management: The case of the Cíes Islands (NW Spain). *Scientia Marina* 79: 453–464.
- PARNELL, A. C., INGER, R., BEARHOP, S. & JACKSON, A. L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5: e9672.
- PAULY, D., CHRISTENES, V., DALSGARRD, J., FROESE, R. & TORRES, F. JR. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860–863.
- PITA, P. & FREIRE, J. 2014. The use of spearfishing competition data in fisheries management: evidence for a hidden near collapse of a coastal fish community of Galicia (NE Atlantic Ocean). *Fisheries Management Ecology* 21: 454–469.
- PITA, P. & FREIRE, J. 2016. Assessing the impact of spear fishing by using competitions records and underwater visual censuses. *Scientia Marina* 80: 27–38.
- POST, D. M. 2002a. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 269–277.
- POST, D. M. 2002b. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.

- POST, D. M., LAYMAN, C. A., ARRINGTON, D. A., TAKIMOTO, G., QUATTROCHI, J. & MONTAÑA, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179–189.
- PRADO, P., CARMICHAEL, R. H., WATTS, S. A., CEBRIAN, J. & HECK, K. K. JR. 2012. Diet-dependent  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  fractionation among sea urchin *Lytechinus variegatus* tissues: implications for food web models. *Marine Ecology Progress Series* 462: 175–190.
- PULLIAM, H. R. 1974. On the theory of optimal diets. *The American Naturalist* 108: 59–74.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- SALA E, BALLESTEROS E, DENDRINOS P, DI FRANCO A. & FERRETTI F, *et al.* 2012. The structure of Mediterranean rocky reef ecosystems across environmental and human gradients, and conservation implications. *PLoS ONE* 7(2): e32742.
- SCHARF, F. S., JUANES, F. & ROUNTREE, R. A. 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229–248.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematic* 2: 369–404.
- STAMBLER, N. 2013. The Mediterranean Sea - Primary Productivity. In: Goffredo S. and Z. Dubinsky (Eds.) *The Mediterranean Sea: Its history and present challenges*. Springer, The Netherlands, pp. 113-121.
- STEPHENS, D. W. & KREBS, J. R. 1986. *Foraging theory (Vol. 1)*. Princeton University Press.
- SVÄNBÄCK, R. & PERSSON, L. 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology* 73: 973–982.
- SWEETING, C. J., BARRY, J., BARNES, C., POLUNIN, N. V. C. & JENNINGS, S. 2007. Effects of body size and environment on diet-tissue  $\delta^{15}\text{N}$  fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340: 1-10
- THOMPSON, R. M., HEMBERG, M., STARZOMSKI, B. M. & SHURIN, J. N. B. 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* 88: 612–617.
- TILVES, U, FUENTES, V. L., MILISENDA, G., PARRISH, C. C., VIZZINI & S., SABATÉS, A. 2018. Trophic interactions of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the NW Mediterranean: evidence from stable isotope signatures and fatty acid composition. *Marine Ecology Progress Series* 591: 101–116.
- VALES, D. G., CARDONA, L., ZANGRANDO, A. F., BORELLA, F., SAPORITI, F., GOODALL, R. N. P., DE OLIVEIRA, L. R. & CRESPO, E. A. 2017. Holocene changes in the trophic ecology of an apex marine predator in the South Atlantic Ocean. *Oecologia* 183: 555–570.
- VANDER ZANDEN, J., CASSELMAN, J. M. & RASMUSSEN, J. B. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- VANDER ZANDEN, M. J. & FETZER, W. W. 2007. Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116: 1378-1388.
- VAN DUYL, F. C., MOODLEY, L., NIEUWLAND, G., VAN IJZERLOO, L., VAN SOEST, R. W. M., HOUTEKAMER, M., MEESTERS, E. H. & MIDDELBURG, J. J. 2011. Coral cavity sponges depend on reef-derived food resources: stable isotope and fatty acid constraints. *Marine Biology* 158:1653–1666
- WERNER, E. E. & HALL, D. J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042–1052.
- YOKOYAMA, H., TAMAKI, A., HARADA, K., SHIMODA, K., KOYAMA, K. & ISHIHI, Y. 2005. Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 296: 115–128.
- ZENTENO, L., BORELLA, F., GOMEZ OTERO, J., PIANA, E., BELARDI, J. B., BORRERO, L. A., SAPORITI, F., CARDONA, L. & CRESPO, E. 2015. Shifting niches of marine predators due to human exploitation: the diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) since the late Holocene as a case study. *Paleobiology* 41: 387-401.