

# Aproximación multiescalar al estudio de la ictiofauna del litoral rocoso de Ceuta (España)

C. Valle, J. T. Bayle Sempere y A. A. Ramos Esplá

Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales. Unidad de Biología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad de Alicante. Apartado 99. E-03080 Alicante, España. Correo electrónico: carlos.valle@ua.es

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

## RESUMEN

Se estudió la ictiofauna litoral de Ceuta mediante censos visuales a varias escalas espaciales. Se diferenciaron dos sectores: uno con influencia mediterránea y otro con influencia atlántica. La composición del poblamiento mostró diferencias entre sectores debidas a factores de índole biogeográfico. El número de especies, la diversidad y la biomasa fueron significativamente diferentes sólo a la escala espacial menor; debido a la heterogeneidad estructural del hábitat.

A gran escala espacial, la estructura del poblamiento estuvo dominada por especies pelágicas errantes, mientras que a escala menor tuvieron más importancia las especies demersales sedentarias de pequeño tamaño. La estructura trófica mostró un predominio de los micrófagos, grupo seguido de los carnívoros mesófagos, como consecuencia directa del nivel de explotación al que se ve sometida la zona de estudio.

Los resultados han mostrado el potencial del litoral ceutí como centro de diversidad de la fauna íctica.

**Palabras clave:** Ictiofauna, censos visuales, variabilidad espacial, conservación.

## ABSTRACT

*A multiscaling approach to the study of the fish fauna on the rocky bottom of Ceuta (Spain)*

*The fish population off the coast of Ceuta (Spain) was sampled using visual censuses. Different spatial scales were used. Two sectors were defined, one of them with Mediterranean influence and the other with Atlantic influence. The population's composition showed differences between sectors, due to biogeographic factors, in the structuring of the fish assemblage. The number of species, the diversity and the biomass presented significant differences only on a smaller spatial scale, due to the rocky habitat's heterogeneity.*

*On a large spatial scale, the structure of the assemblage was dominated by pelagic wandering species, whereas on a smaller scale, the small-sized sedentary demersal species were more important. The trophic structure showed a predominance of microphages, followed by carnivorous mesophages, due to the exploitation level which the study zone suffers.*

*Our results indicate the coast of Ceuta's potential as a diversity centre for fish fauna.*

**Keywords:** *Littoral fish assemblage, visual census, spatial variability, conservation.*

## INTRODUCCIÓN

El posible establecimiento de un lugar de interés comunitario (LIC) en la costa ceutí creó la necesidad de conocer mejor su flora y su fauna marinas,

tipos de hábitat y especies de interés. Respecto a la ictiofauna, existen dos aspectos que hacen de esta costa un punto con un potencial importante en cuanto a la diversidad. Por una parte, la topografía submarina de Ceuta es muy irregular y condiciona

una gran diversidad en los tipos de hábitat; por otra, su situación geográfica hace que, a pesar de encontrarse en el Mediterráneo, las aguas superficiales que entran del Atlántico influyen de manera importante, sobre todo, en la parte norte de este litoral.

Este estudio tiene como principal objetivo la descripción de la ictiofauna asociada a los fondos rocosos de la costa ceutí, definiendo los poblamientos mediante las variables abundancia, biomasa, número de especies y diversidad, y la variabilidad de éstas a diferentes escalas espaciales.

Los objetivos específicos fueron: 1) analizar las estructuras espacial y trófica del poblamiento íctico y 2) detectar las posibles diferencias existentes entre el poblamiento del norte de Ceuta (con influencia atlántica) y las del sur (de dominio mediterráneo), y confirmar la importancia fundamental de la componente biogeográfica en esta costa.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de muestreo

El muestreo se realizó a lo largo del litoral de Ceuta (sur del estrecho de Gibraltar), en cuyos fondos, bastante irregulares, pueden establecerse cuatro sectores característicos (Nieto, 1989).

- El sector norte, frente a Benzú, con un fondo bastante irregular y con escarpes acusados a partir de  $-20$  m (con pendientes de hasta el 20 %).

- El sector entre punta Blanca y el espigón de levante del puerto; el fondo, aunque irregular, se hace más aplacerado, variando la pendiente entre 4,2 y 1,3 %.

- El sector del monte Hacho, con pendientes muy acusadas de entre 5,9 y 12,5 %, y alcanzando, frente a punta Almina, valores del 50 % (entre  $-20$  y  $-50$  m).

- El sector sur, emplazado a partir de la cala de El Sarchal, donde el fondo se torna aplacerado, con pendientes de entre el 2,5 y el 5,2 %, y presentando una topografía irregular con afloramientos rocosos.

Por otra parte, las masas de agua superficial (entre 0 y  $-50$  m) que bañan las costas de Ceuta son de origen atlántico (salinidad media inferior a 36,5) y templado-cálidas –temperatura superficial entre los  $15^{\circ}\text{C}$  (en febrero) y los  $21^{\circ}\text{C}$  (en agosto)–. Las costas del norte están expuestas a los fuertes vientos de Poniente y de Levante, y a corrientes de dirección E-NE; las del sector sur, menos batidas, están sometidas al viento de Levante y a corrientes del NE (Allain, 1960).

Esta topografía submarina variada e irregular condiciona una diversidad en los tipos de hábitat que, unida a las fuertes corrientes de la zona, caracterizan los fondos del litoral de Ceuta.

Para el presente trabajo se seleccionaron cuatro localidades, dos de ellas al norte de Ceuta, con claras influencias atlánticas (Benzú y noroeste del monte Hacho), y dos en la parte sur, con mayor influencia mediterránea (punta de El Desnarigado y Cárcel de Mujeres) (figura 1).

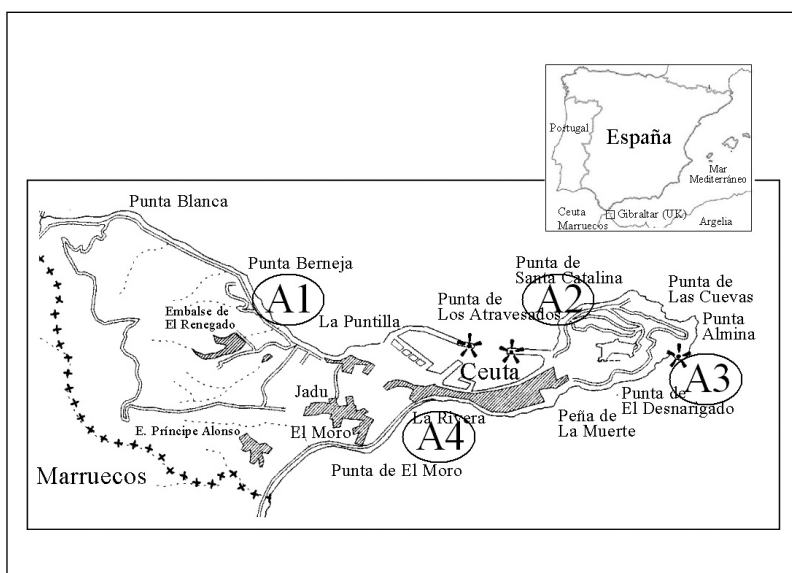


Figura 1. Localización de las zonas de muestreo. (A1): Benzú; (A2): noroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

## Diseño experimental

La hipótesis de partida es que la comunidad de peces influida por la entrada de agua atlántica es diferente de la que está más ligada al Mediterráneo. Para contrastarla, se consideró un primer factor fijo, el sector, con dos diferentes niveles: norte (con influencia del Atlántico) y sur (con influencia del Mediterráneo).

A continuación, se incluyeron dos factores de réplica espacial, de forma que pudieran analizarse los objetivos planteados a diferentes niveles y separarse los efectos derivados de diferentes factores (p.e., la complejidad del hábitat). Se eligieron, al azar, dos áreas dentro de cada uno de los sectores: Benzú y noroeste del monte Hacho en el sector norte; y la punta de El Desnarigado y Cárcel de Mujeres en el sector sur (figura 1).

Para el segundo factor de réplica espacial, se eligieron, también al azar, tres sitios dentro de cada una de las áreas muestreadas. Por último, en cada uno de los sitios, se realizaron cinco réplicas al azar, por lo que se obtuvieron en total 60 réplicas independientes, garantizando la repartición espacial de los tratamientos y la independencia de los datos y evitando, así, la existencia de pseudoreplicación (Hurlbert, 1984; Hurlbert y White, 1993).

## Metodología de muestreo

Se utilizaron censos visuales en inmersión para obtener los datos de la comunidad íctica. Este método permite una aproximación adecuada al estudio de la ictiofauna en fondos heterogéneos y posibilita la obtención de un número alto de muestras replicadas con un esfuerzo adecuado. Su aplicación está ampliamente tratada, incluyendo la discusión de sus ventajas e inconvenientes (Harmelin-Vivien y Harmelin, 1975; Sale y Douglas, 1981).

## Análisis de los datos

Los datos de la ictiofauna obtenidos se clasificaron, para su posterior análisis, en las seis categorías de ocupación espacial definidas por Harmelin (1987) y en las cuatro categorías tróficas definidas por Bell y Harmelin-Vivien (1983).

Se realizaron análisis univariantes anova (Underwood, 1997) para las variables que definie-

ron los poblamientos (abundancia, biomasa, diversidad de Shannon y número de especies), para lo que se aplicó el siguiente modelo lineal

$$X_{ijk} = \mu + \text{Sector}_i + \text{Área}(\text{Sector})_{j(i)} + \text{Sitio}(\text{Área}(\text{Sector}))_{k(j(i))} + \text{Residual}_{m(ijk)}$$

donde:  $X_{ijklm}$  es el valor estimado en el muestreo;  $\mu$  es la media poblacional;  $\text{Sector}_i$  son las variaciones debidas al factor sector;  $\text{Área}(\text{Sector})_{j(i)}$  son las variaciones debidas al factor área, anidado en sector;  $\text{Sitio}(\text{Área} \times \text{Sector})_{k(ij)}$  son las variaciones debidas al factor sitio, anidado en la interacción entre sector y área;  $\text{Residual}_{m(ijk)}$  es el error residual o aleatorio.

Previamente al análisis de los datos se comprobó la homogeneidad de las varianzas mediante el test de Cochran (Cochran, 1951). Cuando el test resultó significativo, se aplicó la transformación de los datos aplicándoles la raíz cuadrada y, cuando no se consiguió así la homogeneidad, se utilizó  $\log(x + 1)$ , más marcada que la anterior (Underwood, 1981).

Cuando con ninguna de las transformaciones se lograba la homogeneidad necesaria, se utilizaron los datos originales, pero contemplando un nivel de significación de 0,01 para evitar error del tipo I. En experimentos considerables, debido a la robustez de anova, la validación del test y las probabilidades asociadas con F no son muy afectadas (Underwood, 1981, 1997).

Por otra parte, la estructura de los poblamientos se analizó mediante técnicas no paramétricas de escalamiento multidimensional, utilizando el paquete estadístico Primer (Clarke y Warwick, 1994) y sus subrutinas MDS, anosim y simper.

## RESULTADOS

Durante el muestreo se observaron un total de 12 183 individuos, pertenecientes a 32 especies y correspondientes a 13 familias (tabla I). Las familias más representadas, en términos de abundancia, fueron los lábridos (42,49%), los espáridos (41,81%) y los pomacéntridos (12%), debido a que las especies más abundantes fueron *Boops boops* (4 288 individuos), *Coris julis* (2 337), *Symphodus ocellatus* (2 170) y *Chromis chromis* (1 511), que supusieron el 84,6% de todos los ejemplares observados.

De estas 32 especies, 26 se observaron en el sector norte y 27 en el sector sur. Cinco especies aparecen sólo en el sector norte (*Anthias anthias*,

Tabla I. Abundancia media ( $\pm$  error estándar) en las cuatro áreas muestreadas (número de individuos por réplica). (COE): categoría de ocupación espacial. (Cat. tróf.): categoría trófica; (CMM): carnívora micrófaga; (CMS): carnívora mesófaga; (CMC): carnívora macrófaga.

Familia	Especie	COE	Cat. tróf.	Norte			Sur	
				Benzú	Noroeste del monte Hacho	Punta de El Desnarigado	Cárcel de Mujeres	
Ammodytidae	<i>Ammodytes tobianus</i> Linnaeus, 1758	4	CMM	1,33 $\pm$ 1,33	0	0	0	
Apogonidae	<i>Anthias anthias</i> (Linnaeus, 1758)	6	CMS	0	2,33 $\pm$ 1,59	0	0	
Atherinidae	<i>Atherina hepsetus</i> Linnaeus, 1758	1	CMM	0	0	2,67 $\pm$ 2,67	0	
Carangidae	<i>Seriola dumerilii</i> (Risso, 1810)	1	CMC	0	0	0,20 $\pm$ 0,20	0	
Labridae	<i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	51,40 $\pm$ 3,66	17,40 $\pm$ 3,91	17,60 $\pm$ 3,77	69,40 $\pm$ 8,98	
	<i>Ctenolabrus ruberstris</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	0,33 $\pm$ 0,19	1,20 $\pm$ 0,61	0,20 $\pm$ 0,20	0	
	<i>Labrus merula</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	0,53 $\pm$ 0,19	0,07 $\pm$ 0,07	0	0	
	<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788)	5	CMS	1,13 $\pm$ 0,41	0	0,07 $\pm$ 0,07	0	
	<i>Symphodus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	0,60 $\pm$ 0,32	0,53 $\pm$ 0,19	0,87 $\pm$ 0,29	1,00 $\pm$ 0,40	
	<i>Symphodus melanocercus</i> (Risso, 1810)	5	CMS	3,60 $\pm$ 0,62	7,20 $\pm$ 3,80	0,47 $\pm$ 0,22	0,07 $\pm$ 0,07	
	<i>Symphodus ocellatus</i> (Forsskal, 1775)	5	CMS	3,13 $\pm$ 1,26	3,93 $\pm$ 2,33	13,53 $\pm$ 2,38	124,07 $\pm$ 20,81	
	<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810)	5	CMS	0,60 $\pm$ 0,24	0,33 $\pm$ 0,16	0,13 $\pm$ 0,09	0,27 $\pm$ 0,12	
	<i>Symphodus rostratus</i> (Bloch, 1797)	5	CMS	0,33 $\pm$ 0,13	0,13 $\pm$ 0,09	0,07 $\pm$ 0,07	0,07 $\pm$ 0,07	
	<i>Symphodus tinca</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	1,33 $\pm$ 0,25	0,73 $\pm$ 0,34	2,40 $\pm$ 0,66	4,80 $\pm$ 1,01	
	<i>Thalassoma pavo</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMS	2,33 $\pm$ 0,52	0,27 $\pm$ 0,21	9,87 $\pm$ 1,83	3,07 $\pm$ 0,87	
Moronidae	<i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)	1	CMC	0	0	0,07 $\pm$ 0,07	0	
Mugillidae	<i>Mugil</i> spp.	2	CMS	3,27 $\pm$ 1,83	0,07 $\pm$ 0,07	5,67 $\pm$ 2,17	0,07 $\pm$ 0,07	
Mulidae	<i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758	4	CMS	0,93 $\pm$ 0,32	3,87 $\pm$ 1,03	0,07 $\pm$ 0,07	0,47 $\pm$ 0,26	
Muraenidae	<i>Muraena helena</i> Linnaeus, 1758	6	CMC	0	0	0	0,13 $\pm$ 0,09	
Pomacentridae	<i>Chromis chromis</i> (Linnaeus, 1758)	2	CMM	6,33 $\pm$ 2,89	5,93 $\pm$ 3,25	50,93 $\pm$ 10,22	37,53 $\pm$ 22,75	
Scorpaenidae	<i>Scorpaena porcus</i> Linnaeus, 1758	6	CMC	0,07 $\pm$ 0,07	0,07 $\pm$ 0,07	0,07 $\pm$ 0,07	0	
	<i>Scorpaena scrofa</i> (Linnaeus, 1758)	6	CMC	0,07 $\pm$ 0,07	0	0,07 $\pm$ 0,07	0	
Serranidae	<i>Serranus cabrilla</i> (Linnaeus, 1758)	5	CMC	1,53 $\pm$ 0,39	1,73 $\pm$ 0,42	0,60 $\pm$ 0,25	1,33 $\pm$ 0,30	
	<i>Serranus scriba</i> Linnaeus, 1758	5	CMC	0	0	0,07 $\pm$ 0,07	0,07 $\pm$ 0,07	
Sparidae	<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)	1	CMM	55,47 $\pm$ 26,01	103,73 $\pm$ 40,55	124,73 $\pm$ 36,63	1,93 $\pm$ 1,40	
	<i>Diplodus puntazzo</i> (Cetti, 1777)	3	CMS	0	0	0,20 $\pm$ 0,14	0	
	<i>Diplodus sargus</i> (Linnaeus, 1758)	3	CMS	0,33 $\pm$ 0,21	0	1,20 $\pm$ 0,40	0,07 $\pm$ 0,07	
	<i>Diplodus vulgaris</i> (E. Geoffrey Saint-Hilare, 1817)	3	CMS	5,67 $\pm$ 1,19	5,93 $\pm$ 2,40	3,27 $\pm$ 1,50	0,40 $\pm$ 0,16	
	<i>Oblada melanura</i> (Linnaeus, 1758)	1	CMM	4,53 $\pm$ 3,14	0	2,67 $\pm$ 2,67	0	
	<i>Pagellus acarne</i> (Risso, 1827)	3	CMM	1,33 $\pm$ 1,33	24,80 $\pm$ 6,80	0	0	
	<i>Pagrus pagrus</i> (Linnaeus, 1758)	3	CMM	0,07 $\pm$ 0,07	0,20 $\pm$ 0,11	0	0	
	<i>Spondylisoma cantharus</i> (Linnaeus, 1758)	3	CMM	0	1,07 $\pm$ 0,50	2 $\pm$ 0,76	0	

*Ammodytes tobianus*, *Labrus merula*, *Pagellus acarne* y *Pagrus pagrus*), mientras que seis de ellas se encontraron sólo en el sector sur (*Atherina hepsetus*, *Dicentrarchus labrax*, *Diplodus puntazzo*, *Muraena helena*, *Seriola dumerilii* y *Serranus scriba*).

Las especies más abundantes en cada una de las áreas estudiadas fueron *B. boops* en Benzú (832 individuos), noroeste del monte Hacho (1 556) y la punta de El Desnarigado (1 871) y *S. ocellatus* en Cárcel de Mujeres (1861).

### Descripción de la estructura de los poblamientos asociados

Los valores de las variables del poblamiento de las cuatro áreas estudiadas se detallan en la tabla II. El

número medio de especies osciló entre  $7,20 \pm 0,5$  para Cárcel de Mujeres, en el sector sur, y  $10,80 \pm 0,61$  en Benzú (sector norte). Sin embargo, la mayor diversidad media se registró en la punta de El Desnarigado, ya que en esta área fue en la que más especies se observaron, con un total de 26.

En cuanto a la abundancia media, fue superior en las áreas del sur (tabla II), llegando a encontrarse en Cárcel de Mujeres  $244,73 \pm 64,95$  individuos por réplica. A pesar de esto, Cárcel de Mujeres registró la biomasa más baja de las cuatro áreas (tabla II) debido a que la mayoría de los individuos pertenecieron a especies de talla pequeña como *S. ocellatus* (50,7%), *C. julis* (28,4%) y *C. chromis* (15,3%).

De estas variables del poblamiento estudiadas, sólo la abundancia fue significativamente superior en el sur (tabla III). Sin embargo, para el factor si-

Tabla II. Valores medios ( $\pm$  error estándar) en las cuatro áreas muestreadas.

Área	N.º de especies	Diversidad	Abundancia	Biomasa (g)
Benzú (A1)	10,8 $\pm$ 0,6	2,0 $\pm$ 0,1	146,3 $\pm$ 13,8	3 762,7 $\pm$ 1 822,3
Noroeste del monte Hacho (A2)	8,5 $\pm$ 1,8	1,7 $\pm$ 0,5	181,5 $\pm$ 70,5	4 668,0 $\pm$ 2 342,0
Punta de El Desnarigado (A3)	10,0 $\pm$ 0,4	2,1 $\pm$ 0,3	239,7 $\pm$ 56,6	5 289,4 $\pm$ 1 690,6
Cárcel de Mujeres (A4)	7,2 $\pm$ 0,5	1,5 $\pm$ 0,2	244,7 $\pm$ 65,0	1 265,0 $\pm$ 383,8

Tabla III. Resultado del análisis de la varianza con tres factores –Sector, Área y Sitio– para el número de especies, la diversidad, la abundancia y la biomasa. (g. l.): grados de libertad; (C. M.): cuadrados medios; (F): F real. Transformación: sin transformar (no); logaritmo (L). Nivel de significatividad P: no significativo (ns); P &lt; 0,05 (\*); P &lt; 0,01 (\*\*); P &lt; 0,001 (\*\*\*)).

Fuentes de variación	N.º de especies			Diversidad		F versus
	g. l.	C. M.	F	C. M.	F	
Sector	1	17,1	0,35 <sup>ns</sup>	0,06	0,03 <sup>ns</sup>	Área
Área	2	48,7	3,22 <sup>ns</sup>	1,90	1,28 <sup>ns</sup>	Sitio
Sitio	8	15,1	2,75*	1,48	5,66***	Residual
Residual	48	5,5		0,26		
Transformación		L		L		

Fuentes de variación	Abundancia			Biomasa		F versus
	g. l.	C. M.	F	C. M.	F	
Sector	1	91 963,35	19,32*	0,47	0,06 <sup>ns</sup>	Área
Área	2	4 760,28	0,10 <sup>ns</sup>	7,41	3,36 <sup>ns</sup>	Sitio
Sitio	8	47 212,47	3,43**	2,21	3,59**	Residual
Residual	48	13 778,98		0,61		
Transformación		no		L		

tio, todas presentaron diferencias significativas, lo que evidencia una alta heterogeneidad en los poblamientos de cada área.

### Estructura espacial de los poblamientos asociados

Respecto al número de especies (figura 2), en las cuatro áreas muestreadas fueron más abundantes las pertenecientes a la categoría 5, a la que pertenecen las especies demersales sedentarias como *C. julis*, *Thalassoma pavo*, *Ctenolabrus rupestris*, *L. merula* y las de los géneros *Symphodus* y *Serranus*.

La siguiente categoría con más especies representadas fue la 3, constituida por especies demersales con movimientos verticales medios, como *P. pagrus*, *P. acarne*, *Spondyllosoma cantharus* y las del género *Diplodus*. Este patrón no se siguió en el área de Cárcel de Mujeres debido a que los espáridos fueron menos frecuentes (tabla I).

En términos de abundancia media, destaca la importancia que toma la COE 1, caracterizada por especies pelágicas erráticas, muy móviles y grega-

rias. Esto se debe a la abundante presencia de *B. boops* (tabla I) en las tres áreas de Benzú, noroeste del monte Hacho (norte) y la punta de El Desnarigado (sur). En el caso de Cárcel de Mujeres, la COE más importante respecto a la variable abundancia es la 5, ya que en esta área se encontró una gran cantidad de individuos de *S. ocellatus* (tabla I).

Puede observarse (figura 2) que en las áreas del sur la abundancia de individuos de la COE 2 es superior a las del norte. Esta categoría la compone, exclusivamente, *C. chromis*, especie más abundante en la punta de El Desnarigado y en Cárcel de Mujeres (tabla I). Esta categoría se caracteriza por especies pelágicas relativamente sedentarias.

En términos de biomasa, se observa (figura 2) que en las áreas de Benzú, noroeste del monte Hacho y punta de El Desnarigado, la COE 1 sigue siendo la más importante. Sin embargo, la COE 5 en Cárcel de Mujeres presenta valores similares a los de las otras áreas. Esto se debe a que el poblamiento de Cárcel de Mujeres estuvo constituido, principalmente, por *S. ocellatus* y *C. julis* (suponiendo el 79,1%), especies de tallas pequeñas y, por tanto, de baja biomasa.

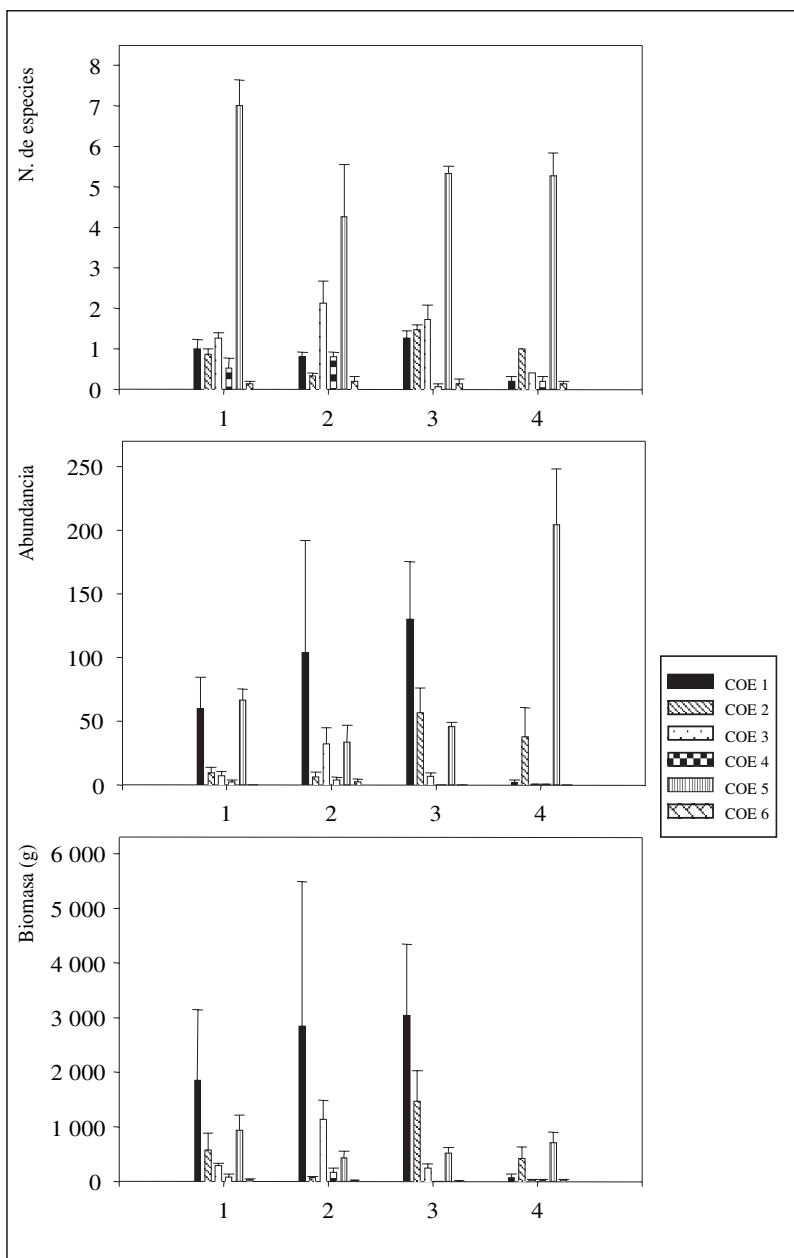


Figura 2. Categorías de ocupación espacial (COE) de las áreas estudiadas. (1): Benzú; (2): noroeste del monte Hacho; (3): punta de El Desnarigado; (4): Cárcel de Mujeres.

### Estructura trófica de los poblamientos asociados

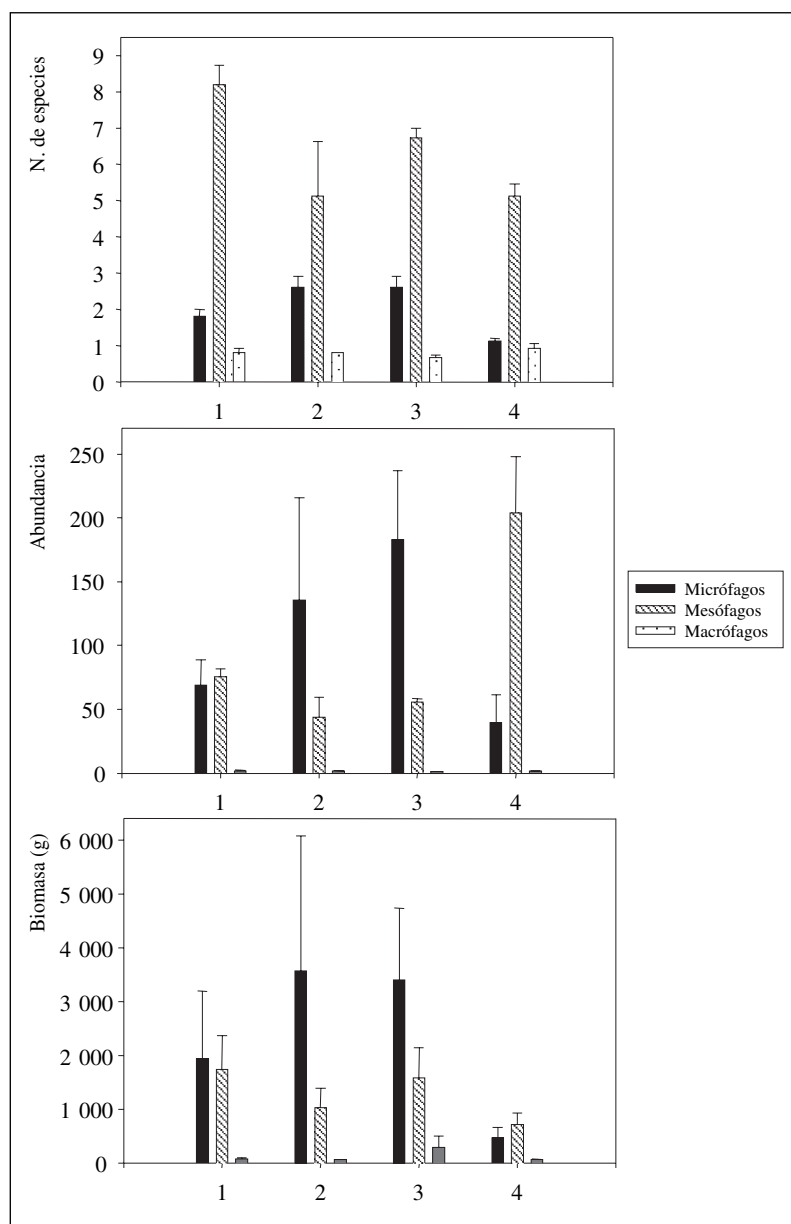
En las cuatro áreas, la mayoría de las especies (figura 3) fueron carnívoras mesófagas, caracterizadas por alimentarse de poliquetos, anfípodos y otros pequeños crustáceos, equinodermos y pequeños moluscos (Bell y Harmelin-Vivien, 1983). Dentro de esta categoría trófica se encuentran los espáridos, los lábridos, *A. anthias*, *Mullus surmuletus* y *Mugil* spp., lo que supone un total de 17 especies.

El número total de especies pertenecientes a las otras categorías tróficas fue inferior, registrándose

8 especies carnívoras micrófagas y 7 carnívoras macrófagas (tabla I).

La abundancia de individuos micrófagos y mesófagos fue similar en Benzú (figura 3), mientras que en el noroeste del monte Hacho y en la punta de El Desnarigado, predominaron los micrófagos, que incluyen, entre otros, a *B. boops* y *C. chromis*, que predominaron, en términos de abundancia, en estas dos áreas (tabla I). Por último, en Cárcel de Mujeres fueron mucho más abundantes los mesófagos, debido a la gran importancia en esta área de *S. ocellatus*.

Figura 3. Categorías tróficas de las áreas estudiadas. (1): Benzú; (2): noroeste del monte Hacho; (3): punta de El Desnarigado; (4): Cárcel de Mujeres.



La biomasa por categorías tróficas sigue un patrón similar a la abundancia (figura 3), excepto para Cárcel de Mujeres, donde, al igual que ocurría para las categorías espaciales, la pequeña talla de *S. ocellatus* propicia que la biomasa de los mesófagos sea mucho más baja, a pesar de la elevada abundancia de individuos.

#### Análisis multivariante

Los porcentajes de similitud de las abundancias de las especies de cada uno de los sectores considerados se indican en la tabla IV.

La similitud media entre muestras en los dos sectores fue baja (34,90 % para el norte y 36,96 % para el sur), lo que indica la existencia de heterogeneidad en cada una de estas muestras. En las áreas del norte, las principales especies responsables de la similitud entre las muestras fueron *C. julis*, *B. boops* y *P. acarne*, mientras que en las del sur fueron *S. ocellatus*, *C. julis* y *C. chromis* (tabla IV).

La disimilitud media entre los poblamientos del norte y del sur (tabla V) fue de 73,83 %. Esta elevada diferencia fue originada por la predominante presencia de *B. boops*, *P. acarne*, *Diplodus vulgaris* y *Symphodus melanocercus* en el norte frente a *S. ocellatus*, *C. julis*, *C. chromis* y *T. pavo* en el sur.

Tabla IV. Resumen del análisis de similitud (simper) de la abundancia de las especies respecto al factor sector (norte/sur). (SM): similitud media entre cada muestra; (AM): abundancia media; (P): porcentaje (aportación de cada especie en la similitud entre muestras); (PA): porcentaje acumulado.

	AM	P	PA		AM	P	PA
Norte				Sur			
SM = 34,90				SM = 36,96			
<i>Coris julis</i>	34,4	46,9	46,9	<i>Symphodus ocellatus</i>	68,8	30,5	30,5
<i>Boops boops</i>	79,6	28,1	75,0	<i>Coris julis</i>	43,5	26,9	57,4
<i>Pagellus acarne</i>	13,1	6,6	81,6	<i>Chromis chromis</i>	44,2	18,7	76,1
<i>Diplodus vulgaris</i>	5,8	5,0	86,6	<i>Boops boops</i>	63,3	14,5	91,0
<i>Symphodus melanocercus</i>	5,4	3,0	89,6				
<i>Chromis chromis</i>	6,1	1,9	91,5				

Tabla V. Resumen del análisis del porcentaje de similitud (simper) con referencia a la diferencia entre norte y sur respecto a la abundancia de las especies. (DM): disimilitud media entre sectores. Porcentaje: importancia de cada especie en la diferencia entre comunidades.

Norte↔Sur	Abundancia media Norte	Abundancia media Sur	Porcentaje	Porcentaje acumulado
DM = 73,83				
<i>Boops boops</i>	79,6	63,3	29,1	29,1
<i>Symphodus ocellatus</i>	3,5	68,8	22,6	51,7
<i>Coris julis</i>	34,4	43,5	13,5	65,2
<i>Chromis chromis</i>	6,1	44,2	13,1	78,3
<i>Pagellus acarne</i>	13,1	0,0	5,4	83,7
<i>Diplodus vulgaris</i>	5,8	1,8	2,4	86,1
<i>Thalassoma pavo</i>	1,3	6,5	2,4	88,5
<i>Symphodus melanocercus</i>	5,4	0,3	2,1	90,6

En relación con el área, los porcentajes de similitud de las abundancias de las especies de cada una de estas áreas fueron de 51,79 % para Benzú, de 29,75 % para el noroeste del monte Hacho, de 47,81 % para la punta de El Desnarigado y 56,19 % para Cárcel de Mujeres (tabla VI). Estos valores reflejan la gran heterogeneidad que se observó dentro del área del noroeste del monte Hacho.

La composición de especies para cada área fue cualitativamente similar entre Benzú y el noroeste del monte Hacho, en las que las especies más importantes fueron *C. julis*, *B. boops* y *D. vulgaris*. Además, el noroeste del monte Hacho se caracterizó por la abundancia y homogeneidad en sus muestras de *P. acarne* (tabla VI).

En la punta de El Desnarigado también fue *B. boops* la principal especie, sin embargo, estuvo muy

Tabla VI. Resumen del análisis de similitud (simper) de la abundancia de las especies respecto a las cuatro áreas. (SM): similitud media entre cada muestras; (AM): abundancia media; (P): porcentaje (aportación de cada especie en la similitud entre muestras); (PA): porcentaje acumulado.

	AM	P	PA		AM	P	PA
Benzú				Noroeste del monte Hacho			
SM = 51,79				SM = 29,75			
<i>Coris julis</i>	51,4	66,2	66,2	<i>Boops boops</i>	103,7	36,6	36,6
<i>Boops boops</i>	55,5	16,1	82,2	<i>Pagellus acarne</i>	24,8	26,7	63,3
<i>Diplodus vulgaris</i>	5,7	4,2	86,4	<i>Coris julis</i>	17,4	20,8	84,0
<i>Symphodus melanocercus</i>	3,6	3,7	90,2	<i>Diplodus vulgaris</i>	5,9	4,1	88,2
				<i>Mullus surmuletus</i>	3,9	3,5	91,7
Punta de El Desnarigado				Cárcel de Mujeres			
SM = 47,81				SM = 56,19			
<i>Boops boops</i>	124,7	43,9	43,9	<i>Symphodus ocellatus</i>	124,1	52,6	52,6
<i>Chromis chromis</i>	50,9	26,1	70,0	<i>Coris julis</i>	69,4	37,1	89,7
<i>Coris julis</i>	17,6	10,6	80,6	<i>Chromis chromis</i>	37,5	5,6	95,3
<i>Symphodus ocellatus</i>	13,5	8,6	89,2				
<i>Thalassoma pavo</i>	9,9	5,8	95,0				



poco representada en Cárcel de Mujeres. En ambas áreas del sur también fue importante *C. julis*. Además, *C. chromis* y *S. ocellatus* aparecen en estas áreas como especies que aportan gran similitud entre las muestras. Destaca, sobre todo, *C. chromis* en la punta de El Desnarigado y *S. ocellatus* en Cárcel de Mujeres (tabla VI).

Al comparar las cuatro áreas entre sí, puede verse (tabla VII) como las disimilitudes medias oscilan entre el 67,58% (Benzú-Cárcel de Mujeres) y el 85,67% (noroeste del monte Hacho-Cárcel de Mujeres). La especie que más diferencia entraña al comparar Benzú con el noroeste del monte Hacho y con la punta de El Desnarigado, y estas dos últimas entre sí, es *B. boops*. La mayor abundancia de *C. chromis* en el noroeste del monte Hacho y la punta de El Desnarigado y de *C. julis* en Benzú, también marcó diferencias al contrastar estas áreas.

*P. acarne*, presente sólo en las áreas del norte, tuvo un gran peso en la existencia de diferencias, sobre todo, el establecer comparaciones con el noroeste del monte Hacho. Debido a la abundante presencia de *S. ocellatus* en Cárcel de Mujeres, ésta fue la principal especie responsable de las diferencias al comparar esta área con cualquiera de las otras tres, seguida de *B. boops* y *C. julis* (tabla VII).

Además de estas diferencias cuantitativas y cualitativas en la composición de los poblamientos obtenidas por el análisis de los porcentajes de similitud, *A. tobianus* apareció sólo en Benzú, *A. anthias* sólo en el noroeste del monte Hacho, *A. hepsetus*, *D. labrax* y *D. puntazzo* sólo en la punta de El Desnarigado. *M. helena* sólo apareció en Cárcel de Mujeres (tabla I).

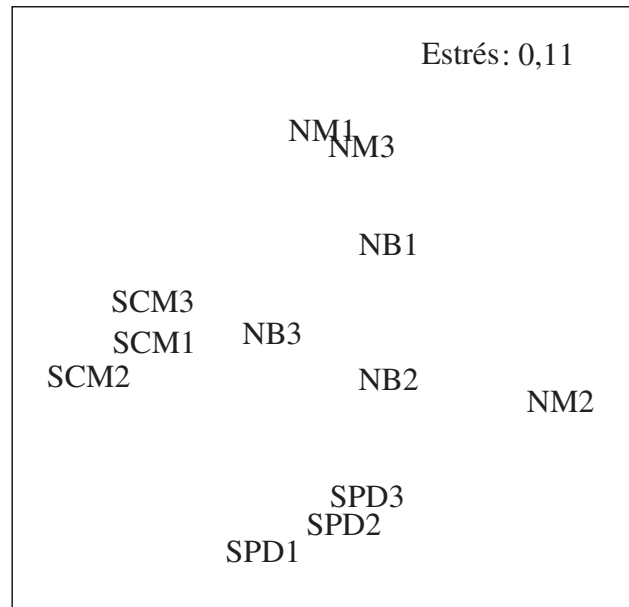


Figura 4. Representación bidimensional del MDS respecto a las abundancias de las especies, para los 12 sitios muestreados. (NB): norte-Benzú; (NM): norte-noroeste del monte Hacho; (SPD): sur-punta de El Desnarigado; (SCM): sur-Cárcel de Mujeres. El número corresponde al sitio.

La representación en dos dimensiones del análisis de escalamiento multidimensional (MDS) utilizando las abundancias de todas las especies observadas muestra una separación entre los dos sectores y dentro de ellas, entre cada área (figura 4), con un valor de estrés muy aceptable (estrés: 0,11).

Al aplicar el test de anosim, se detectaron diferencias significativas entre los poblamientos de los dos sectores ( $R_{global} = 0,756$ ) y entre las áreas ( $R_{global} = 0,642$ ). Esto refuerza el análisis ya que, a pesar de encontrar heterogeneidad entre las áreas,

Tabla VII. Resumen del análisis del porcentaje de similitud (simper) con referencia a la diferencia entre las áreas respecto a la abundancia de las especies indicando, únicamente, las cinco más importantes. (DM): disimilitud media entre áreas. Porcentaje: importancia de cada especie en la diferencia entre comunidades.

	A1↔A2 DM = 70,58	A1↔A3 DM = 68,40	A2↔A3 DM = 73,67	A1↔A4 DM = 67,58	A2↔A4 DM = 85,67	A3↔A4 DM = 77,07
<i>Boops boops</i>	37,4	37,6	41,1	16,6	21,8	28,5
<i>Coris julis</i>	19,6	17,3	5,9	13,8	16,8	16,4
<i>Pagellus acarne</i>	13,6	-	10,4	-	8,6	-
<i>Chromis chromis</i>	5,0	17,5	16,3	10,9	8,5	14,1
<i>Symphodus melanocercus</i>	4,5	1,6	2,8	1,6	2,3	-
<i>Diplodus vulgaris</i>	3,7	2,5	2,8	2,3	-	-
<i>Symphodus ocellatus</i>	3,0	5,5	5,4	44,5	33,8	30,3
<i>Oblada melanura</i>	2,0	2,8	-	1,7	-	-
<i>Mullus surmuletus</i>	1,9	-	-	-	-	-
<i>Thalassoma pavo</i>	-	3,5	3,8	-	-	2,4
Mugillidae	-	3,0	2,1	-	-	-

siguen existiendo diferencias significativas entre los sectores norte y sur.

### Análisis multivariante de las especies

Se seleccionaron las especies más importantes del poblamiento para realizar los anova respecto a la variable abundancia. Se consideraron las especies con más de 30 individuos y que en los análisis de simper aparecieron como responsables de las principales similitudes o diferencias (o de ambas) entre las muestras (tabla VIII).

Las especies que no mostraron diferencias significativas para los factores considerados fueron *A. anthias*, *A. hepsetus*, *D. vulgaris*, *Oblada melanura* y *Serranus cabrilla* (tabla VIII). Estas 5 especies mostraron una distribución homogénea dentro de todos los sitios y áreas observados (tabla I).

La única especie con diferencias significativas en el factor sector fue *Symphodus mediterraneus* (tabla VIII), ya que fue más observada significativamente en el sur (tabla I y figura 5). Además, también mostró diferencias en el factor sitio, lo que refuerza las diferencias entre sectores, ya que son claras a pesar de la gran heterogeneidad espacial que mostró esta especie.

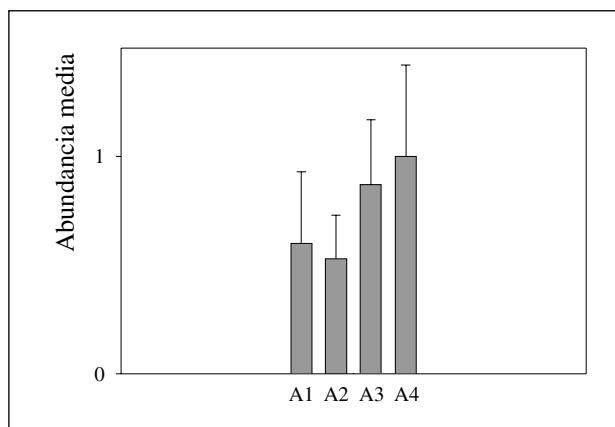


Figura 5. Abundancia media ( $\pm$  error estándar) por áreas de *Symphodus mediterraneus*. (A1): Benzú; (A2): noroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

En relación con el factor área, mostraron diferencias significativas (tabla VIII) *C. julis*, *P. acarne*, *S. ocellatus* y *T. pavo*, con un patrón de distribución de la abundancia bastante homogéneo entre áreas.

*C. julis* (figura 6), fue más observada en Benzú y en Cárcel de Mujeres (figura 6), sin presentar una tendencia definida. *P. acarne* (figura 7) sólo se observó en el sector norte, pero la gran diferencia que se aprecia entre las dos áreas de este

Tabla VIII. Resultado del análisis de la varianza con tres factores (Sector, Área y Sitio) para la abundancia. (g. l.): grados de libertad; (C. M.): cuadrados medios; (F): F real. Transformación: sin transformar (no); logaritmo (L); nivel de significatividad P: no significativo (ns);  $P < 0,05$  (\*);  $P < 0,01$  (\*\*);  $P < 0,001$  (\*\*\*).  $\omega$ :  $P < 0,01$  (\*);  $P < 0,001$  (\*\*).

Fuentes de variación	g. l.	<i>A. anthias</i>		<i>A. hepsetus</i>		<i>B. boops</i>		<i>C. chromis</i>		<i>C. julis</i>		<i>D. vulgaris</i>		F versus
		C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	
Sector	1	20,42	1,00 <sup>ns</sup>	26,67	1,00 <sup>ns</sup>	3969,07	0,06 <sup>ns</sup>	69,03	13,28 <sup>ns</sup>	1242,15	0,09 <sup>ns</sup>	236,02	7,59 <sup>ns</sup>	Área
Área	2	20,42	1,00 <sup>ns</sup>	26,67	1,00 <sup>ns</sup>	65285,67	1,61 <sup>ns</sup>	5,20	1,15 <sup>ns</sup>	14397,15	19,88 <sup>**</sup>	31,08	0,63 <sup>ns</sup>	Sitio
Sitio	8	20,42	2,66 <sup>ns</sup>	26,67	1,00 <sup>ns</sup>	40628,12	4,39 <sup>***</sup>	4,52	3,79 <sup>**</sup>	724,25	1,73 <sup>ns</sup>	49,55	1,50 <sup>ns</sup>	Residual
Residual	48	7,67		26,67		9261,16		1,19		419,68		33,05		
Transformación		no <sup>ω</sup>		no <sup>ω</sup>		no		no		no <sup>ω</sup>		L		

Fuentes de variación	g. l.	<i>M. surmuletus</i>		Mugillidae		<i>O. melanura</i>		<i>P. acarne</i>		<i>S. cabrilla</i>		<i>S. cantharus</i>		F versus
		C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	
Sector	1	5,23	2,67 <sup>ns</sup>	21,60	0,14 <sup>ns</sup>	13,07	0,13 <sup>ns</sup>	2561,07	1,24 <sup>ns</sup>	6,67	3,08 <sup>ns</sup>	3,27	0,17 <sup>ns</sup>	Área
Área	2	1,96	2,27 <sup>ns</sup>	156,00	2,67 <sup>ns</sup>	103,73	1,00 <sup>ns</sup>	2065,07	5,01*	2,17	0,67 <sup>ns</sup>	19,27	2,69 <sup>ns</sup>	Sitio
Sitio	8	0,86	5,29 <sup>***</sup>	58,37	2,27*	103,73	1,82 <sup>ns</sup>	412,02	2,91*	3,25	2,06 <sup>ns</sup>	7,17	2,98 <sup>**</sup>	Residual
Residual	48	0,16		25,73		57,07		141,66		1,58		2,41		
Transformación		no		L		L		L		no		L		

Fuentes de variación	g. l.	<i>S. mediterraneus</i>		<i>S. melanocercus</i>		<i>S. ocellatus</i>		<i>S. tinca</i>		<i>T. pavo</i>		F versus
		C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	C. M.	F	
Sector	1	2,02	24,20*	395,27	8,03 <sup>ns</sup>	63896,07	1,39 <sup>ns</sup>	7,73	3,69 <sup>ns</sup>	16,64	2,39 <sup>ns</sup>	Área
Área	2	0,08	0,03 <sup>ns</sup>	49,20	0,26 <sup>ns</sup>	45818,47	9,61 <sup>**</sup>	2,09	1,93 <sup>ns</sup>	6,97	4,49*	Sitio
Sitio	8	2,88	2,39*	188,78	5,61 <sup>***</sup>	4768,22	4,12 <sup>***</sup>	1,09	4,88 <sup>***</sup>	1,55	5,20 <sup>***</sup>	Residual
Residual	48	1,21		33,63		1156,37		0,22		0,30		
Transformación		no		L		L		L		L		

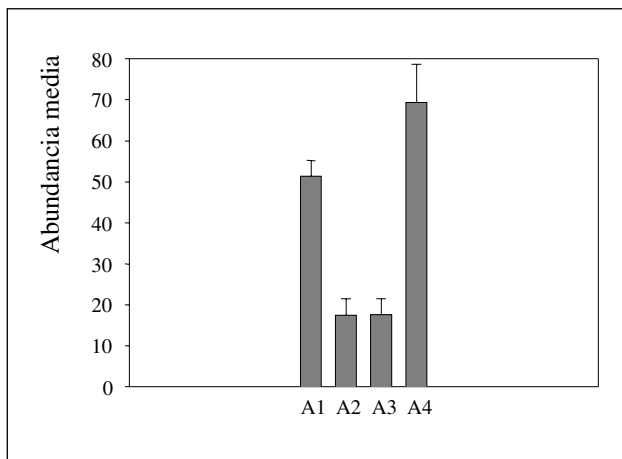


Figura 6. Abundancia media ( $\pm$  error estándar), por áreas, de *Coris julis*. (A1): Benzú; (A2): norroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

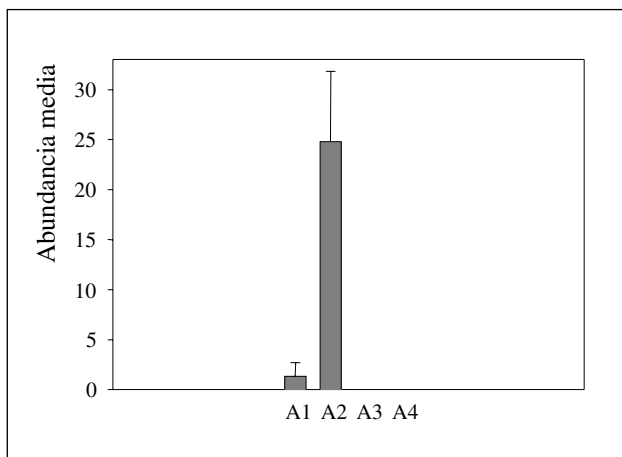


Figura 7. Abundancia media ( $\pm$  error estándar), por áreas, de *Pagellus acarne*. (A1): Benzú; (A2): norroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

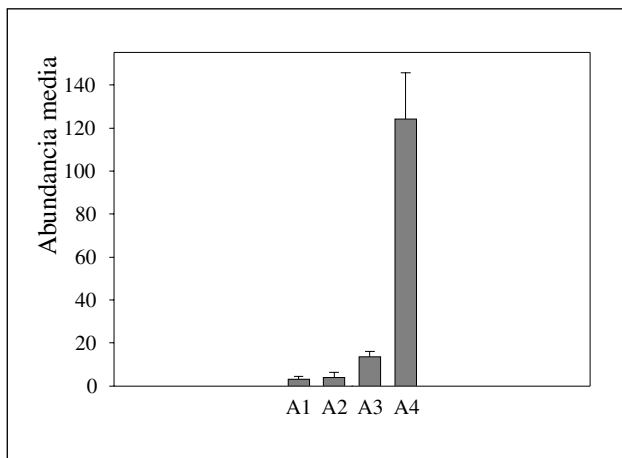


Figura 8. Abundancia media ( $\pm$  error estándar), por áreas, de *Symphodus ocellatus*. (A1): Benzú; (A2): norroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

sector, provocó que se detectaran diferencias significativas.

Algo similar ocurrió en el caso de *S. ocellatus* (figura 8), especie principalmente presente en las áreas del sur, pero en la que la elevada abundancia en Cárcel de Mujeres propició la existencia de diferencias significativas.

Por último, puede observarse que *T. pavo* (figura 9) estuvo más representada en el sur, aunque también se detectaron diferencias entre áreas.

Respecto al factor sitio, once de las especies seleccionadas mostraron diferencias significativas (tabla VIII): *B. boops*, *C. chromis*, *M. surmuletus*, Mugillidae, *S. cantharus*, *S. melanocercus*, y *Symphodus tinca*, que sólo presentaron diferencias en este factor, y *P. acarne*, *S. mediterraneus*, *S. ocellatus* y *T. pavo* que, además, también presentaron diferencias en alguno de los factores anteriores.

## DISCUSIÓN

En términos absolutos de número de especies y diversidad específica, la ictiofauna del litoral ceutí no ha mostrado diferencias entre los dos grandes sectores considerados, encontrándose sólo diferencias significativas a la escala espacial más pequeña. Estos resultados se deben a la heterogeneidad espacial de los fondos rocosos litorales a pequeña escala, en los que se van alternando zonas puramente rocosas con claros de arena y fondos con *Saccorhiza polyschides* en el caso del sector norte o *Cystoseira usneoides* en el sector sur, creando un mosaico más o

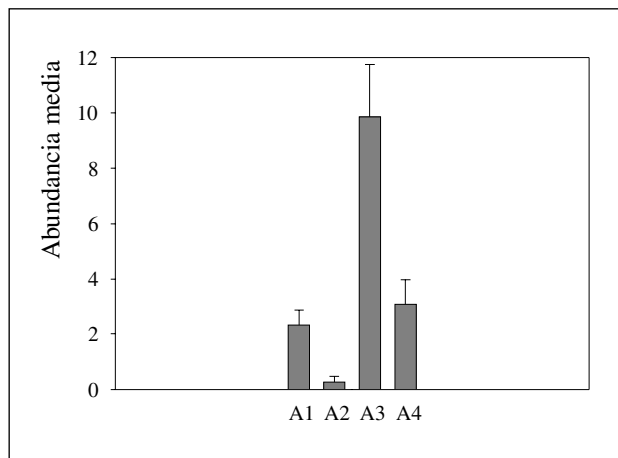


Figura 9. Abundancia media ( $\pm$  error estándar), por áreas, de *Thalassoma pavo*. (A1): Benzú; (A2): norroeste del monte Hacho; (A3): punta de El Desnarigado; (A4): Cárcel de Mujeres.

menos complejo según las variedades de microhábitat presentes. Esta complejidad estructural favorece de manera directa al número de especies y a la diversidad del poblamiento, de manera que cuanto mayor es la complejidad del hábitat mayor será el número de especies y la diversidad del poblamiento asociado a él (García-Charton, Pérez-Ruzafa y Sánchez-Jerez, 1999, 2001).

La abundancia fue más alta en el sector sur, aunque también se detectaron diferencias significativas entre sitios. Este resultado se debe, por una parte, a la misma configuración del hábitat y a la existencia de reclutamiento de algunas especies que aparecen abundantemente en este sector, favorecido a su vez por las características del hábitat. Es el caso, por ejemplo, de *S. ocellatus* que fue muy abundante en la zona de Cárcel de Mujeres, donde el fondo estaba totalmente recubierto por un entramado de *Cystoseira usneoides* que actuaba como refugio para esta especie. Las diferencias entre sitios responden a la variabilidad a pequeña escala del hábitat, correspondiéndose aquéllos de mayor abundancia con los de máxima cobertura de *Cystoseira usneoides*. Trabajos anteriores (por ejemplo, Wiens, 1989) muestran que, posiblemente, a menor escala espacial, se comienza a hacer más patente la influencia de factores biológicos, como la competencia, la depredación y el reclutamiento, frente a los factores físicos.

Los resultados de la abundancia contrastan con los de la biomasa, que sólo presentó diferencias significativas entre sitios, fruto igualmente de la diferente complejidad estructural de éstos. La relación entre biomasa y complejidad del fondo es directa, de forma que, a mayor variedad y complejidad del hábitat (en términos de volumen, rugosidad y verticalidad) mayor es la talla de los individuos. Así, la mayor complejidad estructural de algunos sitios muestreados compensa, en términos de biomasa, la mayor abundancia de individuos juveniles en fondos menos complejos.

En cuanto a la estructura espacial del poblamiento, la categoría 5 predominó en términos de número de especies. Éstas, en su mayoría, fueron especies de pequeño tamaño, con poco o ningún valor comercial. Este resultado se debe a la influencia del nivel de explotación que soporta este litoral, y hace que estén ausentes otras especies con valor comercial (por ejemplo, sargos, mojarras, dentones, doradas, meros). En términos de abundancia, destacó también la categoría de ocupación

espacial 1, donde se incluyen las especies pelágicas errantes, que aparecen sin un patrón definido a lo largo del muestreo. Estas especies están más condicionadas por la distribución de los recursos tróficos planctónicos que por cualquier otro factor, de ahí proviene la variabilidad de su presencia.

La estructura trófica del poblamiento, en términos de número de especies, está dominada por las especies mesófagas con poco o ningún valor comercial. Sin embargo, en términos de abundancia y biomasa, la estructura trófica está muy sesgada hacia los micrófagos, excepto en la zona de Cárcel de Mujeres, donde predominaron los mesófagos. Esto es debido, principalmente, al estado de explotación del litoral, que somete a mayor presión a las especies macrocarnívoras de gran tamaño. Por otra parte, la mayor abundancia de micrófagos en el sector norte y la zona más externa del sector sur puede deberse a la más intensa producción planctónica en la columna de agua de esas zonas.

En cuanto a las diferencias entre sectores, éstas son, sobre todo, cualitativas, encontrándose especies que aparecen sólo en una zona, o sus abundancias relativas son mayores. Esto indica la existencia de factores de tipo biogeográfico que condicionan la mayor o menor presencia de algunas especies en un sector u otro. En el caso del litoral ceutí, los efectos de estos factores se perciben a una escala de cientos de metros, al contrario de lo que ocurre normalmente, que suelen percibirse a escalas de decenas o, incluso, centenares de kilómetros. Esto refuerza el interés del litoral ceutí como área de intercambio de diferentes tipos de faunas, lo que refuerza aún más el interés por proteger toda esta costa en conjunto.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allain, C. 1960. Topographie dynamique et courants généraux dans le bassin occidental de la Méditerranée. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 24 (1): 121-145.
- Bell, J. D. y M. L. Harmelin-Vivien. 1983. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys* 11 (1): 1-14.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council. Reino Unido: 144 pp.
- Cochran, W. G. 1951. Testing a linear relation among variances. *Biometrics* 7: 17-32.

- García-Charton, J. A., A. Pérez-Ruzafa y P. Sánchez-Jerez. 1999. A landscape perspective for the study of the relationship between reef fish assemblages and habitat structure in SW Mediterranean. *Nat. sicil.* XXIII (suppl.): 169-186.
- García-Charton, J. A. y A. Pérez-Ruzafa. 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology* 138: 917-934.
- Harmelin, J. G. 1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée Parc national de Port-Cros, France). *PSZNI. Marine Ecology* 8 (3): 263-284.
- Harmelin-Vivien, M. L. y J. G. Harmelin. 1975. Présentation d'une méthode d'évaluation "in situ" de la fauna ichthyologique. *Trav. Sci. Parc Natl. Port Cros* 1: 47-52.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54 (2): 187-211.
- Hurlbert, S. H. y M. D. White. 1993. Experiments with freshwater invertebrate zooplanktivores: quality of statistical analyses. *Bulletin of Marine Science* 53 (1): 128-153.
- Nieto, M. M. 1989. Estudio geomorfológico del territorio de Ceuta. En: *Síntesis geológica de Ceuta*. S. Chamorro y M. M. Nieto (eds.): 125-182. Ayuntamiento de Ceuta. Ceuta.
- Sale, P. F. y W. A. Douglas. 1981. Precision and accuracy of visual census techniques for fishes assemblages on coral patch reefs. *Environ. Biol. Fishes* 6: 333-339.
- Underwood, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 19: 513-605.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press: 504 pp.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.