

Variabilidad espacial en la estructura de la ictiofauna asociada a praderas de *Cymodocea nodosa* en las Islas Canarias, Atlántico nororiental subtropical

Spatial variability in the structure of the ichthyofauna associated with *Cymodocea nodosa* seagrass meadows across the Canary Islands, north-eastern subtropical Atlantic

Fernando Espino¹, Fernando Tuya¹, Alberto Brito² y Ricardo Haroun¹

¹Centro de Investigación en Biodiversidad y Gestión Ambiental (BIOGES), Facultad de Ciencias del Mar, Campus de Tafira, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 35017 Las Palmas, Gran Canaria, Islas Canarias, España. fesprod@gobiernodecanarias.org

²Grupo de Investigación BIOECOMAC, Unidad de Ciencias Marinas, Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, 38206, La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España

Abstract.- A description of the patterns in spatial variability of fish assemblages is particularly relevant to guarantee an adequate management of these marine resources. Thirty six trawls were considered on six seagrass meadows (10 km apart) in three islands (100 km apart) of the Canary Islands to (i) analyze the spatial variability in the structure (richness, abundance and diversity) of fish assemblages associated with *Cymodocea nodosa* seagrass meadows, and to (ii) assess how the structural complexity of this habitat affects fish assemblage structure. A total of 3,616 fishes were captured, belonging to 30 species and 15 families. The total length of ca. 95% of individuals was < 10 cm, and ca. 90% of individuals were juveniles. Spatial variability in fish assemblage structure was larger when considering the scale of meadows than the scale of islands (27.28% vs. 6.64% respectively, in the amount of explained total variability); the smallest spatial scale (*i.e.*, the variability among replicated trawls within each seagrass meadow) accumulated the largest amount of variability (66.07%). Differences in fish assemblage structure were largely driven by changes in the abundance of a few species, including *Diplodus annularis*, *Spondyllosoma cantharus*, *Mullus surmuletus* and *Symphodus trutta*. These species recruited into seagrass meadows, and confirmed the nursery role of this habitat in the canarian coastal waters. Mean shoot density and variation of the seagrass canopy height were the descriptors that accounted for the most variability when explaining patterns in fish assemblage structure.

Key words: Abundance, juvenile fish, nursery, habitat structure, seagrass meadows

Resumen.- El conocimiento de los patrones de variabilidad espacial de las comunidades de peces es de especial relevancia para una adecuada gestión de estos recursos marinos. Con el objetivo de: (i) analizar la variabilidad espacial en la estructura (riqueza, abundancia y diversidad) de la ictiofauna asociada a praderas marinas de *Cymodocea nodosa* en el Archipiélago Canario y (ii) conocer cómo la complejidad estructural de este hábitat afecta a la comunidad de peces, se realizaron 36 arrastres en seis praderas (separadas por 10 km) en tres islas (separadas por 100 km). Se registraron un total de 3.616 individuos pertenecientes a 30 especies y 15 familias. La longitud total de ca. 95% de los individuos fue < 10 cm y ca. 90% fueron juveniles. La variabilidad espacial en la estructura de la comunidad asociada a escala de praderas fue superior que a escala de islas (27,28% vs. 6,64% de la variabilidad total); la menor escala (*e.g.*, variabilidad entre arrastres dentro de cada pradera), acumuló la mayor parte de la variabilidad (66,07%). Las diferencias en la estructura de la comunidad entre praderas se debieron a cambios en la abundancia de determinadas especies, como *Diplodus annularis*, *Spondyllosoma cantharus*, *Mullus surmuletus* y *Symphodus trutta*, que usan las praderas como lugares de reclutamiento, confirmando el papel de guardería que juega este hábitat en Canarias. La densidad media de pies y la variación en la altura del estrato foliar fueron los parámetros estructurales que más afectaron la estructura de la comunidad de ictiofauna.

Palabras clave: Abundancia, peces juveniles, guardería, estructura del hábitat, praderas marinas

INTRODUCCIÓN

Las praderas de fanerógamas marinas constituyen uno de los ecosistemas marinos más importantes, debido a que participan en los procesos biogeoquímicos litorales: su alta productividad primaria y secundaria (Hemminga & Duarte 2000) las convierten en una fuente de recursos alimenticios y su complejidad estructural provee de un mayor número de hábitats, lo que permite el desarrollo de comunidades más complejas, con una alta abundancia y diversidad de invertebrados y peces (Beck *et al.* 2001, Gillanders 2006). Además, estas praderas constituyen un hábitat adecuado para el reclutamiento y cría de numerosas especies de peces (Pollard 1984, Bell & Pollard 1989). En Canarias, las praderas de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson también desempeñan múltiples funciones ecológicas (Aguilera *et al.* 1994, Barberá *et al.* 2005, Espino *et al.* 2008, 2011), similares a las que realizan otras especies de fanerógamas marinas en áreas templadas y tropicales, lo que las convierte en un ecosistema clave en el litoral de las islas.

El análisis de la variabilidad espacial de las comunidades de peces asociadas a praderas de fanerógamas marinas ha sido objeto de numerosas investigaciones. Sin embargo, la mayoría de los estudios se han limitado a escalas espaciales pequeñas (10 a 100 m; *e.g.*, ‘dentro de parches, entre parches’), mientras que variaciones a escalas medias (de 10 a 100 de km, *e.g.*, a ‘escala de paisaje’) han sido investigadas en menor medida y sólo más recientemente (Gillanders 2006). A escalas espaciales más grandes (> 100 km, *e.g.*, a ‘escala regional y/o biogeográfica’), los trabajos son aún más escasos, tal y como la comparación entre distintos estuarios y regiones (Worthington *et al.* 1992, Ferrell *et al.* 1993, Wyda *et al.* 2002, Moranta *et al.* 2006) y entre distintas regiones biogeográficas (Weinstein & Heck 1979, Heck & Wilson 1987, Costa *et al.* 2002).

La ictiofauna asociada a las praderas de *Cymodocea nodosa* ha sido objeto de diversos estudios a lo largo de su área de distribución. En el mar Mediterráneo, se han abarcado diferentes aspectos: estudio de la ictiofauna en praderas mixtas de *C. nodosa* y *Zostera noltii* (Guidetti & Bussotti 2000), variación temporal de la comunidad (Reina-Hervás & Serrano 1987), influencia de los factores ambientales sobre la ocupación de hábitats (Bonaca & Lipej 2005), comparación de ictiofaunas entre distintos tipos de praderas marinas (Manent & Abella 2005, Verdiell-Cubedo *et al.* 2007), cambios en la comunidad por introducción de especies exóticas (Relini *et al.* 2000) y efectos de la alteración de la bóveda de la pradera sobre

la comunidad (Guidetti & Bussotti 2002). En las costas atlánticas del suroeste ibérico, los estudios son más escasos y comprenden la caracterización general de la comunidad, así como variaciones a diferentes escalas temporales (Ribeiro *et al.* 2006). De igual forma, los estudios son escasos en las Islas Canarias y se han restringido a: inventario de especies (Mena *et al.* 1993), impacto de la construcción de un puerto y estudio del ciclo anual de la comunidad (Tuya *et al.* 2002b, 2006) y comparación entre diferentes hábitats (Tuya *et al.* 2005, Polifrone *et al.* 2006). Sin embargo, la variabilidad espacial de la ictiofauna asociada a praderas de *C. nodosa* a diferentes escalas no ha sido estudiada, ni tampoco su posible relación con la estructura y organización de dichas praderas. En este sentido, son absolutamente necesarios más datos procedentes de un mayor número de praderas y áreas geográficas con el fin de determinar las posibles variaciones a escalas espaciales grandes (Guidetti & Bussotti 2000).

Las praderas marinas son uno de los ecosistemas más amenazados del planeta (Orth *et al.* 2006), con una tasa de desaparición de 100 km² yr⁻¹ (Waycott *et al.* 2009). En las Islas Canarias, las praderas de *Cymodocea nodosa* se encuentran en regresión y también su comunidad asociada, debido a la presión antrópica existente en las áreas litorales (Espino *et al.* 2008). El estudio de los patrones de variabilidad espacial tiene gran importancia ecológica para entender el efecto de los factores ambientales sobre la distribución y abundancia de organismos. Además, también proveen de información valiosa para la gestión y conservación de los ecosistemas. El objetivo de este trabajo fue analizar la variabilidad espacial en la estructura (riqueza, abundancia y diversidad) de la comunidad de peces asociada a praderas marinas de *C. nodosa* a dos escalas espaciales: entre praderas (separadas por 10 km) y entre islas (separadas por 100 km) a lo largo del Archipiélago Canario. Estas dos escalas han sido empleadas en otros estudios y se consideran adecuadas para la gestión de praderas marinas (Ferrell *et al.* 1993). Además, se intentó determinar cómo afecta la estructura física de las praderas a la estructura de la comunidad íctica.

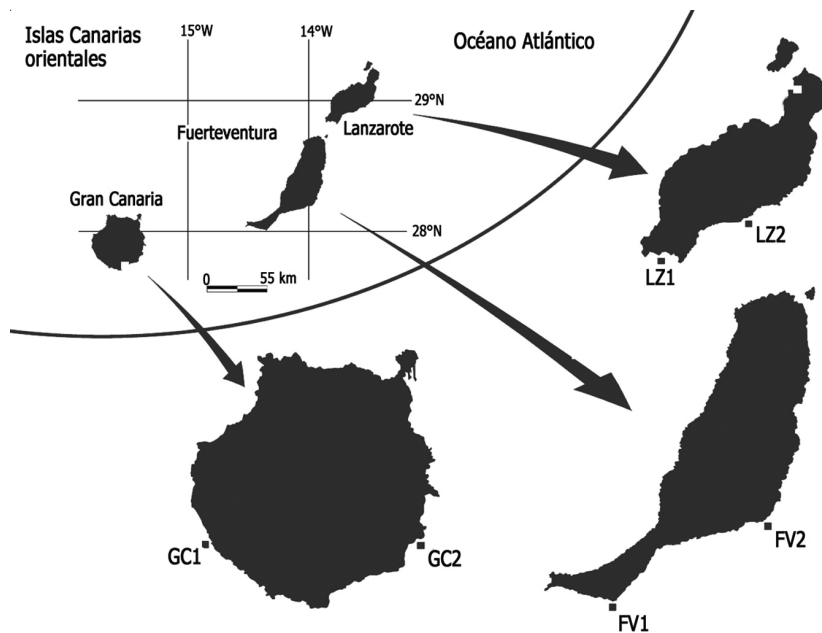
MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Se seleccionaron 6 praderas (separadas por 10 km) de la fanerógama marina *Cymodocea nodosa* en 3 islas (separadas por 100 km) del Archipiélago Canario (Fig. 1), a

Figura 1. Zona de estudio: Islas Canarias orientales (Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria) con las praderas marinas estudiadas en cada isla / Study area: eastern Canary Islands (Lanzarote, Fuerteventura, and Gran Canaria) including the seagrass meadows studied on each island

Islas y su ubicación/Islands and locations: LZ1 = Playa Blanca (UTM 28R0614232; 3192496); LZ2 = Los Pocillos (UTM 28R0633275; 3200219); FV1 = Jandía (UTM 28R0563535; 3102501); FV2 = La Entallada (UTM 28R0602018; 3122713); GC1 = Veneguera (UTM 28R0421370; 3081050); GC2 = Arinaga (UTM 28R0460944; 3080980)



partir de la información disponible sobre la distribución de la especie en Canarias (Reyes *et al.* 1995a, Pavón-Salas *et al.* 2000). Los criterios de selección fueron: i) que la superficie de la pradera marina permitiese realizar los arrastres con una separación de 100 m y ii) que la distancia mínima entre praderas fuera, al menos, de 10 km. Los vientos alisios procedentes del noreste y la corriente de Canarias determinan las principales estructuras oceanográficas de la región; durante el período primavera-verano, la temperatura media superficial del agua alrededor de las islas Canarias orientales oscila entre 21°C y 22,5°C y la salinidad entre 36,3 ups y 36,7 ups (Navarro-Pérez & Barton 2001).

MÉTODO DE MUESTREO

Los muestreos se realizaron mediante una red de arrastre tipo chinchorro de 6 m de largo, 4 m de ancho y 0,5 m de alto, con luz de malla de 1 mm. La red fue arrastrada por buceadores a lo largo de un transecto de 25 m de longitud, cubriendo un área de 100 m² por arrastre, con una duración de 5 min cada uno. En cada pradera, se realizaron 6 arrastres al azar y separados, al menos, por 100 m; entre 5 y 15 m de profundidad y entre las 10:00 y las 15:00 h. Esta técnica fue empleada por Espino *et al.* (2011) en Canarias y permite la captura de individuos pequeños, con escasa

capacidad de natación, que se refugian en el estrato foliar de la pradera; también captura ejemplares de mayor tamaño de especies bentónicas. Las técnicas de arrastre se consideran efectivas en el muestreo de peces pequeños (longitud total < 100 mm), (Rozas & Minello 1997, Guest *et al.* 2003). Todos los muestreos se efectuaron entre junio y septiembre de 2003, cuando las comunidades de fanerógamas marinas presentan los mayores valores de biomasa en Canarias (Reyes *et al.* 1995b, Tuya *et al.* 2006) y diversos descriptores (riqueza y abundancia) de las comunidades de peces asociadas también son máximos (Polifrone *et al.* 2006, Tuya *et al.* 2006). Los peces capturados fueron identificados de acuerdo con Fischer *et al.* (1981)¹ y Brito *et al.* (2002) y medidos (longitud total ± 1 mm). Se clasificaron en juveniles y adultos siguiendo el criterio empleado por Dulcic *et al.* (1997). Se consideraron juveniles aquellos ejemplares con escamas ya formadas que no han alcanzado la talla de primera madurez sexual mínima (TPM_m); los adultos fueron aquellos que alcanzaron y superaron dicha longitud. Para cada especie, esta longitud fue obtenida de las referencias bibliográficas disponibles en Canarias y en determinados casos de otras regiones, (Espino *et al.* 2011). Para caracterizar la organización espacial de la comunidad se empleó la clasificación utilizada por Ribeiro *et al.* (2006) para peces en praderas de *Cymodocea nodosa*, quienes

¹Fischer W, G Bianchi & WB Scott. 1981. Eastern Central Atlantic. Fishing Area 34 and part of 47. FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes 1-7: [pag. var.]

a su vez adaptaron la de Elliott & Dewailly (1995); aquí, los peces fueron clasificados en bentónicos (que viven sobre o en el sustrato) y epibentónicos (que viven en la capa de agua justo sobre el lecho). Para los grupos tróficos, debido a la ausencia de estudios específicos en praderas de *C. nodosa*, se adaptó la empleada por Moranta *et al.* (2006) en praderas de *Posidonia oceanica*, donde los peces se clasificaron en: herbívoros, macrófagos, mesófagos, micrófagos y omnívoros. Estas categorías difieren ligeramente de las establecidas por Bell & Harmelin-Vivien (1983) y Macpherson *et al.* (2002); y fueron definidas de acuerdo con resultados recientes de niveles tróficos determinados mediante análisis isotópicos (Jennings *et al.* 1997, Deudero *et al.* 2004).

Para estimar el efecto de la estructura física de la pradera sobre los patrones de la estructura de la comunidad de peces, se cuantificaron, en cada punto de arrastre, dos elementos estructurales típicamente empleados en estudios sobre comunidades ícticas asociadas a praderas marinas: la densidad de pies y altura de las hojas. Ambos se han mostrado como descriptores eficientes de la complejidad estructural de praderas de *Cymodocea nodosa* en el Archipiélago Canario (Reyes *et al.* 1995a, b, Barberá *et al.* 2005). Para estimar la densidad, se contaron los pies de planta en el interior de un cuadrado de 25 x 25 cm ($n = 10$), superficie de muestreo empleada en Canarias para estimar la densidad media de pies por Espino (2004) y Barberá *et al.* (2005); posteriormente, esta densidad fue convertida a m^2 . Para estimar la altura del estrato foliar, se midió la longitud de las hojas en cada pie ($n = 30$). La estructura y superficie ocupada por cada pradera fueron calculadas por Espino *et al.* (2003).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para cada muestra, se calculó la riqueza de especies (S), la abundancia total de individuos, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), el índice de Pielou o equidad (J') y la abundancia de cada categoría espacial y trófica. Los patrones de distribución espacial de las especies se describieron mediante el coeficiente de dispersión ($CD = \text{varianza}/\text{media}$). Se contrastó si cada especie seguía una distribución aleatoria, predicha por una distribución de Poisson, mediante el estadístico χ^2 , que contrastó las diferencias entre la distribución observada y esperada para cada especie (Ludwig & Reynolds 1988). Se aplicó un análisis univariante (ANDEVA) para contrastar las diferencias entre islas (factor fijo) y praderas (factor aleatorio), en los descriptores univariantes de la comunidad. Se comprobaron las asunciones de

normalidad y homogeneidad de la varianza aplicando, previamente, las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Cochran, respectivamente. Cuando estas suposiciones no se alcanzaron, los datos fueron transformados mediante raíz cuadrada. Para visualizar las diferencias en la estructura de la comunidad íctica entre islas, se ejecutó un análisis canónico de coordenadas principales (ACP), (Anderson & Willis 2003). Las diferencias en la estructura de la comunidad entre islas (factor fijo) y praderas dentro de cada isla (factor aleatorio), se contrastaron aplicando un análisis multivariante de la varianza (AMDEVA, Anderson 2001), basado en el índice de similitud de Bray-Curtis para datos transformados (raíz cuadrada). La contribución de cada especie a la disimilitud en la estructura de la comunidad íctica entre islas se obtuvo mediante el análisis de porcentaje de similitud (APSIM). Además, se procedió a ejecutar un análisis de redundancia basado en distancias (ARD-bd, Legendre & Anderson 1999) con objeto de determinar el efecto de la complejidad estructural de la pradera (densidad de pies, altura de hoja y sus desviaciones estándar respectivas) sobre la estructura de la comunidad de peces. Este análisis se complementó con una regresión múltiple multivariante, ejecutada a través de la rutina 'DISTLM' (McArdle & Anderson 2001), sobre disimilitudes de Bray-Curtis, con propósito de conocer las variables con mayor capacidad predictiva. Se empleó la rutina 'BEST' para seleccionar el modelo con mayor parsimonia (*e.g.*, evitando colinealidad entre variables). Las especies con una frecuencia de aparición en las muestras inferior al 5% no fueron consideradas en los análisis multivariantes (Apéndice A). Todos los procedimientos multivariantes se ejecutaron mediante PRIMER & PERMANOVA 6.0. (Clarke & Gorley 2006).

RESULTADOS

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD ÍCTICA

Se registraron un total de 3.616 individuos pertenecientes a 30 especies y 15 familias (Apéndice A). Las familias más representativas, en términos de riqueza y abundancia, fueron: Sparidae con 7 especies y el 71,9% de los individuos, Labridae (5; 5,23%), Syngnathidae (3; 9,27%) y Mullidae (1; 8,44%). Las especies más representativas en términos de abundancia y frecuencia fueron: *Diplodus annularis* con el 43,86% del total de individuos y 80,56% de frecuencia de aparición en las muestras, *Spondylisoma cantharus* (24,72% y 52,78%), *Mullus surmuletus* (8,43% y 58,33%), *Syngnathus typhle* (8,3% y

94,44%), *Symphodus trutta* (4,62% y 47,22%), *Sparisoma cretense* (1,58% y 38,89%), *Diplodus vulgaris* (1,41% y 22,22%), *Pagellus erythrinus* (1,22% y 16,67%), *Stephanolepis hispidus* (0,83% y 41,67%) y *Sphoeroides marmoratus* (0,61% y 41,67%); estas 10 especies representan el 95,58% del total de individuos capturados. El 76,7% de las especies registradas tienen interés comercial y son objetivo de la flota artesanal canaria (Franquet & Brito 1995). El número medio de individuos por arrastre fue $100,44 \pm 16,9$ (media \pm error estándar, $n = 36$), con valores mínimo de 5 y máximo de 453. El número medio de especies por arrastre fue $7,61 \pm 0,56$, oscilando entre 3 y 15. El 95,02% de los individuos presentaron una longitud total inferior a 10 cm, de los cuales la mayoría eran juveniles (90,02%).

DIFERENCIAS ENTRE ISLAS Y PRADERAS

Los arrastres en Gran Canaria (GC) presentaron el mayor valor de riqueza (22 especies) y número medio de especies por muestra ($10 \pm 0,77$, media \pm error estándar, $n = 12$, Fig. 2A). La mayor abundancia (2.317 individuos) y número medio de individuos por muestra ($193,08 \pm 35,3$) se registró en Lanzarote (LZ) (Fig. 2C). En GC también se registró el mayor valor medio del índice de Shannon-Wiener (0,631 \pm 0,05), mientras que para el índice de equidad fue Fuerteventura (FV) la isla que registró el mayor valor medio (0,693 \pm 0,06, Fig. 2E). Estas diferencias entre islas, sin embargo, no fueron significativas para todos estos descriptores univariantes de la comunidad íctica (ANDEVA, factor 'isla', $P > 0,05$ en todos los casos, Tabla 1).

Figura 2. A-B. S: riqueza (nº de especies); R: riqueza media (nº de especies 100 m⁻²). C-D. Abundancia (nº de ind 100 m⁻²). E-F. H': índice de Shannon-Wiener y J': índice de Pielou o equidad, para las islas (LZ = Lanzarote, FV = Fuerteventura, GC = Gran Canaria) y praderas dentro de cada isla. Se presentan los valores medios; las barras de error son el error estándar de las medias / A-B. S: richness (nº species); R: mean richness (nº species 100 m⁻²). C-D. Abundance (nº ind 100 m⁻²). E-F. H': Shannon-Wiener's index and J': Pielou's or electivity index, for each island (LZ = Lanzarote, FV = Fuerteventura, GC = Gran Canaria) and seagrass meadows within each island. Bars are mean values and error bars are SE of means

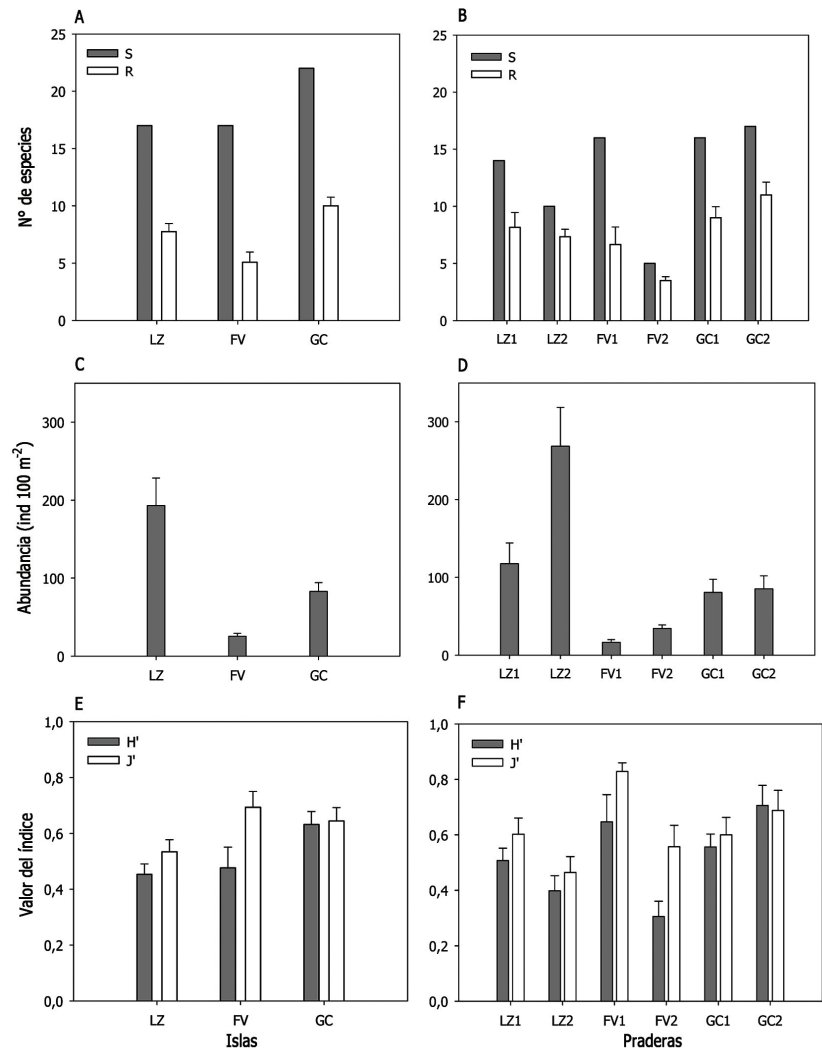


Tabla 1. Resultados de los ANDEVAs univariantes y multivariante para contrastar el efecto de la variación espacial entre islas y praderas sobre la riqueza, la abundancia total de individuos, los índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y equidad (J'), la abundancia total de individuos de cada categoría espacial y trófica, y la estructura de la comunidad. gl: grados de libertad; MS: cuadrados medios; F: valor del estadístico; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ / Results of univariate and multivariate ANOVAs testing for spatial differences between islands and meadows within islands in regards to the richness, total abundance of individuals, Shannon-Wiener's (H') and electivity (J') index, total abundance of individuals for each spatial and trophic group, and assemblage structure. gl: degree of freedom; MS: means squares; F: statistical value * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Fuente de variación	gl	Riqueza		Abundancia		H'		J'		Estructura de la comunidad	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	Pseudo-F
Isla	2	2,762	5,269	206,054	5,669	0,0590	0,7417	0,032	0,757	11.267,346	1,617
Pradera (Isla)	3	0,524	2,366	36,343	5,169**	0,0795	6,4281**	0,042	4,083*	6.964,049	5,747**
Residual	30	0,221		7,030		0,0124		0,010		1.211,739	

Fuente de variación	gl	Bentónicos		Epibentónicos		Macrófagos		Mesófagos		Micrófagos		Omnívoros	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Isla	2	45,925	13,312	169,038	3,233	0,754	1,745	20,732	4,228	3,787	7,816	231,269	3,864
Pradera (Isla)	3	3,449	3,107*	52,274	7,209**	0,432	0,575	4,902	2,411	0,484	1,302	59,853	5,815**
Residual	30	1,110		7,251		0,751		2,033		0,372		10,292	

El análisis de ordenación ACP mostró una separación de la ictiofauna de las 3 islas estudiadas, donde los poblamientos de GC y LZ fueron más similares entre sí, y se diferenciaron de los de FV (Fig. 3). Sin embargo, las diferencias en la estructura de la comunidad de ictiofauna entre islas no fueron significativas (AMDEVA, factor 'Isla', $P > 0,05$, Tabla 1). De hecho, la cantidad de variabilidad explicada por el factor 'isla' (6,64% de la variabilidad) fue considerablemente inferior a la variabilidad explicada por el factor 'pradera' (27,28% de la variabilidad), mientras que la menor de las escalas espaciales (e.g., variabilidad entre arrastres) explicó la mayor cantidad de variabilidad (66,07%).

La familia Sparidae presentó el mayor número de especies e individuos en las tres islas, seguida en términos de riqueza por Labridae en LZ y GC, y Syngnathidae en FV; mientras que en términos de abundancia le siguieron Mullidae en LZ, Labridae en GC y Syngnathidae en FV. La prueba APSIM indicó que *D. annularis*, *S. cantharus* y *M. surmuletus* contribuyeron al 60% y 50% de la disimilitud entre LZ y FV, y LZ y GC respectivamente; mientras que las dos primeras especies, junto a *S. trutta*, contribuyeron al 40% de disimilitud entre FV y GC (Tabla 2).

A nivel de praderas, GC2 registró la mayor riqueza (17 especies) y número medio de especies por muestra ($11 \pm$

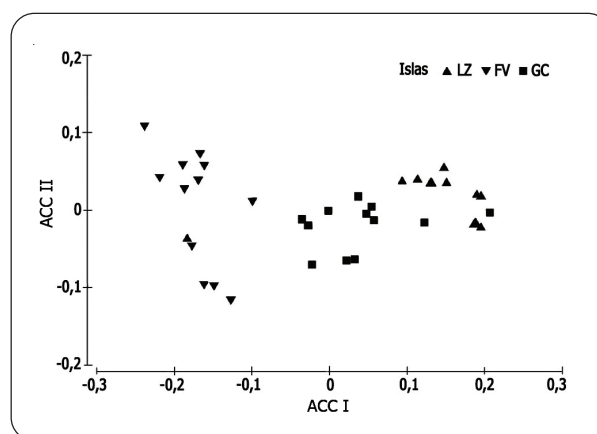


Figura 3. Resultado de la técnica de ordenación ACP mostrando las diferencias en la estructura de la comunidad íctica entre islas / Ordination plot through the CAP routine showing differences in the fish assemblage structure between islands

1,13, Fig. 2B); sin embargo, estas diferencias para la riqueza fueron no significativas (ANDEVA, 'riqueza', $P > 0,05$, Tabla 1). LZ2 registró la mayor abundancia (1.611 individuos) y número medio de individuos por muestra ($268,5 \pm 49,94$, Fig. 2D); en este caso, si se detectaron diferencias significativas entre praderas (ANDEVA, 'abundancia', $P < 0,01$, Tabla 1). La pradera con mayor índice de diversidad fue GC2 ($0,706 \pm 0,07$, Fig. 2F),

Tabla 2. Resultados de la rutina APSIM para contrastar las disimilitudes entre las tres islas, basado en datos de abundancia. Las especies están ordenadas por orden decreciente de contribución. $\bar{\delta}_i$, promedio de disimilitud; $\bar{\delta}_i\%$, contribución de cada especie al promedio de disimilitud; DE: desviación estándar / Results of the SIMPER routine testing for dissimilarities between each pair of islands, based on abundance data. The species are in decreasing order of contribution. $\bar{\delta}_i$, mean dissimilarity; $\bar{\delta}_i\%$, contribution of each species to mean dissimilarity; DE: standard deviation

Lanzarote vs. Fuerteventura $\bar{\delta}_i = 77,26$			Lanzarote vs. Gran Canaria $\bar{\delta}_i = 61,75$			Fuerteventura vs. Gran Canaria $\bar{\delta}_i = 69,80$		
Especies	$\bar{\delta}_i\%$	$\bar{\delta}_i/DE$	Especies	$\bar{\delta}_i\%$	$\bar{\delta}_i/DE$	Especies	$\bar{\delta}_i\%$	$\bar{\delta}_i/DE$
<i>D. annularis</i>	22,95	1,31	<i>D. annularis</i>	20,23	1,21	<i>S. cantharus</i>	16,79	1,08
<i>S. cantharus</i>	21,46	1,83	<i>S. cantharus</i>	15,3	1,33	<i>D. annularis</i>	13,79	1,3
<i>M. surmuletus</i>	14,25	2,1	<i>M. surmuletus</i>	11,55	2,02	<i>S. trutta</i>	9,77	0,95
<i>S. trutta</i>	5,89	1,89	<i>S. trutta</i>	7,59	1,46	<i>S. typhle</i>	6,87	1,17
<i>S. typhle</i>	5,59	1,06	<i>S. cretense</i>	4,91	1,12	<i>S. cretense</i>	6,62	1,21
<i>S. saurus</i>	3,16	0,48	<i>S. typhle</i>	4,71	1,02	<i>M. surmuletus</i>	4,87	1,27
<i>P. erythrinus</i>	3,15	0,54	<i>D. vulgaris</i>	4,06	0,77	<i>D. vulgaris</i>	4,81	0,63
<i>N. ophidion</i>	2,79	0,94	<i>S. hispidus</i>	3,54	1,53	<i>S. hispidus</i>	4,19	1,39
<i>B. podas</i>	2,73	0,62	<i>S. marmoratus</i>	3,03	1,38	<i>S. marmoratus</i>	4,12	1,53
<i>S. hispidus</i>	2,15	0,69	<i>S. acus</i>	2,81	1,39	<i>N. ophidion</i>	3,44	1,11
<i>D. dentex</i>	1,99	0,92	<i>P. erythrinus</i>	2,81	0,52	<i>G. niger</i>	3,36	0,87
<i>S. marmoratus</i>	1,67	0,66	<i>S. saurus</i>	2,43	0,54	<i>S. acus</i>	3,22	1,21
<i>G. niger</i>	1,62	0,47	<i>D. dentex</i>	1,9	0,91	<i>B. podas</i>	2,24	0,63
<i>X. novacula</i>	1,5	0,78	<i>G. niger</i>	1,78	0,73	<i>P. octolineatum</i>	1,89	0,42

Tabla 3. Características estructurales de las praderas marinas. Densidad (nº de pies m⁻²; media ± DE); Altura (cm; media ± DE); Distribución y Superficie (m²) de acuerdo con Espino *et al.* (2003) / Structural characteristics of the seagrass meadows. Density (nº of shoots m⁻²; mean ± DE); Height (cm; mean ± DE); Distribution and Surface (m²) according to Espino *et al.* (2003)

Pradera	Densidad	Altura	Distribución	Superficie
Playa Blanca (LZ1)	640,40 ± 147,32	22,53 ± 4,72	continua	214.588
Los Pocillos (LZ2)	910,80 ± 106,44	33,06 ± 3,55	continua	652.040
Jandía (FV1)	549,53 ± 144,16	36,78 ± 2,74	parches	147.505
La Entallada (FV2)	1.008,80 ± 88,52	36,51 ± 6,37	parches	149.268
Veneguera (GC1)	606,36 ± 70,85	44,37 ± 2,69	parches	52.663
Arinaga (GC2)	1.248,80 ± 248,79	43,20 ± 3,73	parches	261.550

mientras que para el índice de equidad fue FV1 (0,829 ± 0,03, Fig. 2F). Las diferencias entre praderas fueron significativas para ambos índices (ANDEVA, H', $P < 0,01$; ANDEVA, J', $P < 0,05$, Tabla 1). Para los grupos espaciales se registraron diferencias significativas entre praderas para la abundancia de las especies 'bentónicas' (ANDEVA, $P < 0,05$, Tabla 1, Fig. 4A) y 'epibentónicas' (ANDEVA, $P < 0,01$, Tabla 1, Fig. 4A). Para la abundancia de los grupos tróficos, solo fueron detectadas en el caso de los 'omnívoros' (ANDEVA, $P < 0,01$, Tabla 1, Fig. 4B).

EFFECTO DE LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE LA COMUNIDAD ÍCTICA

Las características estructurales de las 6 praderas marinas estudiadas se presentan en la Tabla 3. Las diferencias en densidad de pies ($F_{2,35} = 0,1025$, $P = 0,86$) y altura de hojas ($F_{2,35} = 5,3006$, $P = 0,07$) no fueron significativas entre islas; motivado por las diferencias significativas entre praderas ($F_{2,35} = 33,2141$, $P = 0,0002$; $F_{2,35} = 7,9111$, $P = 0,001$, respectivamente). El análisis de redundancia (ARD-bd, Fig. 5) reveló que la densidad media de pies y la

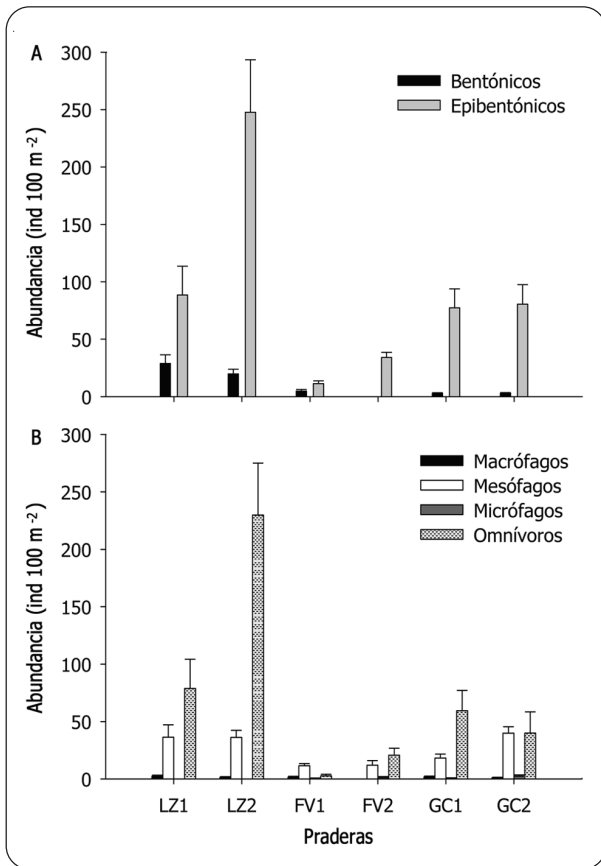


Figura 4. Abundancia de los grupos espaciales (A) y tróficos (B) en cada una de las praderas. Se presentan los valores medios; las barras de error son el error estándar de las medias / Abundance of the spatial (A) and trophic (B) groups in each seagrass meadows. Bars are mean values and error bars are standard error of means

variabilidad en la longitud de hojas (*e.g.*, desviación estándar de la altura) fueron, de las variables estructurales estudiadas, las que más afectaron a la estructura de la comunidad íctica. El análisis de regresión múltiple mostró que la densidad media de pies, la altura media de hojas y su variación, contribuyeron significativamente ($P < 0,05$, Tabla 4) a explicar aproximadamente el 32% de la variabilidad total en la estructura de la comunidad íctica. La densidad media de pies y la variabilidad de la altura de hojas fueron las que más contribuyeron a explicar la variabilidad en la estructura de la comunidad ($\sim 22\%$).

DISCUSIÓN

VARIABILIDAD ESPACIAL ENTRE ISLAS Y PRADERAS

Los resultados de este estudio indicaron que la ictiofauna asociada a las praderas de *Cymodocea nodosa* en las

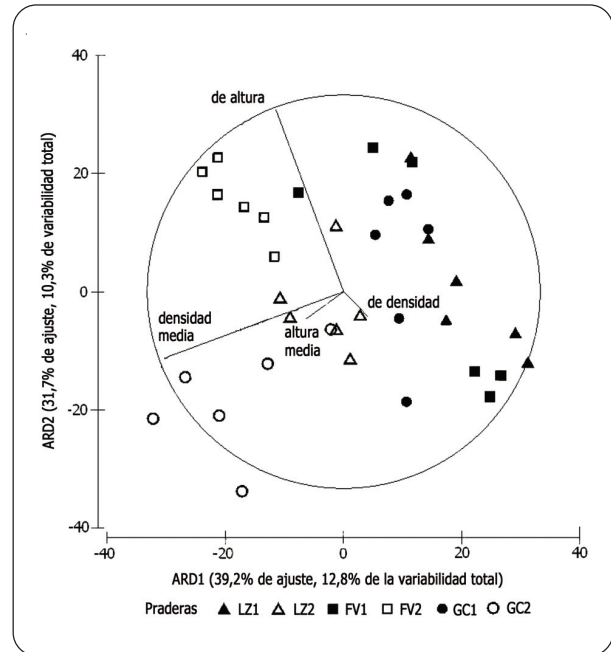


Figura 5. Resultado de la prueba ARD-bd mostrando el efecto de la complejidad estructural de las praderas sobre las diferencias en la estructura de la comunidad íctica entre islas (de = desviación estándar) / Result of the db-RDA analysis showing the effect of the structural complexity of the seagrass meadows over the differences in the fish assemblage structure between islands (de = standard deviation)

islas Canarias presentó mayor heterogeneidad espacial entre praderas que entre islas: es decir, a una escala espacial intermedia. A pesar de que la ordenación ACP mostró una relativa separación entre la ictiofauna de las tres islas, los contrastes multivariante (AMDEVA) y univariante (ANDEVA sobre la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad) han demostrado que no hay diferencias significativas en la estructura de la comunidad y en los descriptores univariante del poblamiento íctico a la mayor de las escalas espaciales: entre islas. En cualquier caso, los análisis univariante de ciertos descriptores (riqueza, abundancia, grupos micrófagos y omnívoros) mostraron valores cercanos al límite de rechazo de la hipótesis nula ($P = 0,06$ en los 4 casos); esto sugiere que las diferencias en la variabilidad espacial encontrada entre islas para estos descriptores, aunque no se hicieron patentes, quedaron enmascaradas por causa de la alta variabilidad detectada a nivel de praderas. La mayor variabilidad en la estructura de la comunidad se detectó entre arrastres individuales y podría explicarse, principalmente, porque: i) las especies de peces más abundantes presentaron una distribución agregada (ver Anexo 1) y ii) la distancia entre los arrastres fue pequeña

Tabla 4. Resultado de la regresión múltiple multivariante contrastando el efecto de las variables estructurales de praderas de *Cymodocea nodosa* sobre la estructura de la comunidad de peces. Se incluye la proporción de variabilidad total explicada por cada variable y la acumulada al incluir sucesivas variables en el modelo / Results of the multivariate multiple regressions testing the effect of the structural variables of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows on the fish assemblage structure. The proportion of the explained variability by each variable is included, as well as the accumulated proportion when successive variables are included in the model

Variables	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i>	Proporción de la variabilidad explicada	Variabilidad total acumulada
Densidad media de pies	4,598	0,0008	0,119	0,119
DE Altura de hoja	4,078	0,0018	0,096	0,216
Altura media de hoja	2,913	0,0136	0,065	0,281
DE Densidad de pies	1,951	0,0838	0,042	0,324

DE = desviación estándar

en relación con el alto rango de movilidad de varias de las especies, como ha sucedido en estudios de variabilidad espacial de peces en arrecifes rocosos templados (Anderson & Millar 2004, Ordines *et al.* 2005, Tuya *et al.* 2011) y en praderas de fanerógamas marinas, como es el caso de *Posidonia oceanica* (Moranta *et al.* 2006).

Las diferencias detectadas entre praderas, tanto en la estructura de la comunidad (análisis multivariante), como para determinados atributos de la comunidad: abundancia, diversidad, equidad, y abundancia de los grupos bentónicos, epibentónicos y omnívoros (análisis univariantes) se deben, principalmente, a diferencias en los patrones de abundancia de individuos pertenecientes a las familias Sparidae (*Diplodus annularis* y *Spondyliosoma cantharus*), Mullidae (*Mullus surmuletus*) y Labridae (*Symphodus trutta*). Para las tres primeras especies, estas abundancias se debieron a cohortes de individuos juveniles, que están relacionadas con procesos de reclutamiento en las praderas de *C. nodosa* (Mena *et al.* 1993, Guidetti & Bussotti 2000, Ribeiro *et al.* 2006, Verdiell-Cubedo *et al.* 2007, Espino *et al.* 2011). Además, las mayores abundancias de individuos se registraron en las praderas con mayor superficie (LZ1, LZ2 y GC2) y continuidad (~100% de cobertura), confirmando que, al igual que sucede en praderas de *P. oceanica* en el Mediterráneo (Vega-Fernández *et al.* 2005, Moranta *et al.* 2006), las praderas de *C. nodosa* con mayor tamaño en Canarias favorecen la abundancia de individuos de tallas pequeñas. La variabilidad en la abundancia de peces entre praderas marinas observada en el Mediterráneo (Moranta *et al.*

2006), también registró diferencias significativas y estuvo relacionada con altas densidades de individuos pequeños (*e.g.*, *D. annularis*), probablemente asociados a procesos de reclutamiento.

Las diferencias observadas para el índice de diversidad se deben a dos praderas: GC2 y FV1. En GC2, se registró el mayor valor medio de este descriptor. La coexistencia de hábitats de arena y pradera, y los límites entre ellos podrían explicar el mayor número de especies presentes, como sucede en otras praderas fragmentadas del Mediterráneo (Vega-Fernández *et al.* 2005). Esta mayor variedad de hábitats disponibles, incluidos los corredores de arena, favorecería la presencia de especies como *Xyrichtys novacula* y *Mullus surmuletus*. Por otro lado, la cercanía de esta pradera (10 m) a otros tipos de hábitats como arrecifes rocosos con comunidades de macroalgas, facilitarían la transición de especies como *Parapristipoma octolineatum*, *Thalassoma pavo*, *Scorpaena porcus*, *Sparisoma cretense* y *Symphodus* spp, características de fondos rocosos (Brito *et al.* 2002, Tuya *et al.* 2004). En el caso de FV1, dos de los arrastres se realizaron muy cerca de un emisario submarino de aguas residuales, donde la entrada de materia orgánica y la perturbación ticomotrópica producen un alto valor de riqueza y biomasa íctica en comparación con zonas adyacentes (Tuya *et al.* 2002a), lo que explicaría el mayor número de especies detectadas en esta zona de la pradera.

En contraste con nuestros resultados, los estudios sobre variabilidad espacial de la ictiofauna asociada a praderas de *Posidonia oceanica* del NW del Mediterráneo han mostrado que la mayor variabilidad espacial se

detectó a la mayor escala espacial (diferencias entre localidades separadas por > 100 km). Por el contrario, las diferencias entre praderas (< 10 km) no fueron significativas; mientras que a la menor escala, la variabilidad asociada a los arrastres (< 1 km), fue también importante (Moranta *et al.* 2006). Las diferencias entre ambos estudios podrían tener varias explicaciones. En primer lugar, los ecosistemas litorales de las islas Canarias, incluidas las praderas de *C. nodosa*, se caracterizan por su pequeño tamaño (Aguilera *et al.* 1994), al tratarse de islas oceánicas con escasa plataforma costera: lo que derivaría a un mayor aislamiento entre praderas y una mayor heterogeneidad ambiental y estructural entre las mismas, sobre todo en comparación con ecosistemas litorales continentales. En segundo lugar, por la distinta distancia entre las praderas estudiadas en ambos casos: > 10 km en nuestro estudio, frente a < 10 km en el caso del Mediterráneo. En tercer lugar, porque en el estudio de Moranta *et al.* (2006) se compararon localidades insulares con localidades continentales, mientras que nosotros hemos estudiado praderas en tres islas oceánicas. De hecho, Barberá *et al.* (2005) han demostrado la existencia de una fuerte heterogeneidad estructural a pequeña (sitios separados por 100 m dentro de praderas) y mediana escala (praderas separadas por 10 km dentro de islas) en contraste con la ausencia de variabilidad estructural en las praderas entre islas (separadas por 100 km).

El grupo de las especies epibentónicas fue el más abundante en todas las praderas, siendo las abundancias de *Diplodus annularis* y *Spondyliosoma cantharus* en LZ1 y LZ2 las que explicaron las diferencias consistentes detectadas, mientras que la abundancia de *M. surmuletus* en estas mismas praderas determinó las diferencias para el grupo bentónico. En el caso de las categorías tróficas, las diferencias encontradas se deben a los omnívoros (*D. annularis*, *S. cantharus*), que fueron los más abundantes en todas las praderas, excepto en GC2 donde los mesófagos (*Symphodus trutta*) registraron una abundancia similar.

EFFECTO DE LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE LA COMUNIDAD ÍCTICA

En general, las praderas de fanerógamas marinas con mayor complejidad estructural albergan ictiofaunas más ricas y diversas (Heck & Orth 1980, Bell & Westoby 1986, Bell & Pollard 1989, Jenkins & Wheatley 1998, Gray *et al.* 1998, Guidetti & Bussotti 2000). En nuestro estudio, la densidad media de pies (~12% de la variabilidad) y la variación de la altura del estrato foliar (9% de la

variabilidad) fueron los parámetros que más influyeron en la estructura de la comunidad íctica. En estudios previos, la influencia de la densidad y la altura de las plantas sobre la estructura de la ictiofauna han sido demostradas a escala espacial pequeña (Bell & Westoby 1986). Más recientemente y en concordancia con nuestros resultados, Gullström *et al.* (2008) han demostrado que praderas con mayor heterogeneidad en el estrato foliar constituyen un hábitat más adecuado para los individuos juveniles de peces, mientras que Hori *et al.* (2009) han descrito una correlación positiva entre la altura de la bóveda de la pradera y la ictiofauna juvenil asociada. Sin embargo, es necesario señalar que, a escalas espaciales medias y grandes, existen otros factores que pueden influenciar las características de esta ictiofauna (Moranta *et al.* 2006), tales como la variedad de ecosistemas adyacentes (Dorenbosch *et al.* 2006), su distancia a las praderas (Jelbart *et al.* 2007), la presión pesquera (García-Rubies & Zabala 1990), procesos de reclutamiento (García-Rubies & Macpherson 1995), competición o depredación (Heck & Orth 1980) o las propias características hidrológicas (Letourneur *et al.* 2003).

En conclusión, la ictiofauna asociada a las praderas de *Cymodocea nodosa* en las islas Canarias mostró mayor heterogeneidad espacial a nivel de praderas que de islas. Las diferencias observadas se deben, principalmente, a variaciones en la abundancia de determinadas especies de peces más que a la riqueza y composición de la comunidad, y están relacionadas con procesos de reclutamiento. Se confirma el papel que juegan estas praderas marinas como hábitat de guardería, especialmente aquellas con una mayor complejidad estructural. No obstante, la generalización de los resultados de este estudio es limitada, debido a la falta de replicación temporal en el diseño experimental. Futuros estudios deberían abordar el análisis de la variabilidad espacial integrando los cambios diarios y estacionales que se producen en la comunidad íctica. La incorporación de un mayor número de muestras considerando otras praderas permitiría desarrollar un macroanálisis mejor de este ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer el apoyo económico de la Viceconsejería de Medio Ambiente (Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias) en el desarrollo del Programa de Seguimiento de Especies Amenazadas (SEGA *Cymodocea nodosa* 2003). Agradecemos la colaboración, en diversos aspectos

de este trabajo, de los Drs. Mateo Garrido Sanahuja y Rogelio Herrera Pérez (Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial) y a D. Oscar Tavío Cruz (Agencia de Protección del Medio Urbano y Natural). Gracias también a tres revisores anónimos por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Aguilera F, A Brito, C Castilla, A Díaz, JM Fernández-Palacios, A Rodríguez, F Sabaté & J Sánchez. 1994.** Canarias. Economía, ecología y medio ambiente, 361 pp. Francisco Lemus Editor, La Laguna.
- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson MJ & TJ Willis. 2003.** Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511-525.
- Anderson MJ & RB Millar. 2004.** Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 305: 191-221.
- Barberá C, F Tuya, A Boyra, P Sánchez-Jerez, I Blanch & RJ Haroun. 2005.** Spatial variation in the structural parameters of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows in the Canary Islands: a multiscaled approach. *Botánica Marina* 48: 122-126.
- Beck MW, KL Heck Jr, KW Able, DL Childers, DB Eggleston, BM Gillanders, B Halpern, CG Hays, K Hoshino, TJ Minello, RJ Orth, PF Sheridan & MP Weinstein. 2001.** The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51: 633-641.
- Bell JD & ML Harmelin-Vivien. 1983.** Fish fauna of french Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys* 11: 1-14.
- Bell JD & DA Pollard. 1989.** Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses. En: Larkum AWD, AJ McComb & SA Shepherd (eds). *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*, pp. 565-609. Elsevier, New York.
- Bell JD & M Westoby. 1986.** Importance of local changes in leaf height and density to fish and decapods associated with seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104: 249-274.
- Bonaca MO & L Lipej. 2005.** Factors affecting habitat occupancy of fish assemblage in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea). *Marine Ecology* 26: 42-53.
- Brito A, PJ Pascual, JM Falcón, A Sancho & G González. 2002.** Peces de las islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado, 419 pp. Francisco Lemus Editor, La Laguna.
- Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User Manual/ Tutorial, 192 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Costa MJ, CI Santos & HN Cabral. 2002.** Comparative analysis of a temperate and a tropical seagrass bed fish assemblages in two estuarine systems: The Mira estuary (Portugal) and the Mussulo Lagoon (Angola). *Cahiers de Biologie Marine* 43: 73-81.
- Deudero S, JK Pinnegar, NVC Polunin, G Morey & B Morales-Nin. 2004.** Spatial variation and ontogenetic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology* 145: 971-981.
- Dorenbosch M, MGG Grol, I Nagelkerken & G Van der Velde. 2006.** Different surrounding landscape may result in different fish assemblages in East African seagrass beds. *Hydrobiologia* 563: 45-60.
- Dulcic J, M Kraljevic, B Grbec & A Pallaoro. 1997.** Composition and temporal fluctuations of inshore juvenile fish populations in the Kornati Archipelago, eastern middle Adriatic. *Marine Biology* 129: 267-277.
- Elliott M & F Dewailly. 1995.** The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29: 397-417.
- Espino F. 2004.** Una metodología para el estudio de las fanerógamas marinas en Canarias. *Revista de la Academia Canarias de Ciencias XV*: 237-256.
- Espino F, M Garrido, R Herrera & O Tavío. 2003.** Seguimiento de especies amenazadas (Programa SEGA). *Cymodocea nodosa*. Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria. Informe Técnico de la Viceconsejería de Medio Ambiente, Tomos I, II y III. 227 pp. Gobierno de Canarias, Las Palmas de Gran Canaria.
- Espino F, F Tuya, I Blanch & RJ Haroun. 2008.** Los Sebadales en Canarias. Oasis de vida en los fondos arenosos, 68 pp. BIOGES. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria.
- Espino F, F Tuya, A Brito & RJ Haroun. 2011.** Ichthyofauna associated with *Cymodocea nodosa* meadows in the Canarian Archipelago (central eastern Atlantic): Community structure and nursery function. *Ciencias Marinas* 37: 157-174.
- Ferrell DJ, SE McNeill, DG Worthington & JD Bell. 1993.** Temporal and spatial variation in the abundance of fish associated with the seagrass *Posidonia australis* in south-eastern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 44: 881-899.
- Franquet F & A Brito. 1995.** Especies de interés pesquero de Canarias, 143 pp. Consejería de Pesca y Transportes del Gobierno de Canarias, Santa Cruz de Tenerife.
- García-Rubies A & E Macpherson. 1995.** Substrate use and temporal pattern of recruitment in juvenile fishes of the Mediterranean littoral. *Marine Biology* 124: 35-42.
- García-Rubies A & M Zabala. 1990.** Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean). *Scientia Marina* 54: 317-328.

- Gillanders BM. 2006.** Seagrasses, fish, and fisheries. En: Larkum AWD, RJ Orth & CM Duarte (eds). Seagrasses: biology, ecology and conservation pp. 503-536. Springer, Dordrecht.
- Gray CA, RC Chick & DJ McElligott. 1998.** Diel changes in assemblages of fishes associated with shallow seagrass and bare sand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 849-859.
- Guest MA, RM Connolly & NR Loneragan. 2003.** Seine nets and beam trawls compared by day and night for sampling fish and crustacean in shallow seagrass habitats. *Fisheries Research* 64: 185-196.
- Guidetti P & S Bussotti. 2000.** Fish fauna of a mixed meadow composed by the seagrasses *Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii* in the Western Mediterranean. *Oceanologica Acta* 23: 759-770.
- Guidetti P & S Bussotti. 2002.** Effects of seagrass canopy removal on fish in shallow Mediterranean seagrass (*Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii*) meadows: a local-scale approach. *Marine Biology* 140: 445-453.
- Gullström M, M Bodin, PG Nilsson & MC Öhman. 2008.** Seagrass structural complexity and landscape configuration as determinants of tropical fish assemblage composition. *Marine Ecology Progress Series* 363: 241-255.
- Heck KLJ & RJ Orth. 1980.** Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. En: Kennedy VS (ed). *Estuarine perspectives*, pp. 449-464. Academic Press, New York.
- Heck KLJ & KA Wilson. 1987.** Predation rates on decapod crustaceans in latitudinally separated seagrass communities: A study of spatial and temporal variation using tethering techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 107: 87-100.
- Hemminga MA & CM Duarte. 2000.** Seagrass ecology, 298 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hori M, T Suzuki, Y Monthum, T Srisombat, Y Tanaka, M Nakaoka & H Mukai. 2009.** High seagrass diversity and canopy-height increase associated fish diversity and abundance. *Marine Biology* 156: 1447-1458.
- Jelbart JE, PM Ross & RM Connolly. 2007.** Fish assemblages in seagrass beds are influenced by the proximity of mangrove forest. *Marine Biology* 150: 993-1002.
- Jenkins GP & MJ Wheatley. 1998.** The influence of habitat structure on nearshore fish assemblages in a southern Australian embayment: comparison of shallow seagrass, reef-algal and unvegetated sand habitats, with emphasis on their importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 221: 147-172.
- Jennings S, O Reñones, B Morales-Nin, NVC Polunin, J Moranta & J Coll. 1997.** Spatial variation in the ¹⁵N and ¹³C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 146: 109-116.
- Legendre P & MJ Anderson. 1999.** Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69: 1-24.
- Letourneur Y, S Ruitton & S Sartoretto. 2003.** Environmental and benthic habitat factors structuring the spatial distribution of a summer infralittoral fish assemblage in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 193-204.
- Ludwig JA & JF Reynolds. 1988.** Statistical ecology: a primer on methods and computing, 337 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Macpherson E, A Gordoia & A García-Rubies. 2002.** Biomass size spectra in littoral fishes in protected and unprotected areas in the NW Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 777-788.
- Manent P & J Abella. 2005.** Catálogo preliminar de la ictiofauna asociada a diferentes hábitats de una bahía somera y protegida en la reserva marina del norte de Menorca, Mediterráneo occidental. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares* 48: 87-94.
- McArdle BH & MJ Anderson. 2001.** Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290-297.
- Mena J, JM Falcón, A Brito, FM Rodríguez & M Mata. 1993.** Catálogo preliminar de la ictiofauna de las praderas de fanerógamas marinas de la isla de Tenerife, islas Canarias. *Publicaciones Especiales, Instituto Español de Oceanografía* 11: 217-222.
- Moranta J, M Palmer, G Morey, A Ruiz & B Morales-Nin. 2006.** Multi-scale spatial variability in fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* meadows in the Western Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 579-592.
- Navarro-Pérez E & ED Barton. 2001.** Seasonal and interannual variability of the Canary Current. *Scientia Marina* 65: 205-213.
- Ordines F, J Moranta, M Palmer, A Lerycke, A Suau, B Morales-Nin & AM Grau. 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.
- Orth RJ, TJB Carruthers, WC Dennison, CM Duarte, JW Fourqurean, KL Heck Jr, AR Hughes, GA Kendrick, WJ Kenworthy, S Olyarnik, FT Short, M Waycott & SL Williams. 2006.** A global crisis for seagrass ecosystems. *BioScience* 56: 987-996.
- Pavón-Salas N, R Herrera, A Hernández-Guerra & R Haroun. 2000.** Distributional pattern of seagrasses in the Canary islands (Central-East Atlantic Ocean). *Journal of Coastal Research* 16: 329-335.
- Polifrone M, A Abelardo-González & A Quevedo-Díaz. 2006.** Fish community and grazing pressure on meadows of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in Gran Canaria (Canary Islands, Spain). *Biología Marina Mediterránea* 13: 167-169.

- Pollard DA. 1984.** A review of ecological studies on seagrass-fish communities, with particular references to recent studies in Australia. *Aquatic Botany* 18: 3-42.
- Reina-Hervás JA & P Serrano. 1987.** Structural and seasonal variations of inshore fish populations in Málaga Bay, Southeastern Spain. *Marine Biology* 95: 501-508.
- Relini G, M Relini & G Torchia. 2000.** Fish population changes following the invasion of the allochthonous alga *Caulerpa taxifolia* in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). ICES Documents, CM 2000/U: 1-17.
- Reyes J, M Sansón & J Afonso-Carrillo. 1995a.** Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquatic Botany* 50: 171-180.
- Reyes J, M Sansón & J Afonso-Carrillo. 1995b.** Leaf phenology, growth and production of the seagrass *Cymodocea nodosa* at El Médano (south of Tenerife, Canary Islands). *Botánica Marina* 38: 457-465.
- Ribeiro J, L Bentes, R Coelho, JMS Gonçalves, PG Lino, P Monteiro & K Erzini. 2006.** Seasonal, tidal and diurnal changes in fish assemblages in the Ria Formosa lagoon (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 461-474.
- Rozas LP & TJ Minello. 1997.** Estimating densities of small fishes and decapods crustaceans in shallow estuarine habitats: a review of sampling design with focus on gear selection. *Estuaries* 20: 199-213.
- Tuya F, S Alvarez, GM Reuss & A Luque. 2002a.** Macrobenthic and fish communities associated with a sewage pipeline in Gran Canaria (Canary Islands). *Biologia Marina Mediterranea* 9: 1-10.
- Tuya F, JA Martín & A Luque. 2002b.** Impact of a marina construction on a seagrass bed at Lanzarote (Canary Islands). *Journal of Coastal Conservation* 8: 157-162.
- Tuya F, A Boyra, P Sánchez-Jerez, C Barberá & R Haroun. 2004.** Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 278: 157-169.
- Tuya F, A Boyra, P Sánchez-Jerez & RJ Haroun. 2005.** Multivariate analysis of the benthic-demersal ichthyofauna along soft bottoms of the Eastern Atlantic: comparison between unvegetated substrates, seagrass meadows and sandy bottoms beneath sea-cage fish farms. *Marine Biology* 147: 1229-1237.
- Tuya F, JA Martín & A Luque. 2006.** Seasonal cycle of a *Cymodocea nodosa* seagrass meadow and of the associated ichthyofauna at Playa Dorada (Lanzarote, Canary Islands, eastern Atlantic). *Ciencias Marinas* 32: 695-704.
- Tuya F, T Wernberg & MS Thomsen. 2011.** The relative influence of local to regional drivers of variation in reef fishes. *Journal of Fish Biology* 79: 217-234.
- Vega-Fernández T, M Milazzo, F Badalamenti & G D'Anna. 2005.** Comparison of the fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* after the partial loss and consequent fragmentation of the meadow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65: 645-653.
- Verdiell-Cubedo D, FJ Oliva-Paterna & M Torralva-Forero. 2007.** Fish assemblages associated with *Cymodocea nodosa* and *Caulerpa prolifera* meadows in the shallow areas of the Mar Menor coastal lagoon. *Limnetica* 26: 341-350.
- Waycott M, CM Duarte, TJB Carruthers, RJ Orth, WC Dennison, S Olyarnik, A Calladine, JW Fourqurean, KL Heck Jr, AR Hughes, GA Kendrick, WJ Kenworthy, FT Short & SL Williams. 2009.** Accelerating loss of seagrass across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12377-12381.
- Weinstein MP & KL Heck. 1979.** Ichthyofauna of seagrass meadows along the Caribbean coast of Panama and in the Gulf of Mexico: Composition, structure and community ecology. *Marine Biology* 50: 97-107.
- Worthington DG, DJ Ferrell, SE McNeill & JD Bell. 1992.** Effects of the shoot density of seagrass on fish and decapods: Are correlation evident over a large spatial scales? *Marine Biology* 112: 139-146.
- Wyda JC, LA Deegan, JE Hughes & MJ Weaver. 2002.** The response of fishes to submerged aquatic vegetation complexity in two ecoregions of the mid-Atlantic bight: Buzzards Bay and Chesapeake Bay. *Estuaries* 25: 86-100.

Recibido el 22 de febrero y aceptado el 08 de noviembre de 2011