



**Universitat de les
Illes Balears**

**Efectos de la pesca en las poblaciones costeras de peces:
comparación del metabolismo basal y la forma corporal
entre poblaciones de *Serranus scriba* de zonas
explotadas y áreas marinas protegidas**

BÁRBARA CAMPELO FERREIRA

(Licenciada en Biología 2001-2005, Universidade de Pernambuco)

Memoria del Trabajo Final de Máster

Máster Universitario en Ecología Marina

de la

UNIVERSITAT DE LES ILLES BALEARS

Octubre, 2013

Autor _____ *Bárbara Campelo Ferreira [7 de Noviembre de 2013]*

Certificado _____
*Dr. Miquel Palmer
Tutor del Trabajo*

Certificado _____
*Dr. Josep Alós Crespí
Cotutor del Trabajo*

Aceptado _____
*Dr. Gabriel Moyà
Director del Máster Universitario en Ecología Marina*

Director del Máster: Doctor Gabriel Moyà
Tutor del trabajo: Doctor Miquel Palmer Vidal
Cotutor del trabajo: Doctor Josep Alós Crespi
Laboratorio de Ictiología
Departamento de Ecología y Recursos Marinos
Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (CSIC-UIB)
Esporles (Illes Balears)



RESUMEN

Las consecuencias negativas de la pesca comercial son bastante conocidas. Entre sus impactos están la disminución de poblaciones y alteración de procesos vitales y, indirectamente, pueden producir cambios ambientales. Diversos estudios sobre especies comerciales han demostrado cambios en el comportamiento, crecimiento y características reproductivas. En algunas especies explotadas es posible que exista una selección artificial de determinados fenotipos que, teóricamente, alteraría las frecuencias genotípicas de las poblaciones (*fishing-induced selection*). Actualmente existen evidencias de que la pesca recreativa también puede afectar a los ecosistemas marinos influyendo en la dinámica de poblaciones.

En el presente estudio se pretendió evaluar diferencias en el consumo de oxígeno así como en la forma corporal como posibles efectos de la pesca, analizando dos grupos de individuos colectados en puntos de distinta presión antrópica, Bahía de Palma y el Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera. Se compararon dos poblaciones de *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758), un pez bentónico litoral de importancia en la pesca recreativa en las Islas Baleares. El consumo de oxígeno, definido como la tasa metabólica en reposo, se determinó por flujo de respirometría computarizado. También se realizó una descripción y comparación de la forma corporal de los individuos.

En relación a la tasa metabólica basal, los resultados demuestran que no hubo diferencias significativas cuando se comparan las poblaciones de Palma y Cabrera. De igual manera, no parece existir una relación significativa entre la tasa metabólica basal frente a los valores de tamaño corporal, peso eviscerado, peso de la gónada y peso del hígado. En cambio, se encontraron diferencias de forma en relación a las variables tamaño y localidad. Estas diferencias son relevantes y demuestran que la pesca puede inducir cambios morfológicos en las poblaciones de peces explotados por la pesca. La implicación de estos resultados se ha discutido en el marco del desarrollo sostenible de la pesca en las islas Baleares.

Palabras clave

Efecto de la pesca, pesca recreativa, *Serranus scriba*, respirometría, tasa metabólica basal, morfometría.

PREFACIO

Este trabajo ha sido realizado dentro del marco del Máster de Ecología Marina ofrecido por la Universitat de les Illes Balears (UIB) y coordinado por el Dr. Gabriel Moyà. El proyecto se realizó en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA) y ha sido dirigido y supervisado por el Dr. Miquel Palmer y el Dr. Josep Alós. El estudio ha sido realizado en el marco del proyecto REC2 (grant# CTM2011-23835), financiado por el Ministerio de Economía y Competividad (MINECO).

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. Introducción

1.1. Antecedentes

1.2. Especie seleccionada

1.3. Objetivos

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio y muestreo de individuos

2.2. Respirimetría

2.3. Tasa metabólica basal

2.4. Morfometría

3. Resultados

3.1. Comparación del metabolismo basal Cabrera vs Palma

3.2. Comparación de la morfometría de Cabrera vs Palma

4. Discusión

4.1. Comparación del metabolismo basal

4.2. Descripción y comparación de los patrones morfológicos

5. Conclusiones

Agradecimientos

Referencias

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

La pesca ejerce una considerable presión sobre los ecosistemas marinos. Actualmente, estos ecosistemas experimentan una pérdida acelerada de sus poblaciones y las tendencias futuras de las pesquerías mundiales son controvertidas (Worm *et al.* 2006). El 63% de las poblaciones de peces en todo el mundo están sobreexplotadas y es necesaria su recuperación a través de la reducción de la tasa de explotación (Worm *et al.* 2009). Sin embargo, encontrar una solución para este problema no es fácil. En la mayoría de los casos, prevenir la sobreexplotación requiere sofisticados sistemas de gestión (Pauly *et al.* 2003; Worm *et al.* 2009) y enfoques eco-evolutivos (Palkovacs, 2011).

La explotación pesquera casi nunca es un proceso aleatorio. Es decir, los seres humanos eliminan de forma selectiva ciertos fenotipos y, por tanto, de los genotipos subyacentes de las poblaciones de animales silvestres (Allendorf y Hard, 2009; Stenseth y Dunlop, 2009). Recientemente se han considerado las consecuencias evolutivas de tal selección debido a los riesgos potenciales que causarían en la pesca sostenible (Heino y Godo, 2002; Jørgensen *et al.* 2007; Law, 2000). Uusi-Heikkilä *et al.* (2008) sostienen que la vulnerabilidad a la pesca puede ser considerada un mecanismo complejo que implica rasgos de naturaleza diversa, que frecuentemente están interrelacionados, pero que pueden ser agrupados en cuatro categorías: 1) rasgos de historia vital (life-history), 2) de comportamiento, 3) de características fisiológicas y 4) de morfología (figura 1).

Además, las consecuencias sobre la dinámica de la población pueden variar, desde el punto de vista humano, de manera positiva o negativa. Esto es especialmente relevante en el caso de la pesca recreativa, donde además de la tendencia en coleccionar los individuos más grandes (Lewin *et al.* 2006), existe una interacción muy importante de los peces con los diferentes artes de pesca (Uusi-Heikkilä *et al.* 2008).

El efecto de la pesca sobre los rasgos relacionados con la historia vital está determinado por el hecho de que la pesca recreativa ejerce una fuerte selección en relación al tamaño. En general, los peces con elevado nivel de actividad y mayor talla

tienen mayor probabilidad de ser capturados. Los efectos indirectos de esta selección son muy diversos. Por un lado, la pesca favorece los individuos que presentan una baja tasa de crecimiento y un tamaño pequeño a la edad adulta (Conover y Munch, 2002). De hecho, algunos estudios llevados a cabo en especies explotadas por la pesca comercial indican selección negativa en la relación tamaño/edad de diversas especies, como el bacalao del Atlántico, *Gadus morhua* (Sinclair *et al.* 2002; Swain *et al.* 2007) o la platija, *Pleuronectes platessa* (Rijnsdorp, 1993). Debido a esta tendencia, podemos observar en muchas poblaciones efectos como la maduración sexual más temprana y el incremento de la energía dedicada a fines reproductivos.

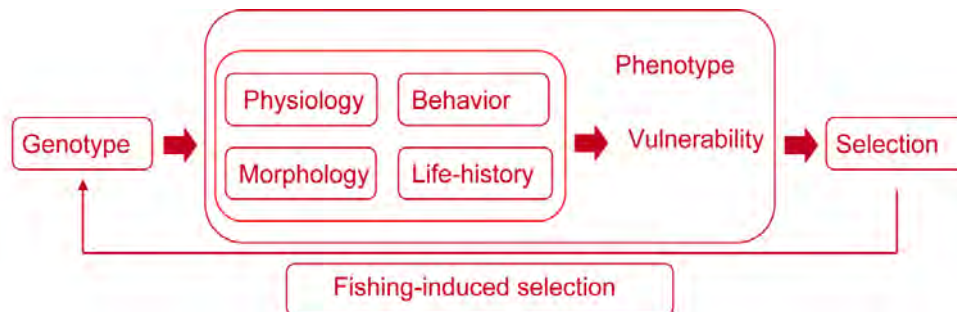


Figura 1: Representación esquemática de los cuatro rasgos principales (historia vital, comportamiento, fisiología y morfología) que determinan las probabilidades de captura de un pez. Adaptado de Uusi-Heikkilä *et al.* (2008).

La selección de determinados fenotipos en cuanto a rasgos de comportamiento ha sido tradicionalmente ignorada en cuanto a su efecto promotor de cambios evolutivos en toda una serie de rasgos sobre los que la presión pesquera puede ser relevante (Allendorf *et al.* 2008; Heino y Godo, 2002; Jakobsdóttir *et al.* 2011; Parsons *et al.* 2011; Uusi-Heikkilä *et al.* 2008). Este tipo de selección es un proceso complejo y la eficiencia de muchos artes de pesca dependerá del comportamiento de los peces. Por ejemplo, en la pesca con anzuelo serán capturados primeramente los individuos más atrevidos (Uusi-Heikkilä *et al.* 2008; Rijnsdorp, 1993). Recientemente, se están acumulando evidencias que indican una conexión entre el comportamiento y la naturaleza selectiva de una amplia gama de artes de pesca (Biro y Post, 2008; Kallayil *et al.* 2003; Løkkeborg *et al.* 2010).

Pocos estudios relacionan los rasgos fisiológicos con la vulnerabilidad de ser capturado por la pesca (Heino y Godo, 2002). La fisiología está íntimamente ligada tanto al ciclo de vida como al comportamiento (Ricklefs y Wikelski, 2002) y por tanto está en cierto grado correlacionada con estos dos conjuntos de rasgos. Muchos de los aspectos fisiológicos afectan directamente al rendimiento, a la plasticidad de las respuestas de un organismo frente al medio ambiente y en última instancia, a la supervivencia (Cooke *et al.* 2007). En estudios experimentales de selección artificial y acuicultura, se ha evidenciado que la selección para diferentes características fisiológicas puede influir en el rendimiento (Cooke *et al.* 2007; Redpath *et al.* 2010). Por otra parte, se han documentado altos niveles de diversidad fisiológica a nivel interindividual en peces (Cooke *et al.* 2007). Con estos antecedentes, la selección por pesca de alguna de estas características fisiológicas es una hipótesis perfectamente plausible.

El cuarto eje que explica la vulnerabilidad frente a la pesca está relacionado con el hecho de que un arte de pesca puede seleccionar individuos con diferencias morfológicas, a pesar de que éstos presenten tallas similares (Heino y Godo, 2002). Para el caso de las redes de enmalle (trasmallos), la eficiencia de captura disminuye claramente cuando la circunferencia del pescado (en la parte del cuerpo donde se captura) es muy diferente a la circunferencia de la malla (Reis y Pawson, 1999). En el caso de los trasmallos, peces con tasas de crecimiento muy distintas pueden presentar vulnerabilidad parecida, pero peces con dimensiones diferentes (diferente forma) si pueden presentar vulnerabilidades diferentes: peces más fusiformes tienen más probabilidades de pasar a través del trasmallo sin quedar enmallados que peces de la misma talla pero más robustos. Por lo tanto, al menos en el caso de algunos artes de pesca, la forma del cuerpo puede afectar la mortalidad. Existen pocas evidencias empíricas de que la morfología corporal podría influir en la vulnerabilidad (Allendorf y Hard, 2009; Heino y Godo, 2002) pero el tema no está del todo resuelto y son necesarios más datos para confirmar esta hipótesis.

Los impactos de la pesca comercial son bien conocidos pero actualmente existen evidencias de que la pesca recreativa también puede afectar el comportamiento y la dinámica de poblaciones (Coll *et al.* 2004; Ordines *et al.* 2005; Lewin *et al.* 2006).

1.2. Especie seleccionada

Serranus scriba (Linnaeus, 1758) (figura 2), es una especie de pequeño tamaño perteneciente a la familia Serranidae, distribuida en las zonas templadas litorales del Mediterráneo, Mar Negro y costa este del Atlántico hasta Mauritania (Bauchot, 1987). Generalmente habita en praderas de fanerógamas marinas (*Posidonia oceanica* y *Cymodocea nodosa*) y fondos rocosos, siendo común en profundidades inferiores a 20 metros (Fasola *et al.* 1997). Se alimenta de pequeños peces e invertebrados bentónicos, y es uno de los principales contribuyentes a la biomasa total de los peces que ocupan estos hábitats (Deudero *et al.* 2008; Pinnegar *et al.* 2000).

S. scriba es un hermafrodita simultáneo, con fertilización externa y con las primeras etapas de vida (huevos y larvas) pelágicas (duración larva pelágica (DLP) = 28,2 días; Macpherson & Raventós, 2006). Su potencial de reproducción (numero de huevos que puede llegar a poner una hembra en un año) es muy variable y la temporada de desove tiene un pico en los meses de Mayo y Junio. El período de vida es relativamente corto y la madurez sexual se alcanza durante el primer o segundo año (Alós *et al.* 2009). Se considera una especie de poca importancia para la pesquería comercial, pero es una de las especies más explotadas (tanto en términos de abundancia como de rendimiento) por la pesca recreativa en el noroeste del Mediterráneo (Morales-Nin *et al.* 2005). Esta especie ha sido utilizada como bioindicador de contaminación (Roméo *et al.* 1999) y en la evaluación de los impactos de la pesca recreativa (Cardona *et al.* 2007; Alós, 2008).



Figura 2: Individuo de *Serranus scriba*.

1.3. Objetivos

El objetivo de este trabajo es evaluar si las variaciones en el metabolismo basal y morfología de las poblaciones costeras de *S. scriba* pueden estar relacionadas con la pesca recreativa. Además se ha comprobado si existe relación entre consumo de oxígeno y forma corporal. Se han comparado dos poblaciones de *S. scriba*, procedentes de localidades similares en cuanto al hábitat pero con distinto grado de presión pesquera: Bahía de Palma, una zona muy explotada por la pesca recreativa, y Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera, un área protegida donde la presión pesquera sobre esta especie es nula.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio y muestreo de individuos

El estudio se realizó en la Bahía de Palma, zona altamente explotada (Alós y Arlinghaus, 2013) y el Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera (reserva marina donde la pesca recreativa se prohibió desde 1991), en el canal Cabrera-Conejera. Los dos puntos de muestreo están indicados en la figura 3.

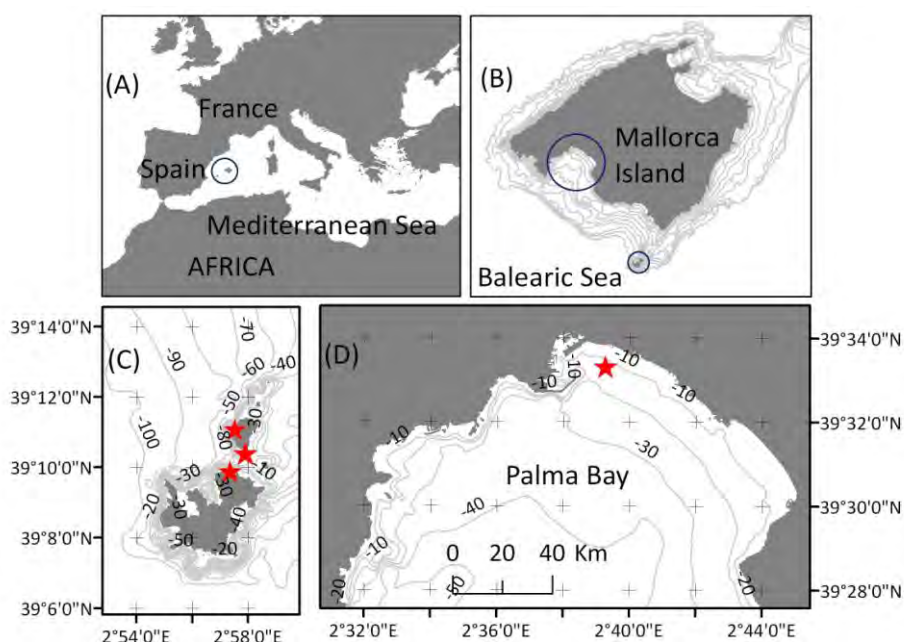


Figura 3: Localidades de muestreo localizadas en la Bahía de Palma y Archipiélago de Cabrera.

El 17 de Mayo de 2012 se colectaron mediante pesca experimental con anzuelo 24 individuos de Cabrera y 23 individuos de Palma (figura 4). Para evitar posibles efectos de la talla sobre la tasa metabólica o la forma, se seleccionaron peces de tallas similares, con una talla media de 13 cm. Los peces fueran trasladados en cubos oxigenados al *Laboratori de Investigacions Marines i Aqüicultura* (Limia, Andratx). Se procedió a su marcación (con una marca identificativa externa) y se mantuvieron en

régimen de luz natural en tanques con aporte continuo de agua de mar filtrada por rayos ultravioleta.

Después de completar las estimas de tasa metabólica (ver apartado 2.3), se realizó un muestro biológico de los individuos; se tomaran medidas de talla total y estándar, peso total y peso eviscerado, y el peso de la gónada e hígado. Estos resultados están dispuestos en la tabla 1 (ver apartado resultados).



Figura 4: Detalles del muestreo y transporte.

2.2. Respirimetría

Las estimas de tasa metabólica (respirometría) fueron realizadas entre los días 28 de Mayo y 13 de Junio de 2012, en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA). En esencia, una respirometría consiste en determinar el consumo de oxígeno de un individuo bajo condiciones controladas. En el caso de un pez, el principal reto consiste en medir el oxígeno disuelto en una pequeña cámara.

Una submuestra aleatoria de los peces obtenidos fue trasladada al IMEDEA donde permanecieron en un tanque con agua de mar filtrada por rayos ultravioleta y en ayuno. Se seleccionaron 10 individuos de cada localidad. Siguiendo el protocolo establecido, se realizó una calibración previa de los sensores conectados a un oxímetro (OXY-4 Loligo Systems Ltd), primeramente con agua sin oxígeno y en seguida con agua saturada de oxígeno. La estima de consumo de oxígeno se efectuó dentro de una

cámara de temperatura controlada y constante de 20 °C, también utilizando agua de mar filtrada por rayos ultravioleta.

Varios autores han examinado las necesidades de oxígeno de los peces con una variedad de enfoques y diferente gama de respirómetros. Se ha demostrado que el uso de un circuito cerrado y adecuada aclimatación puede dar estimaciones fiables de la tasa de respiración (Ross y Ross, 1983). El consumo de oxígeno se determinó mediante el método denominado flujo de respirometría computarizado (Loligo Systems Ltd.). Este método permite repetidas mediciones en un periodo de varias horas, además de minimizar el estrés en el animal (Steffensen *et al.* 1984). El sistema está compuesto por dos cámaras cilíndricas (20 cm de longitud x 10 cm de diámetro) sumergidas en un tanque (20 litros). Cada cámara está conectada a dos bombas Eheim, como se muestra en la figura 5. El experimento fue diseñado de manera que el consumo de oxígeno se cuantificara en ciclos de 11 minutos. Cada ciclo está formado por una fase de recirculación de 5 minutos, una fase de bombeo de 5 minutos y una fase de espera de 1 minuto. Durante la primera fase, el agua es recirculada dentro de la cámara por la bomba A, de manera que la concentración de O₂ disminuye debido al consumo del pez. Durante la fase de bombeo, la bomba B se abre y el agua es reemplazada por agua con oxígeno a saturación. De esta manera, se mide el (pequeño) descenso en la concentración de oxígeno durante la primera fase y en la segunda se recupera una concentración de oxígeno normal, minimizándose así un posible stress por anoxia.

Este ciclo de apertura-cierre de las bombas se repite un número elevado de veces para cada pez. Por tanto la concentración de O₂ observada muestra una variación periódica. La concentración de O₂ (mg/L) se midió cada 15 segundos. Para cada pez, además de las medidas de concentración de oxígeno, se almacenan los datos de fecha, hora, ID (código de la marca externa del pez) y temperatura. Los ciclos son analizados por el programa estadístico R (<http://www.r-project.org>), que identifica el inicio y el final de cada ciclo y calcula la pendiente del descenso en la concentración de oxígeno en la fase de recirculación de cada uno de los ciclos. Finalmente, se determinó la pendiente media de todos los ciclos de un pez.

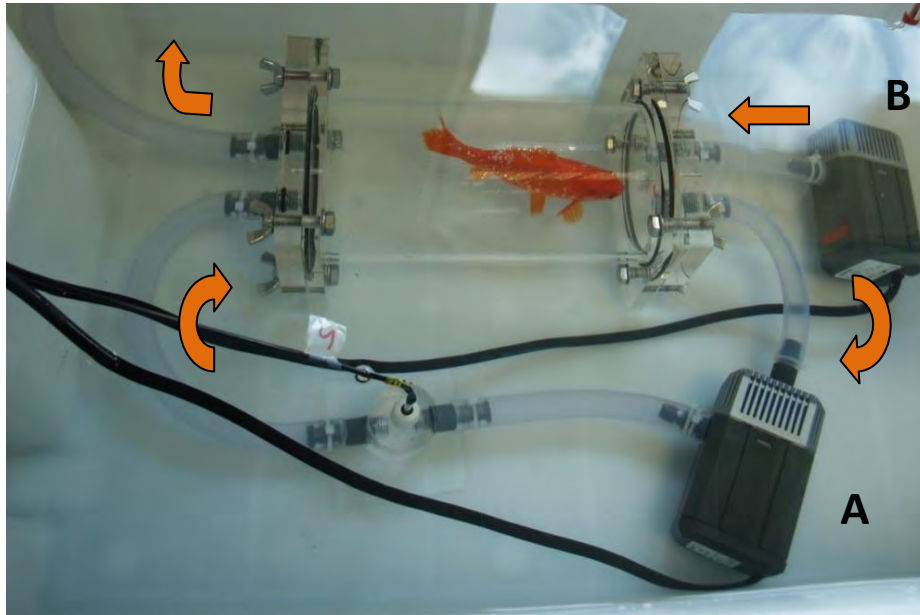


Figura 3: Esquema de un respirómetro. Bomba A: ciclo de 5 minutos de recirculación del agua asegurando una mezcla adecuada; Bomba B: ciclo de 5 minutos de bombeo donde la concentración de oxígeno se recupera al nivel de equilibrio con la atmósfera.

2.3. Determinación de la tasa metabólica basal

La tasa metabólica basal (*resting metabolic rate, RMR*) es la cantidad de energía utilizada por un animal en un periodo de descanso. Normalmente es determinada como el mínimo valor de consumo de oxígeno en un estado inactivo, post-digestivo y a una temperatura estable (Fry, 1957). Es necesario tener en cuenta que el metabolismo basal puede ser alterado por factores como actividad espontánea, estrés o el ciclo circadiano. El estrés debido a la introducción del animal en el respirómetro produce un consumo inicial elevado, generalmente seguido de una disminución gradual. Para minimizar todos estos problemas, el experimento fue realizado durante el periodo entre las 20:00 y 08:00 horas, y los valores iniciales de consumo de O₂ no fueron considerados.

El consumo de oxígeno se calculó de acuerdo con la ecuación (Herskin, 1999):

$$V_{O_2} = V_T (dP_{O_2}/dt) \alpha W^{-1}$$

donde Vo_2 es el consumo de oxígeno ($mgO_2\ kg^{-1}\ h^{-1}$), V_T es el volumen total de agua (volumen del respirómetro menos el volumen del pez), $dP\ O_2/dt$ es la pendiente media del descenso en fase de recirculación ($mmHg\ h^{-1}$; ver apartado anterior), α es la solubilidad del oxígeno en agua a una temperatura y salinidad dadas [$mgO_2\ mmHg\ h^{-1}\ (l\ H_2O)^{-1}$] y W es el peso corporal del pez (Kg).

Las diferencias entre poblaciones en cuanto a RMR se testaron mediante un análisis de la varianza (ANOVA). Además, también se ha evaluado la existencia de diferencias entre poblaciones en cuanto a talla y peso.

2.4. Morfometría

La morfometría geométrica consiste en describir la forma corporal mediante las coordenadas de determinados puntos de referencia biológicamente relevantes (o landmarks) distribuidos a lo largo de todo el cuerpo de un organismo (Rohlf and Marcus, 1993). Después de un tratamiento estadístico adecuado, se pueden cuantificar las diferencias de forma entre individuos a partir de las coordenadas de las landmarks.

El proceso implica primero la obtención de imágenes digitales estandarizadas de cada pez, sobre las que se identifican con el ratón cada una de las landmarks consideradas, obteniéndose así sus coordenadas. Cada individuo fue previamente descongelado y colocado en una base de poliestireno sobre su lado derecho, con su respectivo ID. Se marcaron manualmente con alfileres entomológicos 15 landmarks, en el orden indicado en la figura 6. Este proceso se repitió tres veces para cada individuo. Se hicieron fotos de cada repetición empleando una cámara digital Olympus colocada en un soporte de columna deslizante. Se utilizó una regla para calibrar cada foto. Se aplicó el protocolo descrito por Garabana (2005) para evitar aberraciones y las luces fueran colocadas de manera que se minimizaran las sombras. Se seleccionó aleatoriamente una imagen de cada pez y se digitalizaron los landmarks mediante el programa tpsDig2 (Rohlf, 2003). Seguidamente, se utilizó otro programa de la misma serie (tpsRelw) para efectuar una rotación rígida y un escalado de los landmarks. El objetivo de este paso es superimponer los landmarks. De esa manera, las coordenadas resultantes son independientes de la orientación y de la posición de cada pez dentro de la imagen. Además, estas coordenadas también son independientes del tamaño del pez y por tanto ya permiten la comparación de la forma entre peces (figura 7). De

ahora en adelante, se denominará *forma* a la configuración de coordenadas después del proceso de superimposición. La *forma* de un pez queda definida por el vector de las coordenadas de sus landmarks.

Para visualizar los principales gradientes de cambio de forma entre peces se completó un ACP. El Análisis de Componentes Principales o ACP (en inglés *Principal Component Analysis, PCA*) es una técnica comúnmente utilizada en análisis estadísticos de morfometría. El ACP resume la variabilidad de un conjunto de datos, lo que se puede traducir como una reducción de su dimensionalidad. Así se crea un nuevo sistema de coordenadas, en el cual tenemos que el primer eje (llamado primer componente principal o PC1) es la combinación lineal de las variables originales que contiene la máxima varianza (en otras palabras, el primer eje describe el principal gradiente de cambio de forma entre peces). El segundo eje describe el segundo gradiente en importancia y así sucesivamente.



Figura 6: Los puntos indican la posición de landmarks. 1, punta de la mandíbula superior; 2, borde izquierdo de la órbita ocular, en el punto más cercano al orificio nasal superior; 3, borde derecho de la órbita ocular, en el punto opuesto al 2; 4, inserción anterior de la primera aleta dorsal; 5, base de la primera espina de la segunda aleta dorsal; 6, inserción posterior de la segunda aleta dorsal; 7, extremidad posterior de la línea lateral; 8, base de la última espina de la aleta anal; 9, base de la primera espina de la aleta anal; 10, final de la aleta pélvica; 11, base de la primera espina de la aleta pélvica; 12, punto medio en la mandíbula superior; 13, punto medio en el pre opérculo; 14, extremidad posterior del opérculo; 15, punto medio de la inserción de la aleta pectoral.

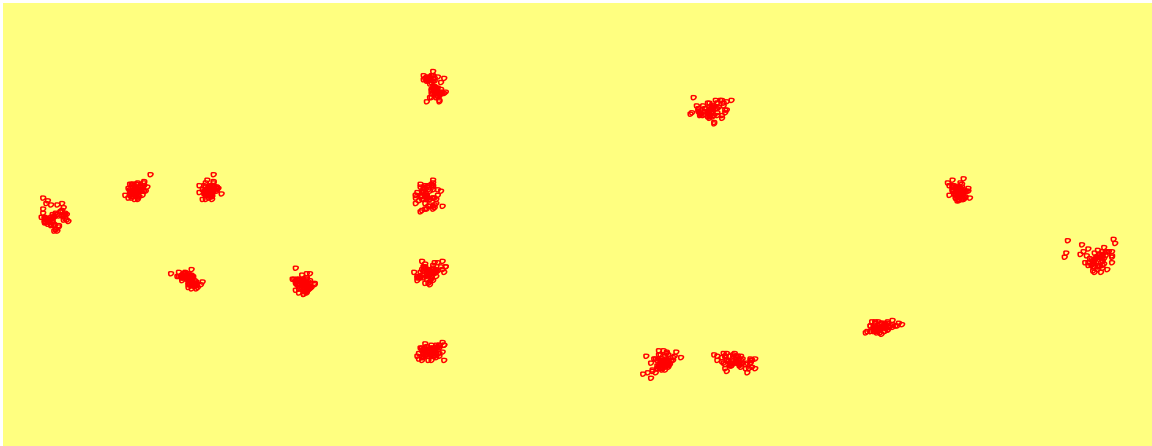


Figura 7: Configuraciones de cada pez después del proceso de superimposición óptima.

Un error común en estudios de morfometría, sobre todo en peces, está asociado con la postura del animal, lo que puede alterar la configuración de los landmarks (Arnqvist y Martensson, 1998). Conseguir una postura neutra para todos los peces puede ser complicado y como el cuerpo del pez no es una estructura rígida, la forma estará influenciada por su postura en el momento de tomar la imagen; por tanto es frecuente que se pueda producir una distorsión. Las diferencias de forma asociadas con esta desviación no representan verdaderas diferencias de forma, sino pequeñas diferencias en la postura de cada individuo. En los peces, esta distorsión se denomina *efecto arco* ya que típicamente se produce un arqueamiento longitudinal.

Para corregir el efecto arco se aplicó el protocolo descrito por Valentin *et al.* (2008). Se utilizaron 6 individuos de *S. scriba* a los que se aplicó todo el proceso de captación de imágenes y marcación de landmarks descrito anteriormente, pero cada uno de estos seis peces fue colocado en 10 posturas arqueadas distintas. Como la forma del pez no cambia con la postura, las diferencias en los landmarks del mismo pez, pero colocado en diferente postura permite definir un modelo de deformación. Las posturas fueron graduales, manteniendo siempre la flexibilidad natural del pez. Es necesario resaltar que el grado de arqueado fue sutil, ya que el objetivo de este método es determinar el rango de variación que puede tener una forma debido a pequeños cambios en la postura. El protocolo para la digitalización de las imágenes obtenidas, así como el análisis en ACP fue igual para los modelos de deformación.

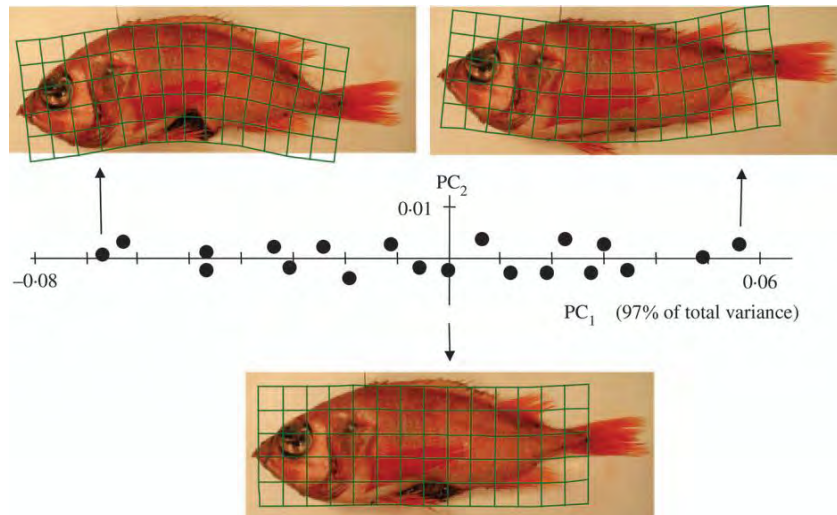


Figura 8: Ejemplo típico de un gráfico de análisis de componentes principales (ACP) generado por un modelo de deformación para un pez digitalizado en 20 posturas arqueadas diferentes. Cada punto representa una postura. Adaptado de Valentin *et al.* (2008).

Para cada modelo de deformación el primer eje describía la mayor variabilidad encontrada y se calculó un PC1 medio a partir de los seis modelos (figura 8). A continuación se utilizó este PCA1 medio para deslizar cada una de las configuraciones de los peces del experimento hasta un grado de arqueamiento prefijado (el mismo para todos los peces) de manera que la configuración resultante ya es independiente de la postura del pez. La operación algebraica que permite este deslizamiento se denomina *Burnaby's approach* (Valentin *et al.* 2008).

Seguidamente, para evaluar los posibles efectos de las diferentes variables potencialmente explicativas consideradas, se completó un análisis multivariante con los descriptores de forma como matriz respuesta. Esta matriz respuesta estaba formada por los descriptores de la forma corporal, ya después de eliminado el posible efecto arco (columnas) de cada pez (filas). Las variables potencialmente explicativas consideradas fueron el tamaño del pez, su RMR (variables continuas) y la localidad de proveniencia (Cabrera o Palma). El análisis multivariante se completó utilizándose la función *rda* del paquete estadístico R. Los efectos parciales de las variables de interés se testaron utilizando un método no paramétrico de permutaciones. Además, se completó un análisis discriminante (*Linear Discriminant Analysis*, LDA) con los residuales del modelo lineal anterior, después de eliminar los posibles efectos del

tamaño y de la RMR. El objetivo de este análisis es describir las diferencias de forma atribuibles solo a la localidad de proveniencia. El análisis discriminante permite atribuir un pez a Cabrera o a Palma en función de su forma. La fiabilidad del análisis discriminante se verificó mediante validación cruzada, consistente en utilizar todos los individuos excepto uno para predecir la localidad de procedencia del individuo no incluido en el análisis. Este procedimiento se repite para cada pez. Por tanto, la comparación entre las predicciones y las localidades de procedencia permite evaluar la fiabilidad del LDA.

3. RESULTADOS

La figura 9 es un ejemplo de consumo de oxígeno de un pez perteneciente a la población de Palma (ID 1466). En el panel inferior de la figura 9 se observa, como se ha mencionado anteriormente, un consumo inicial elevado, probablemente debido al manejo del individuo en el respirómetro. Entre los ciclos 50 y 60 de la misma figura también se observa un aumento puntual del consumo posiblemente debido a un incremento espontáneo de actividad.

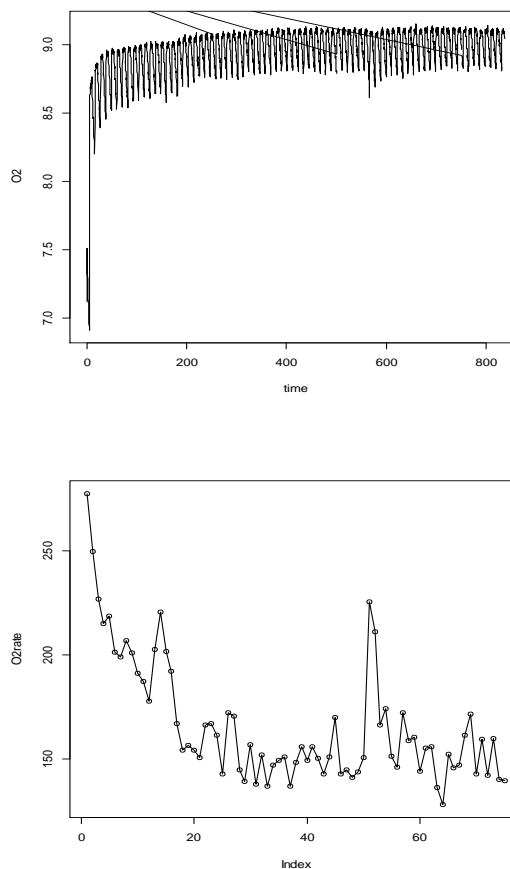


Figura 9: Ciclos de apertura y cierre de las bombas (arriba) y pendiente de descenso de los ciclos (abajo) analizados por el programa R para un individuo.

Los datos del muestreo biológico y el consumo medio de oxígeno de cada pez están representados en la tabla 1. No fue posible determinar el RMR de dos individuos de la población de Cabrera (ID 1956 y 1968) debido a problemas técnicos con el instrumental. Un individuo de Cabrera presentaba la gónada e hígado en un estado anómalo de reabsorción (ID 1969) por lo que estos datos no fueron considerados.

ID	FECHA	LOCALIDAD	LT	LS	W	We	VOL	GON	LIVER	RMR
1454	07/06/2012	PALMA	156	132	49,4	46,8	41,1	0,54	0,55	152,79
1460	31/05/2012	PALMA	114	100	24,0	22,5	19,2	0,44	0,30	160,49
1462	06/06/2012	PALMA	144	123	37,2	35,2	31,6	0,49	0,34	160,81
1465	05/06/2012	PALMA	129	111	27,0	25,8	22,2	0,41	0,31	177,80
1466	13/06/2012	PALMA	132	114	29,9	28,4	24,2	0,49	0,42	152,15
1468	04/06/2012	PALMA	121	113	22,0	21,0	16,2	0,28	0,18	167,55
1470	12/06/2012	PALMA	119	113	20,8	20,2	15,0	0,19	0,24	152,06
1471	29/05/2012	PALMA	109	93	15,0	14,0	10,6	0,36	0,20	206,49
1472	28/05/2012	PALMA	115	99	18,6	17,4	13,1	0,36	0,30	349,09
1473	30/05/2012	PALMA	115	98	19,0	17,9	14,1	0,25	0,16	121,46
1956	06/06/2012	CABRERA	124	107	23,4	22,2	17,8	0,18	0,22	NA
1962	05/06/2012	CABRERA	129	111	26,3	25,2	21,2	0,32	0,20	161,55
1963	12/06/2012	CABRERA	127	118	26,3	25,0	21,2	0,31	0,22	148,28
1966	13/06/2012	CABRERA	135	114	28,8	25,2	22,6	0,16	0,30	116,21
1968	07/06/2012	CABRERA	137	117	26,7	25,2	20,0	0,44	0,34	NA
1969	04/06/2012	CABRERA	127	118	23,9	22,8	18,3	NA	NA	161,75
1972	28/05/2012	CABRERA	116	97	18,8	17,6	14,6	0,16	0,10	222,92
1973	31/05/2012	CABRERA	117	101	20,2	19,6	15,2	0,24	0,08	145,20
1974	30/05/2012	CABRERA	104	89	14,5	13,7	9,19	0,15	0,15	247,02
1975	29/05/2012	CABRERA	100	89	9,94	9,38	5,85	0,16	0,17	266,11

Tabla 1: LT: talla total (mm), LS: talla estándar (mm), W: peso total (g), We: peso eviscerado (g), VOL: volumen del pez (g), GON: peso de la gónada (g), LIVER: peso del hígado (g), RMR: tasa metabólica basal ($\text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

3.1. Comparación del metabolismo basal de Cabrera vs Palma

El promedio de RMR para la población de Palma fue de $180,06 \pm 63,18 \text{ mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ mientras que para la población de Cabrera fue de $183,63 \pm 54,25 \text{ mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En la figura 10 se visualiza la distribución de los valores de RMR correspondiente a las dos poblaciones estudiadas. El valor atípico observado en la población de Palma (ID 1472) se excluyó del análisis estadístico. Se completó un ANOVA de la variable RMR para comparar las dos poblaciones consideradas. Como se observa en la tabla 2, se obtuvo un p-valor de 0,276; por tanto al ser este valor mayor del umbral 0,05 se concluye que las poblaciones de Cabrera y Palma no presentan diferencias significativas para la variable RMR.

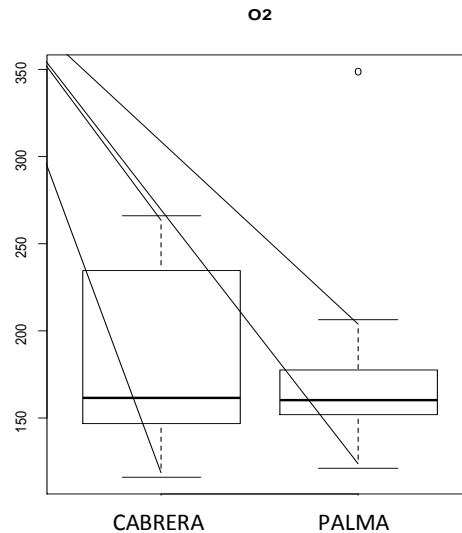


Figura 10: Boxplot comparando la RMR entre las dos poblaciones.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Prob
LOCALIDAD	1	2114	2114	1,279	0,276
RESIDUALS	15	24785	1652		

Tabla 2: Resultados de ANOVA comparando RMR entre localidades

De igual manera se han comparado el peso eviscerado y la longitud estándar de las dos poblaciones (figura 11). El promedio de peso para la población de Palma fue $24,94 \pm 9,80$ g mientras que para la población de Cabrera fue de $20,64 \pm 5,54$ g. El promedio de longitud para la población de Palma fue $109,60 \pm 12,20$ mm mientras que para la de Cabrera fue $106,10 \pm 11,46$ mm.

También se realizó el análisis comparativo ANOVA de estas variables con un umbral de significación de 0,05. Como se observa en las tablas 3 y 4, se obtiene un p-valor de 0,242 (peso eviscerado) y 0,517 (longitud estándar), concluyéndose también que las poblaciones de Cabrera y Palma no difieren significativamente entre ellas en relación a estas dos variables. Por tanto, la ausencia de diferencias en RMR entre poblaciones no puede deberse a ningún sesgo relacionado con diferencias de talla o peso.

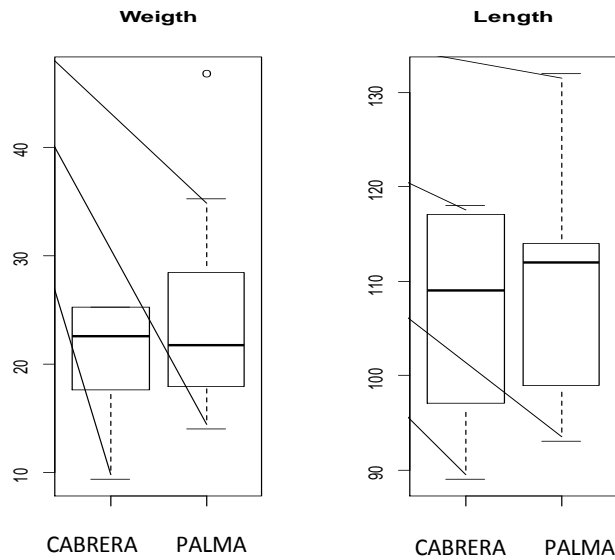


Figura 11: Boxplots comparando peso y talla entre Cabrera y Palma.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Prob
LOCALIDAD	1	92,7	92,72	1,466	0,242
RESISUALS	18	1138,7	63,26		

Tabla 3: Resultados de ANOVA comparando peso entre localidades.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Prob
LOCALIDAD	1	61,2	61,25	0,437	0,517
RESISUALS	18	2523,3	140,18		

Tabla 4: Resultados de ANOVA comparando talla entre localidades.

Para explorar otros posibles sesgos relacionados con efectos de otras variables, se plotearon los valores de RMR (eje Y) frente al tamaño (longitud estándar, Ls), al peso eviscerado (We), al peso de la gónada (GON) y al peso del hígado (LIVER) (figura 12). Se indicó cada población con un color diferente para identificar más fácilmente posibles patrones. Aunque en algunos casos parece insinuarse una cierta relación, esta fue siempre no significativa. Además, no se aprecia ningún sesgo relacionado con la población, estando los puntos del mismo color distribuidos aleatoriamente a lo largo

de cada eje. A pesar de esto, debido que el número de peces analizado en cada población fue relativamente bajo, se debe ser precavido en cuanto a la significación de estas relaciones.

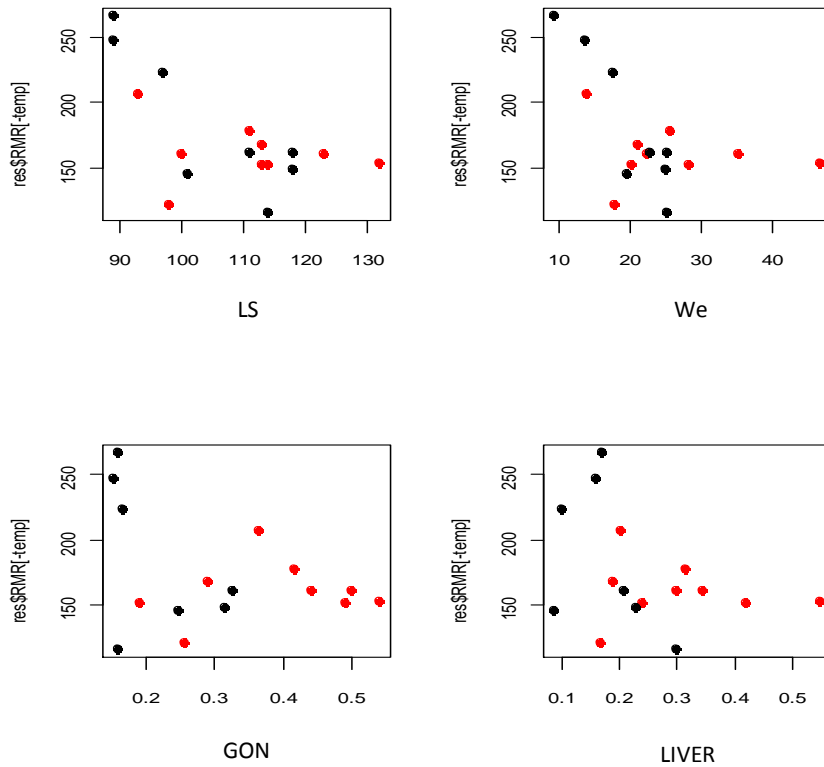


Figura 12: Relación entre RMR ($\text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y diferentes variables (arriba izquierda: Ls, mm; arriba derecha: We, gr; abajo izquierda: peso de la gónada, gr; abajo derecha: peso del hígado, gr). Los peces de Cabrera se indican en negro y los de Palma en rojo.

3.2. Comparación de la morfometría de Cabrera vs Palma

El resultado del Análisis de Componentes Principales realizado a partir de las formas de los individuos esta representado en la figura 13. Cada punto representa un pez, habiendo 3 replicas de cada pez. La distancia entre cada punto es proporcional a la similitud de forma entre los individuos. Como se ha mencionado anteriormente, en este primer análisis el eje principal (PC1) contiene el efecto arco (explica la mayor varianza encontrada en el conjunto de datos). El ACP creado para los modelos de deformación se observa en la figura 14.

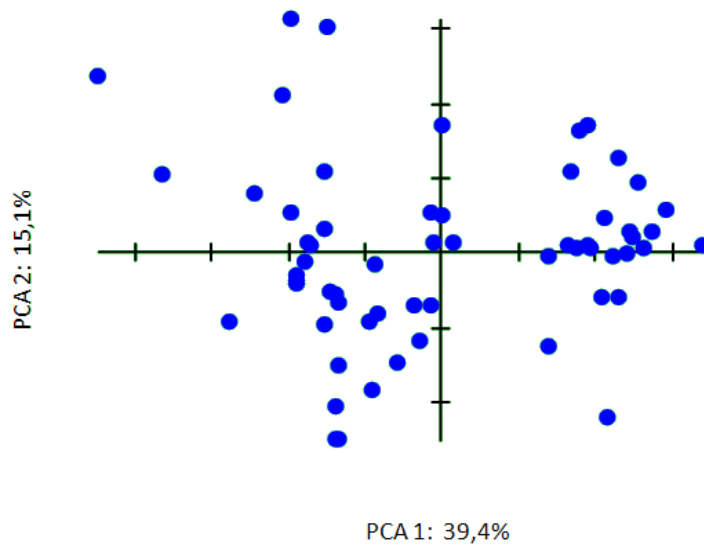


Figura 13: Resultado del análisis de Componentes Principales. Se representan los dos primeros ejes, indicándose con la varianza explicada por cada eje. Cada punto es cada una de las tres replicas de cada pez.

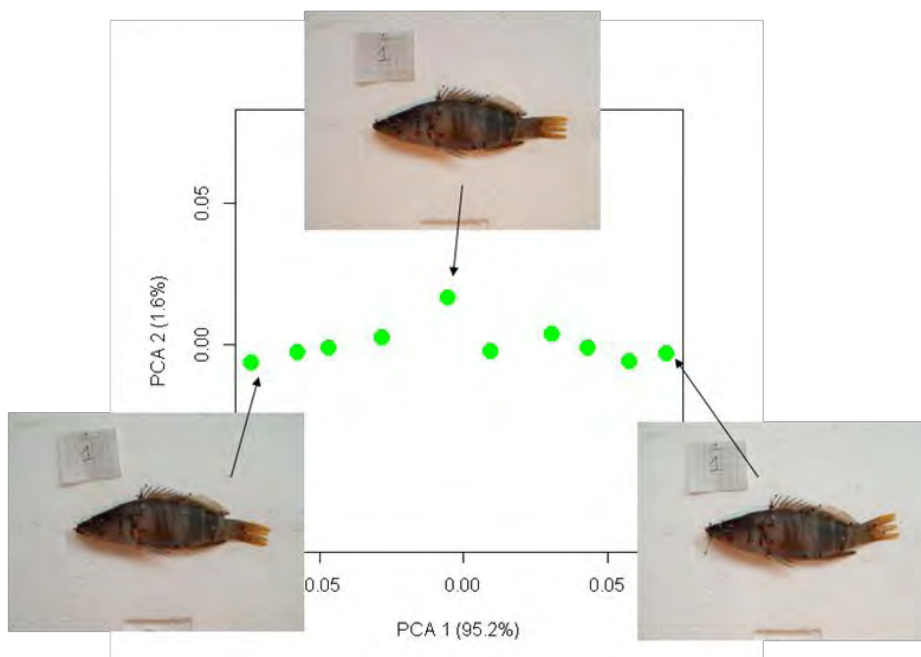


Figura 14: PC1 medio creado a partir de los 6 modelos de deformación. El primer eje (relacionado con la postura del pez) explica casi toda la varianza (95,2%). Este primer eje se utiliza como modelo de deformación para eliminar el efecto arco de todos los individuos analizados. Se representan los dos primeros ejes, indicándose con la varianza explicada por cada eje.

Tras proyectar la matriz (descriptores de forma) sobre el vector PCA1 del primer análisis (*Burnaby's approach*) y después de la proyección de la forma en el primer PCA se obtiene una nueva forma ya libre del efecto arco (figura 15)

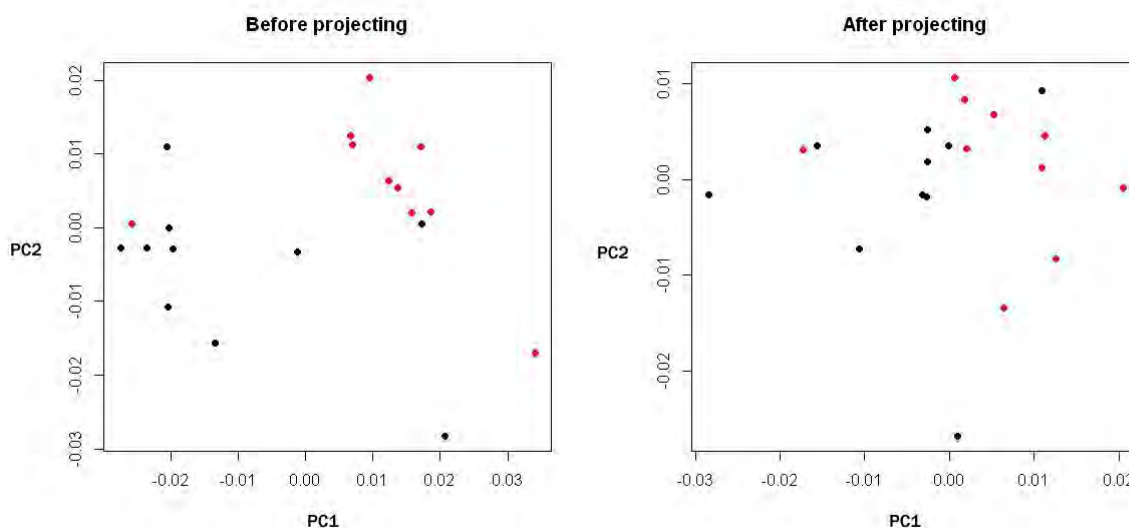


Figura 15: Resultado del análisis de Componentes Principales comparándose las diferencias antes y después de eliminar el efecto arco. Se representan los dos primeros ejes, con la varianza explicada por cada eje. Los peces de Cabrera se indican en negro y los de Palma en rojo.

El análisis de varianza muestra que las variables tamaño y localidad están significativamente relacionadas con la forma. Al cambiar el tamaño de un individuo, éste también cambia de forma. La variable RMR no muestra efecto significativo (tabla 5).

	df	Var (10^{-5})	F	Prob
LOCALIDAD	1	6,018	3,376	0,005
RMR	1	1,371	0,770	0,650
TAMAÑO	1	5,382	3,019	0,010
RESIDUAL	14	24,49		

Tabla 5: Resultados del análisis multivariante de regresión, testando los efectos sobre la forma corporal de la localidad (Cabrera vs. Palma), RMR y la talla del pez. Los efectos de localidad y talla son significativos (en negrita), mientras que la RMR parece nos estar relacionada con la forma.

Las ventajas de la morfometría geométrica se evidencian en las figuras 16 y 17 ya que esta técnica de análisis no solo permite evaluar la significación del efecto de una variable, sino que además permite visualizar los efectos específicos de esta variable sobre la forma. Los puntos representan cada una de las landmarks de un pez promedio mientras los vectores representan los extremos del gradiente de cambio de forma explicado por cada una de las variables que tienen un efecto significativo sobre la forma (localidad y talla).

Respecto a los efectos de la talla, los peces de menor talla parece que tienden a ser más estilizados y a presentar una cabeza proporcionalmente mayor, con el ojo más desplazado hacia la parte posterior y unas aletas algo más pequeñas (figura 16). Respecto a los efectos parciales de la localidad, se observa que los peces pertenecientes a Palma poseen la cabeza y boca más pequeñas en relación a los peces de Cabrera. El patrón opuesto es observado en relación a la aleta caudal (figura 17).

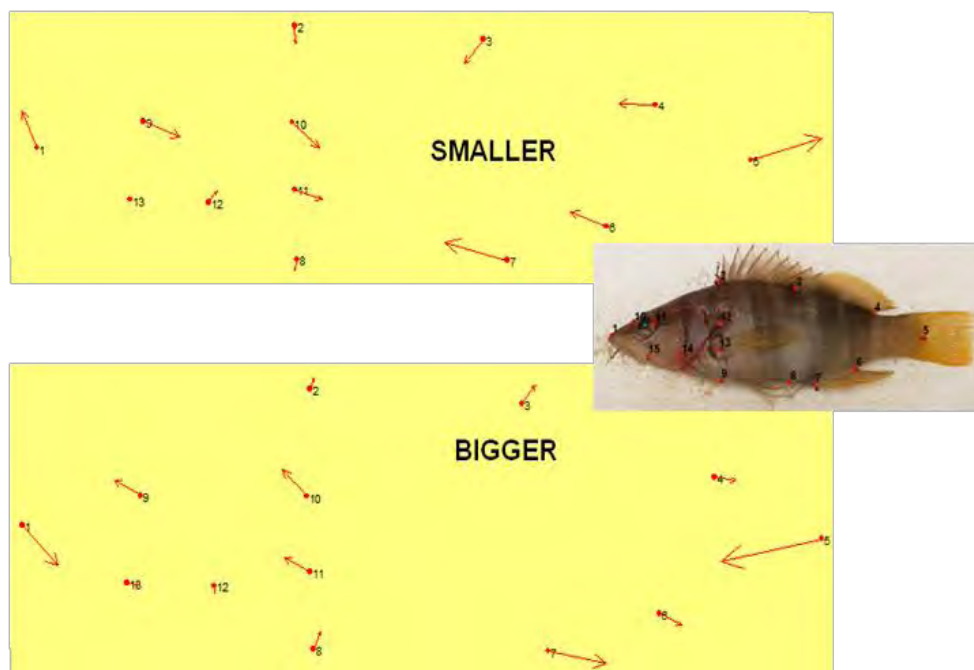


Figura 16: Comparación morfológica entre peces de diferente talla. Los vectores de deformación han sido exagerados (10 veces) para facilitar la interpretación de los cambios de forma.

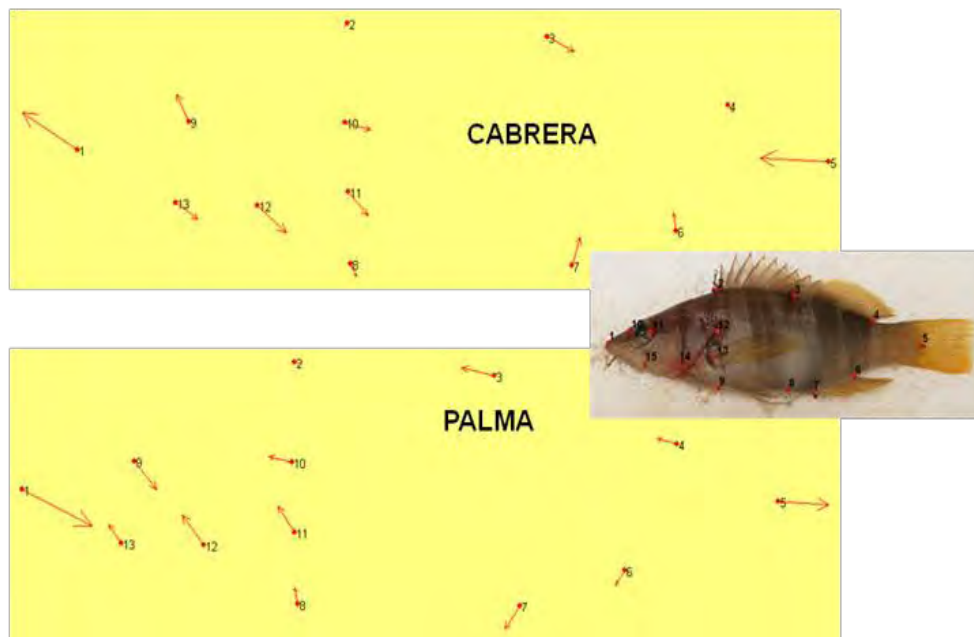


Figura 17: Comparación morfológica entre peces de CABRERA vs PALMA para una talla fija (efectos parciales). Los vectores de deformación han sido exagerados (10 veces) para facilitar la interpretación de los cambios de forma.

4. DISCUSIÓN

4.1. Comparación del metabolismo basal

Numerosos estudios han revelado que determinados fenotipos que presentan características fisiológicas diferentes son más frecuentemente capturados por la pesca. De hecho, Stokes y Law (2000) afirman que esta selección inducida por la pesca puede promover el cambio genético en poblaciones individuales en cuanto a fisiología. Es importante pues considerar si la pesca afecta las características fisiológicas, ya que éstas están correlacionadas con otros rasgos que también pueden estar afectados por la pesca: rasgos de la historia vital, del comportamiento y de la morfología (Uusi-Heikkilä *et al.* 2008).

La variabilidad en el metabolismo basal, por tanto, puede ser seleccionada por la pesca recreativa ya que diferentes estados fisiológicos o energéticos pueden influir en el comportamiento de los peces (Cooke *et al.* 2009), lo que consecuentemente afecta su vulnerabilidad a la captura. Sin embargo los resultados de este trabajo no apoyan esta hipótesis, ya que no se han encontrado diferencias significativas de RMR entre dos poblaciones sometidas a presiones pesqueras muy diferentes. Cabe resaltar que esta conclusión se basa en un número relativamente reducido de peces (10 individuos de cada localidad) y que por tanto podría matizarse tras un incremento del tamaño muestral. Durante el diseño experimental, un requisito para excluir diferencias de metabolismo relacionadas con factores que no sean la localidad fue que se seleccionaron peces de talla y peso similares. De esta forma, la ausencia de diferencias en la comparación de talla y peso entre los dos grupos no hace sino confirmar que se seleccionaron adecuadamente los peces.

La falta de un patrón entre fisiología y presión de pesca puede deberse a la gran variabilidad individual en el metabolismo basal que existe en los peces. Por ejemplo, el efecto de la temperatura y peso corporal en el consumo de oxígeno en varias especies de peces ha sido bien descrito como fuente principal de variabilidad individual. Hay un supuesto general de que peces más pequeños requieren más oxígeno por unidad de peso corporal que peces de mayor tamaño, y que el aumento de temperatura conlleva un aumento del consumo de oxígeno (Palacios y Ross, 1986; Lee *et al.* 2003).

Lyytikäinen y Jobling (1998) han demostrado que la tasa metabólica diaria presenta un aumento después de un cambio de temperatura, seguida por un descenso gradual en los días consecutivos. Por tanto, efectos ambientales como por ejemplo la temperatura, podrían contribuir a enmascarar una posible respuesta fisiológica a la presión de pesca.

La variabilidad individual en el consumo de oxígeno es además especie-específico y las especies pueden responder de diferente manera a presiones selectivas de la fisiología. Por ejemplo, en un estudio con juveniles de la especie *Tinca tinca* (tenca), Zakęś *et al.* (2006) encontró que el consumo de oxígeno dependía de la cantidad de alimento, aun que la frecuencia de alimentación no tenía un impacto significativo en la media diaria de consumo de oxígeno. En otro experimento con *Myxoterperca microlepis*, el consumo de oxígeno aumentó exponencialmente con el aumento de la velocidad de natación en diferentes temperaturas; la variación de la tasa metabólica fue dependiente del peso y velocidad de natación, y las tasas metabólicas estándar y máximas aumentarían sustancialmente en el intervalo de temperatura testado (Kline, 2004). Por tanto cabe esperar que las respuestas fisiológicas sean especie-específicas y, por tanto es posible que en especies como *S. scriba* la respuesta pueda ser de menor intensidad, requiriendo de técnicas más precisas para detectar cambios en la fisiología y así poder evaluar la importancia de este aspecto en cuanto al efecto de la pesca.

De hecho, Burton *et al.* (2011) discute la variación intraespecífica de la tasa metabólica basal. Posibles causas intrínsecas son la interacción entre el genotipo de un individuo y su entorno durante la ontogenia, lo que probablemente afecta características bioquímicas, fisiológicas y factores de comportamiento que influyen en la demanda metabólica. Evidencias recientes sugieren que los efectos maternos pueden ejercer una influencia sustancial en la RMR de los descendientes. Entre las causas extrínsecas, se reconoce que la RMR puede verse afectada por cortos periodos de tiempo en respuesta a los estímulos físicos y sociales. La expresión de RMR también puede verse afectada por las condiciones ambientales experimentadas durante y después de la fase de desarrollo, y en la edad adulta, por las condiciones tempranas de crecimiento. Algunos estudios muestran que RMR está vinculada a la aptitud física, estando correlacionada con características como crecimiento y supervivencia. Sin embargo, estas relaciones son moduladas por las condiciones ambientales, sugiriendo

que las consecuencias de la aptitud de una RMR dada pueden ser dependientes del contexto y requieren de una futura investigación considerando los posibles factores ambientales para determinar finalmente si existe una relación entre vulnerabilidad y fisiología en los peces marinos costeros.

4.2. Descripción y comparación de los patrones morfológicos

A diferencia de los resultados en cuanto al consumo de oxígeno y tasa metabólica basal, sí se detectaron diferencias significativas asociadas a la morfología de los individuos de las dos poblaciones estudiadas y, por lo tanto, se demostró una asociación entre forma corporal y presión pesquera. Cabe destacar, que los resultados de este trabajo no muestran ningún patrón de correlación significativa entre las variables metabolismo y forma corporal. Una correlación positiva entre forma y consumo de oxígeno proveería una manera metodológicamente más sencilla de estimar la tasa metabólica, ya que las respirometrías son complicadas. En todo caso, este estudio demuestra como parte de la variabilidad morfológica que presentan las poblaciones de peces costeros, en nuestro caso *S. scribea*, puede estar relacionada con la actividad extractiva por la pesca. Este resultado es especialmente relevante ya que existe un número muy limitado de estudios que demuestran que la pesca puede ejercer presiones selectivas en cuanto a forma corporal. Además se sugiere que la forma podría usarse como bioindicador de explotación y en consecuencia, como índice de salud del stock pesquero.

El análisis morfométrico ha revelado la existencia de dos patrones de cambio de forma (talla y población). En cuanto al primer patrón, se aprecia un gradiente de cambio de forma relacionado con la talla. Se trata de un fenómeno muy conocido, común en la mayoría de seres vivos y denominado alometría (Klingenberg, 2009), por el cual individuos de mayor talla y edad no son reproducciones a escala de individuos más pequeños, sino que además de un cambio de talla, se va produciendo un cambio ontogénico de forma. En el caso estudiado aquí, a pesar de que las variaciones de talla eran pequeñas, los peces de menor tamaño presentan una cabeza proporcionalmente mayor y aletas algo más pequeñas. Este trabajo es la primera contribución científica al estudio alométrico de la especie *S. scribea* y en general la primera aproximación a la

descripción morfológica del desarrollo de esta especie tan abundante del Mar Mediterráneo.

El segundo patrón de variabilidad está determinado por la población y la existencia de diferencias de forma entre las dos localidades estudiadas (Cabrera y Palma). Es importante recordar que estas diferencias de forma son adicionales a las posibles diferencias de forma relacionadas con la talla. Los peces de Cabrera (reserva marina) se caracterizan por presentar una boca proporcionalmente mayor, una aleta dorsal también mayor pero un cuerpo más corto y delgado. En contraste, los peces de la Bahía de Palma (zona muy explotada por la pesca) presentan una boca de menor tamaño, una aleta dorsal menos desarrollada y un cuerpo más largo y ancho. Estas características morfológicas también podrían formar parte del síndrome de pesca (Uusi-Heikkilä *et al.* 2008) y por tanto este estudio abre una nueva línea de investigación que confirme el patrón de cambio de forma y que trate de determinar el proceso que relaciona forma corporal y presión pesquera.

La morfología geométrica utilizada en este estudio ha sido tradicionalmente utilizada en la identificación de stocks para su gestión (Begg and Waldman, 1999). Es interesante describir como la presión por la pesca puede contribuir a la variabilidad morfológica de las poblaciones de peces. Por tanto, nuestro estudio propone que las técnicas de morfología geométrica podrían utilizarse como bioindicadores de la presión de pesca existente en las poblaciones de peces marinos costeros y en consecuencia, como índices de salud de los stocks de pesca. Obviamente, este hito ofrece un marco de investigación futura para investigar la exacta relación entre morfología y presión de pesca en otras especies y extraer así patrones morfológicos comunes que indiquen la dirección en la que el hombre induce cambios en la forma corporal de las especies (Franssen *et al.* 2013). Además, las implicaciones de cambio de forma en los peces puede producir desequilibrios en poblaciones alteradas por el hombre (Franssen, 2011) y en su ecosistema. Por tanto, este proyecto propone la morfología geométrica como herramienta de estudio para entender el papel del hombre en la evolución de las poblaciones de peces costeros.

5. CONCLUSIONES

A partir de los datos obtenidos, no podemos concluir que exista una diferencia de metabolismo entre las poblaciones estudiadas, rechazando así la hipótesis de que características fisiológicas pueden ser seleccionadas por el grado de presión pesquera. Los resultados también muestran que la tasa metabólica basal no está relacionada con la forma. Cabe resaltar la dificultad de determinar con exactitud respuestas fisiológicas debido a la gran variabilidad intrínseca y extrínseca en el metabolismo de los peces en el caso de este estudio. Las diferencias de forma asociadas a distintas tallas eran de cierta forma esperadas, sin embargo las diferencias encontradas entre las dos localidades refuerzan la idea de que la morfología puede ser afectada por la pesca. Por tanto, la forma podría utilizarse como un bioindicador de explotación pesquera. Son necesarios más estudios relacionando estos rasgos para entender los efectos de la pesca y a su vez promover una gestión sostenible a fin de mantener estables las poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer al Imedeia por dejarme realizar el proyecto del máster en sus instalaciones, así como a los miembros que trabajan allí, y en especial a mis tutores Miquel Palmer y Pep Alós, por su disposición para ayudarme siempre que los he necesitado. Además agradezco la ayuda de Miguel Martínez (IMEDEA) por la ayuda prestada en el desarrollo y diseño tecnológico del respirómetro para las estimas de metabolismo basal en *Serranus scriba*.

REFERENCIAS

Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A., Ryman, N. 2008. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution* **23**:327-337.

Allendorf, F.W. and Hard, J.J. 2009. Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:9987-9994.

Alós, J. 2008. Influence of anatomical hooking depth, capture depth and venting on mortality of painted comber (*Serranus scriba*) released by recreational anglers. *ICES Journal of Marine Science* **65**:1620-1625.

Alós, J., and Arlinghaus, R. 2013. Impacts of partial marine protected areas on coastal fish communities exploited by recreational angling. *Fisheries Research* **137**:88-96.

Alós, J., Arlinghaus, R., Palmer, M., March, D., Álvarez, I. 2009. The influence of type of natural bait on fish catches and hooking location in a mixed-species marine recreational fishery, with implications for management. *Fisheries Research* **97**:270-277.

Arnqvist, G. and Martensson, T. (1998). Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Hungaricae* **44**:73-96.

Bauchot M.L. 1987. Serranidae. In: Fischer, W., Bauchot, M.L., Schneider, M. (eds) Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche (Révision 1), Méditerranée et Mer Noire. Zones de pêche 37, Vol II (Vertébrés). FAO, Rome, p 1301-1319.

Begg, G.A., and Waldman, J.R. 1999. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* **43**(1-3):35-44.

Biro, P. A. and Post, J. R. 2008. Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:2919-2922.

Burton, T., Killen S.S., Armstrong, J.D., Metcalfe, N.B. 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:3465-3473.

Cardona, L., Lopez, D., Sales, M., De Caralt, S., Diez, I., 2007. Effects of recreational fishing on three fish species from the *Posidonia oceanica* meadows off Minorca (Balearic archipelago, western Mediterranean). *Scientia Marina* **71**:811-820.

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

Conover, D. O. and Munch, S. B. 2002. Sustaining Fisheries Yields Over Evolutionary Time Scales. *Science* **297**:94-96.

Cooke, S.J., Donaldson, M.R., Hinch, S.G., Crossin, G.T., Patterson, D.A., Hanson, K.C., English, K., Shrimpton J., Farrell, A.P. 2009. Is fishing selective for physiological and energetic characteristics in migratory adult sockeye salmon? *Evolutionary Applications* **2** (3): 299-311.

Cooke, S.J., Suski, C.D., Ostrand, K.G., Wahl, D.H., and Philipp, D.P. 2007. Physiological and Behavioral Consequences of Long-Term Artificial Selection for Vulnerability to Recreational Angling in a Teleost Fish. *Physiological and Biochemical Zoology* **80**:480-490.

Deudero, S., Morey, G., Frau, A., Moranta, J., Moreno, I. 2008. Temporal trends of littoral fishes at deep *Posidonia oceanica* seagrass meadows in a temperate coastal zone. *Journal of Marine Systems* **70**:182-195.

Fasola, M., Canova, L., Foschi, F., Novelli, O., Bressan, M. 1997. Resources use by a Mediterranean rocky slope fish assemblage. *Marine Ecology* **18**:51-66.

Franssen, N.R. 2011. Anthropogenic habitat alteration induces rapid morphological divergence in a native stream fish. *Evolutionary Applications* **4**(6):791-804.

Franssen, N.R., Harris, J., Clark, S.R., Schaefer, J.F., and Stewart, L.K. 2013. Shared and unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat alteration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280** (1752).

Fry, F.E.J. 1957. The aquatic respiration of fish. In *The Physiology of Fishes*, Vol. 1 (Brown, M. E., ed.), pp. 1-63. New York: Academic Press.

Garabana, D. and Saborido-Rey, F. 2005. Population structure, reproductive strategies and demography of redfish (Genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and adjacent waters (ICES V, XII and XIV; NAFO 1. Morphological Protocol (Morphometric and meristic). Institute of Marine Research, Vigo, Spain.

Heino, M. and Godo, O. R. 2002. Fisheries-Induced Selection Pressures in the Context of Sustainable Fisheries. *Bulletin of Marine Science* **70**:639-656.

Herskin, J. 1999. Effects of social and visual contact on the oxygen consumption of juvenile sea bass measured by computerized intermittent respirometry. *Journal of Fish Biology* **55**: 1075-1085.

Jakobsdóttir, K.B., Pardoe, H., Magnússon, Á., Björnsson, H., Pampoulie, C., Ruzzante, D.E., Marteinsdóttir, G. 2011. Historical changes in genotypic frequencies at the Pantophysin locus in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in Icelandic waters: evidence of fisheries-induced selection? *Evolutionary Applications* **4**:562-573.

Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E.S., Arlinghaus, R., Boukal, D.S., Brander, K., Ernande, B., Gårdmark, A., Johnston, F., Matsumura, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A. 2007. Managing Evolving Fish Stocks. *Science* **318**:1247-1248.

Kallayil, J.K. Jørgensen, T., Engås, A., Fernö, A. 2003. Baiting gill nets: how is fish behaviour affected? *Fisheries Research* **61**:125-133.

Kline, R.J. 2004. Metabolic rate of the gag grouper (*Mycteroperca microlepis*) in relation to swimming speed, body size, and seasonal temperature. M.S. Thesis University of Florida.

Klingenberg, C.P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development* **11**(4): 405-421.

Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* **57**:659-668.

Lee, C.G., Farrell, A.P., Lotto, A., MacNutt, M.J., Hinch, S.G., Healey, M.C. 2003. The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *Journal of Experimental Biology* **206**:3239-3251.

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

Løkkeborg, S., Fernö, A., Humborstad, O.B. 2010. Fish Behavior in Relation to Longlines. In: Behavior of Marine Fishes. Wiley-Blackwell, pp. 105-141.

Lyytikäinen, T. and Jobling, M. (1998). The effect of temperature fluctuations on oxygen consumption and ammonia excretion of underyearling Lake Inari Arctic charr. *Journal of Fish Biology* **52**:1186–1198.

Macpherson, E. and Raventós, N. 2006. Relationship between pelagic larval duration and geographic distribution of Mediterranean littoral fishes. *Marine Ecology Progress Series* **327**:257-265.

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

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**:221-223.

Palacios, C.A.M., Ross, L.G. 1986. The effects of temperature, body weight and hypoxia on the oxygen consumption of the Mexican mojarra, *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Aquaculture and Fisheries Management* **17**:243-248.

Palkovacs, E.P. 2011. The overfishing debate: an eco-evolutionary perspective. *Trends in ecology & evolution* **26**:616-617.

Parsons, D.M., Morrison, M.A., McKenzie, J.R., Hartill, B.W., Bian, R., Francis, R. I. C.C. 2011. A fisheries perspective of behavioural variability: differences in movement behaviour and extraction rate of an exploited sparid, snapper (*Pagrus auratus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**:632-642.

Pauly, D., Alder, J., Bennett, E., Christensen, V., Tyedmers, P., Watson, R. 2003. The future for fisheries. *Science* **302**:1359-1361.

Pinnegar, J. K., Polunin, N.V.C., Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M.L., Hereu, B., Milazzo, M., Zabala, M., D'Anna, G., Pipitone, C. 2000. 'Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management'. *Environmental Conservation* **27**:179-200.

Redpath, T.D., Cooke, S.J., Suski, C.D., Arlinghaus, R., Couture, P., Wahl, D.H., Philipp, D.P. 2010. The metabolic and biochemical basis of vulnerability to recreational angling after three generations of angling-induced selection in a teleost fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**:1983-1992.

Reis, E. G. and Pawson, M. G. 1999. Fish morphology and estimating selectivity by gillnets. *Fisheries Research* **39**:263-273.

Ricklefs, R. E. and Wikelski, M. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in ecology & evolution* **17**:462-468.

Rijnsdorp, A. 1993. Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, (*Pleuronectes platessa*). *Oecologia* **96**:391-401.

Rohlf, F. J. (2003). *tpsDig, version 1.38*. Stony Brook NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Available from <http://morph.bio.sunysb.edu/morph/>(downloaded 28 August, 2012).

Rohlf, F.J., and Marcus, L.M. 1993. A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution* **8**(4):129-132.

Roméo, M., Siau, Y., Sidoumou, Z., Gnassia-Barelli, M. 1999. Heavy metal distribution in different fish species from the Mauritania coast. *Science of The Total Environment* **232**:169-175.

Ross, B. and Ross, L.G. 1983. The respiratory performance of *Oreochromis niloticus* under adverse environmental conditions. *Proceedings of an International Symposium on Tilapia in Aquaculture. Nazareth, Israel*, pp. 134-143.

Sinclair, A.F., Swain, D.P., Hanson, J.M. 2002. Measuring changes in the direction and magnitude of size-selective mortality in a commercial fish population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**:361-371.

Steffensen, J.F., Johansen, K., Bushnell, P.G. 1984. An automated swimming respirometer. *Comparative Biochemistry and Physiology* **79**:437-440.

Stenseth, N. C. and Dunlop, E. S. 2009. Unnatural selection. *Nature* **457**:803-804.

Stokes, T. K. and Law, R. 2000. Fishing as an evolutionary force. *Marine Ecology Progress Series* **208**:307-309.

Swain, D.P., Sinclair, A.F., Hanson, J.M. 2007. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**:1015-1022.

Uusi-Heikkilä, S., Wolter, C., Klefoth, T., and Arlinghaus, R. 2008. A behavioral perspective on fishing-induced evolution. *Trends in ecology & evolution* **23**(8):419-421.

Valentin, A.E., Penin, X., Chanut, J.P., Sévigny, J.M., Rohlf, F.J. 2008. Arching effect on fish body shape in geometric morphometric studies. *Journal of Fish Biology* **73**:623-638.

Zakęś, Z., Demska-Zakęś, K., Jarocki, P., Stawecki, K. 2006. The effect of feeding on oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile tench *Tinca tinca* (L.) reared in a water recirculating system. *Aquaculture International* **14**:127-140.

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J.B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J., Watson, R. 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* **314**:787-790.

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