

Programa de Doctorado en Ingeniería de Costas, Hidrobiología y
Gestión de Sistemas Acuáticos (IH2O)

Autor:

Juan Carlos Arronte Prieto

Directores:

Alberto Serrano López

José Manuel González Irusta

Tesis Doctoral

**DISTRIBUCIÓN ESPACIOTEMPORAL Y USO DEL HÁBITAT
DEL ORDEN GADIFORMES EN LA PLATAFORMA DE GALICIA
Y EL MAR CANTÁBRICO**

PhD Thesis

**SPATIO-TEMPORAL DISTRIBUTION AND HABITAT USE OF
THE ORDER GADIFORMES ON THE GALICIA AND
CANTABRIAN SEA SHELF**



Escuela de **Doctorado**

UNIVERSIDAD DE CANTABRIA



**ESCUELA DE DOCTORADO DE LA
UNIVERSIDAD DE CANTABRIA**

DOCTORADO EN INGENIERÍA DE COSTAS,
HIDROBIOLOGÍA Y GESTIÓN DE SISTEMAS
ACUÁTICOS (IH2O)

TESIS DOCTORAL

DISTRIBUCIÓN ESPACIOTEMPORAL Y USO DEL HÁBITAT DEL
ORDEN GADIFORMES EN LA PLATAFORMA DE GALICIA Y EL
MAR CANTÁBRICO

PhD THESIS

SPATIOTEMPORAL DISTRIBUTION AND HABITAT USE OF THE
ORDER GADIFORMES ON THE GALICIA AND CANTABRIAN
SEA SHELF

Presentada por: JUAN CARLOS ARRONTE PRIETO

Dirigida por: Dr. ALBERTO SERRANO LÓPEZ

Dr. JOSÉ MANUEL GONZÁLEZ IRUSTA

Santander, mayo de 2025

“Miña nai deume os camiños
e o meu pai deixoume o mar,
non tiñan máis que deixarme
nin eu penso máis deixar”

Celso Emilio Ferreiro

El mar. La mar.

El mar. ¡Sólo la mar!

Rafael Alberti

A mis padres

Agradecimientos

Dicen por ahí que este es el capítulo más leído de una tesis. ¿Mito o realidad? No lo sé, pero por si acaso, aquí va mi momento estelar. Y si has llegado hasta aquí solo por los agradecimientos... te entiendo.

Empiezo por lo (más o menos serio): gracias a mis directores de tesis, Alberto y Yiyi, por aguantar mis momentos de euforia, y esas fases de “voy a inventarme una teoría ecológica para explicar este resultado”. Gracias también por no perder la fe cuando ni yo mismo sabía qué estaba haciendo. Y gracias, sobre todo, por los miércoles de cerveza y queso picón. Eso sí que era un muestreo y no los de las campañas.

A Araceli del IH de la Universidad de Cantabria por el apoyo. ¡¡Gracias mil!!

A todos mis compañeros del IEO de Santander, gracias por estar ahí. A Clara y Charo, por dejarme robarlas caramelos y, además, reponerlos con los que me gustaban. Gracias por endulzarme los días. A Raquel por compartir su sabiduría de oceanografía conmigo y no dejarme naufragar en un mar de errores. A Fran, por aceptarme como vecino de despacho y tolerar mi frikismo sin denunciarlo a las autoridades correspondientes. A Ana de la Torriente, gracias por su guía en el proceloso mundo del análisis multivariante y por encontrar un hueco para mí en su agenda de ministra. A Ana Antolínez, por las risas, su apoyo, y su inestimable ayuda para que la tesis llegase a buen puerto. No hay palabras para agradeceréte, ni modelo estadístico que pueda cuantificar lo que te debo.

A la sección coruñesa del IEO, Juan, María y Mario, por la amistad, las visitas y no juzgarme, muy duramente, por beber SuperBock. María, me hubiera encantado que estuvieras aquí para celebrarlo. A Patri, muchas gracias por surtirme de roscos de reyes de Flory, SB Preta y LK. Con esa gasolina todo es posible.

A Rafa Bañón, por enseñarme lo que sé de peces. Lástima que un gran maestro diera con un alumno tan poco aventajado... Pero eh, le pongo ganas y la intención es lo que cuenta, ¿no?.

A mis compañeros del IEO de Cádiz. A Jesús, Yolanda y Jota, gracias por la amistad y por hacerme sentir como en casa, aunque estuviera a 900 km. A Miguel por su amistad y las risas. A todas las personas con las que he compartido la campaña ARSA por los buenos ratos y la pechá de reír que nos hemos echado. De ellas, a Caleli por dejarme decir anchoa en lugar de boquerón en el parque de pesca. And *last but not least*, a Elena por alegrarme los muestreos a bordo con sus canciones, sus risas y por mantenerme al día con el lenguaje de la generación Z: No tengo claro si me renta o me p***flipa ir de campaña contigo ;)

Y sin moverme de Cádiz, a Michel, Marisol y Miguel, por tantos años de amistad, por hacerme sentir de la familia, y por supuesto a mi Luky y su mirada fija pidiéndome que le diera algo de comer. A Cris por enseñarme que hay gente que *todavía* piensa que la fruta es un postre y que ser valiente no solo es cuestión de suerte.

A la sección Suances: gracias, Carmen, Iván, Chabe, Meli, Sara y Antonio, por esos momentos que empiezan por una cena y acaban con “¿Cuándo vamos...?”. No me olvido de Ali y de Vera, ¡vaya dos terremotos! Y por supuesto, a Bruce, por llenarme la ropa con sus pelos y sus babas. Y dejo para el final al mejor: Cheles.

A Jose, Luis, Andrés, los Danis y a Carlos, gracias por las cenas, las barbacoas, las risas y los buenos ratos. Os debo muchas birras.

A Juanlu, por su amistad y porque cada vez que puede suelta en la conversación la única palabra que sabe de biología: demersales ;)

A mis compis del Jardín de África: nunca pensé que las amistades del cole iban a llegar tan lejos. ¡¡Qué gran descubrimiento!! Gracias por los buenos momentos. Y a Fonso, porque su grupo Medussa ha sido parte de la banda sonora que me ha ayudado a concentrarme, aunque aún no me perdona haberle metido el gusanillo del heavy por haberle dejado una cinta de KISS. Lo volvería a hacer.

A mi familia: Nano (lo siento Luis, no voy a cambiar tu nombre en los contactos del móvil a estas alturas), Patri, David y Javi, por apoyarme incluso cuando lo de “modelos de distribución” o “RStudio” les suene a chino.

A Maribel por tratar de convencerme de que la playa de Berria es la cuna del yodo, a Javier por compartir lectura de libros, a Platukis por torturarme cada vez que paso por la clínica y a Luisa por “endulzarme” la vida con sus regalos. A Margot y Emilio, por hacernos creer que no sois de dulce (spoiler: sí lo sois) y por darle humor a las cenas navideñas.

Y, por último, pero no menos importante: Isa. Gracias por aceptar mis horas encerrado en el despacho y mis ausencias, por estar ahí en los momentos flojos, por respetar mi intrusismo profesional y por fingir, como si fueras una actriz de Hollywood, interés en palabras como “Gadiformes”, “p-valor” o “delta GAMs”. Te has ganado el Oscar.

En resumen: gracias a todos los que sobrevivisteis conmigo a este viaje llamado tesis. Si algún día digo que repetiría la experiencia...llevadme al loquero, por favor.

Porque, al final, esta tesis también ha sido eso: *“cabalgar un camino empedrado de horas, minutos y segundos...solo pido que la ola que surge del último suspiro de un segundo me transporte mecido hasta el siguiente.”* Robe Iniesta (Extremoduro)

En este caso, la ola venía modelada con un GAM, con autocorrelación espacial y una matriz con muchos ceros... pero me llevó.

ÍNDICE

Resumen	3
Abstract	9
Acrónimos	15
Glosario	17
Formato numérico	22
Capítulo 1. Introducción.....	23
1.1. Contexto.....	25
1.2. Situación Atlántico Norte	29
1.3. Métodos Multivariantes.....	32
1.4. Modelos de Distribución.....	34
1.5. El orden Gadiformes.....	38
1.6. Hipótesis y objetivos	43
Capítulo 2. Material y métodos	47
2.1. Zona de estudio	49
2.1.1. Oceanografía	50
2.1.2. Geomorfología del fondo	55
2.2. Obtención de los datos biológicos	61
2.3. Especies objetivo	64
2.4. Datos ambientales.....	64
2.4.1. Variables estáticas.....	67
2.4.2. Variables dinámicas.....	70
2.5. Análisis de los datos	75
2.5.1. Curvas geoestadísticas de agregación	75
2.5.2. Detección y manejo de la multicolinealidad.....	77
2.5.3. Modelos aditivos generalizados (GAMs)	77
2.5.4. Combinación de los mapas delta.....	78
2.5.5. Evaluación de los modelos.....	79
Capítulo 3. Comunidades de Gadiformes.....	85
3.1. Introducción	87

3.2. Material y métodos	89
3.2.1. Datos de las especies	89
3.2.2. Datos ambientales	90
3.2.3. Análisis de los datos.....	90
3.3. Resultados	100
3.3.1. Estructura de gadiformes.....	100
3.3.2. Especies representativas e indicadoras.....	105
3.3.3. Evolución temporal de las especies indicadoras.....	107
3.3.4. Ordenación multivariante.....	108
3.3.5. Influencia de los factores ambientales	109
3.3.6. Tendencias temporales	112
3.3.7. Diversidad.....	114
3.4. Discusión	115
Capítulo 4. Distribución espacial de <i>Gadiculus argenteus</i>	127
4.1. Introducción	129
4.2. Material y métodos	131
4.2.1. Origen datos de <i>Gadiculus argenteus</i>	131
4.2.2. Datos ambientales	132
4.2.3. Análisis de los datos.....	132
4.2.3.1. Datos de presencia y biomasa	133
4.2.4. Combinación de los mapas delta.....	135
4.2.5. Evaluación de los modelos.....	135
4.2.6. Curvas geoestadísticas de agregación	136
4.3. Resultados	136
4.3.1. Rendimiento del modelo.....	136
4.3.2. Curvas de agregación	137
4.3.3. Modelos de presencia-ausencia y biomasa.....	138
4.4. Discusión	145
Capítulo 5. Distribución espacial de <i>Phycis blennoides</i>	155
5.1. Introducción	157

5.2. Material y métodos	160
5.2.1. Origen datos de <i>Phycis blennoides</i>	160
5.2.2. Datos ambientales	160
5.2.3. Análisis de los datos.....	161
5.2.5. Evaluación de los modelos.....	166
5.3. Resultados	167
5.3.1. Rendimiento del modelo.....	167
5.3.2. Curvas de agregación	168
5.3.3. Modelos de presencia-ausencia, abundancia y biomasa	170
5.3.4. Mapas delta.....	177
5.3.5. Modelo de longitud media	179
5.4. Discusión	180
Capítulo 6. Discusión general.....	187
Capítulo 7. Conclusiones	197
Capítulo 8. Bibliografía	207
Anexos. Material suplementario.....	247

Resumen de los contenidos

La presente tesis doctoral tiene como finalidad estudiar la distribución espaciotemporal de las especies del orden Gadiformes presentes en la plataforma y el talud continental de Galicia y el mar Cantábrico. El Capítulo 1 sitúa el contexto general de la investigación y aborda el papel de los Gadiformes en el marco ecológico y pesquero de la región. El Capítulo 2 describe los materiales y métodos empleados, desde la obtención de datos biológicos y ambientales hasta las principales herramientas estadísticas utilizadas a lo largo del trabajo. El Capítulo 3 se centra en la estructura y evolución temporal de las comunidades de *Gadiformes* en el Cantábrico, identificando patrones de agrupación a lo largo del gradiente batimétrico y analizando su sensibilidad a la pesca y al aumento de la temperatura del agua asociado al cambio climático. El Capítulo 4 se centra en la caracterización del hábitat de *Gadiculus argenteus*, analizando su distribución en función de variables ambientales mediante modelos de distribución de especies. En el Capítulo 5 se aborda la distribución y estructura poblacional de *Phycis blennoides*, prestando especial atención a los patrones batimétricos de biomasa y talla media, y al posible efecto de la presión pesquera. El Capítulo 6 presenta una discusión general sobre los resultados obtenidos en esta tesis, mientras que el Capítulo 7 recoge las principales conclusiones del trabajo, y el Capítulo 8 contiene la bibliografía utilizada. La tesis se completa con un apartado de Anexos, donde se incluye el material suplementario que complementa los resultados presentados.

Lista de publicaciones

Los resultados obtenidos en esta tesis doctoral han sido publicados en dos artículos científicos, y un tercero se encuentra en fase de elaboración.

Arronte, J.C., González-Irusta, J.M., Somavilla, R., Fernández-Feijoo, J., Parra, S., Serrano, A. (2022). Habitat use by *Gadiculus argenteus* (Pisces, Gadidae) in the Galician and Cantabrian Sea waters (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 694: 175-191. <https://doi.org/10.3354/meps14103>

Arronte, J.C., Serrano, A., González-Irusta, J.M. (2024). Habitat preferences of *Phycis blennoides* (Pisces: Gadiformes): environmental factors and fishing-related ontogenic deepening. *Marine Ecology Progress Series*, 745: 147-163. <https://doi.org/10.3354/meps14673>

Arronte, J.C., González-Irusta, Serrano, A. de la Torre, A. Bathymetric structuring and temporal dynamics of gadiform fish communities in the Cantabrian Sea. *En preparación*

Participación en otros artículos científicos relacionados con el tema de la tesis.

Serrano, A., Cartes, J.E., Papiol, V., Punzón, A., García-Alegre, A., Arronte, J.C., Ríos, P., Lourido, A., Frutos, I., Blanco, M. (2017). Epibenthic communities of sedimentary habitats in a NE Atlantic deep seamount (Galicia Bank). *Journal of Sea Research*, 130: 154-165. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.03.004>

González-Irusta, J.M., De la Torre, A., Punzón, A., Blanco, G., Arronte, J.C., Bañón, R., Cartes, J., Serrano, A. (2022). Living at the top. Connectivity limitations and summit depth drive fish diversity patterns in an isolated seamount. *Marine Ecology Progress Series*, 670: 121-137. <https://doi.org/10.3354/meps13766>

Resumen

El estado actual de los recursos vivos y de los ecosistemas marinos representa un desafío constante para la comunidad científica, ya que enfrentan múltiples presiones antropogénicas y ambientales, entre las que destacan la presión pesquera y el calentamiento global. Estos factores están impulsando la reorganización de las comunidades marinas como, por ejemplo, provocando la expansión de algunas especies, el desplazamiento de otras hacia mayores profundidades o latitudes, y la simplificación de ciertas redes tróficas. Por ello, se hace imprescindible el desarrollo de estrategias que garanticen su conservación y explotación sostenible a largo plazo.

El enfoque de gestión basada en el ecosistema (EBM, *Ecosystem-Based Management*) se ha consolidado como una estrategia fundamental para abordar estos desafíos. Sin embargo, su aplicación aún presenta limitaciones debido a la complejidad de modelar sistemas que integren de forma coherente tanto los efectos ambientales como los aspectos sociales. Para avanzar sin depender exclusivamente de modelos complejos, es fundamental identificar procesos ecológicos clave, como las interacciones entre las especies y su hábitat. Una gestión ecosistémica efectiva debe apoyarse en investigaciones científicas que permitan comprender mejor estos procesos y los mecanismos que los sustentan. Este conocimiento es esencial para conservar el funcionamiento de los ecosistemas marinos y asegurar el uso sostenible de los servicios que proporcionan.

Las series temporales largas de datos son fundamentales para analizar la dinámica de las poblaciones de peces, detectar cambios en los ecosistemas y ayudar a diseñar estrategias de gestión pesquera eficaces. En estudios a corto plazo, estos cambios podrían pasar desapercibidos, dificultando la distinción entre fluctuaciones naturales y alteraciones causadas por el ser humano, lo que podría derivar en decisiones de gestión ineficaces o erróneas.

Comprender estas dinámicas resulta especialmente relevante en un contexto de fuerte presión antropogénica y cambio climático, factores que están alterando la estructura y el equilibrio de la cadena trófica marina. Estos cambios afectan la disponibilidad de recursos, la distribución de especies y, en consecuencia, la sostenibilidad de las pesquerías y la biodiversidad marina. Por ello, resulta esencial un conocimiento detallado de los componentes del ecosistema y de sus interacciones.

En este contexto, los estudios que conforman esta tesis doctoral tienen como objetivos profundizar en el conocimiento de la distribución y ecología de las especies del orden Gadiformes en el mar Cantábrico y Galicia, así como identificar los factores ambientales que influyen en sus patrones espaciales. Este grupo es el más representativo entre los peces demersales de la región, tanto en diversidad como en abundancia, e incluye especies de interés pesquero y ecológico, como la merluza *Merluccius merluccius*, el lirio *Micromesistius poutassou*, la locha *Phycis blennoides*, la faneca *Trisopterus luscus* y el marujito *Gadiculus argenteus*.

El estudio se basa en más de dos décadas de campañas oceanográficas anuales (1998–2019), lo que ha permitido disponer de una base de datos amplia y consistente. Para abordar los objetivos, se aplicaron técnicas multivariantes, como el análisis de conglomerados y el análisis de correspondencia canónica (CCA), para caracterizar la estructura de las comunidades de gadiformes y su relación con el entorno. Además, se emplearon métodos de modelización, en concreto modelos aditivos generalizados en dos etapas (delta GAMs), reconocidos por su capacidad para identificar y cuantificar las relaciones entre la distribución de las especies y las variables ambientales.

Las comunidades de peces juegan un papel clave en el ecosistema marino y conocer su estructura y las especies que las componen resulta esencial. Los análisis multivariantes mostraron que la comunidad de gadiformes del noroeste español presenta una organización espacial bien definida a lo largo del gradiente

batimétrico, con tres agrupaciones principales: plataforma y borde del talud superior, talud superior y talud medio. Cada una alberga especies características, reflejando la influencia de la profundidad como principal factor estructurador.

Durante el periodo de estudio, la composición general de estas comunidades se mantuvo estable, aunque algunas especies, como *M. merluccius* o *P. blennoides*, registraron aumentos de biomasa. Además, la diversidad específica aumentó con la profundidad, alcanzando sus máximos en las zonas menos explotadas, mientras que las áreas someras, sometidas a una mayor presión pesquera, presentaron comunidades más empobrecidas y dominadas por pocas especies.

Entre las especies de Gadiformes, *G. argenteus* desempeña un papel ecológico relevante al actuar como nexo entre el plancton y los depredadores superiores. Los modelos de distribución revelaron que su abundancia se asocia positivamente con fondos fangosos y con zonas de elevada concentración de clorofila *a*, – indicador de productividad primaria–. Aunque podría verse afectada por desajustes temporales con el *bloom* fitoplanctónico, muestra cierta resiliencia frente a estos desfases. Se generaron dos modelos espaciales independientes mediante GAM, uno para la presencia–ausencia y otro para la biomasa, que posteriormente se combinaron para obtener un mapa único de distribución de la especie.

Otra especie analizada fue *P. blennoides*, un recurso comercial de aguas profundas y poco estudiado. Los resultados obtenidos mediante modelización revelaron un patrón diferenciado en sus curvas de respuesta frente a la profundidad: tras alcanzar su máximo, mientras que la abundancia disminuyó, la biomasa permaneció estable a partir del pico. Esta diferencia se explica por el incremento observado de la talla con la profundidad (*bigger-deeper*). Además, se detectó una relación inversa entre la talla media y el esfuerzo pesquero: los ejemplares de menor tamaño se capturaron en las zonas sometidas a una mayor presión por parte de la flota de arrastre. En este caso, se desarrollaron tres modelos GAM independientes: presencia–ausencia, abundancia y biomasa. Su

combinación dio lugar a dos mapas únicos de distribución espacial de la especie en términos de abundancia y biomasa.

Los resultados de esta tesis integran hallazgos sobre la estructura comunitaria de los gadiformes en Galicia y el mar Cantábrico y específicos sobre la distribución de *Gadiculus argenteus* y *Phycis blennoides*. Estos aportes contribuyen al conocimiento científico de los ecosistemas demersales atlánticos y ofrecen herramientas útiles para una gestión pesquera más informada y sostenible, especialmente en un contexto de cambio climático y alta presión antropogénica sobre los recursos marinos.

Las comunidades de gadiformes en el área de estudio mostraron una estructura espacial clara a lo largo del gradiente batimétrico, con tres clústeres bien definidos y geográficamente coherentes: plataforma–borde del talud (36–350 m), talud superior (351–600 m) y talud medio (601–846 m). Cada grupo presentó una composición específica de especies, siendo *T. luscus* y *T. minutus* las especies indicadoras del clúster somero, *P. blennoides* y *M. macrophthalma* del intermedio, y *L. lepidion* y *T. scabrus* del más profundo. Cabe destacar que algunas especies, como *P. blennoides*, mostraron alta fidelidad y especificidad a lo largo del tiempo.

La profundidad se confirmó como el principal factor estructurador, seguida del tipo de sedimento y otras variables hidrográficas. El análisis ambiental mostró una clara separación entre especies costeras y de aguas profundas, reflejando tanto gradientes ecológicos como geográficos.

En el periodo 1998–2019, se detectaron incrementos significativos de biomasa en especies como *M. merluccius*, *P. blennoides*, *M. macrophthalma* y *T. scabrus*, observándose un aumento significativo de la biomasa media por lance en el clúster intermedio (351–600 m). La abundancia, por el contrario, permaneció estable, sin tendencias significativas en ninguna de las tres agrupaciones.

En cuanto a diversidad, los índices de Shannon y Simpson aumentaron con la profundidad, alcanzando sus valores máximos en el clúster más profundo. Estas comunidades, situadas en zonas menos explotadas por la flota pesquera, presentaron niveles más altos de riqueza y equitatividad, en contraste con las áreas someras, más empobrecidas y dominadas por unas pocas especies comerciales.

G. argenteus presentó los mayores valores de biomasa en fondos fangosos, con pendiente pronunciada y localizados entre 250 y 350 m de profundidad. Tanto su presencia como su biomasa mostraron una asociación positiva con zonas de alta productividad, representadas por concentraciones elevadas de clorofila-a. Aunque el reclutamiento de la especie podría verse afectado por desfases fenológicos en el *bloom* fitoplanctónico, los resultados sugieren cierta resiliencia frente a estas fluctuaciones.

La modelización espacial reveló que las agregaciones más persistentes de *G. argenteus* se localizan en áreas profundas de la plataforma continental y en el talud superior de Galicia, ocupando amplias zonas continuas dentro de esta región, con una clara coincidencia con zonas de alta actividad pesquera. Este solapamiento sugiere una posible interacción trófica con las especies comerciales que utilizan a *G. argenteus* como recurso alimentario. En el Cantábrico, sin embargo, las zonas de agregación persistente son mucho más reducidas, limitándose a dos pequeñas áreas, situadas principalmente en la parte superior del talud continental

Por su parte, *P. blennoides* mostró una distribución definida en el talud superior, con mayores probabilidades de presencia y valores elevados de abundancia y biomasa en fondos profundos caracterizados por alto contenido de arena fina, materia orgánica y pendiente moderada. Se observaron un comportamiento diferencial frente al gradiente batimétrico según el parámetro analizado: la abundancia alcanzó su máximo en torno a los 450 m y descendió posteriormente, mientras que la biomasa continuó aumentando hasta aproximadamente los 600 m, donde se estabilizó. Esta divergencia es consistente

con el patrón *bigger-deeper*, identificado a partir del análisis de la talla media, que mostró individuos de mayor tamaño en cotas más profundas.

Los mapas delta indicaron una alta persistencia espacial de la especie, tanto en abundancia como en biomasa, especialmente en el talud superior de Galicia y en la mitad oriental del mar Cantábrico. Además, se observó una relación inversa entre la talla media y el esfuerzo pesquero: los ejemplares de menor tamaño se capturaron en zonas con mayor presión de la pesca de arrastre. A pesar de detectarse tendencias claras en la abundancia, la biomasa mostró un aumento general a lo largo del periodo de estudio, probablemente asociado a la reducción del esfuerzo pesquero principalmente en las zonas profundas, lo que habría favorecido el crecimiento individual sin un correspondiente incremento en la abundancia.

La implementación de modelos GAM y técnicas multivariantes ha permitido identificar los principales factores ambientales que condicionan la distribución, abundancia y biomasa de las especies, así como describir la estructura espacial de sus comunidades. El uso de estos métodos aplicados a más de dos décadas de campañas oceanográficas ha puesto de manifiesto el valor de las series históricas largas para detectar patrones ecológicos y evaluar tendencias temporales. Los resultados obtenidos contribuyen significativamente al conocimiento científico del ecosistema demersal del noreste atlántico español y ofrecen herramientas útiles para una gestión pesquera más informada y sostenible, especialmente en un escenario de cambio climático y creciente presión sobre los recursos marinos.

Abstract

The current state of living resources and marine ecosystems poses an ongoing challenge for the scientific community, as they are subject to multiple anthropogenic and environmental pressures—most notably fishing pressure and global warming. These factors are driving the reorganization of marine communities, for example by promoting the expansion of some species, the displacement of others to greater depths or latitudes, and the simplification of certain trophic networks. Therefore, it is essential to develop strategies that ensure their conservation and sustainable exploitation in the long term.

The ecosystem-based management (EBM) approach has been consolidated as a key strategy for addressing these challenges. However, its implementation still faces limitations due to the complexity of modelling systems that coherently integrate both environmental effects and social aspects. To move forward without relying solely on complex models, it is crucial to identify key ecological processes, such as species–habitat interactions. Effective ecosystem management must be grounded in scientific research that improves our understanding of these processes and the mechanisms that sustain them. This knowledge is vital for maintaining the functioning of marine ecosystems and ensuring the sustainable use of the services they provide.

Long-term data series are fundamental for analysing the dynamics of fish populations, detecting changes in ecosystems, and supporting the design of effective fisheries management strategies. In short-term studies, such changes might go unnoticed, making it harder to distinguish between natural fluctuations and human-induced alterations, which could lead to ineffective or misguided management decisions. Understanding these dynamics is especially important in a context of strong anthropogenic pressure and climate change—factors that are altering the structure and balance of the marine trophic web. These changes affect resource availability, species distribution, and consequently, the sustainability of

fisheries and marine biodiversity. Thus, detailed knowledge of ecosystem components and their interactions is essential.

In this context, the studies presented in this doctoral thesis aim to deepen our understanding of the distribution and ecology of species within the order Gadiformes in the Cantabrian Sea and off the coast of Galicia, and to identify the environmental factors influencing their spatial patterns. This group is the most representative among demersal fish in the region, both in diversity and abundance, and includes species of commercial and ecological interest, such as hake *Merluccius merluccius*, blue whiting *Micromesistius poulassou*, forkbeard *Phycis blennoides*, pouting *Trisopterus luscus*, and silvery pout *Gadiculus argenteus*.

The study is based on over two decades of annual oceanographic surveys (1998–2019), resulting in a broad and consistent dataset. To meet the objectives, multivariate techniques were applied—such as cluster analysis and canonical correspondence analysis (CCA)—to characterize the structure of gadiform communities and their relationship with environmental conditions. In addition, modelling methods were used, specifically two-stage generalized additive models (delta GAMs), which are well regarded for their capacity to identify and quantify relationships between species distributions and environmental variables.

Fish communities play a key role in marine ecosystems, and understanding their structure and species composition is essential. The multivariate analyses showed that gadiform communities in the northwest of Spain display a well-defined spatial organization along the bathymetric gradient, with three main groupings: outer shelf and upper slope edge, upper slope, and mid-slope. Each group hosts characteristic species, reflecting the influence of depth as the main structuring factor.

During the study period, the overall composition of these communities remained stable, although some species, such as *M. merluccius* and *P. blennoides*,

showed increases in biomass. In addition, species diversity increased with depth, reaching its highest levels in less exploited areas, while shallower zones under greater fishing pressure exhibited more impoverished and less diverse communities, often dominated by a few commercial species.

Among the gadiforms, *G. argenteus* plays a key ecological role by acting as a link between plankton and higher-level predators. Species distribution models revealed that its abundance is positively associated with muddy bottoms and areas of high chlorophyll-a concentration—a proxy for primary productivity. Although the species may be affected by temporal mismatches with the phytoplankton bloom, it shows some resilience to these fluctuations. Two independent spatial models were generated using GAMs: one for presence–absence and one for biomass, which were subsequently combined to produce a single distribution map of the species.

Another species analysed was *P. blennoides*, a commercially important deep-water resource that has been little studied. Modelling results revealed a distinct response curve to depth: after reaching a maximum, abundance decreased while biomass remained stable beyond the peak. This pattern is explained by the observed increase in body size with depth—a "bigger-deeper" trend. Furthermore, an inverse relationship was found between mean size and fishing effort, with smaller individuals captured in areas under higher pressure from the trawl fleet. In this case, three independent GAMs were developed for presence–absence, abundance, and biomass. Their combination yielded two spatial distribution maps for the species in terms of abundance and biomass.

The results of this thesis integrate findings on the community structure of gadiforms in Galicia and the Cantabrian Sea, along with specific insights into the distribution of *Gadiculus argenteus* and *Phycis blennoides*. These contributions enhance scientific knowledge of Atlantic demersal ecosystems and provide useful tools for

more informed and sustainable fisheries management—especially in the face of climate change and growing anthropogenic pressure on marine resources.

Gadiform communities in the study area exhibited a clear spatial structure along the bathymetric gradient, with three well-defined and geographically coherent clusters: shelf–slope edge (36–350 m), upper slope (351–600 m), and mid-slope (601–846 m). Each cluster had a distinct species composition, with *T. luscus* and *T. minutus* as indicator species of the shallow cluster, *P. blennoides* and *M. macrophthalma* of the intermediate cluster, and *L. lepidion* and *T. scabrus* of the deepest one. Notably, some species, such as *P. blennoides*, showed high fidelity and specificity over time.

Depth was confirmed as the main structuring factor, followed by sediment type and other hydrographic variables. The environmental analysis revealed a clear separation between coastal and deep-sea species, reflecting both ecological and geographic gradients.

Between 1998 and 2019, significant increases in biomass were observed for species such as *M. merluccius*, *P. blennoides*, *M. macrophthalma*, and *T. scabrus*, with a notable rise in mean biomass per haul in the intermediate cluster (351–600 m). In contrast, abundance remained stable, with no significant trends detected in any of the three groupings.

Regarding diversity, Shannon and Simpson indices increased with depth, reaching their highest values in the deepest cluster. These communities, located in less exploited areas, showed higher levels of richness and evenness, in contrast to the more impoverished shallow areas dominated by a few commercial species.

G. argenteus showed the highest biomass values on muddy bottoms with steep slopes, primarily between 250 and 350 m depth. Both its presence and biomass were positively associated with highly productive areas, as indicated by high

chlorophyll-a concentrations. Although recruitment may be affected by phenological mismatches with phytoplankton blooms, results suggest a certain degree of resilience to such fluctuations.

Spatial modeling revealed that the most persistent aggregations of *G. argenteus* are located in deeper areas of the continental shelf and the upper slope off Galicia, occupying large continuous areas that overlap with zones of intense fishing activity. This overlap suggests a possible trophic interaction with commercial species that prey on *G. argenteus*. In the Cantabrian Sea, however, persistent aggregation zones were much smaller and restricted to two small areas mainly located on the upper continental slope.

P. blennoides, on the other hand, showed a well-defined distribution on the upper slope, with higher probabilities of presence and elevated abundance and biomass in deep areas characterized by high fine sand content, organic matter, and moderate slope. A differential response was observed along the bathymetric gradient depending on the parameter analysed: abundance peaked around 450 m and then declined, while biomass continued increasing up to approximately 600 m, where it stabilized. This divergence aligns with the “bigger-deeper” pattern, as shown by mean size analyses, with larger individuals occurring at greater depths.

Delta models indicated high spatial persistence of the species, in both abundance and biomass, especially on the upper slope off Galicia and in the eastern half of the Cantabrian Sea. An inverse relationship was also observed between mean size and fishing effort: smaller individuals were captured in areas under greater trawling pressure. Although clear trends were detected in abundance, biomass showed a general increase over the study period—likely linked to reduced fishing effort in deeper areas, which may have favoured individual growth without a corresponding rise in abundance.

The implementation of GAMs and multivariate techniques enabled the identification of the main environmental factors influencing species distribution, abundance, and biomass, and allowed the spatial structure of their communities to be described. The use of these methods, applied to over two decades of oceanographic surveys, highlights the value of long-term historical series for detecting ecological patterns and assessing temporal trends. The results make a significant contribution to the scientific understanding of demersal ecosystems in the northeastern Atlantic and offer useful tools for more informed and sustainable fisheries management—particularly in the context of climate change and increasing pressure on marine resources.

Acrónimos

La siguiente tabla contiene una relación de los acrónimos utilizados en esta tesis doctoral. Otras siglas, relacionadas con nombres de variables ambientales utilizadas en análisis específicos se detallan a lo largo del texto.

Acrónimo	Definición
AIC	Criterio de Información de Akaike (<i>Akaike Information Criterion</i>). Métrica utilizada para comparar modelos estadísticos y seleccionar el mejor ajustado.
AUC	Área bajo la curva (<i>Area Under the Curve</i>). Indicador que evalúa la capacidad predictiva de modelos de clasificación.
BEA	Buen estado ambiental. Objetivo de la política marina europea para mantener los ecosistemas en condiciones saludables.
CCA	Análisis de correspondencia canónica (<i>Canonical Correspondence Analysis</i>). Técnica multivariante empleada para explorar relaciones entre especies y variables ambientales.
COG	Centro de gravedad (<i>Center of Gravity</i>). Medida espacial que indica la posición media ponderada de una población o comunidad.
CTD	Conductividad, Temperatura, Profundidad (<i>Conductivity, Temperature, Depth</i>). Instrumento oceanográfico que mide propiedades físicas del agua.
DM	Modelo de distribución (<i>Distribution Model</i>). Herramienta que relaciona la presencia de una especie con variables ambientales.
DMEM	Directiva marco sobre la estrategia marina. Normativa europea para la protección del medio marino.
EAF	Enfoque ecosistémico de la pesca (<i>Ecosystem Approach to Fisheries</i>). Gestión pesquera que considera el ecosistema en su conjunto.
EAFM	Enfoque ecosistémico de la gestión pesquera (<i>Ecosystem Approach to Fisheries Management</i>). Aplicación práctica del EAF en políticas de gestión.
EBFM	Gestión pesquera basada en el ecosistema (<i>Ecosystem-Based Fisheries Management</i>). Variante del EAF centrada en especies explotadas.
EBM	Gestión basada en el ecosistema (<i>Ecosystem-Based Management</i>). Estrategia integradora que considera todos los componentes del ecosistema.
edf	Grados efectivos de libertad (<i>Effective Degrees of Freedom</i>). Parámetro estadístico que refleja la complejidad de un modelo GAM.

Acrónimo	Definición
EEMM	Estrategias marinas. Planes nacionales para implementar la DMEM.
ENACW	Aguas centrales del Atlántico Norte oriental (<i>Eastern North Atlantic Central Water</i>). Masa de agua templada característica de las capas intermedias del Atlántico oriental.
GAM	Modelo aditivo generalizado (<i>Generalised Additive Model</i>). Enfoque de modelización estadística no paramétrica en el que la variable de respuesta depende de variables explicativas a través de funciones de enlace no lineales.
ICES	Consejo Internacional para la Exploración del Mar (<i>International Council for the Exploration of the Sea</i>). Organización que proporciona asesoramiento científico en gestión marina.
IEA	Evaluación Integrada del Ecosistema (<i>Integrated Ecosystem Assessment</i>). Enfoque holístico para analizar la salud del ecosistema.
IndVal	Valor indicador (<i>Indicator Value</i>). Índice que mide la especificidad y fidelidad de una especie a un grupo.
LAEA	Proyección acimutal equivalente de Lambert (<i>Lambert Azimuthal Equal-Area projection</i>). Proyección cartográfica para análisis espaciales.
LDW	Aguas profundas inferiores (<i>Lower Deep Water</i>). Masa de agua oceánica muy profunda, presente en las capas más bajas de la columna de agua.
LSW	Aguas profundas del Labrador (<i>Labrador Sea Water</i>). Masa de agua fría y densa clave en la circulación oceánica.
MAPA	Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Organismo responsable de la política pesquera española.
MW	Agua mediterránea (<i>Mediterranean Water</i>). Masa de agua que influye en las condiciones oceanográficas del Atlántico.
NAC	Corriente del Atlántico Norte (<i>North Atlantic Current</i>). Corriente oceánica que influye en el clima europeo.
NACW	Aguas centrales del Atlántico Norte (<i>North Atlantic Central Water</i>). Masa de agua intermedia del Atlántico nororiental.
NADW	Aguas profundas del Atlántico Norte (<i>North Atlantic Deep Water</i>). Corriente profunda que transporta agua fría y salina.
nMDS	Escalamiento multidimensional no métrico (<i>Non-metric Multidimensional Scaling</i>). Método multivariante utilizado para representar similitudes entre muestras.
OSPAR	Convenio Oslo-París. Acuerdo internacional para la protección del medio marino del Atlántico Nordeste.
PERMANOVA	Análisis de varianza multivariante permutacional (<i>Permutational Multivariate Analysis of Variance</i>). Método estadístico para comparar grupos multivariantes.
SIMPER	Análisis de similitud de porcentajes (<i>Similarity Percentage Analysis</i>). Análisis empleado para identificar especies que explican diferencias entre grupos.

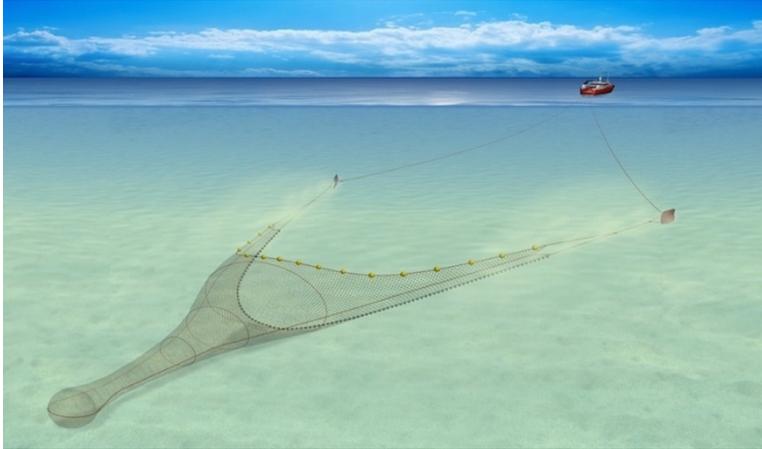
Acrónimo	Definición
SP-NSGFS	Estudio de peces demersales de la plataforma norte de España (<i>Northern Spanish Shelf Groundfish Survey</i>). Programa de muestreo científico del IEO.
SIG	Sistema de información geográfica. Herramienta para el análisis y visualización de datos espaciales.
SSP	Índice de selectividad espacial (<i>Spatial Selectivity Index</i>). Métrica que evalúa el grado de agregación espacial de una especie.
TAC	Total Admisible de Capturas (<i>Total Allowable Catch</i>). Límite máximo de pesca permitido para una especie en una zona.
VIF	Factor de inflación de la varianza (<i>Variance Inflation Factor</i>). Estadístico utilizado para detectar colinealidad entre variables.
VMS	Sistema de monitoreo de buques (<i>Vessel Monitoring System</i>). Tecnología para rastrear la posición y actividad de las embarcaciones pesqueras. Conocida coloquialmente como “caja azul”.

Glosario

- **Arrastre de fondo**

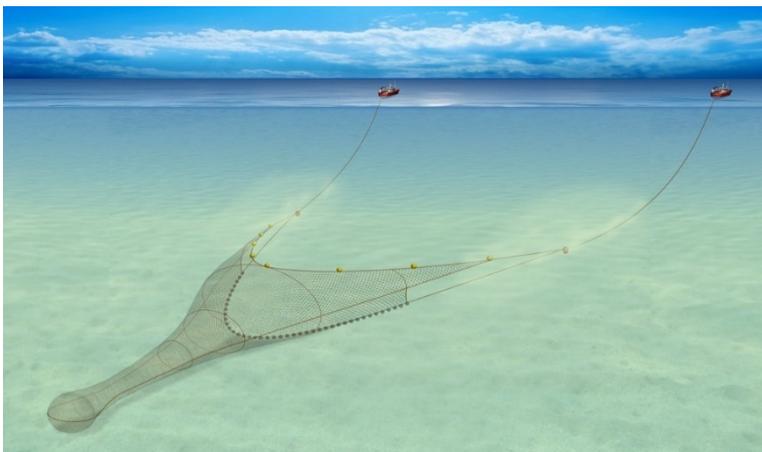
Es un método de pesca que consiste en remolcar una red de forma cónica sobre el fondo marino, con el objetivo de capturar especies bentónicas y/o demersales, es decir, aquellas que habitan sobre el fondo o en sus inmediaciones. En España, operan dos tipos de arrastre de fondo: el arrastre de fondo con puertas y el arrastre de fondo en pareja.

El arrastre de fondo con puertas emplea dos paneles divergentes, conocidos como puertas, que aprovechan la resistencia del agua para mantener abierta la boca de la red mientras esta es remolcada por el fondo marino. Esta modalidad se realiza utilizando un único barco y es el método de muestreo utilizado en la campaña DEMERSALES.



Fuente: Seafish.org

Por su parte, en el arrastre de fondo en pareja, la red es remolcada simultáneamente por dos barcos que navegan en paralelo, cada uno tirando de un extremo. La apertura de la red se consigue gracias a la tensión generada por la distancia y la sincronización entre ambos barcos, sin necesidad de emplear puertas. Aunque el diseño básico del aparejo es similar al del arrastre con puertas, el arrastre en pareja se caracteriza por utilizar redes de mayor tamaño y una menor velocidad debido a las exigencias operativas de esta modalidad. A diferencia del arrastre con puertas, es una pesquería bastante más específica.



Fuente: Seafish.org

- **EMODnet**

La Red Europea de Observación y Datos Marinos (EMODnet, *European Marine Observation and Data Network*) es una red de organizaciones respaldadas por la política marítima integrada de la UE. Estas organizaciones colaboran para observar el mar, procesar los datos según normas internacionales y poner esa información a libre disposición en forma de capas de datos y productos de datos interoperables. Proporciona datos y capas ambientales de temáticas como biología, física, actividades humanas, batimetría, hábitats y características del fondo marino.

Más información:

<https://emodnet.ec.europa.eu/en>

- **ICES**

El Consejo Internacional para la Exploración del Mar (ICES, *International Council for the Exploration of the Sea*) es una organización intergubernamental fundada en 1902 que agrupa a 20 países, entre ellos España, y a unos 700 centros de investigación. Su misión principal es brindar asesoramiento científico imparcial a la Unión Europea para garantizar la gestión sostenible de los recursos marinos y la conservación del medio ambiente en las aguas del Atlántico.

El ICES se centra en áreas clave como la evaluación de poblaciones de peces, los impactos ambientales, la modelización de ecosistemas y la implementación de medidas de gestión, esenciales para la gestión pesquera y el desarrollo de políticas en la región.

Más información:

<https://www.ices.dk>

- **LAEA**

La proyección Acimutal Equivalente de Lambert (LAEA, *Lambert Azimuthal Equal-Area*) es una proyección cartográfica que transforma la superficie del globo terráqueo en un disco plano. Esta proyección se caracteriza por conservar con precisión las distancias desde un punto central (el punto de tangencia) hacia cualquier otro punto en el mapa. Resulta muy adecuada para representar áreas de forma precisa, sobre todo en regiones donde la extensión este-oeste es mayor que la norte-sur, como ocurre en Europa.

La Agencia Europea de Medio Ambiente (EEA, *European Environment Agency*), que proporciona información independiente sobre el medio ambiente, recomienda el uso de la proyección LAEA para la gestión, el análisis de datos espaciales y la visualización de mapas (EEA, 2012).

Más información:

https://knowledge-base.inspire.ec.europa.eu/index_en

- **Lance**

En este trabajo, lance se define como el intervalo que transcurre desde que el aparejo de arrastre toca el fondo (*largada*) hasta el momento en que comienza la recuperación del aparejo (*virada*).

- **TAC**

Cada año, la Unión Europea (UE) establece las denominadas *posibilidades de pesca* para la mayoría de sus poblaciones de especies de peces comerciales. Estas se expresan como la Captura Total Permitida (TAC, *Total Allowable Catch*), que establece la cantidad máxima de una especie que puede capturarse en una región específica durante un período determinado.

En la UE, los TAC constituyen la base para la gestión de las poblaciones de peces de interés comercial. Se establecen anualmente (o cada dos años para las poblaciones de aguas profundas) por el Consejo de Ministros de Pesca y se aplican tanto a las flotas de los Estados miembros que operan en aguas de la UE, así como a las que faenan en aguas internacionales donde la UE tiene acuerdos con otras organizaciones.

La Comisión Europea elabora propuestas de TAC basándose en las evaluaciones científicas anuales del ICES y del Comité Científico, Técnico y Económico de Pesca (STECF, *Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries*). Estas propuestas se presentan al Consejo de ministros antes de que termine el año, para garantizar que las decisiones reflejen los datos más recientes y promuevan la sostenibilidad de las pesquerías.

- **OSPAR**

La Convención OSPAR, vigente desde 1998, regula la cooperación internacional para proteger y conservar el medio ambiente marino del Atlántico Nordeste, incluyendo el mar del Norte y el océano Ártico. Surge de la fusión del Convenio de Oslo (1972), que prevenía la contaminación marina por vertidos desde buques y aeronaves, y el Convenio de París (1974), centrado en fuentes terrestres.

La Comisión OSPAR supervisa su cumplimiento, integrada por representantes de los 15 países firmantes, incluida España, y de la Unión Europea. Su objetivo principal es preservar los ecosistemas marinos, salvaguardar la salud humana y restaurar áreas dañadas por actividades humanas, abordando seis áreas clave: biodiversidad, sustancias peligrosas y eutrofización, actividades humanas, industria offshore, sustancias radiactivas y evaluación ambiental.

Más información:

<https://www.ospar.org/>

Formato numérico

A pesar de que la Oficina Internacional de Pesos y Medidas (BIPM; *Bureau International des Poids et Mesures*), la Organización Internacional para la Estandarización (ISO, *International Organization for Standardization*) y la Real Academia Española (RAE) recomiendan el uso del espacio fino como separador de los grupos de tres cifras en los números (p. ej., 13 463 kg), en esta tesis, los números iguales o superiores a 10.000 se presentan con punto como separador de miles. Para cifras inferiores a 10.000, no se emplea ningún separador. Esta decisión responde a criterios de claridad visual y coherencia tipográfica, especialmente en tablas.

Más información:

<https://www.bipm.org/en/publications/si-brochure>

<https://www.rae.es/ortografía/los-números-enteros-y-el-separador-de-millares>



Capítulo 1. Introducción

1.1. Contexto

Hasta hace poco, la humanidad actuaba como si los océanos del mundo fueran una fuente de recursos infinitos. Su gran tamaño y profundidad (~ 70 % de la superficie terrestre y una profundidad de más de 3000 m), y sus fronteras inexploradas hacían pensar que eran invulnerables a la sobreexplotación. Sin embargo, esta percepción ha demostrado ser falsa, y especialmente en las últimas décadas, los ecosistemas marinos se han visto sometidos a un continuo deterioro debido a las actividades humanas, que han puesto en evidencia la vulnerabilidad de nuestros océanos. La sobrepesca, entendida como el acto de capturar peces a un ritmo que supera la capacidad natural de reposición de sus poblaciones a través de la reproducción biológica, es responsable de numerosos efectos negativos sobre los ecosistemas marinos. La extinción directa de especies (Dulvy *et al.*, 2003), o la reducción de sus poblaciones hasta casi extinguirlas (Baillie *et al.*, 2004; Hutchings y Reynolds, 2004; Dulvy *et al.*, 2021), la pérdida de biodiversidad marina (Sala y Knowlton, 2006; Butchart *et al.*, 2010), la alteración de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Pauly *et al.*, 1998; Alder *et al.*, 2008; Worm *et al.*, 2006) o la sobreexplotación tanto de especies de interés comercial (Pauly *et al.*, 1998; Schiermeier, 2002; Worm *et al.*, 2006; Worm y Branch, 2012) como de especies no comerciales (Kaiser, 2000; Gislason, 2003), representan algunos ejemplos de los efectos de la pesca intensiva sobre las especies y los hábitats marinos.

Además de los impactos ecológicos, la sobrepesca también tiene importantes consecuencias socioeconómicas. Como señala la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), la pesca desempeña un papel fundamental a nivel mundial en la provisión de alimentos nutritivos, la lucha contra el hambre y la malnutrición, y en el sustento económico de numerosas comunidades costeras (FAO, 2024). El porcentaje de recursos pesqueros sobreexplotados o agotados ha aumentado del 10 % en 1974 al 37,7 % en 2021 (FAO, 2024). Esta situación podría incluso ser aún más grave de lo que reflejan

las estadísticas, que a menudo se basan en datos incompletos y no incluyen la pesca ilegal, deportiva o de subsistencia. Por ello, algunos autores sugieren que la presión real sobre las especies explotadas podría ser aún mayor (Watson y Pauly, 2001; Cressey, 2015).

Por lo tanto, es necesario revertir la situación actual mediante una adecuada evaluación y gestión de los recursos para lograr un estado óptimo de los stocks pesqueros y aumentar su abundancia (Hilborn *et al.*, 2020). A pesar de que la evaluación y gestión pesquera convencional, que se basa en una única especie y en el asesoramiento sobre una sola población, sigue siendo el enfoque dominante en muchas de las principales pesquerías a nivel mundial (Pitcher *et al.*, 2009), su efectividad ha resultado limitada (Sutinen y Soboil, 2003; Cowan Jr *et al.*, 2012). Para superar estas limitaciones, resulta fundamental adoptar una gestión de los recursos marinos con una perspectiva integral que considere todos los elementos del ecosistema, incluida la actividad humana, y reconozca las interconexiones entre sus componentes, de forma que los cambios (naturales o inducidos por el ser humano) en uno pueden repercutir sobre los demás (Jennings y Kaiser, 1998; Pikitch *et al.*, 2004). Este enfoque, conocido como Gestión Basada en el Ecosistema (EBM, *Ecosystem-Based Management*) tiene como objetivo garantizar la salud y la resiliencia del ecosistema, promoviendo un uso sostenible de los recursos marinos en beneficio de las generaciones presentes y futuras (Pikitch *et al.*, 2004; Arkema *et al.*, 2006; McLeod y Leslie, 2009). Sin embargo, la naturaleza global y multidisciplinar de este enfoque ha dado lugar a diversas aproximaciones, como la Gestión Pesquera Basada en el Ecosistema (EBFM, *Ecosystem-Based Fisheries Management*) o el Enfoque Ecosistémico para la Gestión Pesquera (EAFM, *Ecosystem Approach to Fisheries Management*), lo que ha generado cierta incertidumbre respecto a su significado operativo y a su implementación práctica (Arkema *et al.*, 2006; Link y Browman, 2014). Para abordar esta dificultad, se ha propuesto avanzar gradualmente desde enfoques de una sola especie (monoespecíficos) hacia perspectivas más integradas y multisectoriales (Dolan *et al.*, 2016) (Figura 1.1).

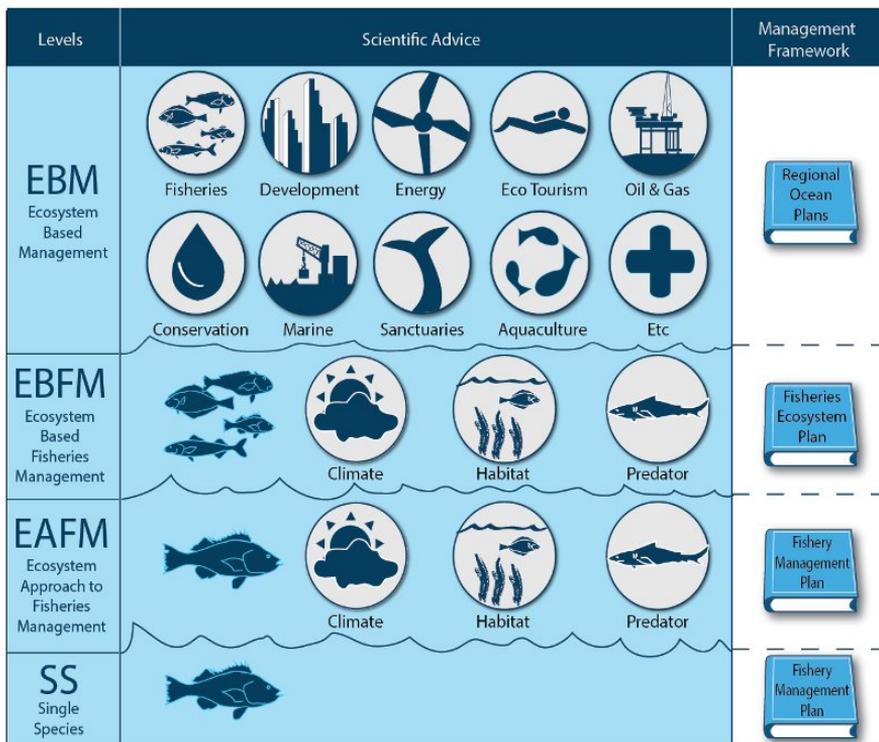


Figura 1.1. Evolución en la gestión de los ecosistemas, desde el enfoque en una sola especie (SS) hasta la Gestión Basada en el Ecosistema (EBM). La principal diferencia entre EAFM y EBFM radica en la evaluación de las compensaciones entre las diversas especies y en el uso de planes estratégicos para optimizar la coordinación de la gestión (adaptado de Dolan *et al.*, 2016).

Adoptar un enfoque holístico para integrar todos los componentes del ecosistema presenta desafíos importantes tanto en la cantidad como en la calidad de los datos necesarios, así como en su modelización (Fulton *et al.*, 2003; Geary *et al.*, 2020), además de generar niveles elevados de incertidumbre y dificultades de interpretación debido a su complejidad (Fulton *et al.*, 2003). Por ello, se ha sugerido estudiar los efectos sobre el medio marino y las especies utilizando una combinación de modelos más sencillos pero realistas (“enfoque realista mínimo”), en lugar de aplicar modelos que traten de abarcar todas las interacciones del ecosistema (“enfoque ecosistema completo”) (Fulton *et al.*, 2003; Cury *et al.*, 2008). Esta aproximación ha dado lugar a la Evaluación Integrada del Ecosistema (IEA, *Integrated Ecosystem Assessment*) (Levin *et al.*, 2009).

En 2008, la Unión Europea (EU) aprobó la Directiva Marco sobre la Estrategia Marina (DMEM) (UE, 2008), cuyo objetivo es abordar el impacto de las actividades humanas en el medio marino. En el marco de esta Directiva, las Estrategias Marinas (EEMM) se establecen como el principal instrumento de planificación, orientado a alcanzar el buen estado ambiental (BEA) de las aguas marinas de los Estados miembro. La determinación del BEA se basa en once descriptores (Figura 1.2) que proporcionan la información necesaria para que los Estados elaboren e implementen los *Programas de Medidas*, fundamentales para lograr o mantener dicho estado.

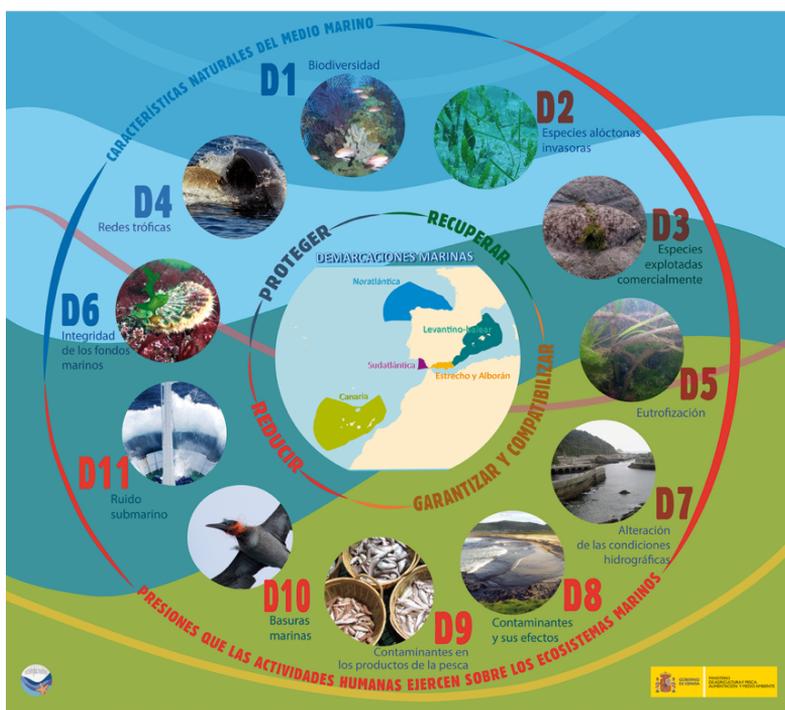


Figura 1.2. Infografía con los once descriptores del buen estado ambiental (BEA). Fuente: Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico (MITECO).

Estos descriptores abarcan tanto aspectos relacionados con las características naturales del medio marino, como el D1 (Biodiversidad) o el D6 (Integridad de los fondos marinos), como también con las presiones derivadas de las actividades humanas, como el D3 (Especies explotadas comercialmente) o el D10 (Basuras marinas). La evaluación del BEA se apoya en indicadores cuantificables y umbrales de referencia, que permiten valorar el grado de cumplimiento de los objetivos ambientales establecidos.

Además, la DMEM promueve un enfoque ecosistémico, fomentando la coordinación entre Estados miembro y con otras normativas europeas relevantes, como la Directiva Marco del Agua (DMA) o la Política Pesquera Común (PPC) para garantizar una gestión coherente y sostenible de los mares europeos. Su implementación requiere evaluaciones periódicas del estado ambiental, así como la adaptación de las medidas en función de los nuevos conocimientos científicos y los cambios en los ecosistemas. La consecución del BEA implica disponer de océanos saludables y productivos, garantizando así la conservación de los recursos que sustentan las actividades económicas y sociales vinculadas al medio marino.

1.2. Situación Atlántico Norte

Esta tesis se encuadra espacialmente en la plataforma continental del noroeste de España, que abarca las aguas de Galicia y el mar Cantábrico. Biogeográficamente, esta región actúa como una zona de transición entre los regímenes subtropical y boreal del Atlántico noreste, permitiendo la coexistencia de especies típicas de aguas templadas del sur con otras de origen septentrional. Como consecuencia, la zona presenta elevados índices de biodiversidad, con numerosas especies de interés comercial (Sánchez, 1993). Esta riqueza biológica ha impulsado una alta intensidad pesquera desde el siglo XVIII (Díaz y Shaw, 1984). La modernización de las técnicas y tecnologías pesqueras desde mediados del siglo XX (Sinde Cantorna *et al.*, 2006) condujo a una situación de sobreexplotación de los recursos en la década de 1990 (Sánchez y Olaso, 2004).

Sin embargo, diversas medidas de gestión promovidas por la UE (Fernandes y Cook, 2013) junto con una reducción en el tamaño de la flota pesquera que faena en la zona (MAPA, 2024) han contribuido a una cierta recuperación de varios stocks pesqueros, así como del conjunto del ecosistema demersal (Fernandes y Cook, 2013; Modica *et al.*, 2014; Arroyo *et al.*, 2017).

A pesar de las mejoras observadas en algunos stocks, aún queda mucho por hacer para restaurar no solo el tamaño poblacional (abundancia) y la estructura demográfica, sino también para recuperar la distribución espacial y la extensión geográfica históricas de aquellas especies que han sido objeto de sobreexplotación (Cardinale *et al.*, 2011; Colloca *et al.*, 2013). Por otro lado, aunque el número de barcos pesqueros que operan en la zona de estudio se ha reducido de 6869 en 2006 a 4512 en 2023 (Figura 1.2), esta flota aún representa el 55,3 % del total de las 8158 embarcaciones que faenan en el denominado Caladero Nacional (Cantábrico-noroeste, golfo de Cádiz, Canarias y Mediterráneo) (MAPA, 2024). Esta flota incluye diversas modalidades de pesca, como el arrastre de fondo, cerco, palangre de fondo, artes de enmalle como el rasco y la volanta, así como las denominadas artes menores (betas, trasmallos, nasas, palangrillo, etc.) (Tabla 1.1).

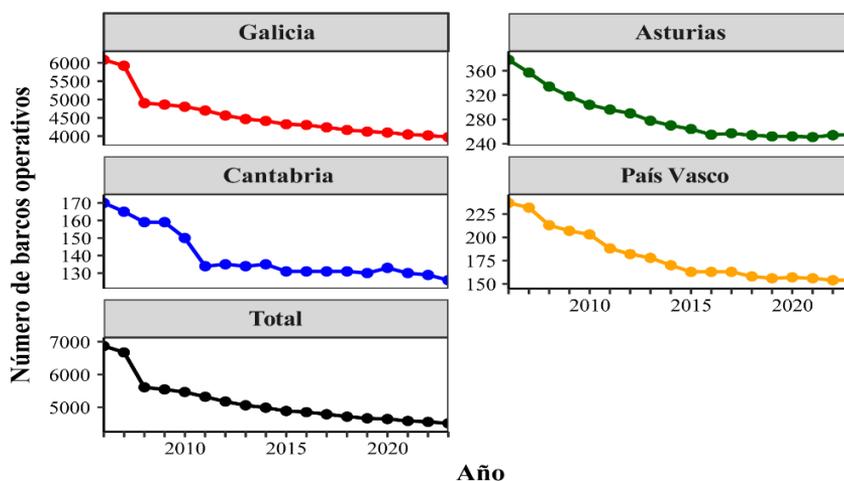


Figura 1.2. Evolución anual de la flota pesquera que opera en la zona de estudio entre 2006 y 2023.

Tabla 1.1. Distribución de la flota pesquera que opera en la zona de estudio en 2023.

	Galicia	Asturias	Cantabria	País Vasco	Total
Arrastre	48	6	2	5	61
Artes menores	3743	205	72	72	4092
Cerco	145	6	33	56	240
Palangre fondo	18	23	4	14	59
Rasco	3	4	9	5	21
Volanta	20	11	6	2	39
Total	3977	255	126	154	4512

Las artes menores constituyen la flota más numerosa y también representan el mayor porcentaje de ingresos económicos, mostrando una tendencia general al alza, al pasar del 48,1 % en 2006 al 54,5 % en 2023 (Tabla 1.2). El arrastre, a pesar de ser la tercera flota más numerosa, fue la segunda modalidad con mayor porcentaje de ingresos, aunque experimentó un descenso progresivo, desde el 27,3 % en 2006 hasta el 22,7 % en 2023, con mínimos intermedios en torno al 18–19 %. El cerco, la segunda flota más numerosa, mostró una trayectoria inicialmente creciente, seguida de una ligera reducción en los últimos años. Las modalidades como el rasco y el palangre de fondo mantuvieron porcentajes bajos y estables, mientras que la volanta mostró una evolución ligeramente más irregular a lo largo del periodo. En conjunto, estos datos parecen reflejar un desplazamiento progresivo hacia artes de pesca más rentables, tanto desde el punto de vista operativo como económico.

Por lo tanto, debido al intenso uso de los recursos pesqueros en esta zona, resulta fundamental recopilar la información más completa posible, no solo sobre las especies de interés comercial y los factores que las afectan, sino también sobre los demás componentes del medio marino. Esta información es esencial para garantizar la protección de los recursos marinos y una gestión sostenible de los mismos.

Tabla 1.2. Porcentaje de ingresos económicos por arte de pesca en las aguas de estudio durante el periodo 2006–2023. Se muestran los valores anuales relativos para cada tipo de arte respecto al total de capturas.

Año	Arrastre	Artes menores	Cerco	Rasco	Volanta	Palangre de fondo
2006	27,3	48,1	12,3	0,5	5,6	3,0
2007	30,2	46,8	12,6	0,3	4,5	2,6
2008	27,4	46,7	14,1	0,3	5,4	3,6
2009	28,5	44,5	16,1	0,3	4,6	3,6
2010	28,3	45,4	17,0	0,3	3,8	3,2
2011	26,1	45,7	19,5	0,2	4,4	2,7
2012	33,5	37,7	20,1	0,4	4,2	2,7
2013	31,8	40,3	17,9	0,5	5,0	2,7
2014	30,3	43,3	16,6	0,2	5,2	2,5
2015	25,3	45,4	21,8	0,1	3,5	2,1
2016	24,8	50,9	17,8	0,1	3,2	2,0
2017	22,0	52,8	19,3	0,3	2,7	1,8
2018	20,3	55,2	19,2	0,3	2,7	1,5
2019	18,5	58,4	17,1	0,3	2,5	1,8
2020	21,9	53,3	18,1	0,3	2,9	1,9
2021	22,4	55,2	15,7	0,3	2,8	2,0
2022	24,7	55,3	14,1	0,2	2,6	1,8
2023	22,7	54,5	14,3	0,4	4,1	2,2

1.3. Métodos Multivariantes

Comprender cómo se estructuran las comunidades biológicas y qué factores explican su distribución espacial ha sido una preocupación central en ecología desde sus inicios. Con el auge de la ecología numérica en las últimas décadas del siglo XX, se incorporaron herramientas estadísticas que permiten identificar patrones en conjuntos de datos complejos, como los que surgen de los muestreos biológicos multiespecíficos. Este enfoque ha resultado especialmente valioso en el medio marino, donde las comunidades están influidas por una combinación de gradientes físicos, químicos y biológicos que varían tanto en el espacio como en el tiempo (Mahon, 1998; Moranta, 1998; Tolimieri, 2006; Serrano *et al.*, 2008).

Entre estas herramientas, los métodos multivariantes ocupan un lugar central. Estas técnicas permiten analizar simultáneamente múltiples variables (especies, abundancias, factores ambientales, etc.) y son fundamentales para explorar la estructura de las comunidades y sus relaciones con el entorno.

Estos métodos pueden dividirse en dos grandes grupos: los métodos de agrupamiento (*clustering*) incluyen técnicas como el análisis de conglomerados, *k-means* y *fuzzy-clustering* (Legendre y Legendre, 2012; Borcard *et al.*, 2018) y los métodos de ordenación, que permiten representar gráficamente las relaciones entre muestras o especies en un espacio reducido. Entre estos últimos, destacan técnicas como nMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*), PCA (*Principal Component Analysis*), o técnicas que incorporan variables ambientales como CCA (*Canonical Correspondence Analysis*) y RDA (*Redundancy Analysis*). Estas herramientas se complementan habitualmente con pruebas de significancia como la PERMANOVA, análisis de dispersión (*betadisper*) y técnicas de identificación de especies clave como SIMPER o el índice IndVal, que permiten caracterizar y comparar comunidades de manera robusta y ecológicamente interpretable.

Este tipo de análisis se ha utilizado para detectar estructuras en datos comunitarios, identificar agrupaciones de especies y evaluar la influencia de variables ambientales sobre su composición biológica (Moranta *et al.*, 1998, 2008; Reiss *et al.*, 2010; Nogueira *et al.*, 2013; Serrano *et al.*, 2017), analizar los efectos de la contaminación sobre las comunidades (Lipi *et al.*, 2024), detectar cambios en la estructura trófica (Andradi-Brown *et al.*, 2016), comparar poblaciones entre regiones o periodos (May-Collado y Wartzok, 2008), monitorizar tendencias a largo plazo (Borja *et al.*, 2013), evaluar impactos antrópicos (Williams *et al.*, 2010), y definir unidades funcionales para la ordenación del espacio marino (Costello *et al.*, 2005; ICES, 2021).

En consecuencia, estas técnicas se han consolidado como herramientas clave para analizar la estructura de las comunidades, interpretar los procesos ecológicos que las modelan y apoyar la gestión integrada de los ecosistemas marinos.

1.4. Modelos de Distribución

Las especies no se distribuyen de manera aleatoria en el espacio, sino que presentan patrones espaciales específicos. Tratar de comprender los factores que impulsan estos patrones ha sido un tema central en la ecología (von Humboldt y Bonpland, 1807; de Candolle, 1855) incluso antes de que esta se consolidara como una disciplina científica independiente. En el caso del medio marino, este interés ha cobrado relevancia en las últimas décadas para la gestión de los recursos y la ordenación del espacio marino (Planque *et al.*, 2011). Por esta razón, la IEA utiliza numerosas técnicas analíticas para obtener información sobre las especies marinas, entre las cuales se encuentran los métodos de modelización ecológica (Levin *et al.*, 2009; Levin *et al.*, 2014). Estos métodos consisten en la construcción y análisis de modelos matemáticos que representan las interacciones dentro de los sistemas ecológicos, con el fin de predecir su dinámica, orientar prácticas de gestión sostenible y comprender las respuestas de los ecosistemas frente a cambios ambientales y presiones derivadas de las actividades humanas. No obstante, como señaló George Box en 1976, “*All models are wrong, but some are useful*”, subrayando que, aunque los modelos simplifican la realidad y, por lo tanto, no pueden (ni deben) replicarla con total exactitud, pueden ser herramientas valiosas para interpretar fenómenos complejos y servir de fundamento para la toma de decisiones cuando son correctamente empleados.

Dentro de estos métodos de modelización, se encuentran los Modelos de Distribución (DM, *Distribution Models*), que son herramientas fundamentales para entender cómo y por qué las especies se distribuyen en el espacio. Esta distribución está determinada por diversos factores que actúan con diferentes intensidades y a diferentes escalas (Gaston, 2003; Pearson y Dawson, 2003) y es

un reflejo de la compleja relación entre la ecología de las especies y su historia evolutiva (Brown, 1984). Estos modelos se basan en relacionar datos georreferenciados de las especies, como su presencia, abundancia o biomasa en una determinada área, con información sobre las características ambientales y/o espaciales de esa región que, a priori, se consideran relevantes para su distribución.

Los DM son conocidos, a veces con distintos énfasis y significados, como modelos bioclimáticos, modelos de hábitat, modelos de nicho ecológicos, funciones de selección de recursos y, de manera más general, modelos correlativos o modelos espaciales (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith y Leathwick, 2009). Bajo el paraguas de los DM se puede encontrar una amplia gama de técnicas numéricas como los árboles de clasificación (CART, *Classification and Regression Trees*), el análisis factorial de nicho ecológico (ENFA, *Ecological Niche Factor Analysis*), MaxEnt (*Maximum Entropy*), el modelo aditivo generalizado (GAM; *Generalised Additive Model*) y el modelo lineal generalizado (GLM, *Generalised Linear Model*) (Elith y Leathwick, 2009; Mateo *et al.*, 2011).

Los modelos aditivos generalizados (GAMs; Hastie y Tibshirani, 1986) se han consolidado como herramientas estadísticas fundamentales en estudios ecológicos, especialmente en aquellos centrados en la distribución espacial y la abundancia de especies marinas (Swartzman *et al.*, 1992; Feyrer *et al.*, 2007; Maravelias *et al.*, 2007b; Sagarese *et al.*, 2014; González-Irusta y Wright, 2016a, 2016b, 2017; Lezama-Ochoa *et al.*, 2019; Durant *et al.*, 2021; Arronte *et al.*, 2022, 2024). Su principal ventaja radica en la capacidad para modelar relaciones no lineales entre variables predictoras y la respuesta ecológica mediante funciones de suavizado, lo que permite capturar patrones complejos más allá de lo que permiten los modelos lineales generalizados (GLM). Esta flexibilidad, junto con su capacidad de interpretación ecológica y su aplicabilidad en amplias regiones geográficas, incluidas áreas no muestreadas (Koubbi *et al.*, 2006; Loots *et al.*, 2007; Loots *et al.*, 2011; Planque *et al.*, 2007), han favorecido su adopción en la ecología marina. Estas características han llevado a que los GAM iguallen o incluso superen

en eficacia a otros modelos predictivos basados en condiciones ambientales (Walsh y Kleiber, 2001; Elith *et al.*, 2006; Moisen y Frescino, 2002).

El desarrollo y consolidación de los DM se ha visto potenciado por los avances en los sistemas de información geográfica (SIG), que en los últimos años han experimentado un desarrollo significativo, proporcionando herramientas esenciales para almacenar y manipular tanto los registros de presencia de especies como los datos ambientales (Foody, 2008). Paralelamente, ha aumentado la disponibilidad de información ambiental georreferenciada. La combinación de estos avances con los DM ha potenciado la expansión de herramientas destinadas al análisis de los patrones espaciales de las especies.

Los DM se utilizan con frecuencia para evaluar la idoneidad del hábitat de una especie y generar mapas que identifiquen las áreas geográficas más favorables para su presencia (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan y Thuiller, 2005; Gogol-Prokurat, 2011; Frans *et al.*, 2022; Charbonnel *et al.*, 2023) (Figura 1.3). Además, estos modelos son útiles para, por ejemplo, determinar tolerancias ambientales (Sunday *et al.*, 2012), predecir las respuestas de las especies frente al cambio climático y otras perturbaciones (Jones y Cheung, 2015; Morán-Ordóñez *et al.*, 2017; Davies *et al.*, 2023), estimar las abundancias regionales de las especies (Pearce y Boyce, 2006) y localizar hábitats potencialmente adecuados para encontrar especies raras (McCune, 2016; Charbonnel *et al.*, 2023). En consecuencia, los DM se han consolidado como herramientas fundamentales para comprender los patrones de distribución de las especies y los factores que los explican.

Las distribuciones de las especies han sido modeladas para entornos terrestres, marinos y de agua dulce. El uso de los DM comenzó con las especies terrestres, registrándose un número constante de publicaciones cada año (Robinson *et al.*, 2011). Al principio, su aplicación en ambientes acuáticos fue más limitada, y en el caso de las especies marinas, no fue sino hasta principios del siglo

XXI cuando su uso comenzó a expandirse gradualmente (Elith y Leathwick, 2009; Robinson *et al.*, 2017).

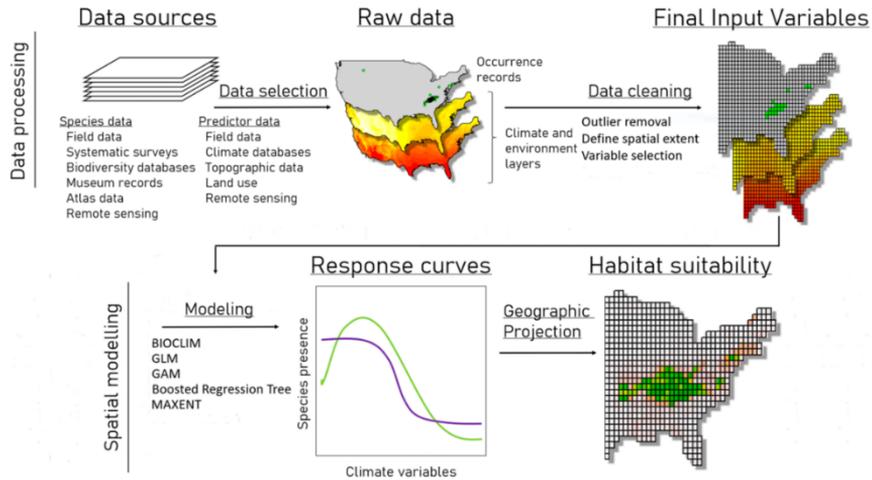


Figura 1.3. Esquema del flujo para la obtención de mapas de idoneidad. El proceso requiere varios pasos de transformación y limpieza para convertir los datos brutos, habitualmente procedentes de múltiples fuentes, en un formato apto para la modelización. La integración de los datos de ocurrencia de las especies con información ambiental se lleva a cabo mediante diversas técnicas numéricas, con el objetivo de comprender cómo responden las especies a las variables ambientales (modificado de Murphy y Smith, 2021).

La modelización de especies marinas presenta numerosos desafíos debido a las características físicas y biológicas particulares de los hábitats marinos (Robinson *et al.*, 2011). Los ecosistemas marinos son dinámicos y fluidos (Scales *et al.*, 2017), con una variabilidad temporal que puede ir desde un día hasta una década, y una variabilidad espacial que se extiende desde unos pocos metros hasta decenas de kilómetros (Steele, 1991). Este dinamismo requiere una selección cuidadosa de las variables ambientales predictoras, especialmente para especies muy móviles, en las que las condiciones ambientales transitorias pueden influir en su distribución a corto plazo (Fernandez *et al.*, 2017). Esta selección también es esencial para especies cuyo ciclo biológico depende del acople temporal y espacial de factores físicos y biológicos (Arronte *et al.*, 2022), o para especies pelágicas, cuya tridimensionalidad del hábitat y la ausencia de barreras físicas rígidas facilitan su dispersión (Dambach y Rödder, 2011).

1.5. El orden Gadiformes

El orden Gadiformes está compuesto por 17 familias (Roa-Varón *et al.*, 2021), 84 géneros y unas 613 especies distribuidas por todos los océanos, excepto *Lota lota* (Linnaeus, 1758), que es exclusiva de agua dulce y *Microgadus tomcod* (Walbaum, 1792), con algunas poblaciones dulceacuícolas (Cohen *et al.*, 1990; Nelson *et al.*, 2016). La mayoría de las especies son bentopelágicas, es decir, habitan cerca del fondo, pero no directamente sobre él, y presentan una distribución batimétrica que va desde 1 (Howes, 1991) hasta 7000 m (Linley *et al.*, 2013).

En las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, el orden está representado por 9 familias y 42 especies (Sánchez, 1993; Bañón *et al.*, 2013; Bañón *et al.*, 2016; Bañón y Maño, 2021). Esta cifra asciende a 44 especies (Tabla 1.2) si se incluyen *Bathygadus melanobranchus* y *Gadomus longifilis*, observadas únicamente en el banco de Galicia (Bañón *et al.*, 2016; Bañón y Maño, 2021), una montaña submarina localizada a unos 190 km al oeste del cabo Finisterre y que, si bien queda fuera del área de estudio, se incluye junto con esta dentro de la denominada Demarcación Marina Noratlántica (BOE, 2010).

Aunque más de la mitad de las especies de este orden habitan en aguas profundas y rara vez son capturadas, su peso económico es notable: representan más del 8,1 % de las descargas mundiales (FAO, 2024). Esto se debe a que incluye géneros de gran importancia comercial a nivel mundial, como *Gadus*, *Merluccius* o *Micromesistius*.

Tabla 1.2. Familias y especies del orden Gadiformes presentes en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Familia	Especie
Phycidae	<i>Phycis blennoides</i> (Brünnich, 1768)
	<i>Phycis phycis</i> (Linnaeus, 1766)
Gaidropsaridae	<i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Encheiopus cimbrius</i> (Linnaeus, 1766)
	<i>Gaidropsarus gallaecia</i> Bañón <i>et al.</i> , 2022
	<i>Gaidropsarus granti</i> (Regan, 1903)
	<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i> (Günther, 1867)
	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Gaidropsarus vulgaris</i> (Cloquet, 1824)
Lotidae	<i>Molva macrophthalma</i> (Rafinesque, 1810)
	<i>Molva molva</i> (Linnaeus, 1758)
Gadidae	<i>Gadiculus argenteus</i> Guichenot, 1850
	<i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758
	<i>Micromesistius pontassou</i> (Risso, 1827)
	<i>Merlangius merlangus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Pollachius pollachius</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Pollachius virens</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Raniceps raninus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>Trisopterus minutus</i> (Linnaeus, 1758)
Merluccidae	<i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)
Melononidae	<i>Melanonus zygmaeyeri</i> Norman, 1930
Moridae	<i>Antimora rostrata</i> (Günther, 1878)
	<i>Gadella maraldi</i> (Risso, 1810)
	<i>Guttigadus latifrons</i> (Holt & Byrne, 1908)
	<i>Halargyreus johnsonii</i> Günther, 1862
	<i>Lepidion guentheri</i> (Giglioli, 1880)
	<i>Lepidion lepidion</i> (Risso, 1810)
	<i>Mora moro</i> (Risso, 1810)
	<i>Physiculus dalwigki</i> Kaup, 1858
Bathygadidae	<i>Bathygadus melanobranchus</i> Vaillant, 1888 *
	<i>Gadomus arcuatus</i> (Goode & Bean, 1886)
	<i>Gadomus dispar</i> (Vaillant, 1888)
	<i>Gadomus longifilis</i> (Goode & Bean, 1885) *
Macrouridae	<i>Cetonus globiceps</i> (Vaillant, 1884)
	<i>Coelorinchus caelorhincus</i> (Risso, 1810)
	<i>Coelorinchus labiatus</i> (Koehler, 1896)
	<i>Coryphaenoides guentheri</i> (Vaillant, 1888)
	<i>Coryphaenoides mediterraneus</i> (Giglioli, 1893)
	<i>Coryphaenoides rupestris</i> Gunnerus, 1765
	<i>Hymenocephalus italicus</i> Giglioli, 1884
	<i>Malacocephalus laevis</i> (Lowe, 1843)
	<i>Nezumia aequalis</i> (Günther, 1878)
<i>Trachyrincus scabrus</i> (Rafinesque, 1810)	

* especie presente únicamente en el Banco de Galicia.

En la zona de estudio, los gadiformes constituyen una importante fuente de ingresos para el sector pesquero. Entre 2009 y 2023, el lirio *Micromesistius pontassou* fue la especie con mayor volumen de descargas en los puertos pesqueros del noroeste de España, llegando a representar hasta el 49 % del total (Tabla 1.3; Figura S1.1). Por su parte, la merluza *Merluccius merluccius* ocupó el segundo lugar, llegando a alcanzar aproximadamente el 32 % del total.

Tabla 1.3. Porcentaje de las especies de gadiformes respecto al total de las descargas realizadas por la flota que opera en la zona de estudio durante el periodo 2009-2023. Los datos proceden del proyecto Seguimiento de la Actividad Pesquera (SAP) del IEO.

Especie	Galicia		Cantábrico	
	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.
<i>Micromesistius pontassou</i>	49,06	2,31	31,85	7,92
<i>Merluccius merluccius</i>	26,94	5,41	19,95	8,57
<i>Trisopterus spp</i>	4,30	0,84	2,82	0,21
<i>Phycis blennoïdes</i>	0,19	0,03	0,89	0,36
<i>Pollachius pollachius</i>	0,88	0,33	0,62	0,07
<i>Mora moro</i>	0,05	<0,01	0,19	<0,01
<i>Gaidropsaurus spp</i>	0,04	0,01	0,03	<0,01
<i>Molva macrophthalmus</i>	0,01	<0,01	0,02	<0,01

** Se excluyeron de las toneladas totales desembarcadas por la flota pesquera en los puertos del noroeste de España aquellas especies capturadas por la flota del cerco, así como las se capturan por todas las artes de pesca en una época específica del año. Por tanto, no se incluyeron especies pelágicas como la anchoa *Engraulis encrasicolus*, la sardina *Sardina pilchardus* o el jurel *Trachurus trachurus*, ni especies con una marcada estacionalidad como el verdel *Scomber scombrus* o el bonito *Thunnus alalunga*.

La merluza es una de las especies más destacadas en España, tanto por su importancia económica como gastronómica. Este protagonismo la convierte en el objetivo principal de diversas artes de pesca, entre las que destacan el arrastre de fondo con puertas y en pareja, el palangre de fondo y diversos tipos de redes de enmalle, como la volanta, las betas o los niños. Su demanda se refleja en el mercado, donde su precio de venta en origen es de tres a cinco veces mayor al del lirio.

El lirio, en cambio, no alcanza el mismo nivel de demanda ni prestigio entre los consumidores que la merluza. Por ello, únicamente el arrastre de fondo en pareja la considera su especie objetivo, mientras que el arrastre de fondo con puertas la captura de forma accesoria. No obstante, su alta abundancia en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, junto con su bajo precio en lonja, la convierte no solo en una especie accesible para los consumidores con menor poder adquisitivo, sino también en una materia prima interesante para la industria de productos procesados.

Que el lirio represente un mayor porcentaje de las capturas, pese a su menor valor económico, se explica por las cuotas de pesca fijadas por la UE a través del Total Admisible de Capturas (TAC, *Total Allowable Catch*). Durante el periodo 2009–2023, el TAC anual del lirio varió entre 834 y 44.595 toneladas, con una media de 24.987 toneladas. Su cuota, además desempeña un papel relevante en los intercambios internacionales, permitiendo a España, mediante el intercambio, obtener mayores posibilidades de pesca de especies de mayor valor comercial, como el bacalao o la propia merluza. Debido a estas dinámicas, en ocasiones no se alcanza a capturar la totalidad de la cuota asignada, lo que resulta en descargas finales inferiores a las toneladas asignadas por la UE.

Por el contrario, el TAC de la merluza fue significativamente menor (con una media de 7746 toneladas y un rango entre 5924 y 10.409 toneladas). En algunos años, las descargas superaron la cuota asignada inicialmente a España, gracias a intercambios de cuota con otros Estados miembros de la UE.

Respecto al resto de las especies listadas en la [Tabla 1.3](#), solo el abadejo *Pollachius pollachius* y la maruca *Molva macrophthalmus* tienen TAC, mientras que la locha *Phycis blennoides* contó con él hasta el año 2018. Sin embargo, el bajo volumen de descarga de estas especies no está relacionado exclusivamente con la existencia o no de un TAC, sino con el hecho de que son capturadas principalmente por la flota artesanal mediante redes de enmalle y líneas de anzuelos, lo que resulta en

un volumen de captura significativamente menor en comparación con el volumen de la flota de arrastre.

El valor económico de ciertas especies de gadiformes ha fomentado el desarrollo de iniciativas para su cultivo en acuicultura marina. En este contexto, se llevan a cabo proyectos de investigación y producción enfocados en especies como la merluza, el abadejo, el bacalao atlántico *Gadus morhua* y el eglefino *Melanogrammus aeglefinus*. Estas iniciativas se desarrollan tanto en España (Cal-Rodríguez *et al.*, 2013) como en otras partes del mundo (Svåsand *et al.*, 2004).

El orden Gadiformes, además de desempeñar un papel crucial en la economía pesquera del noroeste de España, juega un papel importante dentro de la cadena trófica de la zona, actuando como depredadores y presas. En este contexto, la merluza destaca como un importante depredador piscívoro, alimentándose de una amplia variedad de especies. Su dieta incluye otros gadiformes, como el lirio y el marujito *Gadiculus argenteus*, así como especies de otros órdenes, como el jurel *Trachurus trachurus*, la sardina *Sardina pilchardus* y la anchoa *Engraulis encrasicolus* (Velasco y Olaso, 1998; Preciado *et al.*, 2002). Además, la merluza presenta hábitos canibalísticos (Velasco y Olaso, 1998; Preciado *et al.*, 2015). La posición ecológica de la merluza, situada en la cima de la cadena trófica, le confiere un papel importante como regulador de las interacciones tróficas dentro del ecosistema (Moullec *et al.*, 2017; Lynam *et al.*, 2017).

Otras especies clave en la cadena trófica son *G. argenteus* y *M. pontassou*, que, debido a su papel como especies forraje (Preciado *et al.*, 2002; Preciado *et al.*, 2008), constituyen una parte importante de la dieta de numerosas especies de peces (Preciado *et al.*, 2002; Olaso *et al.*, 2005; Preciado *et al.*, 2008; Rodríguez-Cabello *et al.*, 2014). Estos peces forraje actúan como un nexo entre la producción primaria en las capas superficiales del océano y las zonas más profundas de la plataforma continental, donde habitan múltiples especies comerciales. Además, los cambios significativos en su abundancia pueden alterar los hábitos alimenticios

de sus depredadores, lo que podría llevar a la adopción de nuevas presas dentro de la red trófica, fomentar el canibalismo o modificar los patrones de distribución y comportamiento de las especies depredadoras (Preciado *et al.*, 2015; Hilborn *et al.*, 2017; Free *et al.*, 2021). Tales alteraciones pueden generar efectos en cascada, alterando la estructura de las comunidades marinas y desestabilizando el equilibrio ecológico.

Finalmente, otras especies como la faneca *Trisopterus luscus* o la barbada *Gaidropsaurus macrophthalmus*, si bien individualmente no desempeñan un papel destacado, son componentes significativos de los diversos grupos funcionales que constituyen la cadena trófica de Galicia y el mar Cantábrico (Sánchez y Olaso, 2004; Arroyo *et al.*, 2017). Asimismo, los gadiformes representan una parte significativa de la dieta de varias de las especies de cetáceos presentes en las aguas del noroeste de España (Santos *et al.*, 2014).

1.6. Hipótesis y objetivos

La gestión pesquera tradicional, basada en la evaluación y regulación de especies individuales, no siempre ha logrado conservar adecuadamente los stocks ni garantizar un uso sostenible de los recursos marinos. Esta limitación ha impulsado la adopción de enfoques holísticos que integren la mejor información posible sobre todos los componentes del ecosistema. En este sentido, comprender las interacciones entre las especies y su entorno ambiental resulta esencial, siendo las técnicas estadísticas que relacionan ambas dimensiones herramientas claves para este fin. Asimismo, contar con series históricas extensas, como las empleadas en este estudio, permite detectar tendencias ecológicas temporales que permanecerían ocultas en períodos de muestreo más cortos.

El objetivo general de esta tesis es contribuir a una mejor comprensión de cómo se estructuran y distribuyen en el espacio las especies del Orden Gadiformes en la plataforma de Galicia y el mar Cantábrico, profundizando además en el papel que juegan los factores ambientales y antrópicos en su distribución. Este planteamiento se ha estructurado en torno a cuatro objetivos específicos (Figura 1.4).

Objetivo 1: Describir la agrupación espacial del Orden Gadiformes en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Este objetivo se aborda en el Capítulo 3, donde se analiza la estructura comunitaria de los gadiformes, identificando patrones de agrupación asociados al gradiente batimétrico. Se caracterizan estos grupos o comunidades (clústeres) a nivel de especie y se evalúa su evolución temporal, tanto a nivel comunitario como individual.

Objetivo 2: Identificar los factores ambientales y espaciales que modulan la presencia, abundancia, biomasa y distribución de determinadas especies.

Objetivo 3: Modelizar la distribución espacial de esas especies combinando datos de presencia, abundancia y biomasa con variables ambientales relevantes.

Estos dos objetivos están intrínsecamente relacionados y se han desarrollado a lo largo de los primeros tres capítulos. En el Capítulo 3, se han identificado y analizado los factores ambientales que modulan las comunidades de gadiformes en Galicia y el mar Cantábrico, mediante el uso de técnicas multivariantes. En los dos siguientes capítulos (4 y 5), dos especies seleccionados (*Gadiculus argenteus* y *Phycis blennoides*) fueron empleadas como caso de estudio para profundizar en estas relaciones mediante el uso de modelos de distribución.

G. argenteus fue seleccionada debido a su papel clave en la cadena trófica como pez forraje y a la ausencia de estudios previos sobre su distribución y los factores ambientales que la condicionan. Su estudio se detalla en el Capítulo 4 y está basado en la publicación

Arronte, J.C., González-Irusta, J.M., Somavilla, R., Fernández-Feijoo, J., Parra, S., Serrano, A. (2022). Habitat use by *Gadiculus argenteus* (Pisces, Gadidae) in the Galician and Cantabrian Sea waters (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 694: 175-191. <https://doi.org/10.3354/meps14103>

El Capítulo 5 se centra en *P. blennoides*, una especie de interés comercial con escasa información científica disponible a pesar de haber estado sujeta a cuotas de pesca hasta hace pocos años. Además, presenta un patrón ontogénico de profundidad, con los ejemplares más grandes localizados en aguas profundas. Su análisis está basado en el artículo

Arronte, J.C., Serrano, A., González-Irusta, J.M. (2024). Habitat preferences of *Phycis blennoides* (Pisces: Gadiformes): environmental factors and fishing-related ontogenic deepening. *Marine Ecology Progress Series*, 745: 147-163. <https://doi.org/10.3354/meps14673>

Objetivo 4: Determinar si se han producido cambios, y cómo se manifiestan, en la distribución y el agrupamiento de las especies a lo largo del periodo de estudio.

Al igual que en los casos anteriores, este objetivo no se abordó de forma independiente, sino que se integró de manera transversal en los análisis de los distintos capítulos, analizándose a nivel de comunidad (Capítulo 3) y a nivel de especie (Capítulos 4 y 5).

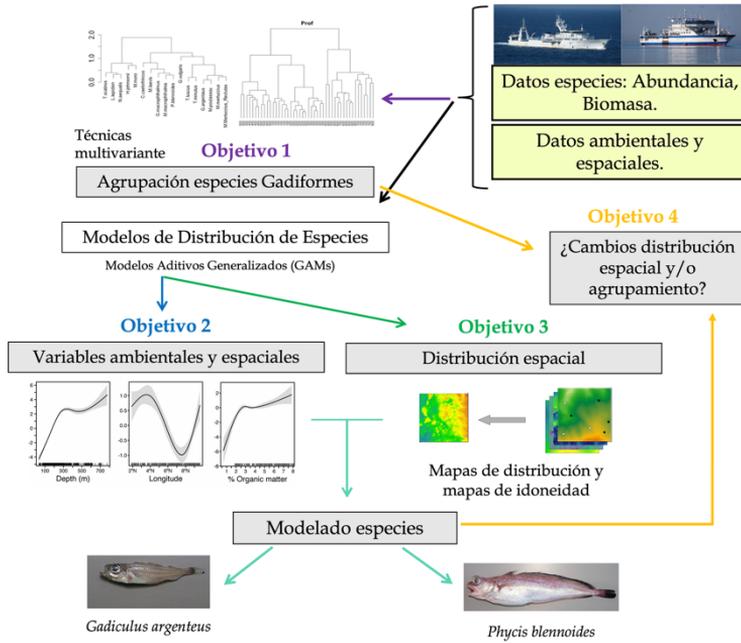


Figura 1.4. Esquema de la tesis.



Capítulo 2. Material y métodos

2.1. Zona de estudio

El área de estudio se sitúa en la zona sur del golfo de Vizcaya y se extiende entre las latitudes $41^{\circ} 51' N$ y $44^{\circ} 30' N$, y entre las longitudes $01^{\circ} 47' O$ y $11^{\circ} 00' O$. Desde una perspectiva pesquera y socioeconómica, la zona de estudio comprende las divisiones del ICES VIIIc, IXa y una pequeña parte de la VIIIb (ICES, 2004), que corresponde a las aguas territoriales españolas entre las desembocaduras de los ríos Miño y Bidasoa (Figura 2.1).

Desde un punto de vista administrativo, la zona está incluida dentro de la Demarcación Marina Noratlántica (NOR) (BOE, 2010) y ecológicamente forma parte de la región IV de OSPAR: golfo de Vizcaya y costa ibérica (OSPAR, 2000), así como de la ecorregión G del ICES: plataforma Atlántica del sur de Europa (ICES, 2004).

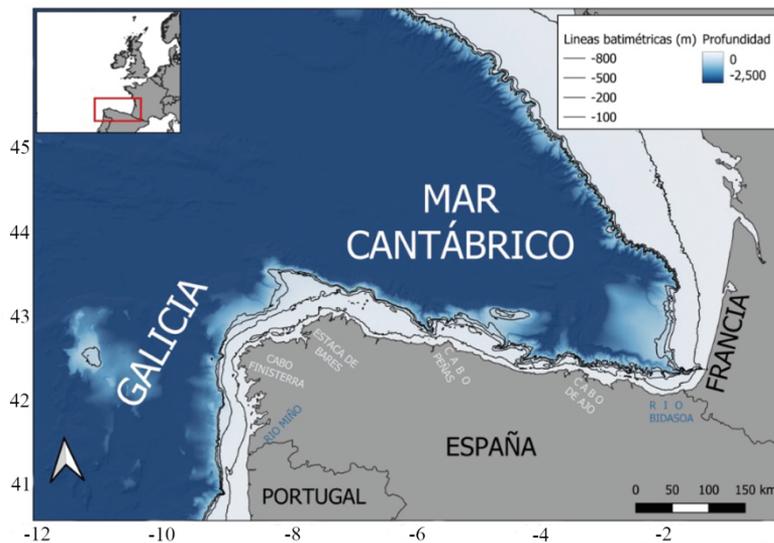


Figura 2.1. Localización de la zona de estudio.

2.1.1. Oceanografía

El área de estudio se sitúa en la zona de intergiros, delimitada al norte por la corriente Noratlántica (NAC, *North Atlantic Current*) y al sur por la corriente de Azores (AC, *Azores Current*). Estas corrientes se bifurcan al cruzar la dorsal mesoatlántica a partir de la corriente del Golfo, lo que influye en la circulación suave de la región, así como en sus características climáticas y oceanográficas.

2.1.1.1. Masas de agua

La mayor parte de las masas de agua que circulan por el noroeste de la Península Ibérica se originan en la corriente Noratlántica (NAC) o resultan de su interacción con la corriente mediterránea (MW, *Mediterranean Water*) (Pollard *et al.*, 1996; OSPAR, 2000). En el margen continental se distinguen principalmente cinco masas de agua, cada una situada a una profundidad diferente y con propiedades termohalinas características (Friocourt *et al.*, 2007; Hernández-Molina *et al.*, 2011) (Figura 2.2).

La masa de agua más superficial es la denominada “capa de mezcla” (ML, *Upper Ocean Mixed Layer*) que se corresponde con la parte superior de la superficie del océano donde el intercambio entre la atmósfera y el océano genera turbulencia superficial. Esta turbulencia provoca la mezcla del agua, creando una uniformidad vertical en términos de temperatura y salinidad y, por tanto, de densidad. Es la capa del océano que intercambia activamente materia y energía con la atmósfera (Cronin y Sprintall, 2001).

La profundidad de la capa de mezcla varía según la estación y las condiciones oceánicas locales. En la zona de estudio, esta capa alcanza su máxima profundidad en invierno con valores cercanos a 200 m a principios de marzo. En años excepcionalmente fríos, particularmente entre mediados del año 2000 y 2010, ha llegado hasta 350 m. En contraste, durante el verano la profundidad de la capa de mezcla se mantiene más constante, situándose alrededor de 25 m (Somavilla *et al.*, 2011).

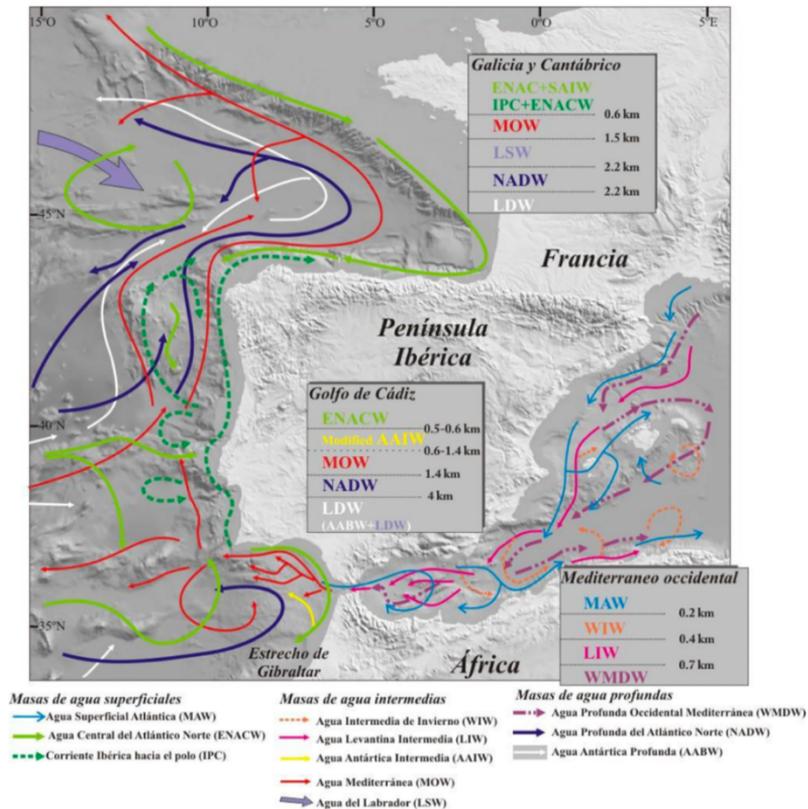


Figura 2.2. Esquema de la circulación superficial, intermedia y profunda alrededor del margen continental ibérico (modificado de Hernández-Molina *et al.*, 2011).

Bajo la capa de mezcla se encuentra el agua central del Atlántico Norte (ENACW, *Eastern North Atlantic Central Water*) que se extiende hasta los 600 m de profundidad y cuyo núcleo se sitúa alrededor de los 350 m. En su origen se distinguen dos ramas que se forman en áreas diferentes:

- La primera es una masa de agua subpolar que se mezcla con las aguas de la NAC, formando la ENACWsp (*Subpolar Mode*), la cual fluye hacia el sur (Ríos *et al.*, 1992; Pollard *et al.*, 1996).

- La segunda rama tiene un origen subtropical y se denomina ENACWst (Ríos *et al.*, 1992), se forma por la mezcla con aguas de la corriente de las Azores (AC) y fluye hacia el norte (Pingree, 1997).

Ambas ramas confluyen en el borde suroeste del golfo de Vizcaya, que actúa como área de formación del modo principal de la ENACW (González-Pola, 2006).

La parte más profunda de la ENACW, entre los 500 y 600 m de profundidad, presenta un mínimo de salinidad debido a la fuerte influencia del agua mediterránea que se encuentra inmediatamente por debajo (Pollard *et al.*, 1996).

A partir de los 600 m de profundidad se encuentra la masa de agua mediterránea (MW, *Mediterranean Water*), que se extiende hasta los 1500 m de profundidad y cuyo núcleo se sitúa alrededor de los 1000 m (Hernández-Molina *et al.*, 2011). Esta masa de agua se caracteriza por presentar salinidades elevadas y temperaturas relativamente altas (Friocourt *et al.*, 2007). Su origen radica en la mezcla entre el agua mediterránea de salida (*Mediterranean Outflow Water*, MOW) y el agua central del Atlántico Norte (*North Atlantic Central Water*, NACW) (Baringer y Price, 1999). La MW fluye desde el golfo de Cádiz hacia el norte a lo largo del talud ibérico-atlántico siguiendo la morfología del fondo, y entra en el golfo de Vizcaya guiado por la corriente del talud (Iorga y Lozier, 1999).

Por debajo de la MW se encuentra el agua del Labrador (LSW, *Labrador Sea Water*), una masa de agua generada por procesos convectivos en el mar del Labrador, situado entre Groenlandia y la costa noreste de la península del Labrador, en Canadá. En la zona de estudio, esta masa se extiende desde los 1500 m hasta los 2500 m de profundidad, con su núcleo alrededor de los 1800 m de profundidad (González-Pola, 2006). Se caracteriza por una baja salinidad y una alta concentración de oxígeno resultado de su proceso de formación en el mar del Labrador (Friocourt *et al.*, 2007; Castaño-Carrera *et al.*, 2011).

Entre los 2500 m y 4000 m de profundidad se encuentran las aguas profundas del Atlántico Norte (NADW, *North Atlantic Deep Water*), formadas por la mezcla de aguas de origen ártico con una pequeña contribución de aguas origen antártico (Valencia *et al.*, 2004).

Por debajo de la NADW se encuentra el agua profunda inferior (LDW, *Lower Deep Water*), una masa de agua originada por la mezcla de la corriente antártica profunda (AABW, *Antarctic Bottom Water*) y la corriente profunda del Labrador (LSW, *Labrador Sea Water*) (van Aken, 2000).

2.1.1.2. Afloramientos costeros

En el golfo de Vizcaya, los vientos juegan un papel importante dado que controlan los procesos de afloramiento (Blanton *et al.*, 1984; Garcia-Soto y Pingree, 2012), impulsan las corrientes (Garcia-Soto y Pingree, 2012; Kersalé *et al.*, 2016) y la propagación del oleaje (Bertin *et al.*, 2015). La circulación atmosférica en la zona de estudio está influenciada principalmente por dos centros de acción: una zona de altas presiones ubicada al sur del paralelo 40° N, cerca de las islas Azores, que transporta aire tropical marítimo (el anticiclón de las Azores), y una región de bajas presiones alrededor de los 60° N, cerca de Islandia, que transporta aire polar marítimo (la borrasca de Islandia) (Frouin *et al.*, 1990). La ubicación e intensidad de estos dos centros varía estacionalmente, siendo responsable de dos fenómenos oceanográficos presentes en la zona de estudio: afloramiento costero (*upwelling*) y hundimiento (*downwelling*) (Figura 2.3).

Durante la primavera y el verano, el anticiclón se desplaza hacia el noreste y la borrasca de Islandia pierde intensidad. Esto da lugar a la predominancia de vientos del norte en Galicia y del noreste en el mar Cantábrico (Ruiz-Villarreal *et al.*, 2006; Alvarez *et al.*, 2011) (Figura 2.3). Al soplar de forma paralela a la costa, el efecto Ekman provoca que las aguas superficiales costeras sean desplazadas hacia mar abierto (Wooster *et al.*, 1976). Como consecuencia, se genera un vacío en la costa que es llenado por el ascenso de aguas subsuperficiales más frías y ricas

en sales y nutrientes, un fenómeno conocido como afloramiento (Wooster *et al.*, 1976; McClain *et al.*, 1986). Este aporte de nutrientes a las capas superficiales iluminadas fomenta la proliferación de fitoplancton, lo que favorece la producción biológica (McClain *et al.*, 1986; Botas *et al.*, 1990). El afloramiento se extiende a lo largo de las costas gallegas hasta Santander, considerado el límite del fenómeno en el norte de la Península Ibérica (Rasilla y Fernández, 1999). La intensidad y la continuidad en el tiempo del afloramiento es mayor en las costas de Galicia que en las del mar Cantábrico, lo que convierte a Galicia en una zona de alta productividad (Lavín *et al.*, 1998; Llope *et al.*, 2006).

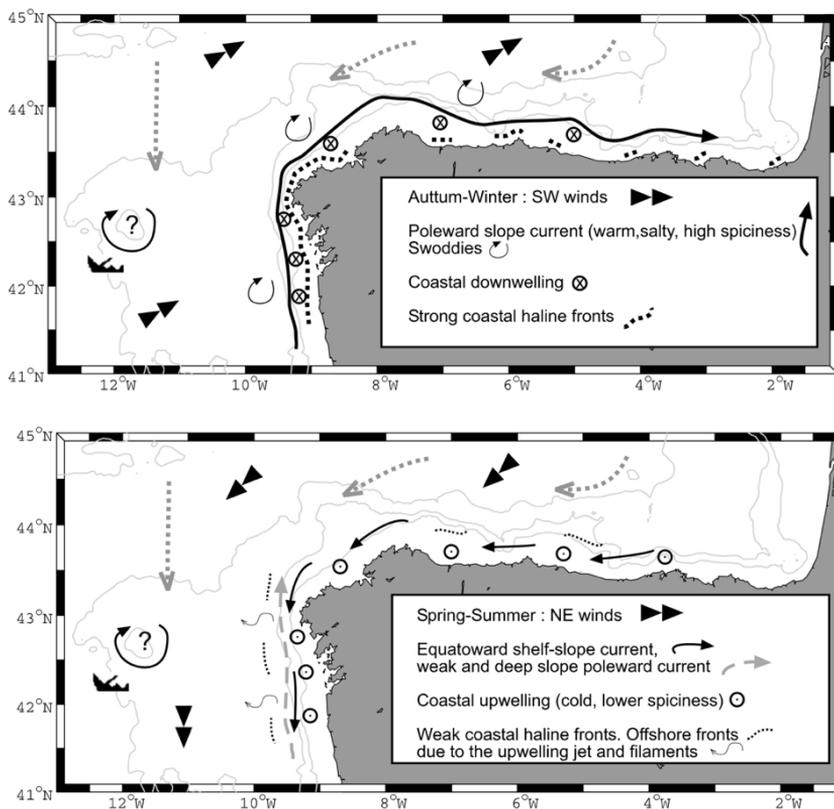


Figura 2.3. Esquema de la circulación de las aguas superficiales en la costa de Galicia y el mar Cantábrico durante el afloramiento (primavera-verano) y el hundimiento (otoño-invierno) (modificada de Ruiz-Villareal *et al.*, 2006).

En otoño e invierno, en cambio, el anticiclón se desplaza hacia el sur y pierde intensidad, permitiendo que la borrasca se refuerce. Esto genera vientos de componente sur y suroeste en Galicia y del oeste en el mar Cantábrico (Ruiz-Villarreal *et al.*, 2006; Alvarez *et al.*, 2014) (Figura 2.3). Estos vientos desplazan el agua superficial contra la costa (Lavín *et al.*, 1998) y, debido al efecto Ekman, el agua superficial tiende a descender, provocando un fenómeno conocido como hundimiento costero. Este fenómeno lleva oxígeno y agua superficial a mayores profundidades, pero disminuye la disponibilidad de nutrientes en la superficie, lo que puede afectar negativamente la productividad biológica en estas áreas. La transición entre estos regímenes suele ocurrir en los meses de septiembre y octubre (Blanton *et al.*, 1984, 1987).

2.1.2. Geomorfología del fondo

En la zona de estudio, desde una perspectiva longitudinal que integra características geofísicas y oceanográficas, se diferencian dos regiones principales: Galicia y el mar Cantábrico (Fernández-Salas *et al.*, 2015) (Figura 2.4).

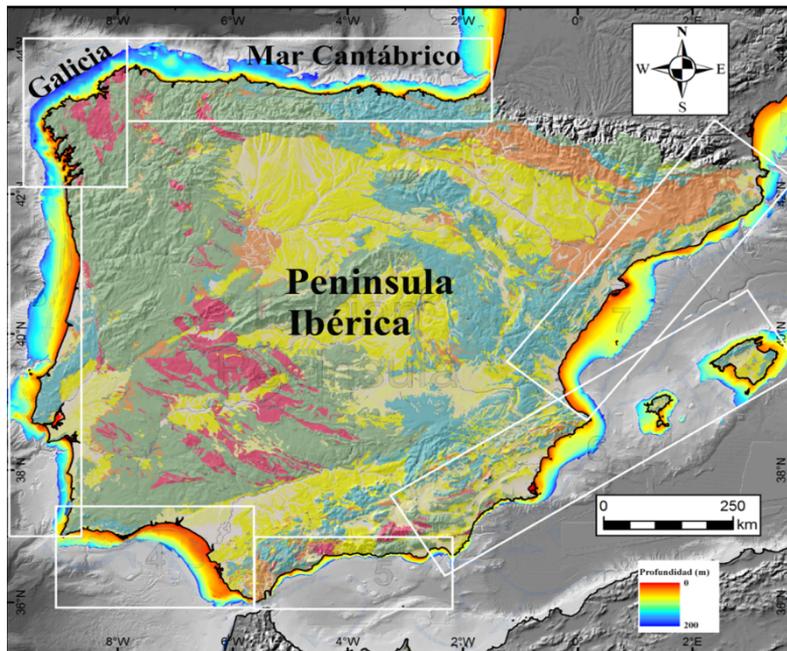


Figura 2.4. División geológica y oceanográfica de la zona de estudio (modificada de Fernández-Salas *et al.*, 2015).

Asimismo, desde un punto de vista batimétrico, en la zona de estudio se identifican tres zonas principales: la plataforma continental, el borde de la plataforma y el talud continental (Sánchez, 1993) (Figura 2.5).

2.1.2.1. Plataforma continental

La plataforma continental es la extensión submarina de los continentes, que se extiende desde la línea de costa hasta el borde del talud. Se caracteriza por una superficie prácticamente plana o con una pendiente suave y su profundidad varía desde los 20 m en zonas tropicales hasta los 550 m en regiones polares, y una anchura que va desde menos de 2 km en algunas partes de la costa de California hasta los 1210 km en la costa norte de Siberia (Durán y Guillén, 2018). El borde exterior suele seguir una alineación similar al perfil costero, formando una franja que, en ocasiones, se ve alterada por cañones submarinos, cuyas cabeceras se desarrollan sobre la plataforma a distancias variables de la costa (Sánchez, 1993). Esta área es una de las más accesibles y productivas de los océanos, destacando

por su alta biodiversidad y abundancia de recursos naturales, como los pesqueros y minerales.

La plataforma continental puede dividirse longitudinalmente en tres zonas principales: interna, media y externa (Figura 2.5). Cada una presenta características geológicas y oceanográficas particulares, determinadas por la dinámica sedimentaria, la interacción con el océano abierto y la actividad tectónica.

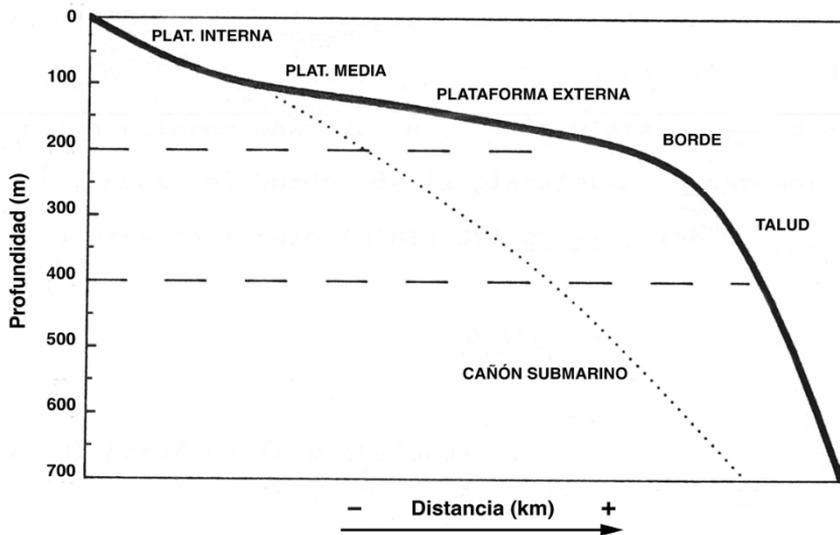


Figura 2.5. Zonación de la plataforma continental de la zona de estudio (modificada de Sánchez, 1993).

La plataforma interna se sitúa a continuación de la zona infralitoral, la cual, en el área de estudio, se extiende desde la línea máxima de la bajamar hasta aproximadamente los 50 m de profundidad, aunque por lo general no supera los 15–20 m (Templado *et al.*, 2012). Esta sección de la plataforma continental se caracteriza por su estrecha conexión con los procesos costeros, lo que favorece una gran diversidad de sedimentos, aportados principalmente por los ríos y, en menor medida, por la erosión de la línea de costa y el transporte litoral.

La plataforma media corresponde a la zona comprendida entre el final de la plataforma interna y el inicio de la plataforma exterior. Su límite inferior no está definido por una profundidad fija, sino que queda delimitado por las características sedimentológicas (Sánchez, 1993). Esta zona se caracteriza por su transición gradual entre las áreas costeras más influenciadas por la dinámica continental y las partes más profundas con condiciones netamente marinas. La plataforma media presenta sedimentos variados que son resultado de la combinación de procesos de transporte litoral y sedimentación de origen marino.

La plataforma externa se extiende desde el final de la plataforma media hasta el comienzo del talud continental. La influencia continental desaparece casi por completo y la sedimentación se vuelve exclusivamente marina. En esta zona, las corrientes suaves y estables facilitan la sedimentación de partículas finas.

Cantábrico

En el mar Cantábrico, la plataforma continental es estrecha, con un ancho que varía entre 4 y 31 km, y su límite se sitúa entre los 170 y 245 m de profundidad, dependiendo de la zona (Ercilla *et al.*, 2008; Sánchez-Lafuente, 2015). Presenta una orientación este-oeste y tiende a ensancharse hacia el oeste (Lavín *et al.*, 2006). La cobertura sedimentaria de la plataforma es escasa y presenta altos porcentajes de arenas y sedimentos de grano grueso en comparación con la capa sedimentaria de la vecina plataforma francesa (Jouanneau *et al.*, 2008). Esto se debe tanto al bajo aporte de material, predominantemente de grano grueso, procedente de los pequeños ríos de montaña que desembocan en la región (Maneux *et al.*, 1999), como a la elevada evacuación de sedimentos hacia la cuenca oceánica debido al sistema de drenaje presente en la zona (Ercilla *et al.*, 2008). Este sistema, compuesto por los cañones submarinos como los de Santander, Lastres, Avilés y Capbreton, junto con procesos de inestabilidad sedimentaria, transporta los sedimentos hacia las zonas más profundas del golfo de Vizcaya (Ercilla *et al.*, 2008).

Además, la plataforma cantábrica presenta numerosos afloramientos rocosos distribuidos de manera irregular a lo largo de su superficie (Rey y Medialdea, 1989), una plataforma marginal con forma de monte submarino (El Cachucho) (Sánchez *et al.*, 2009), y una gran variedad de fondos sedimentarios que dan lugar a diversos tipos de hábitats y a un aumento del efecto ecotónico (Sánchez y Serrano, 2003; Serrano *et al.*, 2006).

Galicia

La plataforma continental de Galicia presenta una anchura ligeramente mayor que la del mar Cantábrico, variando entre 15 y 50 km (Druet, 2015; Sánchez-Lafuente, 2015), y al igual que la cantábrica, presenta una baja acumulación de sedimentos (Lantzsch *et al.*, 2009). La presencia de rías, formaciones costeras generadas por la inundación de antiguos valles fluviales debido al hundimiento del terreno y el posterior aumento del nivel del mar (Rey, 1993), influye en la distribución de los depósitos sedimentarios de la plataforma costera. En este contexto, se diferencian dos grandes provincias sedimentarias: al norte y al sur del cabo Finisterre (López-Jamar *et al.*, 1992).

Las rías situadas al norte, conocidas como Rías Altas, son estrechas, abruptas y de corta extensión, con escaso aporte fluvial y variedad de orientaciones (Bode, 1998). En cambio, las rías al sur, denominadas Rías Baixas, presentan una orientación predominantemente noreste-suroeste, mayor tamaño, anchura, profundidad, así como una mayor influencia de los aportes fluviales (Bode, 1998). Así, la extensión y posición de los depósitos de arena y fango en cada provincia están determinados por la orografía costera, el afloramiento costero y los valores relativos del flujo de agua y del material suspendido cercano al fondo.

Al sur del cabo Finisterre, existe una transición en el tamaño de grano de los sedimentos desde la parte interna de las Rías Baixas hacia la plataforma continental. En la plataforma interna, los sedimentos son mayoritariamente

fangosos debido a los aportes de las rías, mientras que en la plataforma media se observa una mayor proporción de arena (Rey y Medialdea, 1989; Rey, 1993). En la plataforma externa, donde disminuye la influencia de las rías y el afloramiento cobra mayor importancia, los sedimentos contienen una proporción aún mayor de arena (Rey y Medialdea, 1989).

Los sedimentos fluviogénicos procedentes de los ríos Miño y Duero se resuspenden durante las tormentas invernales y son transportados hacia el norte por una corriente de fondo que fluye en dirección al Polo (Dias *et al.*, 2002). La disponibilidad de estos sedimentos finos favorece la formación de áreas bien delimitadas de deposición de fangos en la plataforma media. Estas zonas, con orientación norte-sur y localizadas a profundidades entre los 100 y 120 m, son conocidas como el Cinturón de Fango de Galicia debido a su forma alargada, que sigue un patrón paralelo a la línea de costa (Lantzsch *et al.*, 2009).

Por su parte, la plataforma continental al norte del cabo Finisterre se caracteriza por una distribución de sedimentos más uniforme, dominada principalmente por depósitos arenosos. Estos sedimentos se generan por los procesos de afloramiento que tienen lugar en las costas de Galicia (López-Jamar *et al.*, 1992; Tserpes *et al.*, 2008).

2.1.2.2. Borde de la plataforma

Es la zona que conecta la plataforma continental con el talud, caracterizada por un cambio acusado en la pendiente, generando un punto de inflexión con un perfil ligeramente convexo (Figura 2.5).

En el Cantábrico, esta transición suele situarse a una profundidad promedio de 185 m y tiene una pendiente pronunciada, con un desnivel medio cercano al 12 % (Lavín *et al.*, 2006; Fernández-Salas *et al.*, 2015). En contraste, en Galicia, el borde de la plataforma se encuentra generalmente entre los 150 y 180 m de profundidad (Bender *et al.*, 2012; Sánchez-Lafuente, 2015), aunque en algunas

áreas puede extenderse hasta los 300 m (Druet, 2015). A diferencia del mar Cantábrico, la pendiente en las aguas gallegas es más suave (Druet, 2015).

2.1.2.3. Talud continental

Representa la porción central del margen continental, extendiéndose desde el borde de la plataforma hasta la llanura abisal (Figura 2.5).

En el mar Cantábrico, el talud presenta una pendiente media en torno a los 7 °, que aumenta a medida que nos desplazamos hacia el oeste, y su límite inferior se sitúa entre los 4700 y 4800 m de profundidad. Por su parte, en Galicia, su límite inferior se sitúa en torno a los 5000 m de profundidad y la pendiente varía entre 4 ° y 6 °, aunque localmente puede alcanzar los 12 °. En ambas zonas, la parte superior del talud se caracteriza por estar erosionado por numerosos cañones submarinos, como los de Ajo, Avilés, Laxe, El Ferrol o San Jorge.

2.2. Obtención de los datos biológicos

Esta tesis se basa en los datos procedentes de la campaña oceanográfica DEMERSALES (SP-NSGFS, ICES, 2017). Esta campaña es llevada a cabo por el Instituto Español de Oceanografía (IEO) cada año entre septiembre y octubre desde el año 1983 (excepto en 1987) en la plataforma continental del noroeste de la península ibérica usando una metodología estandarizada. En sus inicios, el objetivo principal era la evaluación de los recursos de interés comercial en las zonas arrastrables. A partir de 1992, se mejoró e incrementó la recopilación de información biológica y ecológica, abarcando todos los grupos faunísticos. Este cambio permitió adoptar un enfoque ecosistémico, cuyo propósito es evaluar el impacto antrópico y natural sobre el ecosistema demersal de la zona.

La campaña utiliza una metodología de muestreo aleatorio estratificado, en la que el área se divide en 15 estratos. Estos estratos son el resultado de la combinación de tres estratos de profundidad (70–120 m, 121–200 m, 201–500 m)

y cinco sectores geográficos, delimitados por los principales accidentes geográficos. De oeste a este, los sectores son: “río Miño–cabo Finisterre” (MF) y “cabo Finisterre–cabo Estaca de Bares” (FE), “cabo Estaca de Bares–cabo de Peñas” (EP), “cabo de Peñas–cabo de Ajo” (PA) y “cabo de Ajo–río Bidasoa” (AB) (Figura 2.6). Además, se realizan lances adicionales en profundidades menores de 70 m y mayores de 500 m. Aunque estos lances, denominados “especiales”, no se utilizan para la evaluación de los recursos, proporcionan información valiosa sobre la biodiversidad de esos estratos y han sido incluidos en esta tesis.

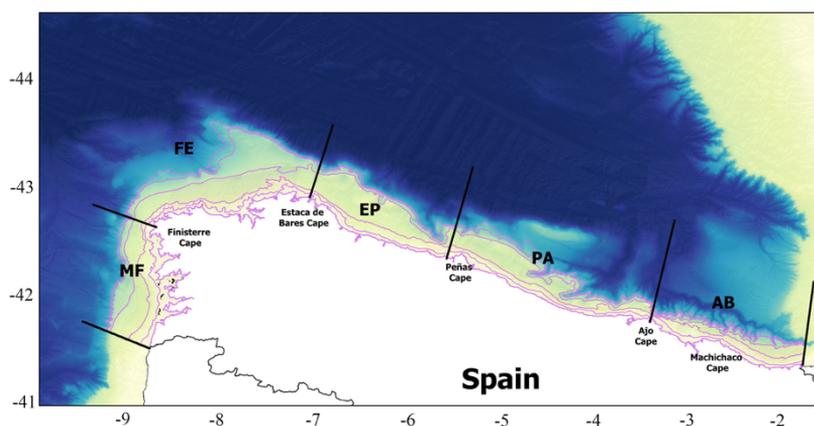


Figura 2.6. Sectores geográficos y estratos de profundidad de la campaña DEMERSALES.

La unidad de muestreo en este estudio, denominada “lance”, consiste en arrastres de fondo realizados con luz diurna, con una duración de 30 min a una velocidad de 3 nudos, utilizando un arte de arrastre tipo “baca 44/60” con una luz de malla en el saco de 10 mm (ICES, 2017). El aparejo presenta una apertura media horizontal de 18,9 m y vertical de 2,0 m. En cada lance se registró el peso (en gramos), el número de ejemplares y la distribución de tallas (en cm) de cada especie capturada. Este trabajo se basa en los datos recogidos entre 1998 y 2019, que comprenden un total de 2814 lances (Tabla 2.1), que cubren toda la zona de estudio y que abarcan un rango de profundidad entre 36 y 846 m (Figura 2.7).

Tabla 2.1. Número anual de lances por estrato de profundidad y total correspondiente al periodo 1998–2019.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70–120	121–200	201–500	>500	
1998	3	21	58	35	6	123
1999	3	23	59	35	8	128
2000	3	21	59	33	5	121
2001	3	21	59	33	6	122
2002	3	20	56	33	7	119
2003	3	21	57	34	5	120
2004	3	21	59	34	3	120
2005	3	24	58	34	8	127
2006	2	22	59	35	9	127
2007	3	22	60	35	6	126
2008	5	23	61	40	11	140
2009	4	21	67	38	11	141
2010	2	22	57	35	12	128
2011	2	21	57	33	9	122
2012	2	20	57	36	11	126
2013	3	20	60	35	12	130
2014	2	21	59	38	13	133
2015	3	22	59	35	13	132
2016	3	21	59	36	15	134
2017	3	22	62	36	12	135
2018	2	22	59	35	12	130
2019	3	22	57	35	13	130
Total	63	473	1298	773	207	2814

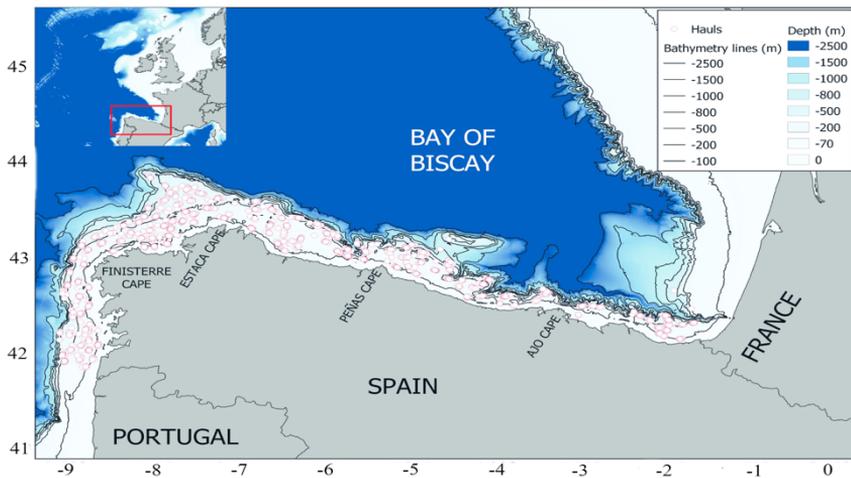


Figura 2.7. Distribución espacial de los lances realizados durante la campaña DEMERSALES entre 1998 y 2019.

2.3. Especies objetivo

De las 44 especies de gadoideos registradas en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico (Tabla 1.2), se capturaron 24 especies en la campaña DEMERSALES durante el periodo de estudio (1998–2019) (Tabla 2.2; Figura S2.1).

2.4. Datos ambientales

La selección de las variables ambientales adecuadas para explorar la distribución espacial de las especies es fundamental en el diseño del modelo, ya que determina su precisión predictiva y capacidad. Es esencial identificar las variables relevantes para la especie, evitando la inclusión de variables irrelevantes que puedan sesgar los resultados o causar sobreajuste del modelo (Peterson *et al.*, 2007). El sobreajuste ocurre cuando el modelo se adapta excesivamente a datos específicos, perdiendo su capacidad de generalización (Elith y Leathwick, 2009). Elegir variables clave mejora la robustez y aplicabilidad de las predicciones.

Estudios previos que utilizan modelos de distribución han identificado diversas variables ambientales que influyen en la presencia y distribución de los gadiformes. Entre estas variables se encuentran la profundidad (Hedger *et al.*, 2004; Tserpes *et al.*, 2008; Katsanevakis y Maravelias, 2009; Katsanevakis *et al.*, 2009; Asjes *et al.*, 2016; González-Irusta y Wright, 2016a, 2016b), el tipo de sustrato, el porcentaje de materia orgánica o de carbonatos, y la salinidad del fondo (Katsanevakis *et al.*, 2009; Asjes *et al.*, 2016; Parra *et al.*, 2017), así como la temperatura del fondo (Hedger *et al.*, 2004; Maravelias *et al.*, 2007a). También se han identificado factores como la saturación de oxígeno en el fondo (Parra *et al.*, 2017), la concentración de clorofila-a (Lelièvre *et al.*, 2014; Druon *et al.*, 2015), la posición de captura (Tserpes *et al.*, 2008; González-Irusta y Wright, 2017), la pendiente del fondo (Parra *et al.*, 2017) y el año de captura (Tserpes *et al.*, 2008; Asjes *et al.*, 2016).

Tabla 2.2. Listado de las 24 especies del orden Gadiformes capturadas durante la campaña oceanográfica DEMERSALES (1998-2019), indicando su nombre científico y común, código FAO, tipo de interés comercial, peso total y número de individuos.

Nombre científico	Nombre común	Código FAO	Tipo	Peso (kg)	Numero (indiv)
<i>Micromesistius pontassou</i>	Lirio	WHB	Com.	191.800,729	6.596.513
<i>Merluccius merluccius</i>	Merluza	HKE	Com.	15.981,016	494.859
<i>Gadiculus argenteus</i>	Marujito	GDG	No Com.	9015,507	1.573.063
<i>Trisopterus luscus</i>	Faneca	BIB	Com.	3055,959	30.864
<i>Phycis blennoides</i>	Locha	BFB	Com.	2010,455	13.771
<i>Trisopterus minutus</i>	Fodón	POD	Com.	1065,269	27.909
<i>Trachyrincus scabrus</i>	-----	TSU	No Com.	1014,99	3199
<i>Molva macrophthalma</i>	Pez palo	BLI	Com.	817,051	8964
<i>Coelorinchus caelorinchnus</i>	-----	CQL	No Com.	273,072	5319
<i>Malacocephalus laevis</i>	-----	MLL	No Com.	151,642	1588
<i>Nezumia aequalis</i>	-----	NZA	No Com.	119,554	5303
<i>Lepidion lepidion</i>	-----	LPJ	No Com.	87,084	1579
<i>Mora moro</i>	Farol	RIB	Com.	29,597	305
<i>Pollachius pollachius</i>	Abadejo	POL	Com.	29,201	13
<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	Barbada	GGR	Com.	24,353	1427
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	-----	RNG	No Com.	10,913	27
<i>Molva molva</i>	Maruca	LIN	Com.	4,967	6
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	Barbada	GGU	Com.	2,698	199
<i>Melanonus zugmayeri</i>	-----	MZY	No Com.	0,794	15
<i>Hymenocephalus italicus</i>	-----	HYS	No Com.	0,750	97
<i>Halargyreus johnsonii</i>	-----	MHJ	No Com.	0,429	67
<i>Coelorinchus labiatus</i>	-----	CQV	No Com.	0,176	3
<i>Gadella maraldi</i>	-----	GDL	No Com.	0,009	1
<i>Raniceps raninus</i>	-----	RCR	No Com.	0,005	1

Tomando como base estos trabajos y la información sobre la ecología de las especies de gadiformes presentes en la zona de estudio, en esta tesis se usaron dos tipos de datos ambientales: variables estáticas, que no presentan variaciones significativas a lo largo del periodo de estudio, y variables dinámicas, que muestran fluctuaciones anuales importantes (Tabla 2.3). Estas variables se utilizaron para generar las capas ambientales necesarias para los análisis posteriores (ver apartados 2.4.1 y 2.4.2).

Tabla 2.3. Resumen de las variables ambientales consideradas en los análisis. La unidad “adim.” hace referencia a una variable adimensional, es decir, sin unidad física. En el caso de la salinidad, se expresa como salinidad práctica (adimensional), siguiendo los criterios de la UNESCO (1981).

Variable	Tipo	Descripción	Unidad
Estática			
Latitud	Abiótica	Latitud media del lance	m
Longitud	Abiótica	Longitud media del lance	m
Profundidad	Abiótica	Profundidad media del lance	m
Pendiente	Abiótica	Inclinación del fondo del mar	°
Fango	Abiótica	Sedimento tamaño de grano <62 µm	%
Arena fina	Abiótica	Sedimento tamaño de grano 62-500 µm	%
Arena gruesa	Abiótica	Sedimento tamaño de grano >500 µm	%
Materia orgánica	Abiótica	Contenido materia orgánica del sedimento	%
Dinámica			
Año	Abiótica	Año de muestreo (DEMERSALES)	año
Temperatura fondo	Abiótica	Temperatura a 5 m del fondo de cada lance	° C
Salinidad del fondo	Abiótica	Salinidad a 5 m del fondo de cada lance	adim.
Clorofila media	Biótica	Concentración media clorofila-a (bloom)	mg/m ³
Clorofila máxima	Biótica	Concentración máxima clorofila-a (bloom)	mg/m ³
Día clorofila máxima	Biótica	Día del año con concentración máxima de clorofila-a	día
Anomalía relativa clorofila	Biótica	Desviación respecto al promedio histórico de clorofila-a	día

Para la creación de las capas ambientales, tanto estáticas como dinámicas, se siguieron los siguientes protocolos:

1. Siguiendo las recomendaciones de la Agencia Europea del Medio Ambiente (EEA) para la representación de información cartográfica relacionada con la Directiva Marco sobre la Estrategia Marina (MSFD, *Marine Strategy Framework Directive*), todas las capas fueron re proyectadas a la proyección acimutal equivalente de Lambert (LAEA, *Lambert Azimuthal Equal Area*), conforme a las especificaciones del Sistema Europeo de Referencia Terrestre 89 (*datum ETRS89*)

LAEA (ETRS-LAEA) (EEA, 2012; INSPIRE, 2018).

2. Se definió la posición de cada lance como el punto medio entre su inicio y su final. Esta posición se usó para extraer de las capas de información espacial los valores ambientales estáticos y dinámicos asociados a cada lance.

3. Para minimizar el error inherente a los muestreos basados en lances, todas las capas fueron reescaladas a una resolución de cuadrícula de 3 x 3 km. Esta resolución se definió teniendo en cuenta la velocidad (3 nudos) y el tiempo (30 minutos) de arrastre de los lances. Así, considerando que 1 nudo = 1 milla náutica/h = 1852 m/h, un lance recorre aproximadamente 2778 m.

4. El rango batimétrico de todas las capas ambientales se ajustó al rango de profundidad de los lances realizados entre 1998 y 2019, que varía de 36 a 846 m.

5. La campaña oceanográfica DEMERSALES se desarrolla exclusivamente sobre fondos sedimentarios blandos. Dado que la zona de estudio presenta numerosos afloramientos rocosos en este tipo de fondos (Sánchez, 1993; Fernández-Salas *et al.*, 2015), se descargó en formato ráster la capa de tipos de fondo sedimentario desde el portal EMODnet Geology (<https://www.emodnet-geology.eu>). Esta capa se utilizó como máscara para eliminar las áreas rocosas en todas las capas ambientales, asegurando su exclusión en las predicciones de los modelos.

2.4.1. Variables estáticas

2.4.1.1. Batimetría y derivados

La capa batimétrica se obtuvo a través del portal EMODnet Bathymetry (<https://emodnet.ec.europa.eu/en/bathymetry>), descargando el modelo digital del terreno (MDT) armonizado en formato ráster para Galicia y el mar Cantábrico, con una resolución aproximada de 115 m. Mediante el lenguaje de

programación R (R Core Team, 2020) y la función *terrain* del paquete “raster” (Hijmans, 2023), se obtuvo un parámetro derivado de la profundidad: la pendiente (Figura 2.8). Aunque esta función permite calcular otras variables topográficas como la orientación o la rugosidad, únicamente se utilizó la pendiente, al considerarse la única con relevancia ecológica para peces demersales en fondos blandos. El resto de los derivados son más adecuados para caracterizar hábitats estructurados o asociados a especies sésiles.

2.4.1.2. Características del fondo

Durante las campañas realizadas entre 2014 y 2019, se obtuvieron 558 muestras de sedimento en la zona de estudio mediante una draga *box-corer*, con el objetivo de caracterizar sedimentológicamente el fondo marino y determinar su composición granulométrica y el porcentaje de materia orgánica.

El muestreo siguió un protocolo establecido en dos fases. En la primera, se priorizó la recolección de datos en las cuadrículas utilizadas en el diseño de muestreo de DEMERSALES, coincidiendo con los lances de la campaña oceanográfica. Una vez cubiertas estas cuadrículas, la segunda fase se enfocó en tomar muestras en las zonas sin datos, reduciendo progresivamente la distancia máxima entre cualquier punto de la zona de estudio y un punto muestreado. La obtención de las muestras se realizó con el barco en posición estática, utilizando su sistema de posicionamiento dinámico. La localización de cada draga fue registrada mediante GPS para garantizar su georreferenciación. Tras su recolección, las muestras fueron etiquetadas y almacenadas a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Granulometría

En el laboratorio, las muestras se secaron en una estufa a $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta alcanzar un peso constante (aproximadamente 24 h). Antes de analizar el tamaño de las partículas mediante un equipo de difracción láser (Mastersizer 2000, Malvern Instruments), se realizó un análisis visual preliminar de las muestras. Si

la muestra estaba compuesta por granos finos, se pasaba directamente por el analizador de sedimentos añadiendo previamente 5 ml de polifosfato sódico en solución acuosa para disgregar los posibles agregados de sedimento. En cambio, si la muestra contenía partículas gruesas (por ejemplo, fragmentos de cascajo), se realizaba un pre-tamizado a 2000 y 1000 micras (μm). La fracción de la muestra que atravesaba estos tamices se procesaba en el analizador tras añadirle 5 ml de polifosfato sódico en medio acuoso.

A partir del análisis se obtuvieron, en micras, los valores del diámetro medio (Q_{50}), el primer cuartil (Q_{25}), el tercer cuartil (Q_{75}) y el coeficiente de selección ($S_0 = Q_{75}/Q_{25}$). En muestras con partículas gruesas, los valores de las fracciones retenidas en los tamices se añadieron y se recalcularon los valores de Q_{50} , Q_{25} , Q_{75} y S_0 . Finalmente, según el diámetro de las partículas, a cada muestra se asignó un porcentaje de fango ($<62 \mu\text{m}$), de arena fina ($62\text{--}500 \mu\text{m}$) y de arena gruesa ($>500 \mu\text{m}$).

Determinación de la materia orgánica del sedimento

El contenido de materia orgánica en los sedimentos se calculó mediante la calcinación de las muestras a $450 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 24 h, tras haber sido previamente secadas a $100 \text{ }^\circ\text{C}$ durante el mismo periodo de tiempo. La pérdida en peso de la muestra seca tras la calcinación se consideró como la cantidad de materia orgánica presente en cada muestra.

Con los datos obtenidos de granulometría y materia orgánica de todas las muestras y sus coordenadas geográficas, se generaron capas ráster de porcentaje de fango, arena fina, arena gruesa y de materia orgánica a la resolución final de $3 \times 3 \text{ km}$ interpolando los datos con la función *fit.gstatModel* del paquete “GSIF” (Hengl *et al.*, 2017) (Figura 2.8).

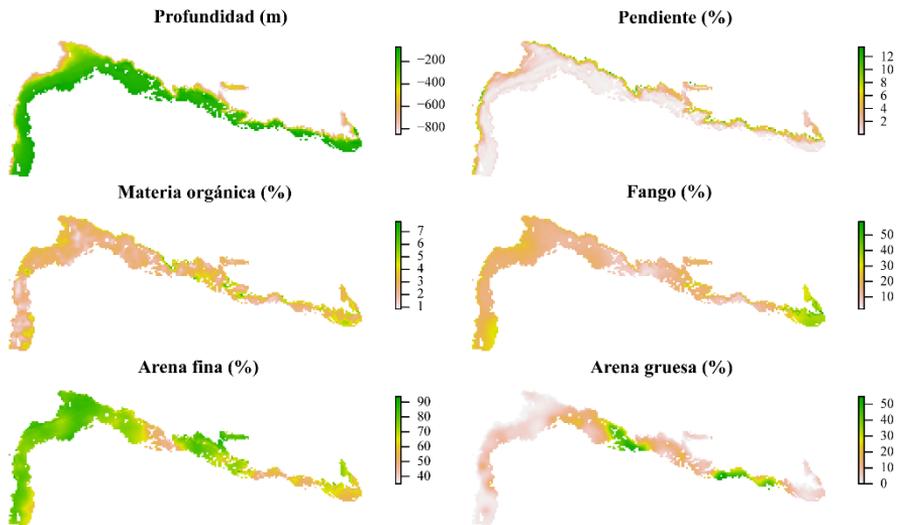


Figura 2.8. Distribución espacial de las variables estáticas en la zona de estudio: profundidad, pendiente e información sedimentológica.

2.4.2. Variables dinámicas

2.4.2.1. Temperatura y salinidad del fondo

Al finalizar cada lance, se realizó el muestreo hidrográfico utilizando un sistema CTD Sea-Bird SBE 25, con el que se obtuvo un perfil vertical de la temperatura y la salinidad de la columna de agua en la posición de la virada del lance. Tras el procesado de los datos, se extrajeron los valores registrados a 5 m del fondo (límite máximo por seguridad), y se consideraron como los datos representativos de salinidad y temperatura del fondo. La información puntual obtenida mediante CTD se interpoló a capas continuas mediante técnicas geoestadísticas de *kriging* de regresión, utilizando la profundidad como covariable. Para ello, se empleó la función *fit.gstatModel* del paquete “GSIF” de R (Hengl *et al.*, 2017), generando una capa anual de temperatura (Figura 2.9) y otra de salinidad del fondo (Figura 2.10) correspondientes al periodo de realización de la campaña DEMERSALES (septiembre-octubre). Por tanto, estas capas reflejan las condiciones medias del fondo durante esos meses y no deben considerarse representativas del conjunto del año.

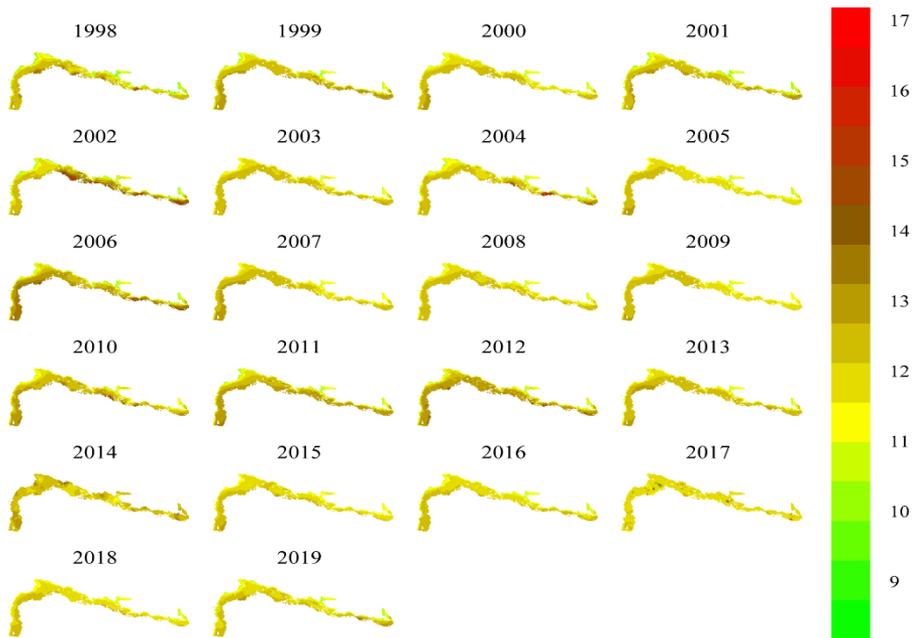


Figura 2.9. Distribución espacial de la temperatura del fondo (°C) en la zona de estudio durante el periodo 1998–2019, a partir de los registros de CTD obtenidos en las campañas DEMERSALES.

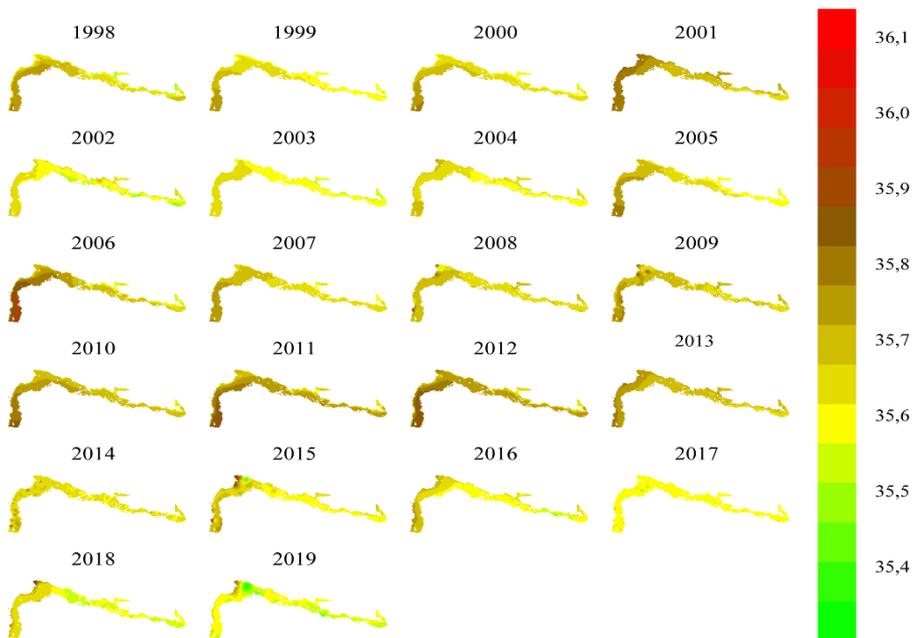


Figura 2.10. Distribución espacial de la salinidad del fondo en la zona de estudio durante el periodo 1998–2019, a partir de los registros de CTD obtenidos en las campañas DEMERSALES.

2.4.2.2. Clorofila

A través del proyecto GlobColour (<https://www.globcolour.info/>), se obtuvieron datos semanales de la concentración de clorofila-a (en mg/m^3) para Galicia y el mar Cantábrico, correspondientes al periodo 1998–2019. Estos datos, en formato ráster con una resolución espacial de 22×22 km, permitieron calcular, para cada cuadrícula y para cada año, la concentración media (Chl_{mean}) (Figura 2.11), la concentración máxima (Chl_{max}) (Figura 2.12) y la fecha de máxima concentración (D_{max}) (Figura 2.13) durante el bloom fitoplanctónico, que ocurre en la zona entre los meses de marzo y mayo.

Adicionalmente, se calculó un cuarto índice: la anomalía relativa (AD) (Figura 2.14), que mide el adelanto o retraso de la fecha de máxima concentración de clorofila-a con respecto a la fecha promedio de cada celda. Este índice se define como:

$$AD_{c,a} = D_{\text{max}_{c,a}} - D_{\text{clim}_c}$$

donde $D_{\text{max}_{c,a}}$ es el día de máxima concentración de clorofila-a en la cuadrícula c y año a y D_{clim_c} , es la fecha promedio de D_{max} en la cuadrícula c . Por ejemplo, un valor de $AD = +10$ indica un retraso de 10 días en el bloom fitoplanctónico para esa cuadrícula y año con respecto a su promedio histórico.

Finalmente, todas las capas de clorofila se re proyectaron en R a la resolución final de 3×3 km mediante interpolación bilineal.

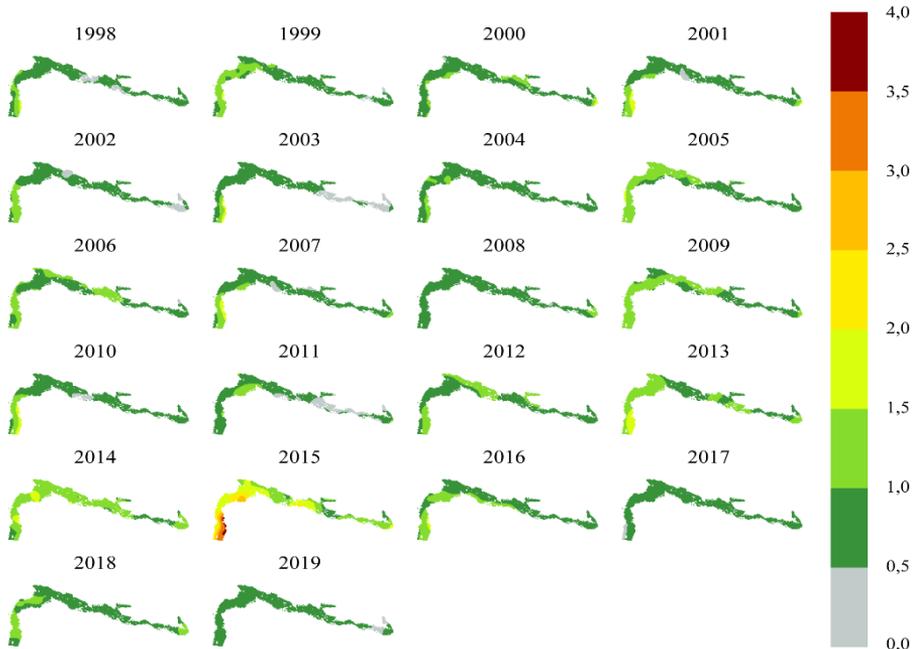


Figura 2.11. Concentración media de clorofila-a (mg/m^3) en la zona de estudio (1998–2019).

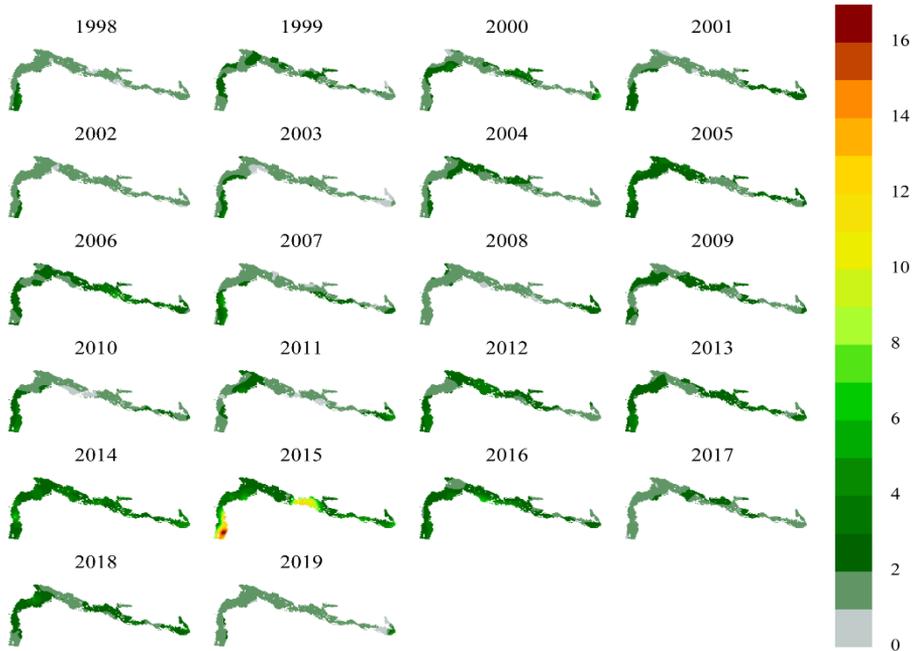


Figura 2.12. Concentración máxima de clorofila-a (mg/m^3) en la zona de estudio (1998–2019).

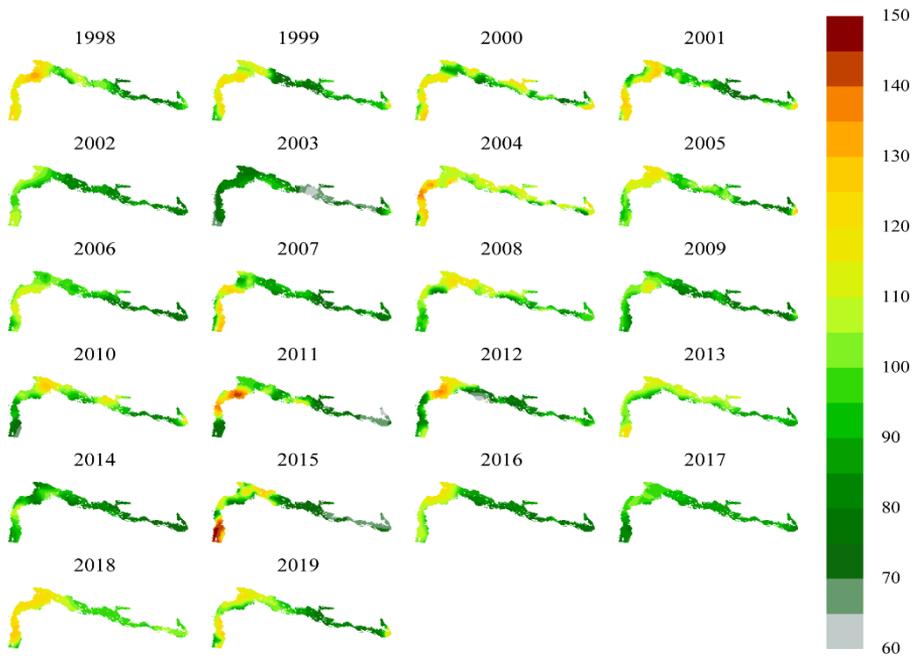


Figura 2.13. Día de concentración máxima de clorofila-a en la zona de estudio (1998–2019).

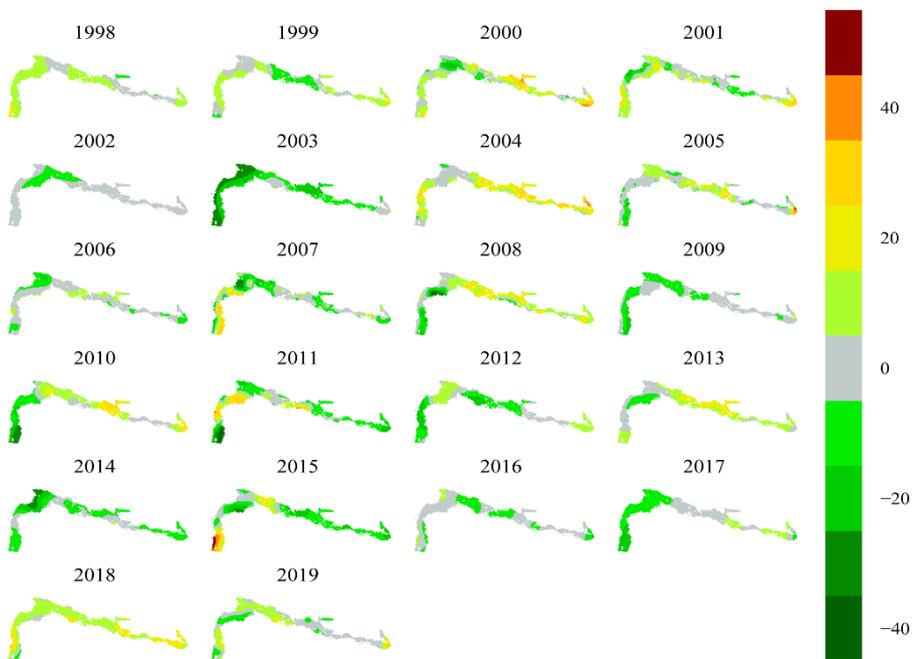


Figura 2.14. Anomalía relativa (días) de la clorofila-a en la zona de estudio (1998–2019).

2.5. Análisis de los datos

Este apartado está destinado a presentar el análisis de los datos comunes aplicados en los capítulos 4 y 5, que comparten una estructura metodológica basada en modelos aditivos generalizados (GAMs). Se ha optado por unificar aquí la descripción de los procedimientos metodológicos compartidos, con el objetivo de evitar repeticiones innecesarias y aligerar así el apartado metodológico específico de cada capítulo. Los ajustes analíticos particulares se detallan, en su caso, dentro del apartado material y métodos correspondiente.

El Capítulo 3, por el contrario, emplea un enfoque metodológico distinto y específico para sus objetivos, cuya descripción se incluye íntegramente en su correspondiente apartado de material y métodos.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando R v .3.6.3 (R Core Team, 2020).

2.5.1. Curvas geoestadísticas de agregación

Para analizar la dinámica espacial de una especie durante el periodo 1998–2019, se calcularon curvas geoestadísticas de agregación (Matheron, 1981; Petitgas, 1998) y el índice de selectividad espacial (Ssp) (Petitgas, 1998) para cada año. Estas curvas permiten visualizar cómo se agrupa una especie en el área de estudio e identificar patrones de agregación.

La curva geoestadística de agregación $Q(T)$ establece una relación entre la abundancia o la biomasa $Q(z)$ y la superficie $T(z)$ ocupada por densidades superiores al umbral de densidad z (Petitgas, 1997, 1998). En esta tesis, la unidad de superficie corresponde al número total de lances. Es decir, $T(z)$ representa la proporción del total de lances en los cuales la densidad de la especie excede el valor de z . Por ejemplo, para un z igual a 2, $T(z)$ sería la proporción de lances con densidades superiores a 2. Por otro lado, $Q(z)$ indica la abundancia máxima de

peces que se encuentra en cualquier proporción $T(z)$ del área total. La abundancia máxima en un solo lance corresponde a la máxima densidad registrada, mientras que en dos lances sería la suma de las dos mayores densidades, y así sucesivamente. La curva $Q(T)$ relaciona $Q(z)$ con $T(z)$ y muestra la máxima abundancia que puede encontrarse en cualquier proporción T de la superficie total (en este caso, el número de lances). El procedimiento para el cálculo de estas curvas se detalla en [Petitgas \(1997, 1998\)](#).

El índice Ssp se calculó por separado para cada año siguiendo la fórmula propuesta por [Tamdrari et al. \(2010\)](#):

$$Ssp = 2 \times \left[\sum_{i=1}^n \left(\frac{P(T)_{i+1} + P(T)_i}{2} \times \frac{T_{i+1} - T_i}{2} \right) - \sum_{i=1}^n \left(\frac{P(T)_{i+1} + P(T)_i}{2n} \times \frac{T_{i+1} - T_i}{2} \right) \right]$$

donde n representa el número máximo de lances/capturas y $P(T)$ es la proporción máxima de biomasa (o abundancia) acumulada en la proporción de lances/capturas T .

Las variaciones anuales en el índice Ssp se analizaron mediante la técnica de bootstrapping. De acuerdo con ([Petitgas, 1998](#)), el conjunto de datos original (que incluye todos los años en conjunto) fue remuestreado aleatoriamente 1000 veces con reemplazo. Posteriormente, usando de nuevo la ecuación, se recalcularon las curvas $P(T)$ para los nuevos conjuntos de datos, y se calculó el valor medio de Ssp junto con sus intervalos de confianza al 95 %, utilizando las funciones *boot* y *boot.ci* del paquete de R “boot” ([Canty y Ripley, 2022](#)). Si el valor anual de Ssp para un año específico se encontraba fuera de este intervalo de confianza, se rechazaba la hipótesis nula, es decir, se consideraba que existía una variación significativa del índice Ssp entre años.

2.5.2. Detección y manejo de la multicolinealidad

Antes de realizar cualquier análisis que implicase el uso de variables ambientales, se evaluó la posible correlación entre las distintas variables. Para detectar la multicolinealidad, se emplearon el factor de inflación de la varianza (VIF) y el coeficiente de correlación de Pearson (r). Se excluyeron las variables que presentaron un VIF $> 3,0$ y/o un coeficiente de correlación $> 0,7$ (Zuur *et al.*, 2009), repitiendo el proceso hasta que todas las variables estuvieran por debajo de estos umbrales. La selección de variables a eliminar se basó en su relevancia ecológica, tomando como referencia estudios previos sobre la biología de la especie analizada.

2.5.3. Modelos aditivos generalizados (GAMs)

En esta tesis, se emplearon modelos aditivos generalizados (GAMs) para analizar la distribución espacial de las especies, en concreto el denominado delta GAM o modelo en dos etapas (Barry y Welsh, 2002). Esta metodología resulta especialmente adecuada cuando la matriz de datos presenta una alta proporción de ceros (Zuur *et al.*, 2009), un fenómeno común en estudios de abundancia o biomasa de especies marinas.

El modelo delta combina dos submodelos que actúan de forma complementaria para abordar esta problemática (Figura 2.15 (a)):

1. Etapa de presencia-ausencia (probabilidad de ocurrencia): Utiliza un modelo binomial (presencia=1, ausencia=0) para estimar la probabilidad de que la especie esté presente en una determinada área.

2. Etapa de abundancia y/o biomasa: Se modelan únicamente los valores positivos (excluyendo los ceros), aplicando un GAM con distribuciones como gamma, gaussiana, poisson o binomial negativa, según corresponda, para predecir la abundancia y/o biomasa en las localizaciones donde la especie está presente.

Una vez calculados ambos submodelos, los resultados se combinan (Figura 2.15 (b)) para obtener un único modelo (Delta):

$$\text{Delta}(Y) = \text{Probabilidad}(\text{presencia}) \times \text{Presencia}(Y)$$

donde Y representa la variable respuesta, como abundancia o biomasa.

Este enfoque permite identificar de forma independiente los factores que influyen en la probabilidad de presencia de la especie y de aquellos que determinan su abundancia y/o biomasa en las áreas donde está presente (Figura 2.15 (c)). Asimismo, contribuye a reducir el sesgo asociado al uso de datos con una elevada proporción de ceros, lo que permite obtener resultados más sólidos y precisos. Como resultado, los modelos en dos etapas se han aplicado con éxito para modelar la distribución espacial de numerosas especies de peces no solo en la zona de estudio (Arronte *et al.*, 2022, 2024, Abad *et al.*, 2025) sino también en otras regiones del Atlántico Norte, incluidas especies de tiburones (Loots *et al.*, 2011; Grüss *et al.*, 2014; Sagarese *et al.*, 2014; González-Irusta y Wright, 2016a, b, 2017; Das *et al.*, 2022).

2.5.4. Combinación de los mapas delta

La predicción de las agregaciones correspondientes a los veintidós años analizados (1998–2019) se integró en un único mapa final siguiendo la metodología propuesta por Colloca *et al.* (2009) y González-Irusta y Wright (2017). Aplicando este enfoque, los mapas delta anuales fueron transformados en mapas binarios utilizando un umbral de abundancia específico para cada año. Dichos umbrales se definieron mediante curvas de agregación, identificando el punto donde una línea tangente a la curva presenta una pendiente de 45 °. Según estos autores, este punto marca un cambio en la distribución espacial de los peces, pasando de un patrón disperso a uno agregado. Para más detalles sobre la metodología, se recomienda consultar Colloca *et al.* (2009).

Una vez convertidos los veintidós mapas delta en mapas binarios, se calculó el índice de persistencia (I_i) utilizando la fórmula:

$$I_i = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n F_v$$

donde n representa el número de años analizados y F_v es el valor de cada celda. F_v toma un valor de 1 si la biomasa predicha en esta celda fue mayor que el umbral correspondiente (indicando que la celda es adecuada para la agregación), o 0 en caso contrario (la celda no es adecuada para la agregación). El índice de persistencia (I_i) varía entre 0 (la celda i nunca superó el umbral) y 1 (la celda i superó el umbral todos los años) para cada celda dentro del área de estudio. Este índice permite generar un mapa único que refleja la persistencia espacial en la distribución de la especie analizada en el área de estudio (Figura 2.15 (d)).

2.5.5. Evaluación de los modelos

La calidad del ajuste y el rendimiento predictivo de los GAM fueron evaluados mediante validación cruzada. En los datos ecológicos, las observaciones tienden a estar autocorrelacionadas, es decir, las que están más próximas en el espacio o el tiempo tienden a ser más similares que las distantes (Legendre, 1993). Esta autocorrelación conlleva un riesgo de sobreajuste, lo que puede distorsionar la relación entre los datos de entrenamiento y prueba (Meyer *et al.*, 2018), comprometiendo la capacidad predictiva del modelo. Para minimizar este problema, se utilizó una estrategia de validación cruzada espacial (Roberts *et al.*, 2017). A diferencia de la validación cruzada tradicional, que asume independencia e idéntica distribución de los datos, la validación cruzada espacial minimiza la influencia de la autocorrelación espacial al dividir los datos en subconjuntos separados espacialmente.

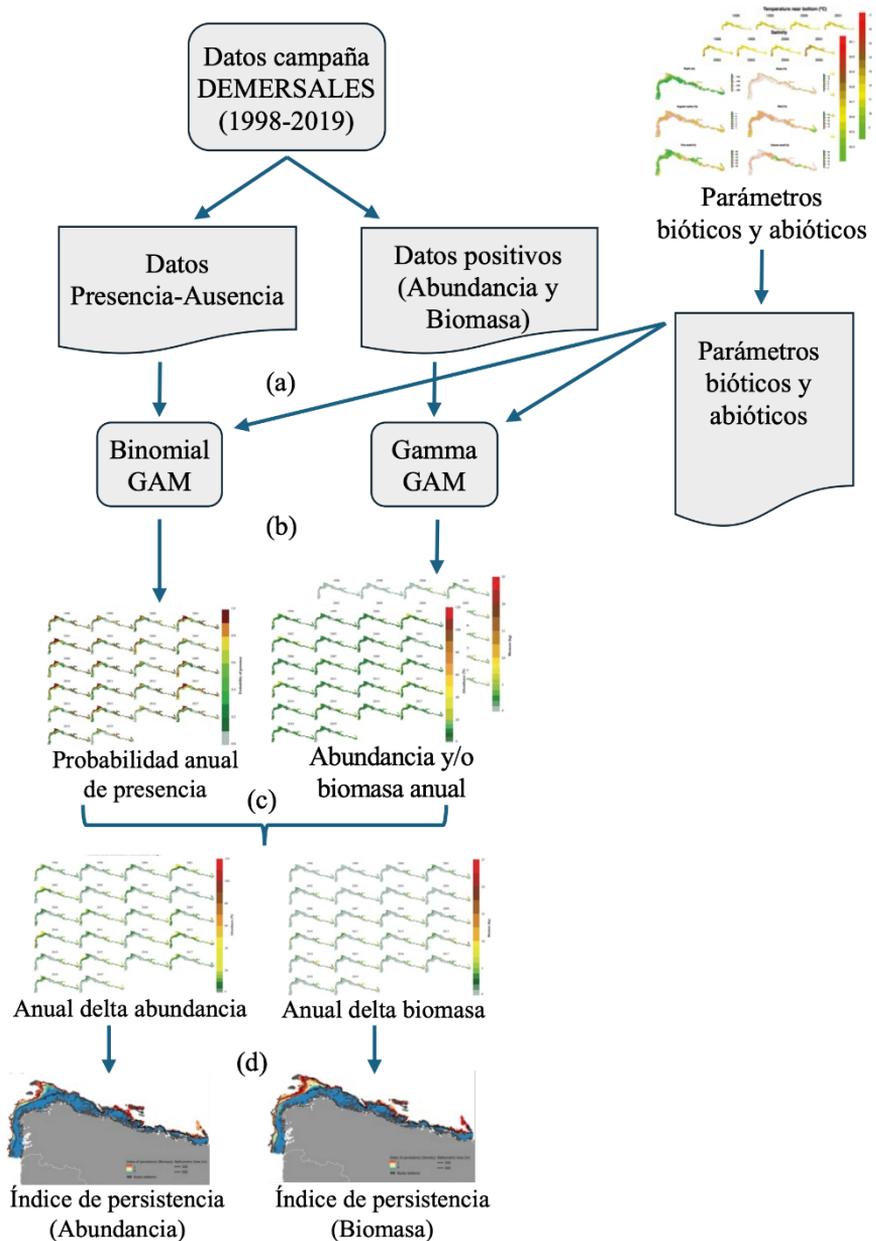


Figura 2.15. Esquema del procedimiento para predecir las distribuciones espaciales en la plataforma continental del norte de España mediante modelos aditivos generalizados (GAM). (1) Extracción de datos de presencia-ausencia, abundancia y biomasa (campaña DEMERSALES); (2) incorporación de variables ambientales y de hábitat en los GAM; (a-d) ajuste, predicción y combinación de modelos binomial y gaussiano/gamma mediante el enfoque delta y obtención de mapas únicos utilizando el índice de persistencia. Esquema modificado de [Grüss *et al.*, 2014](#).

Para abordar las dependencias espaciales de los datos, se han desarrollado diversos métodos de validación cruzada espacial (Brenning, 2005; Le Rest *et al.*, 2014; Pohjankukka *et al.*, 2017; Roberts *et al.*, 2017; Meyer *et al.*, 2018; Valavi *et al.*, 2019; Linnenbrink *et al.*, 2024). En esta tesis, se empleó la validación cruzada espacial mediante bloques espaciales (*spatial blocking*). Esta técnica consiste en dividir el espacio en celdas de igual tamaño, sin solapamientos, con el objetivo de minimizar la dependencia entre los conjuntos de datos de entrenamiento y prueba (Roberts *et al.*, 2017; Valavi *et al.*, 2019).

Para ello, se empleó la función *spatialBlock* del paquete de R “blockCV” (Valavi *et al.*, 2019) para implementar una estrategia tipo “tablero de ajedrez” (*chessboard*). Esta técnica divide el área de estudio en cuadrículas regulares de igual tamaño, alternando los bloques como conjuntos de entrenamiento y prueba en un patrón de “blancos y negros”, similar a un tablero de ajedrez (Figura 2.16). Este enfoque proporciona una forma estructurada de dividir el espacio, garantizando la independencia entre los conjuntos de datos y, al separar espacialmente los datos de prueba y entrenamiento, minimiza la autocorrelación espacial.

El tamaño de los bloques (24,7 km) se estableció con la función *spatialAutorange* del mismo paquete, que calcula el rango de la autocorrelación espacial en las variables explicativas. Los datos contenidos en cada grupo de bloques fueron asignados aleatoriamente como datos de prueba o de entrenamiento. Para cada conjunto de datos de entrenamiento y prueba, se realiza un muestreo aleatorio, seleccionando el 80 % de los datos de cada conjunto en cada iteración, con el fin de evitar duplicados. Este proceso se repitió diez veces y, en cada iteración se calcularon el Área Bajo la Curva (AUC; *Area Under the Curve*) (Fielding y Bell, 1997), el coeficiente kappa (Cohen, 1960) y el Estadístico de Habilidad Verdadera (TSS; *True Skill Statistic*) (Allouche *et al.*, 2006) con el objetivo de evaluar la capacidad del modelo de predecir la probabilidad de presencia a partir de los datos de entrenamiento.

El AUC es un indicador independiente del umbral que mide la capacidad del modelo para predecir correctamente la presencia o ausencia de una especie. Sus valores oscilan entre 0 y 1, donde un valor $\leq 0,5$ sugiere que el modelo no tiene capacidad predictiva, y un valor $\geq 0,7$ indica que el modelo es aceptable (Peterson *et al.*, 2011). Por otro lado, tanto el coeficiente kappa como el TSS son medidas dependientes del umbral utilizadas para evaluar la precisión del modelo en predicciones de presencia-ausencia. Kappa ajusta la precisión general del modelo teniendo en cuenta la precisión esperada por azar, mientras que el TSS mide la especificidad (proporción de ausencias correctamente predichas) y la sensibilidad (proporción de presencias correctamente predichas) según la fórmula: $TSS = (\text{especificidad} + \text{sensibilidad}) - 1$. Ambos indicadores varían entre -1 y $+1$, donde un valor de $+1$ indica un ajuste perfecto, valores ≤ 0 indican un desempeño no mejor que el azar, y valores $> +0,4$ se consideran modelos con precisión aceptable (Landis y Koch, 1977; Zhang *et al.*, 2015).

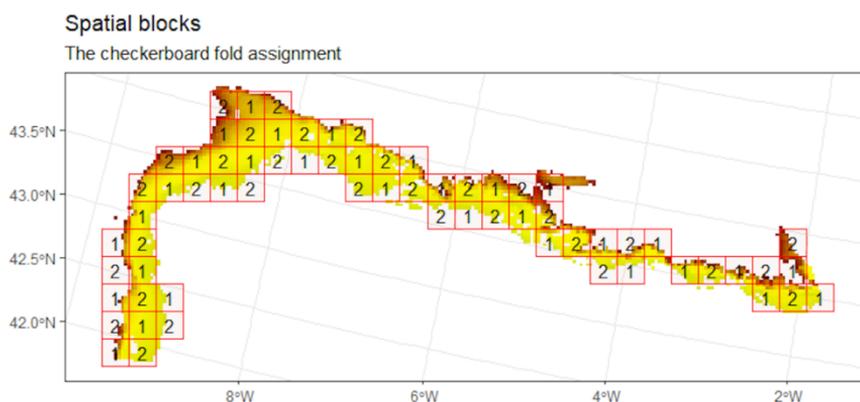


Figura 2.16. División sistemática de la zona de estudio en bloques espaciales.

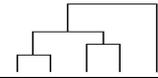
Por otra parte, para los modelos ajustados exclusivamente con datos positivos, es decir, eliminando los puntos sin presencia de la especie, se empleó el coeficiente de correlación de Spearman como métrica de evaluación. Esta medida se utilizó para comparar los valores observados y predichos de la variable respuesta, y también se aplicó a los modelos delta y de tamaño medio. El

coeficiente de rango de Spearman varía entre -1 y $+1$, donde un valor de 0 indica una ausencia total de correlación, y un valor absoluto $\geq 0,4$ se considera el umbral para una correlación aceptable (Fowler *et al.*, 1998).

Las métricas de evaluación se calcularon utilizando la función *evaluate* del paquete de R “dismo” (Hijmans *et al.*, 2024) y la función *cor* del paquete “stats” (R Core Team, 2020).



Capítulo 3. Comunidades de Gadiformes

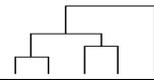


3.1. Introducción

Las comunidades de peces desempeñan un papel fundamental en el equilibrio y funcionamiento de los ecosistemas marinos, tanto desde una perspectiva ecológica como socioeconómica. Ecológicamente, contribuyen a la estabilidad de las redes tróficas y actúan como indicadores tempranos frente a perturbaciones naturales o antrópicas, gracias a su sensibilidad a los cambios ambientales (Whitfield y Elliott, 2002; Jennings y Kaiser, 1998; Pinna *et al.*, 2023). Desde el punto de vista económico, sustentan pesquerías industriales, artesanales y recreativas que son esenciales para las economías costeras (FAO, 2024).

En el contexto de las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, la estructura y el funcionamiento de las comunidades demersales se han visto profundamente alterados por dos estresores principales: la presión pesquera y el cambio climático. La elevada intensidad del esfuerzo pesquero durante décadas provocó la sobreexplotación de varias poblaciones de especies comerciales ya en los años 70 (García y De Leiva Moreno, 2005; Fernandes y Cook, 2013). No obstante, la progresiva reducción de esta presión ha favorecido la recuperación de algunos stocks (Modica *et al.*, 2014; Arroyo *et al.*, 2017). Paralelamente, el aumento sostenido de la temperatura superficial y subsuperficial ha modificado la distribución de numerosas especies, afectando especialmente a aquellas de afinidad boreal y promoviendo un proceso de meridionalización (Punzón *et al.*, 2016). Ambos estresores, de forma combinada, están generando una reestructuración progresiva de los ecosistemas demersales (Polo *et al.*, 2022).

Aunque la estructura y composición de las comunidades demersales del noroeste español han sido abordadas en estudios previos (Sánchez, 1993; Fariña *et al.*, 1997; Sánchez y Serrano, 2003), estos trabajos han adoptado un enfoque generalista, centrado en las especies más abundantes y comunes de la ictiofauna. Esta perspectiva ha podido relegar a un segundo plano a ciertos gadiformes menos frecuentes, pero potencialmente relevantes en la organización comunitaria.

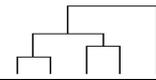


Al centrarse exclusivamente en este grupo, el presente estudio permite recuperar información específica sobre estas especies y obtener una caracterización más precisa de su estructura comunitaria.

Dentro de estas comunidades, los peces del orden Gadiformes constituyen un grupo de especial relevancia, tanto por su elevada abundancia y biomasa como por su importancia ecológica y pesquera. Este orden incluye especies clave en las redes tróficas como *G. argenteus* y *M. pontassou* (Preciado *et al.*, 2008; Rodríguez-Cabello *et al.*, 2014), así como otras que constituyen especies objetivo de la flota pesquera como *M. merluccius*, *M. pontassou*, *T. luscus*, *T. minutus* o *P. blennoides*. Sin embargo, a pesar de su protagonismo, su estructura comunitaria, distribución batimétrica y evolución temporal no han sido objeto de análisis específicos, lo que limita nuestra comprensión de su papel en el ecosistema y su respuesta ante las presiones ambientales y antrópicas.

La aplicación del concepto de *guild* resulta especialmente útil para justificar el enfoque restringido al orden Gadiformes en el presente capítulo. Este enfoque, introducido por Root (1967) y desarrollado posteriormente por Simberloff y Dayan (1991), define un *guild* como un conjunto de especies que explotan un mismo tipo de recursos de forma similar, sin requerir necesariamente una filiación taxonómica común. Sin embargo, cuando existe una marcada coherencia morfológica y ecológica dentro de un grupo taxonómico, como ocurre con los Gadiformes, este enfoque funcional sigue siendo plenamente válido. En esta línea, Azzurro *et al.* (2014) aplicaron el concepto de *guild* a partir de la morfología trófica, identificando agrupaciones funcionales que en muchos casos coincidían con órdenes taxonómicos.

Desde una perspectiva evolutiva, Hobson (2006) señala que las comunidades marinas actuales están estructuradas en gran medida por adaptaciones tróficas surgidas tras eventos de radiación post-extinción, lo que favorece la emergencia



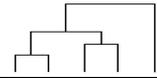
de agrupaciones funcionales como los Gadiformes. Este orden no solo presenta una historia evolutiva común (Near y Thacker, 2024), sino que también muestra rasgos morfológicos convergentes, como cuerpos alargados y mandíbulas extensibles, y ocupa nichos ecológicos similares en hábitats demersales (Thacker y Near, 2025). Estas características permiten considerar a los Gadiformes como un guild en sentido ecológico, legitimando su análisis como una unidad funcional en estudios de estructura comunitaria desde una perspectiva integrada que combina evolución, ecología y funcionalidad.

El objetivo de este capítulo es analizar la estructura de la comunidad de gadiformes en la plataforma y talud continental del norte de España, a partir de 22 años de datos estandarizados de arrastre científico. Se pretende identificar agrupamientos ecológicos a lo largo del gradiente batimétrico, determinar las especies indicadoras de cada clúster mediante análisis de valor diagnóstico y analizar las tendencias temporales de abundancia, biomasa y diversidad. Los resultados permitirán profundizar en el conocimiento de las comunidades demersales del mar Cantábrico y ofrecerán una base científica para apoyar estrategias de gestión sostenible y conservación.

3.2. Material y métodos

3.2.1. Datos de las especies

Los datos analizados provienen de la campaña DEMERSALES (SP-NSGFS, ICES 2017), cuyo objetivo principal es estimar los índices de abundancia y los patrones de distribución de la fauna bentónica y demersal de la plataforma continental de Galicia y del mar Cantábrico. Esta campaña, organizada anualmente por el Instituto Español de Oceanografía (IEO), se lleva a cabo en la plataforma noreste española, cubriendo el área comprendida entre la desembocadura de los ríos Miño y Bidasoa (Figura 2.6). El diseño de muestreo empleado es aleatorio estratificado, con cinco estratos de profundidad y cinco



sectores definidos (para más detalles sobre la metodología, véase el Capítulo 1). En este estudio, se utilizaron los datos de abundancia de las especies de Gadiformes presentes en la [Tabla 2.2](#), expresados como número de individuos por lance, obtenidos de 2814 lances válidos realizados entre 1998 y 2019 ([Tabla 2.1](#)).

3.2.2. Datos ambientales

Se consideraron dos tipos de información ambiental:

- i) **Variables estáticas:** Características constantes durante el estudio, como la profundidad, la pendiente, el tipo de sedimento del fondo (fango, arenas finas y gruesas) y el porcentaje de materia orgánica del sedimento ([Figura 2.10](#)).
- ii) **Variables dinámicas:** Factores con variaciones interanuales significativas, como la temperatura y la salinidad del fondo ([Figuras 2.11](#), [2.12](#), [2.13](#) y [2.14](#)).

Los detalles sobre la creación, el formato y la resolución de estas capas se encuentran en el capítulo 2.

3.2.3. Análisis de los datos

Antes de realizar los análisis, se eliminaron los lances sin capturas de las especies listadas en la [Tabla 2.2](#) (21 lances), así como aquellos en los que solo se registró una especie (87 lances). Asimismo, se descartaron las especies con frecuencia de ocurrencia inferior al 4 % de los lances o cuya captura total fue inferior a 500 ejemplares durante los 22 años de muestreo. Este filtro tuvo como objetivo reducir la cantidad de ceros en las matrices, evitando sesgos provocados por especies con abundancias extremadamente bajas. Como resultado de estos procesos, los análisis se realizaron con 13 especies ([Tabla 3.1](#)).

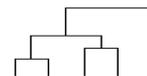
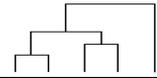


Tabla 3.1. Frecuencia de ocurrencia (F.O., %) y número de individuos (N) por especie capturados en la campaña DEMERSALES (1998–2019). Las especies se presentan en orden decreciente de F.O. Se indica con “Sí” si fueron incluidas en los análisis.

Nombre científico	F.O. (%)	N	Incluida
<i>Merluccius merluccius</i>	88,5	494.859	Sí
<i>Micromesistius pontassou</i>	81,1	6.596.513	Sí
<i>Gadulus argenteus</i>	64,1	1.573.063	Sí
<i>Phycis blennoïdes</i>	41,8	13.771	Sí
<i>Molva macrophthalma</i>	27,5	8964	Sí
<i>Trisopterus luscus</i>	24,7	30.864	Sí
<i>Trisopterus minutus</i>	19,1	27.909	Sí
<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	17,7	1427	Sí
<i>Malacocephalus laevis</i>	10,2	1588	Sí
<i>Coelorinchus caelorhincus</i>	6,7	5319	Sí
<i>Nezumia aequalis</i>	5,6	5303	Sí
<i>Lepidion lepidion</i>	5,5	1579	Sí
<i>Trachyrincus scabrus</i>	4,1	3199	Sí
<i>Mora moro</i>	2,3	305	No
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	2,2	199	No
<i>Hymenocephalus italicus</i>	0,9	97	No
<i>Halargyreus johnsonii</i>	0,9	67	No
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	0,4	27	No
<i>Pollachius pollachius</i>	0,2	13	No
<i>Melanonus zugmayeri</i>	0,2	15	No
<i>Molva molva</i>	0,2	6	No
<i>Coelorinchus labiatus</i>	0,1	3	No
<i>Gadella maraldi</i>	0	1	No
<i>Raniceps raninus</i>	0	1	No

Análisis de la influencia de la profundidad en la distribución de especies

Dado que las especies tienden a concentrar su abundancia en una parte limitada de su rango batimétrico (Sulak, 1982), se calculó el centro de gravedad (CoG, *centre of gravity*) (Stefanescu *et al.*, 1992; Serrano *et al.*, 2017) para cada especie. Este enfoque permitió identificar las profundidades donde las especies alcanzan su máxima abundancia, proporcionando información sobre su distribución vertical.



El centro de gravedad se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$CoG = \frac{\sum(x_i * z_i)}{\sum x_i}$$

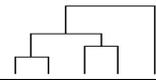
donde x_i es la abundancia de la especie en el lance y z_i es la profundidad del lance.

Análisis de conglomerados (Clústeres)

Para identificar conjuntos de especies con patrones de distribución similares, se realizó un análisis de conglomerados jerárquico o dendrograma. Este método se basa en las disimilitudes o distancias entre objetos para formar los conglomerados, agrupando las muestras en función de su composición biótica (Clifford y Stephenson, 1975).

Debido al elevado número de lances (2706), los datos se agruparon en estratos de profundidad de 50 m cada dos años, para facilitar su interpretación. Se definieron 11 intervalos temporales (1998–1999, 2000–2001, 2002–2003,, 2016–2017, 2018–2019) y 16 estratos de profundidad (100, 150, 200, 250,800, 850), generando 176 combinaciones posibles. Sin embargo, algunas combinaciones presentaron valores nulos, reduciendo el total a 147. Cada combinación se identificó con la profundidad máxima correspondiente y el primer año del intervalo.

Para los análisis se empleó la abundancia expresada como número de individuos, en lugar de la biomasa, ya que el objetivo era evaluar los cambios en la composición de especies. Si bien el uso de la biomasa puede corregir distorsiones generadas por especies de pequeño tamaño y alta abundancia, estos sesgos se minimizaron mediante la transformación y estandarización de los datos. No obstante, la biomasa se utilizó de forma complementaria para describir la



evolución temporal conjunta de la abundancia y biomasa media por lance, especie y clúster.

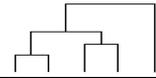
Para reducir la influencia de las especies más abundantes, se aplicó la transformación raíz cuarta ($x^{1/4}$) (Field *et al.*, 1982) al número medio de individuos por especie en cada combinación. Además, se utilizó el índice de similitud de Bray-Curtis, una métrica adecuada para estudios marinos, ya que no considera las ausencias conjuntas (Field y McFarlane, 1968; Clarke y Warwick, 1994), comunes en este tipo de análisis, donde muchas especies están ausentes en la mayoría de las muestras.

El análisis de conglomerados se llevó a cabo mediante el algoritmo de enlace promedio (UPGMA) utilizando el paquete de R “vegan” (Oksanen *et al.*, 2024). Para evaluar la estabilidad de los conglomerados obtenidos, se aplicó remuestreo con reemplazo (*bootstrap*) mediante la función *bootclust* del paquete “fpc” (Hennig, 2024). Este método calcula coeficientes de estabilidad para cada partición, permitiendo identificar la solución más robusta entre distintas opciones de número de grupos (k). Las soluciones fueron evaluadas con 1500 remuestreos y para valores de k entre 2 y 8, seleccionándose la estructura más estable en función de la media de los coeficientes de estabilidad y su coherencia ecológica.

Comparación de la composición de especies entre clústeres

Para evaluar las diferencias en la composición de especies entre los distintos clústeres definidos en el análisis de conglomerados, se realizaron análisis multivariantes mediante diversas funciones del paquete de R “vegan” (Oksanen *et al.*, 2024).

Como paso previo, la matriz de abundancias sin agrupar fue estandarizada mediante la transformación de Hellinger, utilizando la función *decostand*. Esta transformación resulta especialmente adecuada para datos ecológicos con una alta proporción de ceros y marcadas desigualdades en la abundancia entre especies, ya



que minimiza el peso de las especies dominantes sin eliminar completamente su influencia, y permite la aplicación de métodos basados en distancias euclídeas (Legendre y Gallagher, 2001).

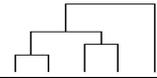
Posteriormente, se aplicó un análisis de la varianza multivariado permutado (PERMANOVA) mediante la función *adonis2*, con el objetivo de determinar si existían diferencias significativas en la composición de especies entre los clústeres. Dado que este método asume homogeneidad en la dispersión dentro de los grupos, dicha suposición fue evaluada mediante un análisis de dispersión multivariada (Betadisper) a través de la función *betadisper*. Al detectarse diferencias significativas (Tabla 3.2), se procedió de dos formas complementarias:

1. Se aplicó la prueba post hoc de Tukey HSD con la función *tukeyHSD* para identificar qué pares de clústeres presentaban diferencias significativas en su dispersión.

2. Se ajustó el modelo de PERMANOVA incorporando los intervalos de profundidad como variable de estratificación (*strata*), con el objetivo de minimizar el efecto de la dispersión en la comparación de los clústeres. Si el resultado del modelo ajustado sigue siendo significativo, se concluye que las diferencias observadas en la composición de especies son genuinas y no atribuibles únicamente a variaciones en la dispersión.

Finalmente, para identificar qué pares de clústeres presentaban diferencias significativas en su composición específica, se realizó una comparación post hoc para PERMANOVA utilizando la función *pairwise.adonis2* del paquete “pairwiseAdonis” (Arbizu, 2020).

En estos tipos de análisis, tanto el p-valor como su precisión aumentan conforme se incrementa el número de permutaciones (Anderson, 2001). Por ello, para estudios con un nivel de significación de $\alpha = 0,05$, como es el caso, se



recomienda realizar al menos 1000 permutaciones (Manly, 2006). En el presente estudio se utilizaron 2000 permutaciones para garantizar una mayor robustez en los resultados.

Identificación de especies clave en la estructura de la comunidad

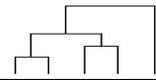
Para identificar las especies más relevantes en la estructura de la comunidad de gadiformes, se aplicaron dos análisis sobre la matriz de datos de abundancia:

- Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER, *Similarity Percentage Analysis*; Clarke y Warwick, 2001).
- Análisis del valor indicador (IndVal, *Indicator Species Analysis*; (Dufrière y Legendre, 1997).

La combinación de estos enfoques permite una caracterización robusta de la comunidad, resaltando tanto la importancia estructural de ciertas especies como su afinidad con hábitats específicos.

El análisis SIMPER, realizado mediante el software PRIMER (Plymouth Marine Laboratory), permite identificar las especies que más contribuyen a la similitud dentro de un grupo de muestras (intra-grupo) y a la disimilitud entre grupos (inter-grupo), en función de su abundancia relativa y consistencia (Gogina *et al.*, 2016).

Por su parte, el análisis IndVal permite detectar asociaciones específicas entre especies y grupos de muestras, combinando dos métricas: la especificidad (proporción de la abundancia total de la especie concentrada en un grupo) y la fidelidad (frecuencia de aparición de la especie en dicho grupo) (Dufrière y Legendre, 1997). Este análisis se llevó a cabo mediante el paquete de R “indicspecies” (De Cáceres y Legendre, 2009), utilizando la función *multipatt*, que permite evaluar asociaciones multigrupo. En particular, se empleó la opción “func



= $IndVal.g$ ” en lugar de $IndVal$, debido a las marcadas diferencias en el tamaño de muestra de los tres clústeres (Tabla 3.7). La función *IndVal.g* ajusta la estadística para evitar sesgos hacia los clústeres más numerosos, permitiendo una mejor detección de especies indicadoras en clústeres poco representados. La significancia de cada asociación se evaluó mediante 2000 permutaciones.

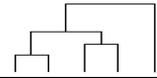
El valor del índice oscila entre 0 y 1, donde 1 indica que una especie está exclusivamente presente en un grupo y aparece en todas sus muestras.

Análisis temporal de especies indicadoras

Con el objetivo de evaluar la estabilidad temporal de las asociaciones especie-clúster a lo largo del periodo de estudio (1998–2019), se aplicó el método *IndVal.g* de forma independiente para cada uno de los once periodos bianuales definidos previamente (1998–1999, 2000–2001, ..., 2018–2019).

La decisión de agrupar los datos en periodos de dos años, en lugar de analizarlos anualmente, respondió a la necesidad de aumentar la robustez estadística, especialmente en el Clúster 3, correspondiente a los estratos más profundos, que presentó un número reducido de muestras. Esta estrategia permitió equilibrar la resolución temporal con la estabilidad de los resultados, reduciendo posibles sesgos asociados al bajo tamaño muestral en algunos años.

Los análisis se efectuaron sobre la matriz de abundancias previamente transformada mediante Hellinger, con el fin de mantener la coherencia metodológica y asegurar la adecuación del enfoque a datos ecológicos con múltiples ceros y fuertes variaciones en la abundancia (Legendre y Gallagher, 2001). La significancia estadística de cada asociación especie-clúster se evaluó mediante 2000 permutaciones.



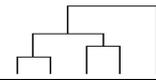
Dado que se realizaron múltiples pruebas simultáneas, se procedió a controlar el error de tipo I, es decir, el riesgo de identificar asociaciones significativas por azar (falsos positivos) (Gotelli y Ellison, 2013). Para ello, los valores de p se ajustaron mediante el procedimiento de Benjamini-Hochberg (Benjamini y Hochberg, 1995), que controla la tasa de falsos descubrimientos (FDR, *False Discovery Rate*). Este enfoque proporciona una mayor fiabilidad en la identificación de especies indicadoras, sin ser tan conservador como otros métodos de corrección, como Bonferroni o Holm, que tienden a incrementar el riesgo de falsos negativos (Yekutieli y Benjamini, 1999).

Solo se consideraron significativas aquellas asociaciones con valores ajustados de $p < 0,05$. Los resultados obtenidos permitieron representar gráficamente la evolución del valor IndVal a lo largo del tiempo para cada combinación especie-clúster significativa, lo que facilitó la detección de posibles tendencias temporales en dichas asociaciones.

Evaluación de la configuración espacial de los clústeres

Para evaluar la relación entre los clústeres y verificar si la estructura observada en los análisis previos se refleja en la configuración espacial de las muestras, se aplicó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS, *Non-Metric Multidimensional Scaling*). Esta técnica representa la similitud entre muestras en un espacio de dimensiones reducidas (usualmente dos o tres), facilitando la interpretación de patrones ecológicos y la separación entre grupos.

El NMDS se basó en la misma matriz de distancias utilizada previamente, lo que permitió evaluar la coherencia de los clústeres identificados en términos de proximidad entre muestras en un espacio multivariado. La calidad del ajuste se evaluó mediante el estadístico de estrés, que mide la discrepancia entre las distancias originales y su representación en el espacio reducido. Según Clarke (1993), un estrés inferior a 0,10 indica una representación confiable, entre 0,10 y

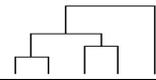


0,20 es aceptable, mientras que valores superiores a 0,20 sugieren una representación deficiente.

En este análisis, la elección del número de dimensiones (k) es clave para representar adecuadamente la estructura de los datos. Se compararon soluciones de NMDS con $k = 2$ y $k = 3$ dimensiones. Aunque el modelo tridimensional presentó un menor valor de estrés (0,061), la tercera dimensión explicó una proporción muy reducida de la dispersión total (6,8 %). La solución bidimensional ($k = 2$) con un estrés de 0,082 ya capturaba el 90,9 % de la variación estructural, lo que permitió una visualización clara y suficientemente informativa. Por ello, se optó por la solución con $k = 2$ dimensiones. El análisis se realizó con la función *metaMDS* del paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2024), utilizando 300 inicios aleatorios (*trymax*) para asegurar la estabilidad de la configuración.

Posteriormente, se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA, *Canonical Correspondence Analysis*) con el objetivo de relacionar la composición de especies con las variables ambientales. Este enfoque permitió identificar qué variables ambientales explicaban una mayor proporción de la variabilidad observada en la distribución de las especies. El CCA asume una respuesta unimodal de las especies a los gradientes ambientales, lo que resulta adecuado en contextos como el presente estudio, donde las comunidades de peces parecen estar estructuradas principalmente por la profundidad y otras variables del hábitat como las características del sedimento del fondo, la pendiente o la temperatura y la salinidad.

La calidad del modelo se evaluó mediante pruebas de permutación ($n = 2000$), que permitieron determinar la significación estadística de cada variable ambiental en la ordenación. Los resultados facilitaron la visualización de cómo las especies y los clústeres se distribuyen en relación con los gradientes ambientales, proporcionando una interpretación más detallada de los patrones observados en los análisis multivariantes previos.



Antes de ejecutar el CCA, se evaluó la colinealidad entre las variables explicativas mediante el coeficiente de correlación de Spearman y el factor de inflación de la varianza (VIF) (Zuur *et al.*, 2009). Cuando se detectaron correlaciones elevadas entre dos variables (Spearman $> 0,7$ y/o $VIF \geq 3$), se eliminó una de ellas con el fin de minimizar la colinealidad y mejorar la estabilidad del modelo (Zuur *et al.*, 2009). En base a este criterio, se excluyó la variable “arena fina” tras considerar su relevancia en la biología de las especies estudiadas. Tras estos ajustes, los valores de Spearman y VIF del resto de las variables se mantuvieron por debajo de los umbrales establecidos, lo que permitió su inclusión en el modelo CCA.

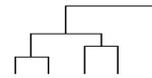
Evolución anual de la abundancia y biomasa

Para analizar la evolución temporal de la abundancia y biomasa de las especies durante el periodo de estudio, se calculó la media anual por lance de ambos parámetros para cada especie, dentro de cada uno de los tres clústeres definidos. A continuación, se aplicó un análisis de regresión lineal para evaluar la tendencia temporal de los datos. Se consideraron significativas aquellas regresiones con un nivel de significación de $\alpha = 0,05$.

Evaluación de la diversidad de la comunidad

Con el propósito de caracterizar la diversidad de la comunidad, se calcularon los índices de Shannon-Wiener y de Simpson utilizando los datos de capturas agrupados por clústeres. Los cálculos se realizaron mediante la función *diversity* del paquete “vegan” en R (Oksanen *et al.*, 2024).

El índice de Shannon-Wiener (H') mide la diversidad, considerando tanto el número de especies como su distribución en abundancia. Valores elevados de H' indican comunidades con muchas especies repartidas de manera equitativa, mientras que valores bajos reflejan la dominancia de unas pocas especies o una baja riqueza de especies. Por su parte, el índice de Simpson (D), evalúa la



equitatividad, es decir, la dominancia de especies dentro de la comunidad. Valores altos de D indican una comunidad más equitativa, sin especies claramente dominantes, mientras que valores bajos sugieren que unas pocas especies son numéricamente predominantes.

Ambos índices proporcionan información complementaria sobre la estructura de la comunidad. Sin embargo, Shannon es más sensible a los cambios en la riqueza de especies, mientras que Simpson enfatiza la equitatividad y dominancia.

3.3. Resultados

3.3.1. Estructura de gadiformes

Las especies de gadiformes presentaron un patrón estructurado a lo largo del gradiente batimétrico, reflejando una clara segregación en función de la profundidad (Figura 3.1). Cada especie presentó un rango batimétrico característico, con diferencias tanto en el centro de gravedad como en la amplitud de su distribución vertical. Algunas especies, como *P. blennoides*, *M. poutasson* o *M. Macrophthalma*, presentaron rangos de profundidad amplios, mientras que otras como *T. luscus* o *T. minutus*, se restringieron a rangos de profundidad más estrechos. El centro de gravedad varió desde los 127,1 m de profundidad de *T. luscus* hasta los 631,9 m de *L. lepidion*. Si se consideran también las especies con baja frecuencia en las capturas (< 4,0 % F.O.), el rango se amplía aún más, abarcando desde los 104,7 m de *G. vulgaris* hasta los 787,7 m de *M. zugmayeri* (Tabla S3.1).

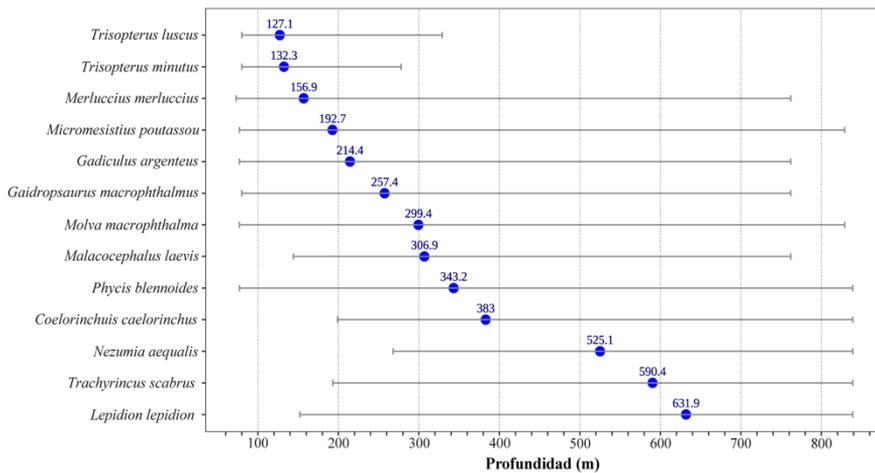
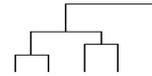


Figura 3.1. Centro de gravedad (CoG) y rango batimétrico de las 13 especies de gadiformes analizadas. Las especies se presentan ordenadas según su CoG (de menor a mayor), indicándose el valor correspondiente para cada una.

El análisis de clasificación de los 2706 lances agrupados reveló la existencia de tres agrupaciones asociadas con la plataforma continental y el talud de Galicia y el mar Cantábrico (Figura 3.2):

- Clúster 1(plataforma - borde de la plataforma): incluye las zonas menos profundas del gradiente, entre los 36 y los 350 m.
- Clúster 2 (talud superior): abarca el rango intermedio de profundidad, entre los 351 y los 600 m.
- Clúster 3 (talud medio): corresponde a las áreas más profundas del estudio, agrupando los intervalos comprendidos entre los 601 y los 846 m de profundidad.

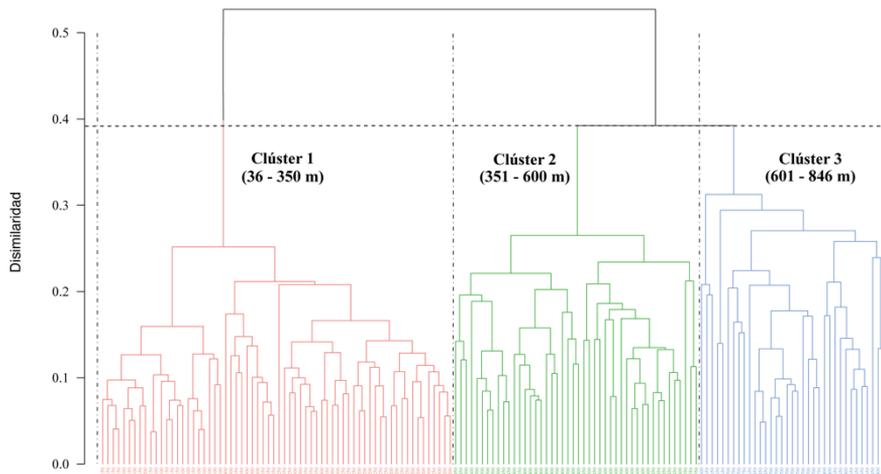
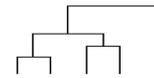
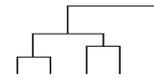


Figura 3.2. Dendrograma resultante del análisis clúster de los 2706 lances, agrupados en intervalos de profundidad de 50 m y períodos bianuales entre 1998 y 2019.

El análisis PERMANOVA reveló diferencias significativas en la composición de especies entre los distintos clústeres ($F = 165,45$, $p < 0,001$) (Tabla 3.3), lo que indica una estructura marcada en la distribución de especies entre grupos. Posteriormente, el análisis de dispersión (Betadisper) también fue significativo ($F = 5,37$, $p < 0,001$), indicando diferencias en la heterogeneidad interna de los clústeres (Tabla 3.2). No obstante, el análisis post hoc de Tukey mostró diferencias significativas en dos de las tres comparaciones por pares de clústeres. La única comparación no significativa fue entre Clúster 1 y Clúster 2 ($p = 0,165$), lo que sugiere una homogeneidad relativa entre estos dos grupos (Tabla 3.2).

Dado que la prueba de Betadisper fue significativa, se ajustó un nuevo modelo PERMANOVA, incorporando los intervalos de profundidad como variable de estratificación (*strata*) para controlar el posible efecto de dispersión. Este modelo también resultó significativo ($F = 114,69$, $p < 0,001$) (Tabla 3.3), lo que confirma que las diferencias en la composición de especies entre los clústeres se mantienen incluso tras controlar el efecto de la profundidad. Además, el análisis



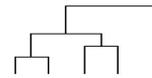
post hoc mediante *pairwise.adonis2* reveló que todas las comparaciones por pares entre clústeres eran estadísticamente significativas (Tabla 3.3), con valores elevados de R², lo que respalda que cada clúster presenta diferencias en la composición de especies y valida la clasificación obtenida.

Tabla 3.2. Resultados del análisis Betadisper y de las comparaciones post hoc entre clústeres mediante el test de Tukey (TukeyHSD). Se emplean las abreviaturas Clst1, Clst2 y Clst3 para referirse a los tres clústeres identificados.

Modelo		Df	F	p
General		2	5,37	<0,001
Comparación	Dif.	lim.inf	lim.sup	p
Clst1 vs Clst2	0,030	0,004	0,056	<0,001
Clst1 vs Clst3	0,032	0,004	0,061	<0,001
Clst2 vs Clst3	0,002	-0,028	0,033	0,210

Tabla 3.3. Resultados del análisis PERMANOVA (modelo general y ajustado) y de las comparaciones post hoc entre clústeres mediante el procedimiento *pairwise.adonis2* entre los distintos clústeres. Se emplean las abreviaturas Clst1, Clst2 y Clst3 para referirse a los tres clústeres identificados.

Modelo	Df	R ²	F	p
General	2	0,641	165,45	<0,001
General (<i>strata</i>)	18	0,811	114,69	<0,001
Comparación				
Clst1 vs Clst2	1	0,542	130,07	<0,001
Clst1 vs Clst3	1	0,766	323,37	<0,001
Clst2 vs Clst3	1	0,391	50,65	<0,001



Una vez confirmada la validez de los tres clústeres, se representaron espacialmente para comprobar su coherencia geográfica (Figuras 3.3, 3.4 y 3.5).

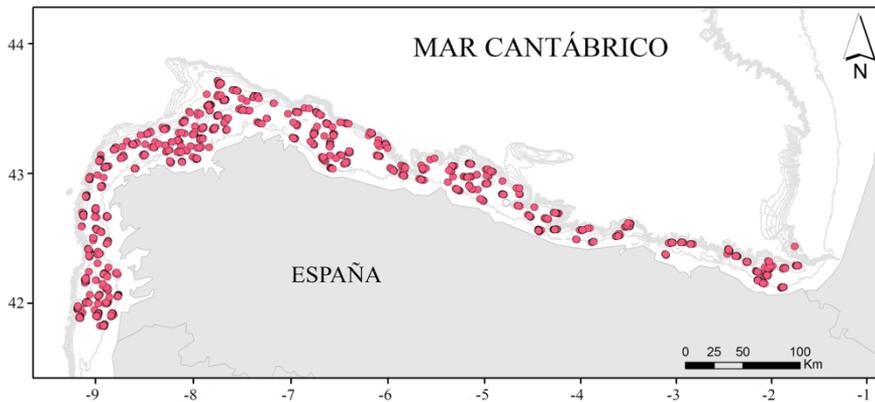


Figura 3.3. Distribución espacial del Clúster 1 de especies de gadiformes coincidentes con el rango de profundidad 36–350 m en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

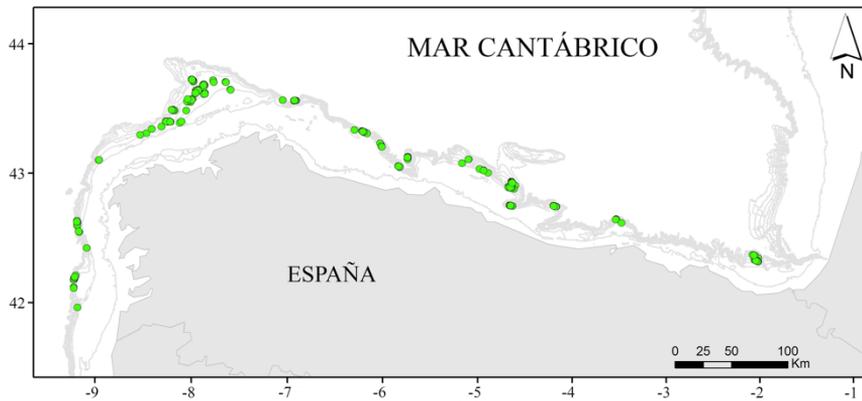


Figura 3.4. Distribución espacial del Clúster 2 de especies de gadiformes coincidentes con el rango de profundidad 351–600 m en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

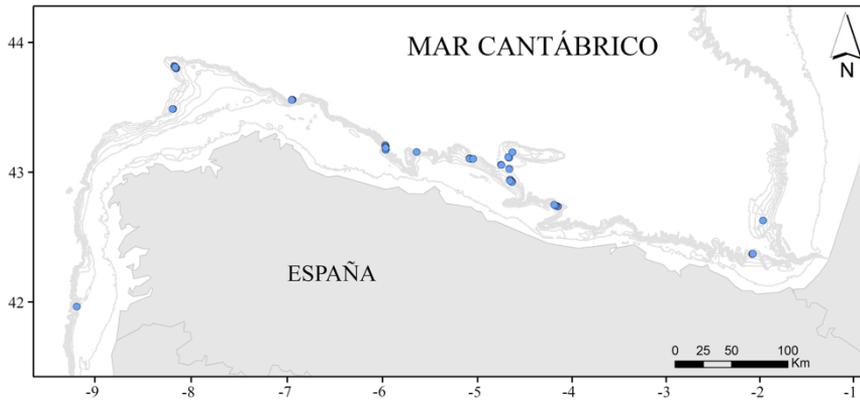
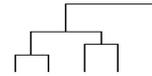


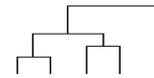
Figura 3.5. Distribución espacial del Clúster 3 de especies de gadiformes coincidentes con el rango de profundidad 601–846 m en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

3.3.2. Especies representativas e indicadoras

Los análisis de comunidad permitieron identificar tanto las especies que más contribuyen a la estructura de cada clúster (SIMPER) como aquellas que actúan como especies indicadoras (IndVal) (Tablas 3.4 y 3.5). A continuación, se resumen los principales resultados para cada clúster:

- Clúster 1 (plataforma - borde de la plataforma, 36–350 m)

Este clúster se caracteriza por la presencia dominante del lirio *M. pontassou* que junto con la merluza *M. merluccius* fueron las especies que más contribuyeron a la similitud interna del grupo según el análisis SIMPER. Por su parte, la faneca *T. luscus* y el fodón *T. minutus* fueron identificadas como especies indicadoras específicas según IndVal, a pesar de no aportar de forma destacada a la similitud interna del grupo. Esto sugiere que, aunque no sean dominantes en términos de abundancia, su presencia está fuertemente asociada a este rango batimétrico.



- **Clúster 2** (talud superior, 351–600 m)

La composición de este clúster estuvo dominado por *M. poutassou* y *G. argenteus* según SIMPER, pero ninguna de ellas se identificó como especie indicadora en el análisis IndVal. En cambio, otras especies con menor abundancia relativa como *P. blennoides*, *M. macrophthalma*, *C. caelorhincus* o *M. laevis* fueron consideradas como especies indicadoras del clúster por el análisis IndVal.

- **Clúster 3** (talud medio, 601–846 m)

Este clúster presentó una fuerte coincidencia entre ambos métodos en cuanto a las especies representativas. *P. blennoides*, *L. lepidion*, *N. aequalis* y *T. scabrus* se identificaron como especies con alta contribución estructural en SIMPER y, a su vez, mostraron valores elevados y significativos de IndVal. En particular, *L. lepidion* y *T. scabrus* fueron consideradas como especies características del clúster.

Tabla 3.4. Especies representativas de cada clúster según los análisis SIMPER e IndVal. Se muestran únicamente aquellas que contribuyen al 90 % de la similitud total (SIMPER) y las especies indicadoras significativas (IndVal). Se destacan como características (Caract.) aquellas especies con mayor especificidad y fidelidad hacia un clúster determinado.

Clúster	SIMPER			IndVal	
	Simil. (%)	Especie	Contrib. (%)	Especie	Caract.
1	53,56	<i>M. poutassou</i>	53,36	<i>T. luscus</i>	Si
		<i>M. merluccius</i>	29,41	<i>T. minutus</i>	Si
		<i>G. argenteus</i>	16,30		
2	51,37	<i>M. poutassou</i>	49,23	<i>P. blennoides</i>	
		<i>G. argenteus</i>	27,79	<i>M. macrophthalma</i>	
		<i>P. blennoides</i>	11,49	<i>C. caelorhincus</i>	
		<i>N. aequalis</i>	4,56	<i>M. laevis</i>	
				<i>G. macrophthalmus</i>	
3	51,59	<i>P. blennoides</i>	22,80	<i>L. lepidion</i>	Si
		<i>L. lepidion</i>	20,83	<i>T. scabrus</i>	Si
		<i>N. aequalis</i>	16,61	<i>N. aequalis</i>	
		<i>T. scabrus</i>	15,73	<i>P. blennoides</i>	
		<i>M. poutassou</i>	8,90	<i>C. caelorhincus</i>	
		<i>M. merluccius</i>	5,50	<i>M. macrophthalma</i>	
			<i>M. laevis</i>		
			<i>G. macrophthalmus</i>		

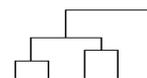


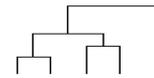
Tabla 3.5. Especies indicadoras significativas para clústeres individuales y combinados. Se muestran los valores de especificidad (A), fidelidad (B), estadístico IndVal (estad) y su significancia (p). Se emplean las abreviaturas Clst1, Clst2 y Clst3 para referirse a los tres clústeres identificados.

Combinación	Especie	A	B	estad	p
Clst 1	<i>T. luscus</i>	1,00	0,30	0,55	<0,001
	<i>T. minutus</i>	1,00	0,22	0,47	<0,001
Clst 3	<i>L. lepidion</i>	0,85	0,84	0,85	<0,001
	<i>T. scabrus</i>	0,84	0,62	0,72	<0,001
Clst 2 + Clst 3	<i>P. blennoides</i>	0,93	0,60	0,74	<0,001
	<i>M. macrophthalmalma</i>	0,99	0,41	0,64	<0,001
	<i>C. caelorhincus</i>	0,89	0,31	0,53	<0,001
	<i>M. laevis</i>	0,84	0,27	0,48	<0,001
	<i>G. macrophthalmus</i>	0,93	0,60	0,74	<0,001

3.3.3. Evolución temporal de las especies indicadoras

El análisis de IndVal realizado bianualmente entre 1998 y 2019 reveló asociaciones consistentes de ciertas especies con los distintos clústeres definidos mediante el análisis de conglomerados. En total, 76 combinaciones especie-clúster-periodo resultaron estadísticamente significativas ($p_{adj} \leq 0,05$) (Tabla 3S3).

Varias especies mantuvieron asociaciones significativas a lo largo de los once periodos bianuales analizados, entre ellas *P. blennoides*, *L. lepidion*, *T. scabrus* y *N. aequalis* (Figura 3.6). Sin embargo, solo *P. blennoides* presentó de forma consistente valores elevados de IndVal ($\geq 0,85$) en todos los periodos, lo que refleja una fidelidad y especificidad excepcionalmente alta hacia sus clústeres asociados (inicialmente el Clúster 2, y posteriormente el Clúster 2 o 3) (Tabla 3S3).



Las otras especies, aunque recurrentes, mostraron una mayor variabilidad en la intensidad de su asociación. *L. lepidion*, *T. scabrus* y *N. aequalis* estuvieron principalmente vinculadas al Clúster 3, pero sus valores de IndVal.g oscilaron entre periodos, con mínimos por debajo de 0,75. *C. caelorinchus* y *M. macrophthalma* también se asociaron frecuentemente con el Clúster 3, aunque con menor regularidad, mientras que *M. laevis* mostró un patrón similar, pero con valores generalmente más bajos (Figura 3.6; Tabla 3S3).

Por el contrario, las especies características del Clúster 1 (plataforma y borde del talud) *T. luscus* y *T. minutus* mostraron asociaciones menos frecuentes en el tiempo, detectándose únicamente en un número reducido de periodos, aunque con valores relativamente altos de IndVal cuando fueron significativos.

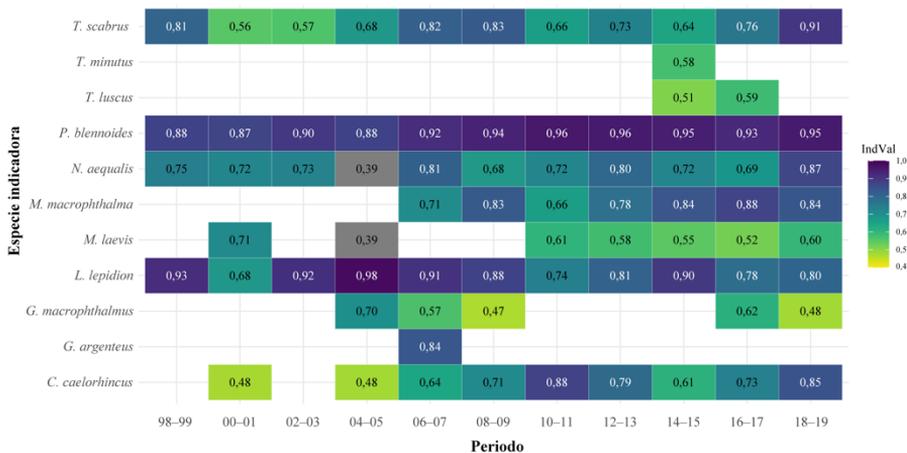
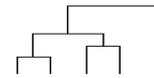


Figura 3.6. Evolución temporal del índice IndVal para las especies indicadoras significativas ($p_{adj} \leq 0,05$), agrupadas por período bianual. Cada celda representa el valor del índice para una especie en un periodo determinado. Las especies están ordenadas alfabéticamente.

3.3.4. Ordenación multivariante

La ordenación nMDS reveló una estructura clara en la distribución de los muestreos, explicando el 90,9 % y el 9,1 % de la dispersión a lo largo de los ejes NMDS1 y NMDS2, respectivamente. Los clústeres definidos previamente se



distribuyeron de forma coherente: el Clúster 1 agrupó las muestras más someras (≤ 350 m), el Clúster 3 las más profundas (>601 m), y el Clúster 2 ocupó una posición intermedia, reflejando una transición gradual en la composición faunística a lo largo del gradiente batimétrico (Figura 3.7). El valor de estrés obtenido (0,082) indica que la representación es muy buena, reflejando con precisión la estructura de similitud entre muestras.

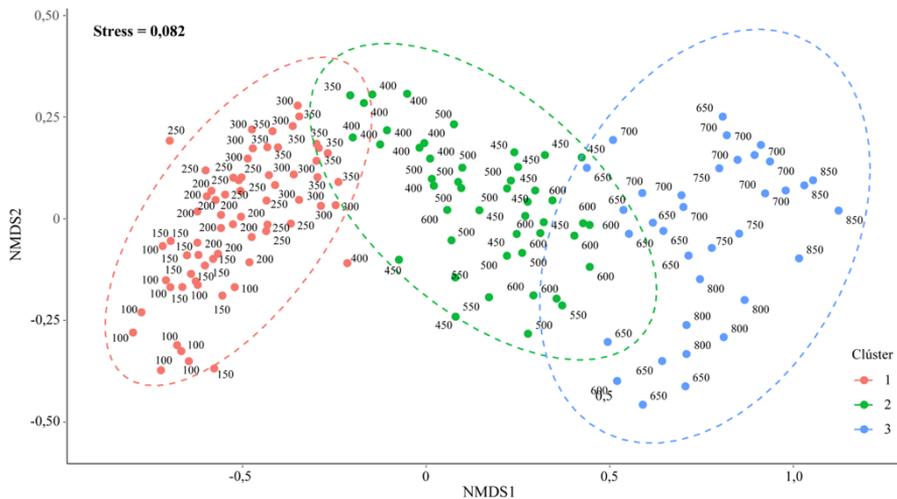
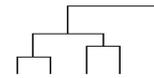


Figura 3.7. Ordenación por escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), donde cada punto representa una combinación de año e intervalo de profundidad, codificadas por número (profundidad) y color (clúster). Las elipses indican el intervalo de confianza del 95 % para cada clúster.

3.3.5. Influencia de los factores ambientales

El análisis de correspondencia canónica (CCA) reveló que las variables ambientales explicaron el 25,9 % de la variación total en la composición específica ($\chi^2 = 2,121$, $p < 0,001$). La composición de especies estuvo significativamente influenciada por dichas variables, siendo la profundidad el factor más determinante en su distribución ($F = 694,5$; $p < 0,001$; Tabla 3.6). Todas las variables ambientales incluidas en el modelo resultaron estadísticamente significativas ($p < 0,001$; Tabla 3.6). Los dos primeros ejes explicaron



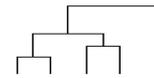
conjuntamente el 89,0 % de la varianza restringida (CCA1: 77,5 %; CCA2: 11,5 %), capturando los principales gradientes ambientales que estructuran la comunidad.

El eje CCA1 reflejó un marcado gradiente batimétrico, con profundidad, pendiente, fango, materia orgánica y latitud alineados hacia valores positivos, mientras que temperatura, arena gruesa y salinidad se asociaron al extremo negativo del eje (Figura 3.8). Esta estructura sugiere una segregación ecológica vinculada tanto al tipo de fondo como a la profundidad, así como una cierta organización espacial, con las especies más profundas tendiendo a localizarse en áreas más septentrionales, y las especies más someras en zonas más meridionales.

Tabla 3.6. Resultados del análisis de correspondencia canónica (CCA) aplicados a los factores ambientales que influyen en la comunidad de gadiformes en aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

	Chi cuadrado	F	p
Modelo	2,121	96,059	<0,001
Variable ambiental			
Profundidad (m)	0,420	694,549	<0,001
Pendiente (%)	0,019	27,548	<0,001
Materia orgánica (%)	0,010	10,706	<0,001
Fango (%)	0,013	27,668	<0,001
Longitud	0,036	59,642	<0,001
Latitud	0,020	32,489	<0,001
Arena gruesa (%)	0,032	25,981	<0,001
Temperatura (°C)	0,011	15,336	<0,001
Salinidad	0,010	15,371	<0,001

El eje CCA2 mostró una contribución destacada de la longitud, orientada hacia valores positivos, lo que podría reflejar un componente longitudinal vinculado al gradiente este-oeste o factor atlántico.



En este contexto, *M. merluccius*, *T. minutus* y *T. luscus* se situaron en el extremo izquierdo de CCA1, en correspondencia con fondos más someros, temperaturas más altas, sedimentos gruesos, y mayor salinidad relativa, lo que sugiere su afinidad por ambientes someros, templados y costeros.

Por el contrario, especies como *L. lepidion*, *T. scabrus*, *N. aequalis* y *C. caelorhincus*, se localizaron hacia el extremo derecho del eje CCA1, en correspondencia con valores elevados de profundidad, pendiente y latitud, lo que indica preferencia por hábitats más profundos del talud continental y por mayores salinidades relativas del talud continental medio. En particular, *T. scabrus* y *L. lepidion* se localizaron en el sector más profundo del espacio canónico, lo que refuerza su papel como especies exclusivas de los intervalos batimétricos más profundos, tal como también sugirió el análisis de especies indicadoras (IndVal).

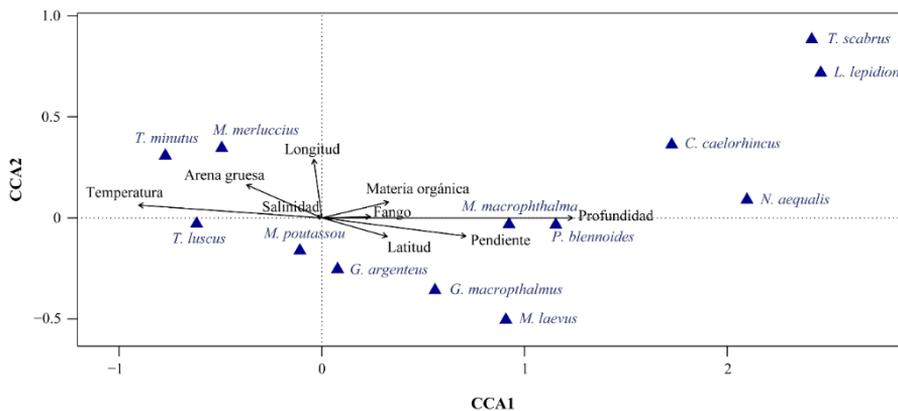
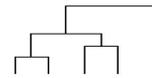


Figura 3.5. Análisis de correspondencia canónica (CCA) entre especies de gadiformes y variables ambientales en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico en el periodo 1998–2019. Las flechas representan los gradientes ambientales y los triángulos azules, la posición relativa de cada especie.

Algunas especies, como *M. poutassou*, *M. laevis* o *G. argenteus*, ocuparon posiciones intermedias, asociadas a áreas de transición entre el borde de la plataforma y el borde del talud, donde predominan las pendientes moderadas y un mayor contenido de materia orgánica en el sedimento.



3.3.6. Tendencias temporales

Se detectaron tendencias significativas en el periodo 1998–2019 en la abundancia y biomasa media por lance de algunas especies. En cuanto a la abundancia, se observó un incremento significativo en *M. macrophthalma* y *T. scabrus*, mientras que *G. macrophthalmus* y *M. laevis* mostraron tendencias decrecientes. Para el resto de las especies analizadas, no se detectaron cambios significativos a lo largo del periodo de estudio (Figura 3.9).

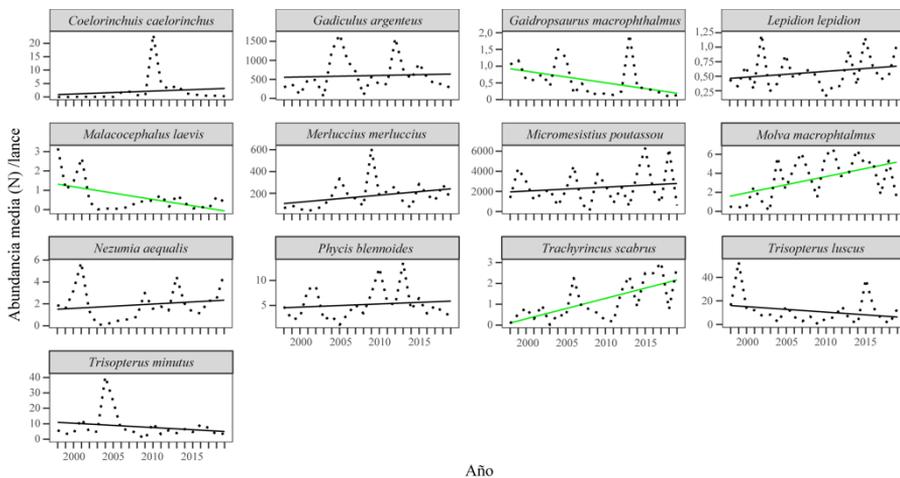


Figura 3.9. Evolución anual de la abundancia media (N) por lance de las 13 especies de gadiformes seleccionadas, capturadas durante la campaña DEMERSALES en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico para el periodo 1998–2019. La línea verde indica una tendencia significativa ($p < 0,05$) y la línea negra, no significativa.

En términos de biomasa, las especies con tendencias crecientes significativas fueron *M. merluccius*, *M. macrophthalmus*, *P. blennoides* y *T. scabrus*. Por el contrario, *G. macrophthalmus* y *M. laevis* mostraron disminuciones significativas. Las restantes especies presentaron fluctuaciones interanuales sin una tendencia clara (Figura 3.10).

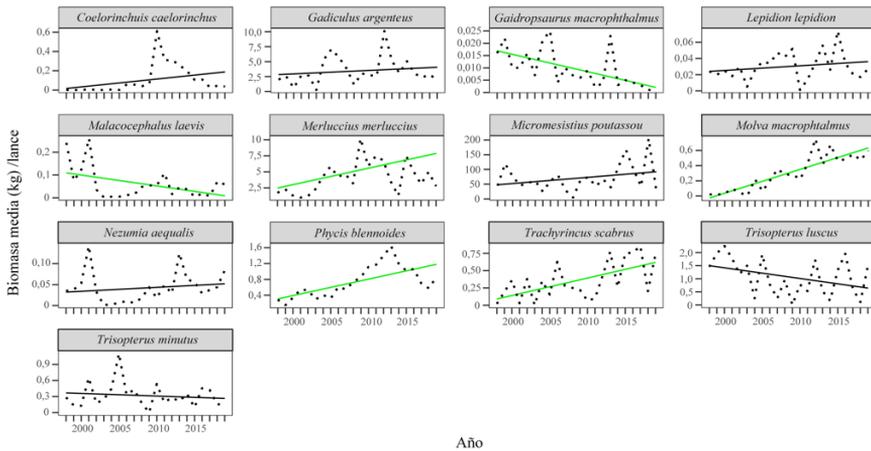
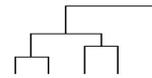


Figura 3.10. Evolución anual de la biomasa media (kg) por lance de las 13 especies de gadiformes seleccionadas, capturadas durante la campaña DEMERSALES en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico para el periodo 1998–2019. La línea verde indica una tendencia significativa ($p < 0,05$) y la línea negra, no significativa.

Por clúster, la abundancia media presentó una tendencia ascendente en el Clúster 1, una evolución estable en el Clúster 2 y una ligera disminución en el Clúster 3. Sin embargo, ninguna de estas tendencias fue estadísticamente significativa (Figura 3.11).

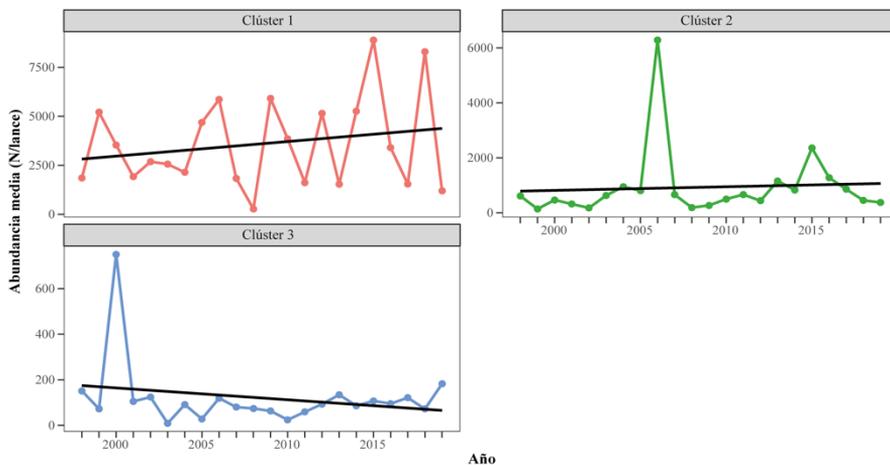
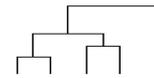


Figura 3.11. Evolución anual de la abundancia media (N) de gadiformes por lance en los clústeres identificados mediante el análisis de conglomerados. La línea verde indica una tendencia significativa ($p < 0,05$) y la línea negra, no significativa.



En cuanto a la biomasa media, se registró una tendencia creciente en los tres clústeres, aunque, solo fue estadísticamente significativa en el Clúster 2 (Figura 3.12).

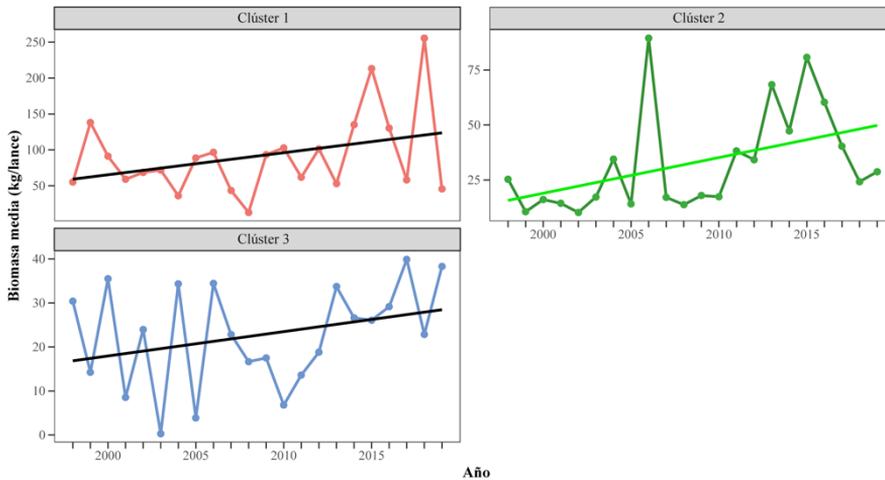


Figura 3.12. Evolución anual de la biomasa media (kg) de gadiformes por lance en los clústeres identificados mediante el análisis de conglomerados. La línea verde indica una tendencia significativa ($p < 0,05$) y la línea negra, no significativa.

3.3.7. Diversidad

La Tabla 3.7 muestra los valores de los índices de Shannon (H') y Simpson (D) a lo largo del gradiente batimétrico calculados a partir de las abundancias de las especies de gadiformes. Se observó una tendencia creciente en la diversidad con la profundidad, alcanzándose los valores máximos de H' (1,95) y D (0,83) en el estrato más profundo (601–846 m). A pesar de que el número de especies fue similar entre estratos (13–11), los hábitats más profundos presentaron mayores valores de diversidad y equitatividad.

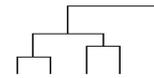


Tabla 3.7. Parámetros comunitarios y tasas de captura de gadiformes por estrato de profundidad en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico durante el periodo 1998–2019.

	Estrato de profundidad (m)		
	36–350	351–600	601–846
Número de especies	13	11	11
Diversidad, H'	0,74	0,94	1,95
Diversidad, D	0,40	0,51	0,83
Número de lances	2399	326	89
Abundancia (N)	8.024.424	322.570	8744
Biomasa (kg)	203.284,24	11.595,35	1662,52

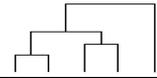
3.4. Discusión

Agrupaciones por especies

El uso complementario de las técnicas SIMPER e IndVal ha resultado especialmente útil, ya que permite tanto identificar especies que podrían pasar desapercibidas si se empleara un único enfoque, como reforzar la importancia de aquellas que destacan en ambos análisis.

Un ejemplo claro del primer caso lo constituye el clúster 1, donde *T. luscus* y *T. minutus*, a pesar de su baja abundancia relativa, no fueron destacadas por el análisis SIMPER, pero sí fueron identificadas como especies características mediante IndVal. Por el contrario, en ese mismo clúster, especies como *M. merluccius* y *M. poutasson*, aunque altamente abundantes y con una elevada contribución a la disimilitud entre grupos según SIMPER, no fueron consideradas indicadoras en IndVal. Esto probablemente se deba a su amplia presencia a lo largo de todo el gradiente batimétrico, lo que reduce su especificidad ecológica y, en consecuencia, su valor diagnóstico.

En sentido opuesto, el Clúster 3 mostró una fuerte coincidencia entre ambos métodos, con especies como *P. blennoides*, *L. lepidion*, *N. aequalis* y *T. scabrus* destacando tanto por su contribución estructural (SIMPER) como por sus altos



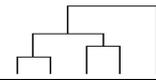
valores diagnósticos (IndVal). Esta concordancia refuerza la coherencia ecológica de este agrupamiento profundo.

Este contraste metodológico subraya la importancia de interpretar ambos enfoques de forma complementaria: mientras SIMPER identifica las especies que más contribuyen a las diferencias globales entre grupos, IndVal resalta aquellas que son más representativas de un hábitat específico.

Factores ambientales estructurantes

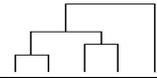
La profundidad es el principal factor estructurador de las comunidades de gadiformes en la plataforma de la fachada atlántica española, en línea con estudios previos que han identificado este gradiente como determinante en la distribución de especies demersales y en las variaciones en la composición de la fauna bentónica y demersal (Bianchi, 1992; Sánchez, 1993; Fariña *et al.*, 1997; Gomes *et al.*, 1995; Labropoulou y Papaconstantinou, 2004; Tolimieri y Levin, 2006; Nogueira *et al.*, 2013; Bianchi, 1991).

Su importancia radica en su valor como indicador ambiental indirecto, ya que múltiples variables físicas (p. ej., características físicas de las masas de agua, intensidad de la luz, presión, temperatura, niveles de oxígeno) y ecológicas como la disponibilidad de alimento, relaciones tróficas, competencia intra- e interespecífica varían con la profundidad (Bianchi, 1991; Childress, 1995; Tolimieri y Levin, 2006; Drazen y Haedrich, 2012). Sin embargo, ante la falta de datos directos sobre muchas de estas variables, la profundidad actúa como una aproximación del entorno, reforzando su uso como un indicador clave de las condiciones del ecosistema. Como consecuencia, en ausencia de información sobre una variable claramente diferenciadora, es posible considerar comunidades ecológicamente distintas dentro de un mismo rango batimétrico.



En este contexto, el análisis de los centros de gravedad de las especies se presenta como una herramienta útil para identificar diferencias en la distribución batimétrica, especialmente en situaciones de un alto grado de solapamiento entre especies. Su aplicación permite detectar con mayor detalle los desplazamientos ontogenéticos hacia mayores profundidades, como se ha observado en *M. poutassou* (Gastauer *et al.*, 2016), proporcionando información para apoyar o refutar la denominada hipótesis *bigger-deeper* (Macpherson y Duarte, 1991; Labropoulou *et al.*, 2008). Las especies mostraron centros de gravedad diferenciados, y esta segregación batimétrica se ha interpretado no solo como un mecanismo para reducir la competencia, al concentrar la mayor densidad de individuos de cada especie en distintos estratos (Mauchline y Gordon, 1984), sino también como una estrategia para favorecer procesos clave como el reclutamiento, la disponibilidad de alimento y la maximización del crecimiento (Galaiduk *et al.*, 2017; Sánchez-Hernández y Amundsen, 2018). No obstante, aunque los centros de gravedad pueden contribuir a mejorar el conocimiento de los patrones de distribución batimétrica, su aplicación requiere información biológica detallada (Gastauer *et al.*, 2016) que, solo está disponible para unas pocas especies de interés comercial, lo que impidió su uso en los análisis realizados.

Las especies de peces adaptan sus hábitos ecológicos, biológicos y fisiológicos a las condiciones del hábitat en el que se desarrollan (Moranta *et al.*, 1998; D'Onghia *et al.*, 2004; Drazen, 2007; Fernandez-Arcaya *et al.*, 2013). Dentro de estas adaptaciones, la morfología desempeña un papel central, ya que la profundidad induce cambios funcionales en rasgos como el tamaño corporal, el diámetro ocular, la forma de la cola y la estructura bucal. Estas modificaciones reflejan respuestas adaptativas a condiciones ambientales del fondo marino, como la presión, la disponibilidad de luz o el acceso al alimento (Farré *et al.*, 2016; Mindel *et al.*, 2016; Orfanidis *et al.*, 2024). Este conocimiento ha impulsado el desarrollo de enfoques basados en la morfometría geométrica para analizar la estructura de las comunidades de peces (Lombarte *et al.*, 2012; Farré *et al.*, 2013; Bower y Piller, 2015; Orfanidis *et al.*, 2024), como alternativa a las clasificaciones tradicionales

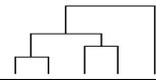


basadas exclusivamente en datos de abundancia y/o biomasa y profundidad, permitiendo identificar agrupamientos funcionales de acuerdo a las adaptaciones morfoecológicas de las especies.

Otro factor determinante fue el tipo de sustrato. Debido al modo de vida bentónico de las especies demersales, las características del sedimento juegan un papel clave en su distribución, tanto en gadiformes (González-Irusta y Wright, 2016a, b, 2017; Arronte *et al.*, 2022, 2024), como en numerosas especies de peces demersales (Mahon y Smith, 1989; Demestre *et al.*, 2000; Katsanevakis *et al.*, 2009). Su importancia radica, en gran parte, en las interacciones tróficas que se establecen entre los peces y la fauna epi- y endobentónica, ya sea de manera directa (Hinz *et al.*, 2003) o indirecta (Arronte *et al.*, 2022). Además, el sustrato condiciona la distribución de aquellas especies que lo utilizan como refugio frente a los depredadores, especialmente aquellas con la capacidad de enterrarse, como los peces planos o las especies del género *Ammodytes* (Wright *et al.*, 2000; Stoner y Ottmar, 2003; Fernández-Zapico *et al.*, 2017).

En la zona de estudio, el tipo de sustrato está estrechamente relacionado con la profundidad, aunque esta relación varía geográficamente. En el mar Cantábrico, los sedimentos más finos tienden a concentrarse más allá del borde de la plataforma continental (Rey y Medialdea, 1989). Sin embargo, en Galicia, estos sedimentos aparecen en zonas relativamente someras, especialmente en las zonas influenciadas por las rías Baixas, como resultado de acción combinada de los sistemas fluviales y estuarinos, junto con efecto combinado del afloramiento y el *outwelling*, que favorecen la sedimentación de fangos en la plataforma interna (López-Jamar *et al.*, 1992).

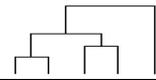
Los resultados del análisis multivariante mediante CCA refuerzan esta interacción entre factores. La profundidad mostró una asociación positiva con el contenido de materia orgánica y con el contenido de fango, mientras que se correlacionó negativamente con la temperatura y a la presencia de arenas gruesas.



En consecuencia, especies típicas del talud continental como *N. aequalis*, *L. lepidion* o *M. laevis* aparecen asociadas a ambientes profundos y fangosos, mientras que especies más someras como *T. luscus* y *T. minutus* se agrupan en áreas someras y con fondos caracterizados por sedimentos de un tamaño de grano mayor. La materia orgánica mostró una clara asociación con hábitats profundos y fangosos, donde predominan especies como *N. aequalis*, *C. caelorbincus*, *M. laevis* o *P. blennoides*, que se alimentan de crustáceos epibentónicos o dependen de condiciones físico-químicas específicas de la superficie del sedimento (Mauchline y Gordon, 1984; Arronte *et al.*, 2024). Este gradiente sedimentario-batimétrico refleja una organización funcional de las comunidades de gadiformes, estructurada no solo por la profundidad, sino también por las características del sustrato.

La temperatura y la salinidad habían sido previamente identificadas como factores importantes en la composición y estructura de las comunidades de peces en la zona de estudio (Sánchez y Serrano, 2003). En el caso de los gadiformes, ambos parámetros se han relacionado principalmente con aspectos reproductivos (Sánchez y Serrano, 2003; Gastauer, 2016; González-Irusta y Wright, 2016a, b, 2017), mientras que la temperatura también se ha vinculado con la disponibilidad de presas en especies de hábitos planctófagos (Arronte *et al.*, 2022). Aunque ambos factores están modulados por la profundidad, su distribución espacial está influenciada por procesos oceanográficos regionales: el afloramiento costero en Galicia enfría y enriquece las aguas superficiales, mientras que la corriente hacia el Polo (*Poleward Current*) introduce aguas más cálidas y salinas en el margen cantábrico durante el invierno (Lavin *et al.*, 2006). Además, el aporte fluvial de los grandes ríos franceses reduce la salinidad en la plataforma cantábrica oriental, favoreciendo la estabilidad de la columna de agua (Lavin *et al.*, 2006).

El análisis CCA respalda esta interpretación al mostrar que la temperatura se alinea con zonas someras y sedimentos de grano grueso, lo que indica su influencia en la distribución de especies costeras. En contraste, los gradientes más



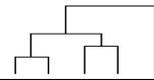
profundos están dominados por aguas más frías y fondos predominantemente fangosos. La salinidad, por su parte, se sitúa próxima al origen del plano canónico, lo que sugiere que, aunque está presente, su efecto sobre la estructura de la comunidad es más difuso o está parcialmente enmascarado por otros gradientes más influyentes, como el batimétrico o el térmico.

Tendencias temporales

La mayoría de las especies no mostraron una tendencia significativa en cuanto a la evolución temporal de la abundancia y biomasa media por lance, lo que sugiere cierta estabilidad en la comunidad de gadiformes. Sin embargo, en el caso de especies con baja abundancia relativa en la zona de estudio, sus tendencias deben interpretarse con cautela. En estos casos, los valores pueden reflejar tanto cambios reales como artefactos derivados de las limitaciones metodológicas asociadas al muestreo mediante arrastre (Merrett *et al.* 1991; Baudrier *et al.*, 2021). La baja magnitud de sus valores hace que pequeñas variaciones interanuales puedan generar la impresión de un cambio poblacional significativo, cuando en realidad podría deberse al azar o a la eficiencia variable del arte. Por este motivo, resulta más adecuado centrar el análisis en especies bien representadas, como *M. merluccius*, *M. poutassou*, *T. luscus*, *T. minutus*, *G. argenteus* o *P. blennoides*, cuya presencia y abundancia son suficientemente consistentes en el espacio y el tiempo. Este enfoque permite evitar interpretaciones erróneas basadas en fluctuaciones poco fiables y facilita la detección de patrones robustos y significativos en la dinámica de las comunidades.

Por otra parte, las dinámicas de *G. argenteus* y *P. blennoides* se abordan en detalle en los capítulos 4 y 5, respectivamente, por lo que su interpretación no se incluye aquí.

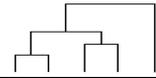
Las dos especies más costeras, *T. minutus* y *T. luscus* mostraron una tendencia negativa en abundancia y biomasa media, aunque sin alcanzar significación estadística. Ambas especies presentan una afinidad boreal, típica de aguas frías



(Cohen *et al.*, 1990), por lo que este descenso en ambos parámetros podría reflejar una respuesta al progresivo calentamiento de las aguas del Atlántico Norte. En este contexto, el centro de gravedad de *T. luscus* ha experimentado un desplazado hacia aguas más someras tanto en Galicia y el mar Cantábrico (Punzón *et al.*, 2016), como en el mar del Norte (Dulvy *et al.*, 2008). Por su parte, *T. minutus*, aunque ha mostrado un desplazamiento batimétrico hacia aguas más profundas en otras regiones como el mar del Norte (Dulvy *et al.*, 2008), su centro de gravedad no ha experimentado cambios batimétricos en la zona de estudio, aunque sí un desplazamiento longitudinal hacia el oeste (Punzón *et al.*, 2016). Estos patrones podrían reflejar respuestas diferenciadas ante el calentamiento de las aguas, posiblemente relacionadas con sus distintas tolerancias térmicas (Punzón *et al.*, 2021).

La evolución de los centros de gravedad de ambas especies podría estar relacionada con las tendencias de abundancia y biomasa media observadas, ya que no puede descartarse que estos desplazamientos se hayan producido hacia áreas no accesibles al arrastre, como fondos rocosos o zonas muy escarpadas. Esta limitación metodológica dificultaría su captura, especialmente tratándose de especies con una baja abundancia relativa en los muestreos, lo que reduce la capacidad para evaluar con precisión sus patrones espaciales.

En el caso de *M. merluccius*, la abundancia media presentó una ligera tendencia creciente, aunque esta no fue estadísticamente significativa. En cambio, la biomasa media mostró un aumento significativo, lo que sugiere una mejora en las condiciones de crecimiento o un aumento de la supervivencia de los ejemplares adultos. El esfuerzo pesquero ha disminuido de forma considerable en las dos últimas décadas (MAPA, 2024) y las medidas de gestión implementadas, que incluyen vedas y limitaciones de captura mediante TACs (ICES, 2024), podrían haber permitido que un mayor número de ejemplares alcanzaran tallas grandes y, por tanto, mayores pesos, contribuyendo así al aumento de la biomasa media observada. La ausencia de desplazamientos significativos en su centro de gravedad

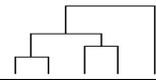


(Punzón *et al.*, 2016) sugiere que la distribución espacial de la merluza se ha mantenido estable a lo largo del tiempo, lo que permite atribuir el aumento observado en la biomasa a cambios demográficos, como una mayor talla media o una reducción de la mortalidad, y no a una expansión o redistribución geográfica de la población.

En el caso de *M. poutassou*, tanto la abundancia como la biomasa media se mantuvieron estables a lo largo del periodo de estudio, sin mostrar tendencias significativas. Su dinámica poblacional está fuertemente influenciada por procesos a gran escala en el Atlántico nororiental, como la dinámica del giro subpolar, que afecta al éxito de su reclutamiento (Hátún *et al.*, 2009), más que por el tamaño del stock reproductor regional (ICES, 2020). Esto se debe a que su reproducción tiene lugar en la plataforma y bancos al oeste de Irlanda y Escocia, donde las corrientes transportan los huevos y las larvas hacia el mar de Noruega y el golfo de Vizcaya (Payne *et al.*, 2012).

Aunque entre 2007 y 2011, el reclutamiento experimentó una notable disminución (Payne *et al.*, 2012), no se observó un impacto significativo en la abundancia ni en la biomasa media en la zona de estudio. Esto podría deberse, entre otros factores, a la conectividad con otras áreas del Atlántico nororiental o a la capacidad de la especie para mantener su densidad en función del stock total (Bailey, 1982; Gastauer *et al.*, 2016). Esta estabilidad se refleja también en su patrón espacial, ya que no se detectaron desplazamientos significativos en ninguna dimensión del centro de gravedad (Punzón *et al.*, 2016), lo que indica una permanencia sostenida en su área habitual de distribución. Todo ello contribuye a que el lirio sea una de las especies más dominantes en la comunidad de peces de la plataforma norte española.

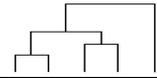
A nivel comunitario, la evolución de la abundancia y biomasa media mostró diferencias marcadas entre clústeres. En el Clúster 1 (≤ 350 m), tanto la abundancia como la biomasa media presentaron una tendencia ligeramente



creciente, aunque en ninguno de los casos resultó estadísticamente significativa. En este rango de profundidad se concentra la mayor parte del esfuerzo pesquero (González-Irusta *et al.*, 2018), al coincidir con las zonas de mayor productividad y con las especies de mayor interés comercial como *M. merluccius* y *M. poutassou*, así como otras de menor rendimiento económico, como *T. luscus* y *T. minutus*.

La tendencia positiva observada en ambos parámetros podría reflejar una recuperación incipiente en algunas poblaciones explotadas, como resultado del descenso en el esfuerzo pesquero, fenómeno ya documentado en la zona de estudio para varios stocks (Modica *et al.*, 2014; Arroyo *et al.*, 2017). No obstante, al tratarse de incrementos paralelos de abundancia y biomasa media, no puede descartarse que respondan simplemente a un aumento general en la densidad de las especies como consecuencia de la ya mencionada reducción, sin que se hayan producido cambios significativos en la estructura demográfica de las poblaciones. Como hipótesis alternativa, en el patrón observado, también podrían estar influyendo procesos de redistribución espacial asociados al calentamiento del agua (Punzón *et al.*, 2016), que habrían favorecido el desplazamiento de individuos desde otras áreas hacia la zona de estudio.

En el Clúster 2 (351–600 m), los valores de abundancia media fueron bajos y sin una tendencia significativa a lo largo del periodo de estudio. En cambio, la biomasa media presentó un aumento estadísticamente significativo, indicando un cambio relevante en la composición de la comunidad. Este patrón podría deberse a una recuperación progresiva de especies de crecimiento lento, favorecida no solo por la reducción del esfuerzo pesquero en las últimas décadas sino también por el hecho de que dicho esfuerzo, a profundidades superiores a los 500 m, es considerablemente menor que en aguas más someras (González-Irusta *et al.*, 2018). Esta menor presión habría permitido a los ejemplares alcanzar mayores tallas, lo que a su vez habría favorecido una reestructuración de la comunidad tras la disminución del esfuerzo pesquero (Punzón *et al.*, 2016; Punzón *et al.*, 2021; Polo *et al.*, 2022).

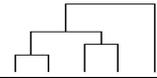


En el Clúster 3 (>601 m), aunque la abundancia y la biomasa media mostraron tendencias opuestas, ninguna fue estadísticamente significativa. La abundancia presentó una tendencia negativa, pero sus valores se mantuvieron relativamente estables en el tiempo, lo podría estar relacionada con la baja presión pesquera en estas profundidades. Esta menor perturbación directa sobre las comunidades habría favorecido el mantenimiento de las especies características de este rango batimétrico, que siguen una estrategia de vida tipo K. El incremento en los valores de biomasa, a pesar de la baja abundancia, podría reflejar la presencia de individuos de mayor tamaño, así como el efecto de posibles desplazamientos batimétricos de algunas especies en respuesta al calentamiento del agua, lo que podría haber influido parcialmente en la composición de estas comunidades profundas (Punzón *et al.*, 2021; Polo *et al.*, 2022).

Diversidad

La diversidad específica aumentó con la profundidad, alcanzando su punto máximo en el Clúster 3 (>601 m). A pesar de haber registrado el menor número de lances (88), este estrato presentó valores del índice de diversidad de Shannon (H') y de Simpson (D) notablemente superiores a los observados en grupos localizados en aguas más someras. Por el contrario, el Clúster 1 (≤ 350 m), con más de 2300 lances y la mayor abundancia y biomasa total, fue el que presentó los valores más bajos de H' y D, lo que indica un fuerte dominio de unas pocas especies.

Este patrón, caracterizado por un aumento de la diversidad con la profundidad, ha sido documentado en distintas regiones del Atlántico Norte (McClatchie *et al.*, 1997; Magnussen, 2002; Busalacchi *et al.*, 2010; Stefansdottir *et al.*, 2010; Nogueira *et al.*, 2013). Sin embargo, a pesar de ser una relación frecuente, no constituye una regla universal. En algunas zonas, la diversidad es similar tanto en la plataforma como en el talud continental (Gray, 1994), mientras que en otras no se ha identificado un patrón claro (Haedrich y Merrett, 1990). Además, la diversidad puede variar significativamente tanto en el tiempo como en el espacio,



influida por factores ambientales y antrópicos (Stefansdottir, 2010).

Uno de los principales factores que podría explicar los bajos niveles de diversidad en el Clúster 1 es la actividad pesquera, que afecta a la estructura de la comunidad al modificar la abundancia relativa de las especies y reducir la equitatividad. Según Haedrich (1994), las especies de interés comercial suelen dominar las zonas de baja diversidad, representando una gran parte de la biomasa total. En consonancia con esta idea, el Clúster 1 alberga especies como *M. merluccius* y *M. poutassou*, altamente explotadas y dominantes, lo que contribuye a reducir la diversidad general.

Por el contrario, las aguas profundas presentan una mayor estabilidad ambiental y una menor presión pesquera, lo que podría favorecer comunidades más diversas y equitativas. Estos entornos, menos afectados por perturbaciones externas, permitirían la coexistencia de un mayor número de especies con abundancias más equilibradas, como lo evidencian los altos valores de diversidad registrados en el grupo batimétrico más profundo.

Los resultados de este estudio proporcionan una visión integrada de la estructura y dinámica de las comunidades de gadiformes, destacando el papel clave de la profundidad y de la actividad pesquera. Estos hallazgos ofrecen una base sólida para interpretar cambios en la composición comunitaria y apoyar estrategias de gestión adaptadas. Su valor como referencia ecológica es especialmente relevante en un contexto de creciente presión humana y cambio climático.



Fotos: Nils Aukan

Capítulo 4. Distribución espacial de *Gadiculus argenteus*



4.1. Introducción

El funcionamiento de los ecosistemas marinos está estrechamente vinculado a su estructura, diversidad e integridad (Cury *et al.*, 2003). En este contexto, las redes tróficas desempeñan un papel fundamental al mediar los principales procesos ecológicos y presiones externas, actuando como un vínculo funcional entre individuos, poblaciones y el funcionamiento general del ecosistema. Además, juegan un papel crucial en la resiliencia de los ecosistemas y la provisión de servicios ecosistémicos esenciales (Lavialle *et al.*, 2023).

Factores como el cambio climático y la sobrepesca han provocado alteraciones en la estructura trófica de los ecosistemas, tanto en la zona de estudio (Arroyo *et al.*, 2017; Preciado *et al.*, 2019; du Pontavice *et al.*, 2023) como en otras regiones (Daskalov *et al.*, 2007; Griffith *et al.*, 2012; Moullec *et al.*, 2017; du Pontavice *et al.*, 2023). Por ello, dada la importancia ecológica de las redes tróficas y las crecientes presiones a las que están sometidas, resulta indispensable reunir la mayor cantidad de información posible sobre su estructura, componentes y funcionamiento.

La red trófica marina de la plataforma continental del norte de España se caracteriza por una gran complejidad, con numerosas conexiones entre grupos funcionales y fuertes relaciones entre los dominios pelágico, demersal y bentónico. Los peces forraje desempeñan un papel fundamental en esta red, actuando como mediadores del acople bentopelágico al facilitar la transferencia de energía desde el dominio pelágico al demersal y bentónico (Sánchez y Olaso, 2004; Preciado *et al.*, 2008; Corrales *et al.*, 2022). Estas especies ocupan una posición central en la cadena trófica: se alimentan de zooplankton y a su vez, sirven como presas primarias de peces de mayor tamaño, aves y mamíferos marinos (Cury *et al.*, 2000; van der Lingen *et al.*, 2009). Esto los convierte en un puente esencial entre los niveles tróficos inferiores y superiores (Preciado *et al.*, 2008; Lynam *et al.*, 2017).



En las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, aproximadamente el 40% de la dieta de especies de interés comercial como la merluza, el gallo *Lepidorhombus* spp., el rape *Lophius* spp. y el lirio *M. poutasson*, así como de especies no comerciales como el sable *Lepidopus caudatus* (Euphrasen, 1788) o el negrito *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758), se compone principalmente de dos especies de peces forraje bentopelágicas: *M. poutasson* y el marujito *Gadiculus argenteus* (Preciado *et al.*, 2008; Rodríguez-Cabello *et al.*, 2014). Las fluctuaciones anuales en la abundancia de estas dos especies parecen influir significativamente en la ecología alimentaria de sus depredadores. Por ejemplo, la escasez de *M. poutasson* se ha asociado con un aumento del canibalismo en la merluza *M. merluccius* (Preciado *et al.*, 2015), mientras que los cambios en la abundancia de *G. argenteus* se correlacionan con su importancia en la dieta de sus depredadores, tanto en volumen como en frecuencia de aparición (Rodríguez-Cabello *et al.*, 2014). Comprender mejor los factores ambientales que determinan su distribución resulta crucial para predecir las respuestas adaptativas del ecosistema frente a cambios en el esfuerzo pesquero o en el entorno físico (Lindegren *et al.*, 2018; Régnier *et al.*, 2019).

Gadiculus argenteus es una especie de vida corta (3–4 años, Gaemers y Poulsen, 2017), de pequeño tamaño (talla máxima: 16,1 cm; Rodríguez-García *et al.*, 2023) y dieta planctófaga (López-López *et al.*, 2017), con una amplia distribución geográfica en el Atlántico noreste, entre los 20° N y 45° N (Gaemers y Poulsen, 2017). Forma cardúmenes y presenta una elevada abundancia relativa en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico (Sánchez, 1993; Rodríguez-Cabello *et al.*, 2014). Estas características lo clasifican como un estratega de tipo r, con una alta tasa de reproducción y capacidad para explotar rápidamente los recursos disponibles, en contraste con sus principales depredadores, que son estrategas de tipo K, caracterizados por mayor tamaño corporal, menor fecundidad y ciclos de vida más largos.



Dado su papel como presa clave en la red trófica, resulta especialmente relevante mejorar el conocimiento ecológico de *G. argenteus*, una especie sobre la que aún existe poca información detallada en cuanto a su biología y preferencias ambientales. Este estudio tiene como principales objetivos: (1) analizar la influencia de factores espaciales, temporales y ambientales en la distribución de la especie en esta región, y (2) elaborar, por primera vez, mapas predictivos de su distribución. Estos mapas podrán servir de base para desarrollar modelos tróficos, contribuir a una gestión marina más eficaz y ser útiles en los esfuerzos para predecir la resiliencia y adaptabilidad del ecosistema frente a diferentes escenarios ambientales.

4.2. Material y métodos

4.2.1. Origen datos de *Gadiculus argenteus*

Los datos analizados provienen de la campaña DEMERSALES (SP-NSGFS, ICES 2017), cuyos objetivos comprenden la estimación de índices de abundancia, y los patrones de distribución de la fauna bentónica y demersal de la plataforma continental de Galicia y del mar Cantábrico. Esta campaña, llevada a cabo anualmente por el IEO, se realiza en la plataforma noreste española, abarcando el área comprendida entre la desembocadura de los ríos Miño y Bidasoa (Figura 2.6). La campaña sigue un muestreo estratificado aleatorio con cinco estratos de profundidad y cinco sectores (para una descripción más detallada de la campaña, véase el Capítulo 2). Se utilizaron los datos de biomasa de *Gadiculus argenteus*, expresados en kilogramos por lance, obtenidos de los 2814 lances válidos efectuados durante el periodo 1998–2019 (Tabla S4.1).



4.2.2. Datos ambientales

Se emplearon dos tipos de información ambiental en formato ráster: (i) variables ambientales que se mantuvieron constantes a lo largo del periodo de estudio (*estáticas*), como la profundidad, la pendiente, el tipo de sedimento del fondo (fango, arenas finas y arenas gruesas) y el porcentaje de materia orgánica en el sedimento; y (ii) variables ambientales que mostraron variaciones significativas a lo largo del periodo de estudio (*dinámicas*), como la temperatura y salinidad del fondo, así como características de la clorofila-a (concentración media y máxima, día del año en que se alcanzó la concentración máxima y la anomalía relativa). Para las variables estáticas, se generó una única capa ráster (Figura 2.10), mientras que para las variables dinámicas se creó una capa específica para cada año del periodo de estudio (Figuras 2.11, 2.12, 2.13, 2.14). Para una descripción más detallada de la creación, formato y resolución de estas capas, véase el Capítulo 1.

4.2.3. Análisis de los datos

Antes de realizar los análisis, se evaluó la colinealidad entre las variables explicativas utilizando la correlación de Spearman y el Factor de inflación de la varianza (VIF) (Zuur *et al.*, 2009). Cuando se detectaron correlaciones elevadas entre dos variables (Spearman $> 0,7$ y/o VIF ≥ 3), se eliminó una de ellas para minimizar la colinealidad (Zuur *et al.*, 2009). Con base a este criterio, se excluyeron la concentración máxima de clorofila, el día de máxima clorofila y la arena fina (Tablas S4.2 y S4.3). Estas variables se eliminaron considerando su relevancia en la biología de la especie. Tras estos ajustes, los valores de Spearman y VIF de las variables restantes resultaron inferiores a los umbrales establecidos, permitiendo su inclusión en los modelos.



4.2.3.1. Datos de presencia y biomasa

La biomasa de *G. argenteus* en la plataforma del noreste español fue modelizada utilizando Modelos Aditivos Generalizados (GAMs). Dada la elevada proporción de ceros en la matriz de capturas, se empleó un enfoque de dos etapas (método delta) (Barry y Welsh, 2002) para analizar la distribución espacial de la especie. Este método se eligió para abordar las dificultades asociadas con la modelización de datos altamente dispersos (Zuur *et al.*, 2009), un problema común en estudios que utilizan datos procedentes de muestreos mediante arrastre de fondo. Los modelos en dos etapas han demostrado ser efectivos para modelar la distribución espacial de hábitats de peces (Loots *et al.*, 2011; Sagarese *et al.*, 2014; González-Irusta y Wright, 2016a, 2016b, 2017).

En una primera etapa, se modelizó la probabilidad de presencia utilizando una distribución de error binomial (family = binomial) y el logaritmo de las razones de probabilidad (link = logit) como función de enlace. En la segunda etapa, la biomasa (calculada para 30 min de arrastre y eliminando los valores cero) se transformó logarítmicamente y se modelizó con un enlace de identidad (link = identity) y una distribución de error gaussiana (family = gaussian). En ambos modelos, todos los suavizadores (*smooths*) se limitaron a 4 nodos ($k = 4$), excepto el efecto espacial, que se restringió a 16 nodos ($k = 16$), para prevenir el sobreajuste (Guntenspergen, 2014). Todos los GAM se construyeron utilizando la función *gam* del paquete de R “mgcv” (Wood, 2017). Posteriormente, se empleó el paquete “MumIn” (Bartón, 2024) para comparar modelos candidatos y seleccionar el modelo óptimo, es decir, aquel que presentó el valor más bajo del Criterio de Información de Akaike (AIC).

Finalmente, ambos modelos se combinaron para generar los modelos delta finales, que representan la predicción final, al combinar la probabilidad de presencia de *G. argenteus* con la biomasa predicha.



Además, para tener en cuenta posibles efectos espaciales producidos por factores no medidos que pudieran generar autocorrelación espacial en los residuos, se incluyeron en el modelo las coordenadas de cada lance (longitud y latitud) año a año. El modelo binomial completo fue:

$$P_p = \beta_1 + s_1(\text{profundidad}) + s_2(\text{salinidad}) + s_3(\text{temperatura}) + s_4(\text{fango}) + s_5(\text{arena gruesa}) + s_6(\text{materia orgánica}) + s_7(\text{clorofila media}) + s_8(\text{anomalía clorofila}) + s_9(\text{longitud, latitud, by} = f(\text{año})) + f_1(\text{año}) + \varepsilon_1$$

donde P_p es la probabilidad de presencia de *G. argenteus*, β_1 es la intersección, s_i son funciones de suavizado (*smooths*) del tipo splines finitos de P-thin plate (*thin-plate regression spline*), f indica las variables que se incluyeron como factores y ε_1 es el término de error. La biomasa predicha de *G. argenteus* (P_b) se modelizó incluyendo las mismas variables que en el modelo binomial.

La importancia relativa de cada variable se comprobó eliminándola del modelo final y calculando la variación en la desviación resultante.

La autocorrelación espacial de los residuos de los modelos se examinó de manera independiente para cada año utilizando el test de Moran, también conocido como índice de Moran o I de Moran. Esta prueba permite identificar si los residuos de un modelo presentan un patrón espacial significativo, es decir, si los valores residuales en ubicaciones cercanas tienden a ser diferentes del patrón esperado bajo aleatoriedad (Celemin, 2009). Dado que el valor p no fue estadísticamente significativo en ningún año o modelo, no se rechazó la hipótesis nula (que los residuos están distribuidos de manera aleatoria en el área de estudio) (Tabla S4.4). Por lo tanto, se concluyó que no existe autocorrelación espacial en los residuos, lo que indica que su distribución espacial es el resultado de procesos espaciales aleatorios. El análisis se realizó utilizando la función *moran.test* del paquete de R “spdep” (Bivand, 2023).



4.2.4. Combinación de los mapas delta

La predicción de las agregaciones a lo largo de los 22 años de estudio se combinó en un único mapa final siguiendo la metodología de Colloca *et al.* (2009) y González-Irusta y Wright (2017). Para ello, los mapas delta se transformaron en mapas binarios aplicando un umbral de biomasa anual definido a partir de curvas de agregación geoestadística. Tras la conversión de los veintidós mapas en binarios, se calculó el índice de persistencia (Ii), que permitió generar un mapa único que refleja la persistencia espacial de la especie en la zona de estudio.

4.2.5. Evaluación de los modelos

La precisión de los modelos de presencia-ausencia, biomasa y delta se evaluó mediante validación cruzada espacial (Roberts *et al.*, 2017) implementada con el paquete de R “blockCV” (Valavi *et al.*, 2019).

La capacidad predictiva del modelo de presencia-ausencia se evaluó mediante los estadísticos AUC (Fielding y Bell, 1997), Kappa (Cohen, 1960) y TSS (*True Skill Statistic*) (Allouche *et al.*, 2006), calculados con las funciones *evaluate* del paquete de R “dismo” (Hijmans *et al.*, 2011) y *Kappa* del paquete de R “SDMTools” (VanDerWal *et al.*, 2014). Para los modelos de biomasa y delta, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman para comparar valores observados y predichos, calculado mediante la función *cor.test* del paquete base “stats” (R Core Team, 2020).

El cálculo de estas métricas y la implementación detallada de la validación cruzada se describen en mayor detalle en el Capítulo 2 de esta tesis doctoral.



4.2.6. Curvas geoestadísticas de agregación

Para analizar la dinámica espacial de *G. argenteus* durante el periodo de estudio, se calcularon curvas de agregación y el índice de selectividad espacial (Ssp) (Petitgas, 1998) para cada año. Estas curvas representan la proporción de biomasa total (P) por unidad de superficie, expresada en kilogramos por lance, en función de la proporción de lances, considerados como representación de la superficie, que contienen biomasa de la especie. Este enfoque permite identificar y visualizar sus patrones de agrupamiento en el área de estudio.

El índice Ssp se utilizó para diferenciar entre distintas dinámicas espaciales, proporcionando información sobre el nivel de agregación de la especie. Si un valor anual de Ssp quedaba fuera del intervalo de confianza, se rechazaba la hipótesis nula de que no había variación significativa del Ssp entre años.

La metodología utilizada para generar las curvas de agregación y calcular el índice de selectividad espacial se describe con mayor detalle en el Capítulo 2 de esta tesis doctoral.

4.3. Resultados

4.3.1. Rendimiento del modelo

Los resultados de la evaluación se muestran en la [Tabla 4.1](#). El modelo de probabilidad de presencia obtuvo valores de AUC, kappa y TSS que superaron los criterios de umbral para un buen rendimiento, lo que indica un alto grado de precisión. Además, el coeficiente de Spearman entre valores observados y predichos fue de $0,46 \pm 0,02$ para la estimación de biomasa y de $0,59 \pm 0,04$ para el modelo delta, reflejando una correlación adecuada entre predicciones y observaciones en ambos casos. Todos los valores se expresan como media \pm DE (desviación estándar).



Tabla 4.1. Resultados de la evaluación (media \pm DE) para los modelos de probabilidad de presencia-ausencia, biomasa y delta combinados. La evaluación del modelo de presencia-ausencia se realizó mediante el área bajo la curva (AUC), el coeficiente kappa y la estadística de habilidad verdadera (TSS). Los modelos de biomasa y delta se evaluaron con el coeficiente de correlación de Spearman.

Modelo	AUC	Kappa	TSS	Spearman
Modelo Binomial (Pres/Abs)	0,77 \pm 0,04	0,47 \pm 0,05	0,51 \pm 0,04	----
Modelo Gaussiano (Biomasa)	----	----	----	0,46 \pm 0,02
Modelo delta	----	----	----	0,59 \pm 0,04

4.3.2. Curvas de agregación

La [Figura 4.1](#) muestra las curvas geoestadísticas anuales de agregación junto con los valores de Ssp, su valor medio y el intervalo de confianza del periodo 1998–2019. Durante este tiempo, los valores anuales de Ssp se mantuvieron dentro del intervalo de confianza correspondiente, por lo que se acepta la hipótesis nula de ausencia de variaciones significativas en el Ssp entre años. El análisis conjunto de las curvas de agregación y los valores de Ssp indica que la dinámica espacial de *G. argenteus* durante el periodo de estudio corresponde a la Dinámica D2: “patrón espacial consistente”, lo que implica que la densidad local de peces varió al mismo ritmo que la biomasa de la población ([Petitgas, 1998](#); [Tamdrari et al., 2010](#)).

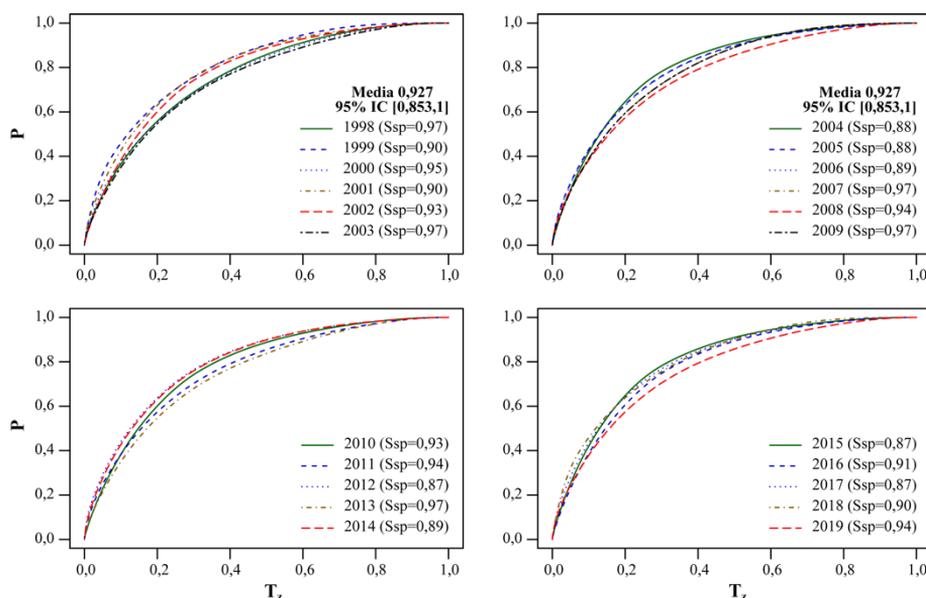


Figura 4.1. Curvas geoestadísticas anuales de agregación y valores del índice de selectividad espacial (Ssp) de *Gadiculus argenteus* (1998–2019). Las curvas muestran la relación entre la proporción de biomasa total (P) y la unidad de superficie (T_s). Se incluye el valor medio de Ssp junto con su intervalo de confianza al 95 % (entre paréntesis). Los datos se presentan en cuatro paneles para mejorar la claridad visual y minimizar la sobrecarga gráfica.

4.3.3. Modelos de presencia-ausencia y biomasa

Gadiculus argenteus se capturó en el 63,7 % de los lances válidos (1792 de 2814) realizados en el rango batimétrico de las campañas DEMERSALES (36–846 m). El modelo binomial explicó el 45,0 % de la desviación (Tabla 4.2). De las 10 variables iniciales consideradas en el modelo completo, solo el porcentaje de materia orgánica y la anomalía de la clorofila fueron excluidos del modelo final. La profundidad fue la variable más relevante ($\Delta = 288,48$) (Tabla 4.2), lo que indica que la probabilidad de encontrar individuos de *G. argenteus* fue mayor entre los 250 y 350 m de profundidad, disminuyendo fuera de este rango (Figura 4.2a).



Tabla 4.2. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables del modelo binomial de presencia-ausencia para *Gadiculus argenteus* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo	N		Desviación explicada	
<i>Binomial</i>	2814		45,0 %	
Variable	Δ desviación†	df/edf	Chi	p-valor
Profundidad	288,48	2,98	304,64	<0,001
Posición del lance	153,77	6,49	2,47	<0,01
Arena gruesa	34,02	2,35	27,95	<0,001
Concentración media clorofila	20,68	1,00	16,32	<0,001
Temperatura	17,80	2,37	9,82	<0,05
Pendiente	7,59	1,00	11,83	<0,001
Año	6,13	21	32,0	0,06
Salinidad	2,31	1,53	5,45	0,09
Fango	1,78	1,00	9,11	0,07

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable.

Aunque el fango fue la variable menos relevante ($\Delta = 1,78$), las características del sedimento mostraron una relación significativa con la especie (Tabla 4.2): se observó una relación negativa con los sedimentos de arena gruesa y positiva con el fango (Figura 4.2b y 4.2c). La probabilidad de presencia aumentó con valores crecientes de la concentración media de clorofila y de la pendiente (Figura 4.2d y 4.2e). Además, los valores de salinidad superiores a 35,7 y temperaturas cercanas a 13 °C incrementaron la probabilidad de presencia de la especie (Figura 4.2f y 4.2g).

La variación interanual no mostró una tendencia clara, aunque la mayor probabilidad de presencia se observó en 2001 y la menor en 2012 (Figura 4.2h). A pesar de que el año, la salinidad y el fango no fueron estadísticamente significativos (Tabla 4.2), se mantuvieron en el modelo final, ya que su eliminación afectaba negativamente al AIC y a la desviación explicada.

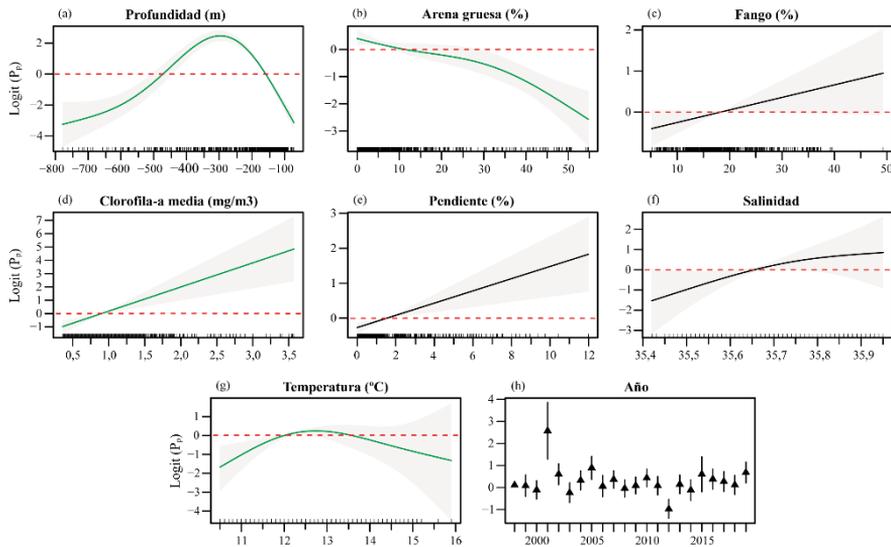


Figura 4.2. Efecto de las variables explicativas sobre la probabilidad predicha de presencia de *Gadiculus argenteus* (P_p). Se muestran las respuestas para las variables continuas (a - g) y los coeficientes estimados del año, incluido como factor (h). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % en torno a las curvas de respuesta. Las barras de error en (h) representan \pm DE. Las marcas *mg* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

La posición del lance (longitud y latitud por año) fue la segunda variable más importante ($\Delta = 153,77$; [Tabla 4.2](#)). Durante el periodo de estudio se observó una elevada variabilidad temporal, especialmente en el Cantábrico, donde se alternaron años con alta y baja probabilidad de presencia (P_p) ([Figura 4.3](#)). Por el contrario, Galicia presentó altas probabilidades de presencia en todos los años.

El modelo final gaussiano para la biomasa explicó el 47,0 % de la desviación ([Tabla 4.3](#)). De las variables iniciales, solo el porcentaje de materia orgánica se excluyó, mientras que la concentración media de clorofila, la salinidad y la anomalía de la clorofila no mostraron efectos significativos sobre la biomasa predicha (P_b) de *G. argenteus*, aunque se mantuvieron en el modelo final, ya que mejoraban el valor del AIC y aumentaban la desviación explicada. Las tres variables más importantes fueron la posición del lance ($\Delta = 209,16$), la



profundidad ($\Delta = 162,54$) y el año ($\Delta = 102,11$), mientras que la anomalía de la clorofila fue la variable menos relevante ($\Delta = 1,51$).

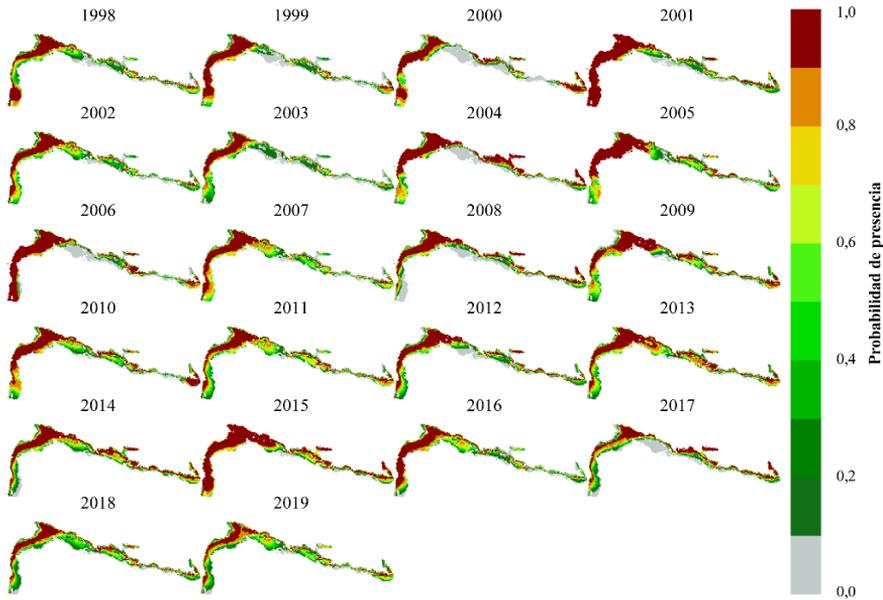


Figura 4.3. Distribución espacial de la probabilidad de presencia (P_p) de *Gadiculus argenteus* (1998–2019).

Tabla 4.3. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables del modelo gaussiano de biomasa para *Gadiculus argenteus* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo	N		Desviación explicada	
<i>Gaussiano</i>	1734		47,0 %	
Variable	Δ desviación†	df/edf	F	p-valor
Posición del lance	209,16	6,49	2,47	<0,01
Profundidad	162,54	2,95	48,48	<0,001
Año	102,11	21,00	8,44	<0,001
Pendiente	10,88	1,37	24,15	<0,001
Arena gruesa	9,69	2,45	8,05	<0,001
Fango	6,52	2,34	4,51	<0,01
Temperatura	5,27	2,47	3,93	<0,01
Concentración media clorofila	3,38	1,92	2,46	0,08
Salinidad	2,17	1,00	1,27	0,28
Anomalía clorofila	1,51	1,97	0,63	0,42

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable.



La biomasa pronosticada de la especie aumentó con la profundidad hasta los 300 m, para luego disminuir en zonas más profundas (Figura 4.4a). La arena gruesa mostró una tendencia lineal decreciente, con los valores más altos de biomasa en áreas sin presencia de arena gruesa (Figura 4.4b). Además, la biomasa fue mayor en áreas tanto con bajo como con alto contenido de fango (Figura 4.4c). El efecto de la clorofila media sobre la biomasa fue positivo para concentraciones entre 0,3 y 2,0 mg/m³, aunque ligeramente negativo para concentraciones superiores (Figura 4.4d).

El adelanto del bloom de la clorofila respecto a la fecha habitual tuvo un efecto negativo sobre la biomasa pronosticada, mientras que un retraso de hasta 10 días mostró un efecto positivo, que se volvió negativo para demoras mayores (Figura 4.4e). Por otro lado, la biomasa aumentó con valores crecientes de la pendiente del fondo (Figura 4.4f) y de la salinidad (Figura 4.4h). Asimismo, las áreas con una temperatura de fondo en torno a los 13,5 °C se asociaron con valores elevados de biomasa de la especie (Figura 4.4g).

El coeficiente anual no mostró una tendencia clara, con valores mínimos en 2003 y 2013, y los más altos en 2004 y 2005 (Figura 4.4i). Por último, la distribución espacial mostró una alta variabilidad interanual, especialmente en las aguas de Galicia, donde se observaron los valores más altos de biomasa pronosticada a lo largo del periodo de estudio (Figura 4.5).

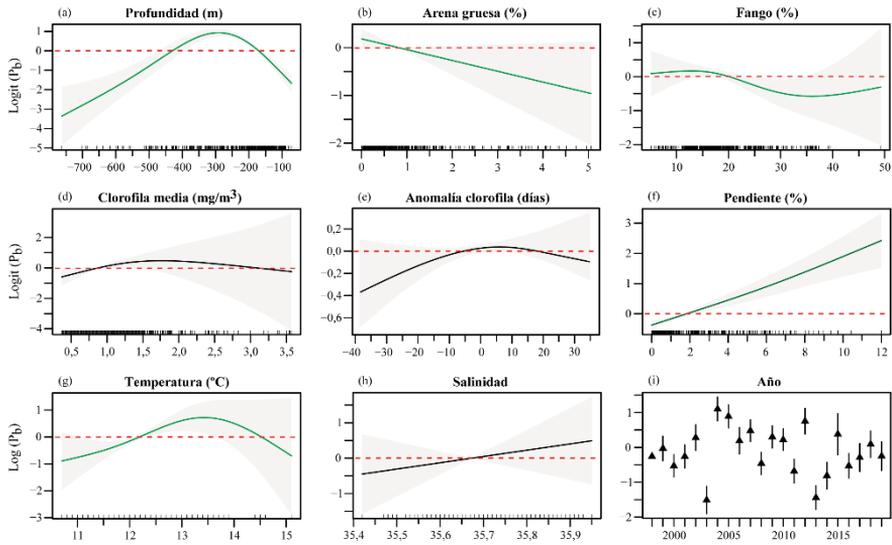


Figura 4.4. Efecto de las variables explicativas sobre la probabilidad predicha de biomasa de *Gadiculus argenteus* (P_b). Se muestran las respuestas para las variables continuas (a - h) y los coeficientes estimados del año, incluido como factor (i). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % en torno a las curvas de respuestas. Las barras de error en (h) representan \pm DE. Las marcas *rug* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

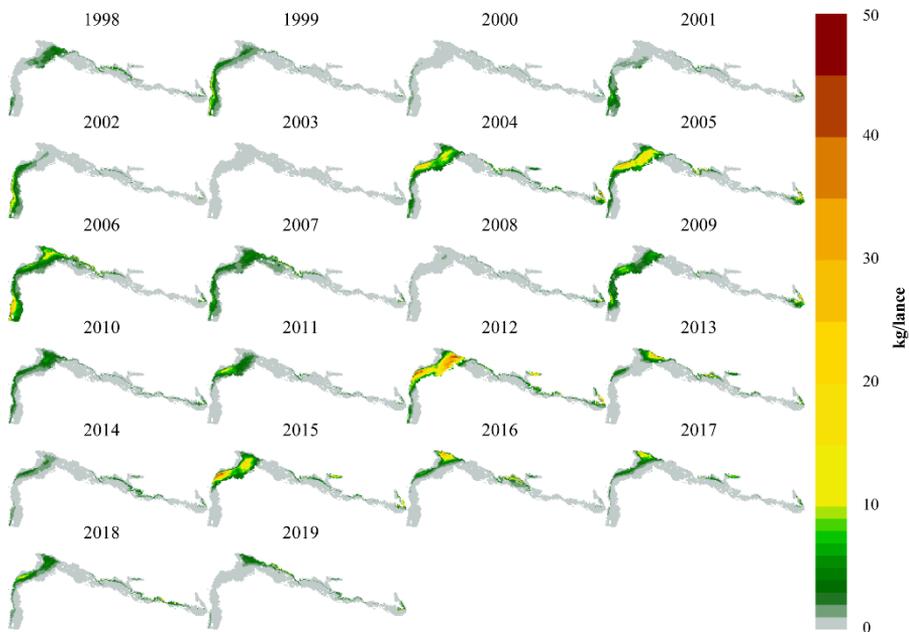


Figura 4.5. Distribución espacial de la biomasa de *Gadiculus argenteus* en zonas de presencia (P_b) (1998–2019).



Los mapas delta anuales, obtenidos multiplicando los mapas de presencia-ausencia por los de biomasa, mostraron que las principales concentraciones de la especie se localizan predominantemente en aguas gallegas, especialmente entre el cabo Finisterre y el cabo Estaca de Bares (Figura 4.6). Además, en algunos años se detectaron agregaciones en la vertiente superior del talud al sur del cabo Finisterre.

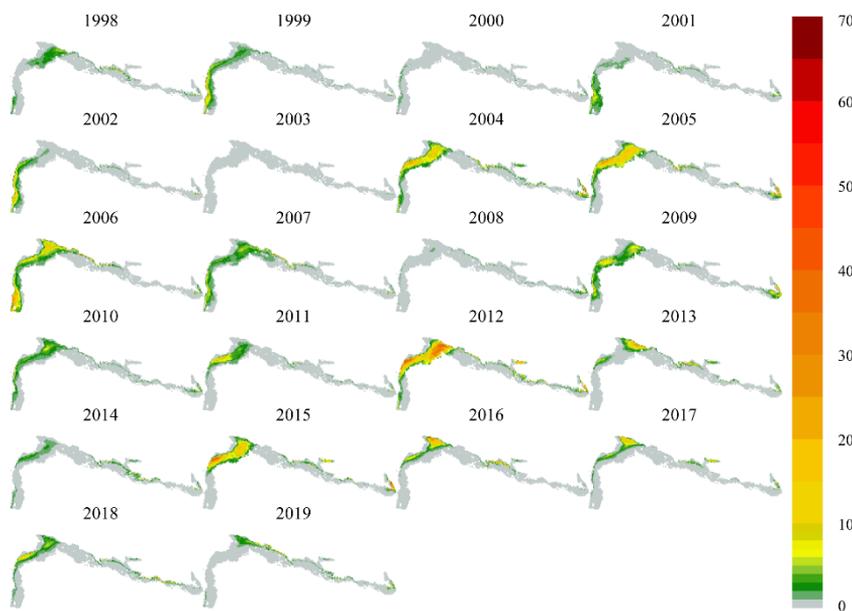


Figura 4.6. Distribución espacial de la biomasa (kg/lance) de *Gadicus argenteus* según el modelo delta ($P_p \times P_b$) (1998–2019).

La Figura 4.7 muestra la distribución del índice de persistencia, que varía entre 0 (nunca se predijo como adecuada para la agregación en ningún año del periodo 1998 – 2019) y 1 (predicha como adecuada). Las agregaciones persistentes de *G. argenteus* se localizan principalmente en las zonas más profundas de la plataforma continental y en la parte superior del talud en aguas gallegas. En el Cantábrico, se identificaron dos pequeñas áreas adecuadas para la agregación: una en el extremo oeste, coincidente con el límite oriental de la agregación gallega, y otra en el centro del Cantábrico, donde las concentraciones se situaron principalmente en la parte superior del talud continental.

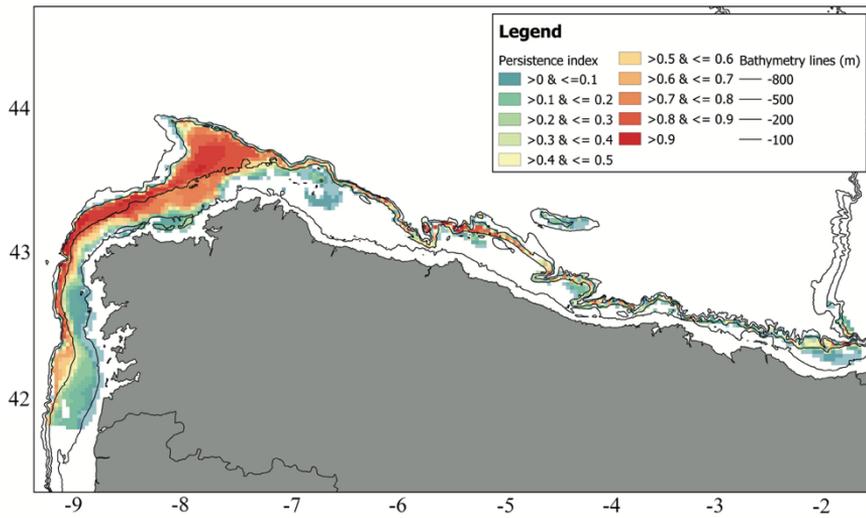


Figura 4.7. Distribución del índice de persistencia (Ii) de *Gadiculus argenteus* en el área de estudio. El índice varía entre 0 (sin agregaciones en ninguno de los años analizados) y 1 (agregaciones presentes en todos los años analizados).

4.4. Discusión

La comprensión de los factores que determinan la distribución espacial de las especies marinas es esencial para su gestión y conservación. Los resultados obtenidos en el presente capítulo han permitido identificar algunos de los mecanismos bióticos y abióticos que influyen en la distribución espacial de *G. argenteus*, una especie de pez forraje poco investigada hasta la fecha. Los modelos desarrollados han demostrado ser eficaces para identificar las zonas preferentes de esta especie en función de factores ambientales.

Las predicciones obtenidas (presencia-ausencia, biomasa y delta) mostraron un rendimiento sólido, comparable o incluso superior al de estudios previos sobre la distribución de otras especies de peces (p. ej., Sagarese *et al.*, 2014; Asjes *et al.*, 2016; González-Irusta y Wright, 2017). Estos resultados pueden atribuirse tanto a la amplitud espacial y temporal de los datos empleados para ajustar el modelo como a la inclusión de variables ambientales relevantes para la



distribución espacial de *G. argenteus*, que también mostraron un alto poder predictivo.

Las curvas de agregación indican que, durante el periodo de estudio, la especie mantuvo una estructura espacial de densidad proporcional, donde la biomasa local variaba en proporción a los cambios en la biomasa total de la especie. Este comportamiento se ajusta al modelo dinámico de densidad proporcional (D2) propuesto por [Petitgas \(1998\)](#), que describe la distribución de la densidad de las especies como una función directamente proporcional a la idoneidad ambiental ([Petitgas, 1998](#); [Pereira et al., 2014](#)). En otras palabras, las preferencias de hábitat físico de la especie a lo largo del período 1998–2019 permanecieron estables, sin verse alteradas por cambios en su biomasa anual. Este patrón espacial también ha sido observado anteriormente en otras especies de gádidos tanto en el este ([Houghton, 1987](#); [Petitgas, 1998](#); [González-Irusta y Wright, 2016a, 2016b, 2017](#)) como en el oeste del Atlántico Norte ([Tamdrari et al., 2010](#); [Pereira et al., 2014](#)).

La profundidad fue la variable más importante en el modelo de presencia-ausencia y la segunda más relevante en el modelo de biomasa. Este resultado es consistente con lo esperado, ya que la profundidad afecta a diversos factores ambientales cruciales para las especies de peces, como la luz, la temperatura, la presión o la disponibilidad de alimento, entre otras. Además, en la zona de estudio y debido a las características de la plataforma, la profundidad también está asociada al tipo de sustrato, con las arenas predominando en zonas más someras y los fangos en zonas más profundas.

La batimetría es un descriptor comúnmente utilizado para predecir la distribución de las especies de gadiformes a nivel global ([Howes, 1991](#)) y constituye un buen predictor de la presencia de miembros del orden Gadiformes en el noreste del Mediterráneo ([Pallaoro y Jardas, 2002](#)). En las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, la profundidad se ha identificado como el principal gradiente



a lo largo del cual se organizan no solo los gadiformes (Arronte *et al.*, 2024), sino también otras especies de peces demersales en la plataforma continental y el talud superior (Sánchez, 1993). En esta zona, *G. argenteus* ha sido capturado habitualmente a profundidades entre 250 y 350 m (Sánchez, 1993; este estudio), y también se ha documentado una mayor biomasa de la especie en esta parte del talud en el mar Mediterráneo (Pallaoro y Jardas, 2002; Damalas *et al.*, 2010; Fernandez-Arcaya *et al.*, 2013). Una distribución batimétrica similar ha sido observada en su congénere *Gadiculus thori* Schmidt, 1913, aunque con mayores tasas de captura en un rango de profundidad más somero, entre 150 y 300 m (Hislop *et al.*, 2015; Husson *et al.*, 2020).

Según Cohen *et al.* (1990), *G. argenteus* se encuentra en fondos de lodo, arena fangosa, grava y roca. Sin embargo, en el Mediterráneo occidental, parece estar ausente en fondos rocosos (Pallaoro y Jardas, 2002). En la zona de estudio, no se puede descartar su presencia en fondos de roca, dado que este tipo de sustrato no es accesible mediante el arrastre, lo que representa una limitación inherente al muestreo de la campaña DEMERSALES. Por este motivo, los modelos del presente estudio se enfocan en la población que habita sobre fondos sedimentarios. Tanto el fango como la arena gruesa se incluyeron en ambos modelos (presencia-ausencia y biomasa), aunque los resultados indican que el contenido de arena gruesa mostró una influencia negativa más marcada en la presencia y distribución de la especie.

Esta tendencia de *G. argenteus* a evitar los fondos de arena gruesa ya había sido observada previamente en el Mediterráneo oriental (Damalas *et al.*, 2010). Esto sugiere que la especie prefiere fondos de granulometría más fina, una preferencia previamente observada en el Mediterráneo (Pallaoro y Jardas 2002; Damalas *et al.*, 2010). En los peces demersales, el papel que juegan los sedimentos en su distribución espacial ha sido relacionado con la interacción trófica entre las especies y sus presas (Hinz *et al.*, 2003). Sin embargo, dado que *G. argenteus* es una especie planctófaga que se alimenta principalmente de crustáceos pelágicos y



bentopelágicos en la zona de estudio (López-López *et al.*, 2017), su afinidad por ciertos sedimentos podría estar más vinculada a los patrones de corrientes en o cerca del fondo marino. Las corrientes de fondo lentas tienden a favorecer el depósito de limos y arenas finas (Brackenridge *et al.*, 2018), lo que a su vez favorecería a los crustáceos pelágicos y bentopelágicos mantener su patrón de distribución vertical. Los límites inferiores de esta distribución pueden llegar a la superficie del sedimento (Mauchline y Gordon, 1991), haciendo que estos crustáceos sean accesibles para peces bentopelágicos como *G. argenteus*.

Además, la salinidad y la temperatura del fondo mostraron un efecto significativo en la distribución de *G. argenteus*. La especie presentó una mayor probabilidad de presencia y biomasa en aguas más salinas y con temperaturas cercanas a los 13,5 °C. En la costa norte de España, estas condiciones ambientales están asociadas a la IPC (*Iberian Poleward Current*), también conocida como la *Corriente de Navidad*, y a su intrusión en el mar Cantábrico. Esta corriente transporta aguas más cálidas y salinas a lo largo de la costa (Somavilla *et al.*, 2013), y su distribución en la plataforma continental de la zona de estudio coincide con las áreas de mayor biomasa estimadas por los modelos delta.

En contraste, los bajos valores de biomasa observados en las zonas de fondo fangoso del interior del golfo de Vizcaya podrían estar relacionados no solo con la escasa penetración de la corriente de Navidad en esas áreas (Somavilla *et al.*, 2013), sino también con la influencia de los aportes de agua dulce de los ríos, principalmente franceses, que dan lugar a aguas más frías y menos salinas (Lavín *et al.*, 2006). La salinidad y la temperatura se han identificado no solo como algunos de los factores que explican la composición y estructura de las comunidades de peces en el mar Cantábrico (Sánchez y Serrano, 2003), sino también como determinantes en la distribución espacial de varias especies de gadiformes, tanto en su fase adulta y no reproductiva (Hedger *et al.*, 2004) como durante su periodo de puesta (González-Irusta y Wright 2016a, b, 2017). La temperatura también desempeña un papel clave en la abundancia y distribución



de varias especies de zooplancton que forman parte de la dieta de *G. argenteus* (Lindley, 1977).

Otra variable que ha mostrado influir en la distribución de *G. argenteus* es la productividad primaria, representada en este capítulo mediante distintas métricas de clorofila-a (ver Capítulo 2 para más detalles). El estudio de Rueda *et al.* (2015) ya había establecido una relación entre la clorofila-a y algunas especies de gadiformes del Mediterráneo, en concreto, la condición corporal. Sin embargo, el presente trabajo es el primero en explorar la influencia de la producción primaria sobre la distribución espacial de una especie de este orden. Tanto la concentración media en la superficie como la anomalía de la clorofila-a se incluyeron en los modelos finales de presencia-ausencia y biomasa, respectivamente, destacando su papel en la presencia y la agregación espacial de *G. argenteus* en la plataforma continental del norte de España. En concreto, niveles elevados de clorofila-a parecen indicar condiciones ambientales favorables para la especie, incrementando tanto su probabilidad de presencia como su biomasa.

La concentración de clorofila-a se reconoce ampliamente como un indicador de la abundancia de fitoplancton en las capas superficiales (Longhurst *et al.*, 1995). Dado que el fitoplancton constituye la base de la cadena alimenticia y es consumido por el zooplancton, es plausible que altas concentraciones de clorofila-a reflejen una mayor disponibilidad de alimento para un pez zooplanctívoro como *G. argenteus*.

Los resultados del presente estudio también sugieren que las variaciones en el momento del bloom fitoplanctónico tendrían un efecto significativo sobre la biomasa de *G. argenteus*. Un desajuste temporal en el momento del bloom puede generar un desacoplamiento trófico entre el fitoplancton y el zooplancton (Edwards y Richardson, 2004). Este desacoplamiento podría afectar la fortaleza de las cohortes anuales en las poblaciones de peces, especialmente durante el denominado “periodo crítico” del desarrollo larvario (Hjort, 1914), cuando la



disponibilidad de presas adecuadas es crucial para la supervivencia de las larvas.

Por lo tanto, las fluctuaciones anuales en la presencia y biomasa observadas en este estudio podrían estar parcialmente explicadas por cambios en el momento del bloom fitoplanctónico. Aunque el presente trabajo no aborda aspectos relacionados con la reproducción y el desarrollo larvario de *G. argenteus*, estos aspectos deberían abordarse prioritariamente en investigaciones futuras para comprender mejor la respuesta de la especie a las variables ambientales.

La posición del lance fue la variable más significativa en el modelo de biomasa, y la segunda más relevante en el modelo de presencia-ausencia. La distribución de una especie es un proceso complejo y, dada la información georreferenciada actualmente disponible, no siempre es posible incorporar en los modelos todos los factores abióticos y biológicos que explican el patrón espacial observado. En este caso, las diferencias geomorfológicas y oceanográficas entre las aguas de Galicia y el mar Cantábrico (Fernández-Salas *et al.*, 2015; Hernández-Molina *et al.*, 2015) podrían estar influyendo en la distribución espacial de la especie y justificar, al menos en parte, la importancia del efecto espacial observado.

Durante la temporada de puesta de *G. argenteus* en la zona de estudio (Izeta, 1985; Rodríguez, 2019), la corriente de Navidad, que fluye hacia el este, sigue siendo activa (Somavilla *et al.*, 2013). Esta corriente, al desplazarse sobre la plataforma continental, especialmente en el mar Cantábrico, donde la plataforma se estrecha progresivamente, podría desempeñar un papel clave en mantener los huevos y las larvas de la especie cerca de las zonas de cría. Sin embargo, si esta corriente es demasiado intensa, como se ha observado para otras especies de peces demersales, los huevos y las larvas podrían ser transportados mar adentro (Sánchez *et al.*, 2001), lo que tendría un efecto negativo en el reclutamiento.



Por otro lado, la presencia de remolinos de mesoescala (*eddies*), que se desplazan hacia el oeste sobre la plataforma, podría contrarrestar este efecto negativo al favorecer su retención y posterior reclutamiento. Estas estructuras actúan como trampas hidrodinámicas naturales que tienden a retener a las larvas y los juveniles, proporcionando un entorno adecuado para su alimentación y crecimiento (Sánchez y Gil, 2000).

Además, los factores topográficos amplifican el efecto de los *eddies* (Sánchez y Gil, 2000). La mayor extensión de la plataforma continental en la parte occidental de la zona de estudio, combinada con las características geomorfológicas de esta zona, podría explicar la mayor biomasa de *G. argenteus* observada en esta área en la mayoría de los años. Estas características morfológicas no solo favorecerían la retención de larvas y juveniles, sino también su alimentación y crecimiento, lo que contribuiría a un incremento de biomasa en esta región.

También es importante resaltar el papel que la resolución del conjunto de datos ha desempeñado en el análisis. Los datos de clorofila-a disponibles para el periodo 1998-2019 tenían una resolución relativamente baja (22 x 22 km). En un primer enfoque, se incorporó la posición del lance sin desglosarlo año a año (“s”(longitud, latitud)), lo que hizo que tanto los efectos de la concentración media de clorofila-a como su anomalía resultaran significativos para los modelos de presencia-ausencia y biomasa. Sin embargo, este enfoque presentó un problema de autocorrelación espacial en los residuos.

Cuando la posición del lance se desglosó por año, la autocorrelación espacial se resolvió, pero se perdió la significación de la anomalía de clorofila-a en el modelo de presencia-ausencia. Esto sugiere que el efecto espacial podría estar, al menos en parte, enmascarando el efecto real de la anomalía de clorofila-a en la distribución de *G. argenteus*. Este hallazgo subraya la importancia de utilizar datos ambientales con una resolución espacial adecuada, que se ajuste, al menos, a la



escala de respuesta de las especies al entorno para garantizar estimaciones fiables de los efectos de las variables y su relevancia en los modelos (Mertes y Jetz, 2018).

Es interesante señalar que las principales áreas de agregación de *G. argenteus* identificadas en este estudio coinciden en gran medida con las zonas de mayor esfuerzo pesquero de la flota de arrastre, como se muestra en González-Irusta *et al.* (2018). La pesca constituye un factor determinante en la dinámica de los peces forraje de interés comercial (Engelhard *et al.*, 2014). Sin embargo, en el caso de *G. argenteus*, la pesca parece tener un impacto limitado, no sólo por su nulo valor económico, sino también por su pequeño tamaño, lo que reduce su capturabilidad por parte de la flota de arrastre comercial. A pesar de esto, no se puede descartar que la especie sufra efectos indirectos, como capturas accidentales (*by-catch*) o por el impacto en su supervivencia y nivel de estrés, tras escapar a través de las mallas de la red de arrastre.

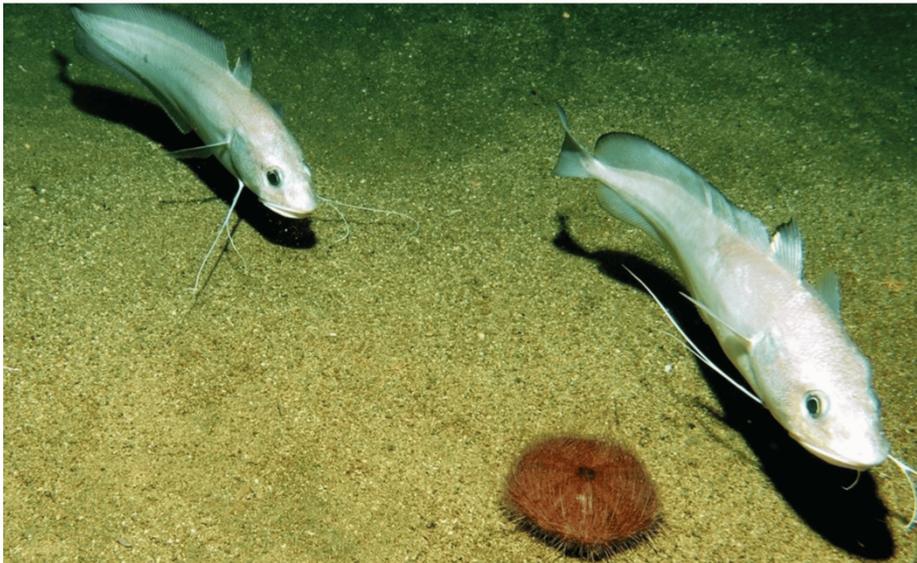
El solapamiento observado entre las áreas de agregación persistentes de *G. argenteus* y el esfuerzo pesquero podría, en realidad, ser el reflejo de relaciones depredador-presa. En este sentido, la distribución de *G. argenteus* podría estar moldeando las áreas de distribución de sus depredadores comerciales, como la merluza y el gallo, y, en consecuencia, influir en la distribución del esfuerzo de pesca de la flota de arrastre. Estas interacciones tienen importantes implicaciones para la gestión pesquera, especialmente bajo el escenario actual de cambio climático, ya que las posibles alteraciones en las condiciones ambientales podrían modificar la distribución de esta especie forraje y, por ende, afectando también a sus depredadores y a la actividad pesquera.

Este estudio ha demostrado que la distribución espacial de *G. argenteus* está influenciada tanto por factores bióticos como abióticos, proporcionando información valiosa sobre las relaciones entre los factores ambientales y la dinámica de esta especie en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico. Estos hallazgos no solo mejoran nuestra capacidad para evaluar el estado de la



población, sino que también aportan una visión más clara sobre las preferencias ecológicas de una especie clave en la red trófica marina de la plataforma continental del norte de España.

No obstante, persisten lagunas importantes en nuestro conocimiento de la ecología dinámica de esta especie. Resulta esencial profundizar en aspectos como la época reproductora, la fecundidad o el desarrollo larvario para refinar futuros modelos ecológicos. Asimismo, investigaciones futuras deberían profundizar en la relación entre la distribución del esfuerzo pesquero de la flota de arrastre y las agregaciones de *G. argenteus* identificadas en este trabajo, con el objetivo de comprender mejor el papel de esta especie en el ecosistema demersal del sur del golfo de Vizcaya.



Fotos: ECOMARG (IEO)

Capítulo 5. Distribución espacial de *Phycis blennoides*



5.1. Introducción

Las poblaciones de peces en la plataforma continental han sido intensamente explotadas y muchos de sus stocks se encuentran sobreexplotados. Esta situación llevó en la década de los 70 a los pescadores a considerar las pesquerías de aguas profundas como una alternativa viable (Large *et al.*, 2003; Morato *et al.*, 2006). Sin embargo, la mayoría de los peces de aguas profundas tienden a mostrar tasas de crecimiento más lentas, una baja capacidad reproductiva y una mayor edad de madurez y longevidad en comparación con las especies que se encuentran en aguas menos profundas. Asimismo, están adaptadas a vivir en un ecosistema con baja rotación energética y en los que los cambios ambientales importantes son poco frecuentes.

Como resultado, los recursos pesqueros de aguas profundas son altamente vulnerables a la explotación (Merrett y Haedrich, 1997; Koslow *et al.*, 2000; ICES, 2022), mientras que sus hábitats requieren medidas de protección debido a su fragilidad (OSPAR, 2000). A diferencia de las zonas más someras, en las aguas profundas, las áreas con una alta densidad de biomasa son escasas (Norse *et al.*, 2012). Además, la experiencia ha demostrado que estas poblaciones profundas pueden agotarse rápidamente (Koslow *et al.*, 2000) y que su recuperación suele ser lenta (ICES, 2022). En la mayoría de los casos, la recopilación de información fiable sobre el estado de las poblaciones y su potencial pesquero se ha producido con retraso respecto a su explotación, lo que ha generado preocupación por la gestión sostenible de estas pesquerías y la conservación de las especies y sus ecosistemas (Large *et al.*, 2003).

El término "aguas profundas", utilizado para referirse a aquellas con profundidades mayores a 200 m, se ha consolidado en la literatura científica (Drazen y Haedrich, 2012). En el Atlántico Norte europeo, el grupo de trabajo del ICES sobre biología y evaluación de los recursos pesqueros de aguas profundas (WGDEEP, *working group on biology and assessment of deep-sea fisheries*



resources) es el responsable de recopilar y examinar formalmente los datos pesqueros y biológicos de estas especies, así como de elaborar las evaluaciones que sirven de base para las recomendaciones a la UE.

El listado de especies que el WGDEEP clasifica como propias de aguas profundas incluye tanto aquellas restringidas a zonas con profundidades superiores a 400 m, como el sable negro *Aphanopus carbo*, el reloj anaranjado *Hoplostethus atlanticus* y el granadero *Coryphaenoides rupestris*, como aquellas que habitan tanto en la plataforma como en aguas profundas (ICES, 2022). Entre estas últimas destacan los gadiformes *Molva molva* y *Phycis blennoides*.

La locha *Phycis blennoides* (Brünnich 1768) es una especie bentopelágica de aguas profundas y de interés comercial. Presenta una amplia distribución en el Atlántico nororiental, abarcando desde Noruega e Islandia hasta el Cabo Blanco en África Occidental, así como el Mediterráneo (Cohen *et al.*, 1990). En el Atlántico nororiental, *P. blennoides* se encuentra en la plataforma continental y el talud, a profundidades comprendidas entre 125 y 1260 m (Merrett *et al.*, 1991; Sánchez, 1993).

En las aguas de Galicia y el mar Cantábrico, *P. blennoides* es una especie relativamente común en hábitats sedimentarios profundos (Sánchez, 1993). Juega un papel importante en el acoplamiento bentopelágico, ya que en sus primeras etapas de su vida se alimenta de crustáceos bentónicos (Sorbe, 1977) y sirve como presa de depredadores pelágicos (Lassalle *et al.*, 2014; Corrales *et al.*, 2022).

Comercialmente, esta especie se captura principalmente mediante arrastre de fondo y pesca artesanal con palangre de fondo en aguas profundas (Punzón *et al.*, 2011). También constituye una captura accesoria en la pesquería de arrastre dirigida a especies demersales como la merluza *M. merluccius*, el gallo *Lepidorhombus* spp. y el rape *Lophius* spp. En el caso de la pesca con palangre de fondo, puede actuar como especie objetivo estacional o como captura accesoria en



embarcaciones dirigidas al congrio *Conger conger* y al faro *Mora moro*. Además, representa una alternativa para la flota artesanal cuando disminuyen la abundancia o el valor económico de la merluza.

En el Mediterráneo, aspectos relacionados con la biología de *P. blennoides* (Macpherson, 1978; Gallardo-Cabello, 1980; Massutí *et al.*, 1996; Ragonese *et al.*, 2002) y el efecto de variables ambientales sobre su abundancia, distribución y tamaño (Katsanevakis y Maravelias, 2009; Katsanevakis *et al.*, 2009; D'Onghia *et al.*, 2012) han sido ampliamente estudiados. En contraste, en el Atlántico nororiental, todavía no se han realizado estudios específicos que analicen los factores que influyen en su distribución espacial. La información sobre la estructura y dinámica poblacional en la región es limitada y se basa mayoritariamente en literatura gris, como informes técnicos del ICES, y en estudios sobre distribución batimétrica y hábitos alimentarios de especies demersales (Sorbe, 1977; Mauchline y Gordon, 1984; Merrett *et al.*, 1991; Sánchez, 1993). En esta área, los estudios se han centrado en temas como la edad y el crecimiento en el mar Cantábrico y el noroeste de la península ibérica (Casas y Piñeiro, 2000), su comportamiento y dieta en la costa atlántica sur de Francia (Sorbe, 1977; Uiblein *et al.*, 2003), así como los desembarques, descartes y composición de tallas en algunas regiones (ICES, 2022).

En el presente capítulo se emplearon datos de la serie histórica de una campaña oceanográfica mediante arrastre de fondo para predecir el hábitat preferente de *P. blennoides* en las áreas arrastrables de la costa noreste de España. El objetivo principal fue modelar, por primera vez en esta región, los efectos de variables bióticas y abióticas sobre su abundancia relativa y biomasa, utilizando modelos aditivos generalizados (GAMs). Asimismo, se analizó la relación entre la longitud corporal y la profundidad, en base a estudios previos sobre la distribución batimétrica de tallas en el Mediterráneo (Macpherson y Duarte, 1991; Massutí *et al.*, 1996).



5.2. Material y métodos

5.2.1. Origen datos de *Phycis blennoides*

Los datos utilizados proceden de la campaña DEMERSALES (SP-NSGFS, ICES, 2017), cuyos objetivos incluyen la estimación de índices de abundancia y los patrones de distribución de la fauna bentónica y demersal de la plataforma continental de Galicia y del mar Cantábrico. Esta campaña, realizada anualmente por el IEO, abarca la plataforma noreste española, desde la desembocadura de los ríos Miño y Bidasoa (Figura 2.6). El muestreo sigue un diseño estratificado aleatorio con cinco estratos de profundidad y cinco sectores (para más detalles, véase el Capítulo 2). Durante el periodo de estudio (1998–2019), se realizaron un total de 2814 lances válidos, cubriendo un rango de profundidad de 36 a 846 m. Para cada lance, se anotaron el peso total, la longitud total (LT) de los individuos y el número de ejemplares capturados de *P. blennoides*.

5.2.2. Datos ambientales

Se emplearon dos tipos de información ambiental en formato ráster: (i) variables ambientales constantes a lo largo del periodo de estudio (*estáticas*), como la profundidad, la pendiente, el tipo de sedimento del fondo (fango, arenas finas y arenas gruesas) y el porcentaje de materia orgánica en el sedimento; y (ii) variables ambientales que mostraron variaciones significativas a lo largo del periodo de estudio (*dinámicas*), como la temperatura y salinidad cercana al fondo. Para las variables estáticas, se generó una única capa ráster (Figura 2.10), mientras que para las variables dinámicas se creó una capa específica para cada año del periodo de estudio (Figuras 2.11, 2.12, 2.13, 2.14). Para una descripción más detallada sobre la creación, formato y resolución de estas capas, véase el Capítulo 1.



5.2.3. Análisis de los datos

Antes de desarrollar los modelos, se llevó a cabo un análisis preliminar para detectar posibles casos de colinealidad entre las variables explicativas. Se consideraron colineales aquellas variables con un factor de inflación de la varianza (VIF) $> 3,0$ y coeficiente de correlación de Pearson $r > 0,7$, y fueron excluidas del mismo modelo (Zuur *et al.*, 2009). No se identificaron pares de variables con valores de VIF superiores a 3 (Tabla S5.1), aunque sí se observaron fuertes correlaciones asociadas con el tipo de sedimento (Tabla S5.2). En base a estudios previos sobre la biología de la especie, se decidió excluir el fango de los modelos.

5.2.3.1. Datos de presencia, abundancia y biomasa

La presencia, abundancia y biomasa se modelaron por separado mediante GAMs (Hastie y Tibshirani 1986; Wood 2017), una técnica adecuada para analizar distribuciones espaciales con respuestas no normales y relaciones no necesariamente lineales entre la respuesta y las variables explicativas. Debido a que los datos provenientes de la campaña oceanográfica DEMERSALES, incluían numerosos ceros, su análisis presenta ciertas dificultades metodológicas, ya que estos valores podrían ocultar patrones espaciales subyacentes (Maravelias *et al.*, 2012). Para abordar el exceso de ceros y la sobredispersión encontrada en la matriz de datos de *P. blennoides*, se empleó un enfoque de dos pasos (modelo delta) (Barry y Welsh, 2002; Potts y Elith, 2006). Este enfoque delta ha sido ampliamente empleado para analizar la distribución espacial y la abundancia de especies marinas (Maravelias *et al.*, 2012; Asjes *et al.*, 2016; Rubec *et al.*, 2016; González-Irusta y Wright, 2016a, 2016b; Langton *et al.*, 2021; Arronte *et al.*, 2022).

Primero, se modeló la probabilidad de presencia de la especie mediante una distribución binomial con función de enlace (link = logit). Posteriormente, la abundancia (número de individuos) y la biomasa (kg), calculadas para 30 minutos de arrastre y tras eliminar los ceros, se analizaron utilizando una distribución gamma con función de enlace logarítmica (link = log). Además, para evitar



sobreajustes, las ecuaciones incluyeron un parámetro $\gamma = 1.4$, que penaliza cada grado de libertad en la validación cruzada generalizada (GCV) sin comprometer el ajuste del modelo (Wood, 2017).

A continuación, el modelo de presencia-ausencia se multiplicó con el de abundancia y biomasa, generando dos modelos delta: uno para la abundancia y otro para la biomasa (paso (c) en la Figura 2.15). En total, mediante el enfoque de GAM en dos pasos, se construyeron cinco modelos: probabilidad de presencia, abundancia, biomasa y dos modelos delta.

Todos los GAMs se construyeron en R (R Core Team, 2020) utilizando el paquete “mgcv” (Wood, 2023), con suavizadores restringidos a 4 nudos, excepto para la posición de lance (interacción longitud y latitud) que se restringió a 16 nudos. Se utilizó un suavizado spline de regresión cúbica, ya que produce modelos más robustos, con la desviación residual y los valores de GCV más bajos (Wood, 2017). Para tener en cuenta posibles efectos espaciales no medidos, que podrían dar lugar a patrones que de otro modo no se explicarían, se incluyeron en los modelos las coordenadas (longitud y latitud) de cada lance, año por año. Por último, se decidió *a priori* que el año debía incluirse como variable categórica, independientemente de que se detectaran o no efectos anuales, con el objetivo de eliminar cualquier efecto temporal por multicolinealidad con las demás covariables. El modelo binomial completo para presencia-ausencia fue:

$$\text{Pr}_p = \beta_1 + s_2(\text{profundidad}) + s_3(\text{temperatura}) + s_4(\text{salinidad}) + s_5(\text{materia orgánica}) + s_6(\text{pendiente}) + s_7(\text{arena gruesa}) + s_8(\text{arena fina}) + s_9(\text{latitud:longitud, by} = f(\text{año})) + f(\text{año}) + \varepsilon_1$$

donde Pr_p es la probabilidad de presencia de *P. blennoides*, β_1 es el intercepto, s_i son funciones de suavizado (*smooths*) del tipo splines finitos de P-thin plate (*thin-plate regression spline*), f indica los coeficientes paramétricos incluidos como factores, y ε_1 es el término de error. Los modelos completos para la abundancia prevista (Pr_a)



y la biomasa prevista (Pr_b) de la especie se modelaron utilizando las mismas variables que el modelo binomial.

5.2.3.2. Talla de la especie

Antes de modelar la relación entre la talla y la profundidad, se llevó a cabo un análisis exploratorio para determinar si el aumento del tamaño medio con la profundidad, previamente documentado en el Mediterráneo (Macpherson y Duarte 1991; Massutí *et al.*, 1996), también pudiera observarse en las aguas de Galicia y del mar Cantábrico.

Dado el elevado número de lances en los que se registró la especie (1151), estos se agruparon en intervalos de 10 m de profundidad para facilitar la interpretación de la relación entre la talla y la profundidad. Para cada intervalo, se calculó la media geométrica de la longitud total (en cm), con el objetivo de reducir el impacto de los valores extremos y las distribuciones asimétricas. Posteriormente, se realizó un análisis de regresión, que evidenció una correlación positiva y significativa (Figura S5.1), lo que permitió proceder con el modelado del tamaño medio.

El esfuerzo pesquero ha sido señalado como uno de los posibles factores que influyen en los cambios de distribución por profundidad a lo largo del tiempo (Audzijonyte y Pecl, 2018; Frank *et al.*, 2018). Por ello, se incluyó el esfuerzo de arrastre, tanto con puertas como en pareja, en el modelo de tamaño medio. Esto permitió analizar el posible impacto de la pesca en la presencia de los individuos de mayor tamaño en las aguas más profundas.

Es importante señalar que el esfuerzo de arrastre se utilizó únicamente como variable explicativa en el modelo de tamaño medio, y no en el análisis de la distribución espacial de la abundancia o la biomasa. Esto se debe al valor comercial de *P. blennoides*, ya que un incremento del esfuerzo en áreas con alta biomasa podría generar una relación espuria entre esta especie y las variables



ambientales.

La distribución espacial del esfuerzo pesquero se estimó mediante la combinación de las posiciones GPS de los barcos, obtenidas de las comúnmente denominadas “cajas azules” (VMS, *Vessel Monitoring System*), con los datos registrados en los diarios de pesca (Punzón *et al.*, 2016). Ambos conjuntos de datos fueron proporcionados por el Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA).

Los datos de VMS por sí solos no indican si el barco está pescando o no. Por ello, es necesario depurar la información y aplicar filtros específicos que permitan identificar qué señales corresponden a actividades de pesca y cuáles no. En primer lugar, se eliminan los puntos localizados en tierra, en puerto o a una distancia inferior a 3 millas náuticas de la costa. Posteriormente, se calcula el intervalo de tiempo y la distancia euclidiana entre señales sucesivas del mismo barco. Si el intervalo de tiempo excede las 4 horas, se considera un error de transmisión y se descarta el dato. Finalmente, se calcula la velocidad media entre puntos sucesivos del mismo barco utilizando los datos de tiempo y distancia. Cada señal que coincidía con un viaje de pesca registrado en los diarios de pesca (según el código del barco y la fecha de captura) se vinculó con un arte de pesca específico.

Según el arte de pesca y la velocidad media, se determinó si el barco estaba pescando o navegando. Para el caso de arrastre de fondo, los rangos fueron de 2,25 a 4,25 nudos para el arrastre con puertas y de 1,5 a 2,5 nudos para el arrastre en pareja (Fernández-Arcaya *et al.*, 2024). Los datos de ambas modalidades se combinaron para generar un único mapa representativo del arrastre de fondo. Finalmente, se calculó el tiempo total de pesca para cada trayectoria filtrada.



Posteriormente, para cuantificar el esfuerzo pesquero de la flota de arrastre en cada celda de 9 km² (3 km x 3 km), se realizó el cálculo del Índice de Superficie de Abrasión (SAR, *Swept Area Ratio*), utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{SAR} = \text{área barrida} / \text{área de celda}$$

donde área barrida = horas de pesca x velocidad media de arrastre x anchura del aparejo. Se asumió una anchura de aparejo de 60 m para el arrastre de pareja y de 20 m para el arrastre con puertas (Castro *et al.*, 2010).

El esfuerzo pesquero se calculó como el esfuerzo medio de arrastre durante el período 2009–2019 (Figura 5.1), y los datos biológicos se restringieron al mismo intervalo temporal para garantizar la coherencia de los resultados.

Para procesar los datos y aplicar los filtros necesarios, se utilizó una combinación de algoritmos propios junto con el paquete de R “VMStools” (Hintzen *et al.*, 2012).

El modelo GAM completo para predecir la longitud media de *P. blennoides* se definió como:

$$\text{Pr}_{\text{tm}} = \beta_1 + s_1(\text{profundidad}) + s_2(\text{esfuerzo pesquero}) + f(\text{año}) + \epsilon_1$$

donde Pr_{tm} es la longitud media predicha (en cm) en un lance dado, β_1 es el intercepto, s_1 y s_2 son funciones de suavizado (*smooth*) anisotrópicas del tipo spline cúbico de regresión (*cubic regression spline*) y ϵ_1 es el término de error. El modelo se ajustó utilizando un GAM con una distribución de error gamma (family = gamma), una función de enlace logarítmica (link = log), cuatro nodos (k = 4) y un "gamma = 1.4", similar a los modelos de abundancia y biomasa.

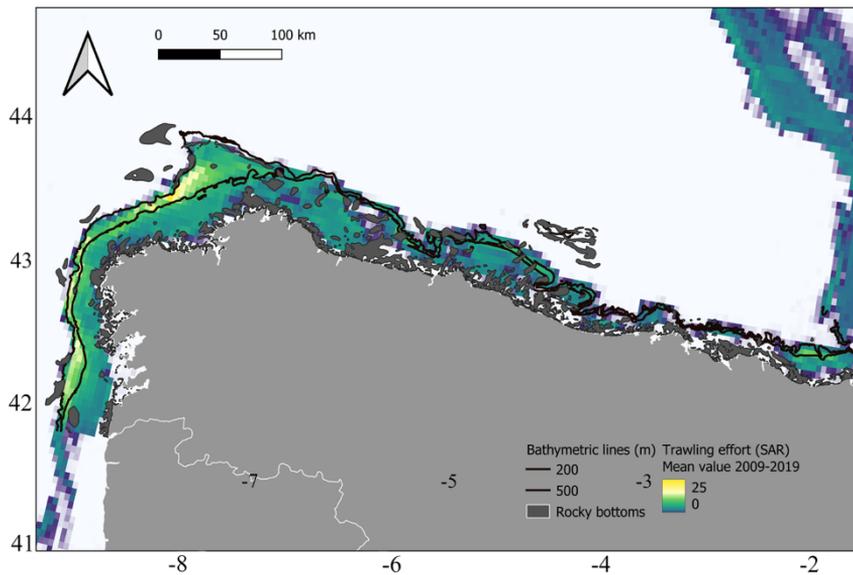


Figura 5.1. Distribución espacial del esfuerzo pesquero de la flota de arrastre durante el periodo 2009–2019, utilizado en el modelo de talla media.

La selección de los cuatro modelos finales (presencia-ausencia, abundancia, biomasa y talla media) se realizó mediante el paquete “MuMIn” de R (Bartoń, 2020), y el modelo óptimo se seleccionó basándose en el criterio de información de Akaike (AIC) más bajo (Wood, 2017). La importancia relativa de cada variable se evaluó eliminándola del modelo final y calculando la variación en la desviación explicada. Finalmente, con el paquete de R “spdep” (Bivand, 2023), se verificó la autocorrelación espacial en los residuos de los modelos finales de presencia-ausencia, abundancia y biomasa mediante simulación de Monte Carlo (1000 permutaciones) del índice de Moran (I).

5.2.5. Evaluación de los modelos

La precisión de los modelos construidos para presencia-ausencia, abundancia, biomasa y talla media fue evaluada mediante validación cruzada espacial (Roberts *et al.*, 2017), implementada con el paquete de R “blockCV” (Valavi *et al.*, 2019).



En el caso del modelo de presencia-ausencia, su capacidad predictiva se evaluó mediante los estadísticos AUC (Fielding y Bell, 1997), TSS (*True Skill Statistic*) (Allouche *et al.*, 2006) y Kappa (Cohen, 1960), calculados con las funciones *evaluate* del paquete de R “dismo” (Hijmans *et al.*, 2011) y *Kappa* del paquete de R “SDMTools” (VanDerWal *et al.*, 2014).

Para los modelos de biomasa, talla media y los modelos delta de abundancia y biomasa, se aplicó el coeficiente de correlación de Spearman entre los valores observados y los predichos, obtenido mediante la función *cor.test* del paquete base “stats” (R Core Team, 2020).

La metodología específica empleada para la validación cruzada y el cálculo de estas métricas se describe con mayor detalle en el Capítulo 2 de esta tesis.

5.3. Resultados

5.3.1. Rendimiento del modelo

Los resultados de la evaluación del modelo (Tabla 5.1) muestran un rendimiento sólido. El modelo final para la probabilidad de presencia obtuvo valores elevados en AUC, Kappa y TSS, superando los umbrales establecidos para una adecuada capacidad predictiva. Los coeficientes de correlación de Spearman para los modelos de presencia-ausencia, abundancia, biomasa, delta y talla media variaron entre 0,49 y 0,62, lo que indica una correlación moderada entre los valores observados y predichos en los seis modelos generados. Además, no se detectó autocorrelación espacial significativa ($p > 0,05$) en los residuos de los tres modelos finales, según la simulación de Monte Carlo del índice de Moran (Tabla S5.3).



Tabla 5.1. Resultados de la evaluación (media \pm DE) para los modelos de probabilidad de presencia, abundancia, biomasa y delta combinados. La evaluación del modelo de presencia se realizó mediante el área bajo la curva (AUC), el coeficiente kappa y la estadística de habilidad verdadera (TSS). Los modelos de abundancia, biomasa, tamaño medio y delta se evaluaron con el coeficiente de correlación de Spearman.

Modelo	AUC	Kappa	TSS	Spearman
Binomial (Presencia)	0,82 \pm 0,02	0,53 \pm 0,03	0,52 \pm 0,04	----
Gaussiano (Abundancia)	----	----	----	0,52 \pm 0,04
Gaussiano (Biomasa)	----	----	----	0,54 \pm 0,03
Gaussiano (Talla media)	----	----	----	0,49 \pm 0,05
Modelo Delta (Abundancia)	----	----	----	0,62 \pm 0,04
Modelo Delta (Biomasa)	----	----	----	0,59 \pm 0,03

5.3.2. Curvas de agregación

Las curvas de agregación geoestadística, los valores anuales de Ssp, los valores medios y los intervalos de confianza del 95 % para la abundancia y la biomasa, se presentan en las Figuras 5.2 y 5.3, respectivamente. Los valores de Ssp para todos los años se situaron dentro de los intervalos de confianza, lo que indica que no se detectaron diferencias significativas entre años. Los intervalos de confianza del 95 % de los valores de Ssp para la abundancia (rango: 0,88–0,94) y la biomasa (rango: 0,89–0,94) revelaron una alta concentración de *P. blennoides*, con fluctuaciones interanuales, pero sin una tendencia definida.

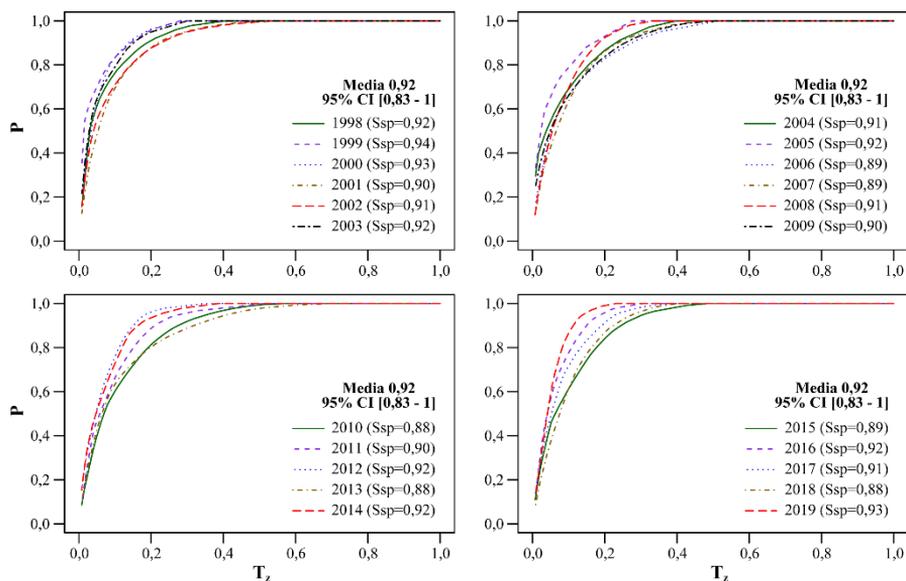


Figura 5.2. Curvas geoestadísticas anuales de agregación y valores del índice de selectividad espacial (S_{sp}) de *Phycis blennoides* (1998–2019). Las curvas muestran la relación entre la proporción de abundancia total (P) y la unidad de superficie (T_z). Se incluye el valor medio de S_{sp} junto con su intervalo de confianza al 95 % (entre paréntesis). Los datos se presentan en cuatro paneles para mejorar la claridad visual y minimizar la sobrecarga gráfica.

El análisis de las curvas de agregación y los valores de S_{sp} mostró que, para el área de estudio y el período 1998–2019, la densidad local de peces cambió al mismo ritmo que la biomasa total. Esto sugiere que la densidad en cada punto se mantuvo como una proporción constante de la abundancia total de la población, lo que indica que la especie es capaz de utilizar de manera consistente el hábitat disponible, manteniendo una distribución espacial similar a pesar de las fluctuaciones en la abundancia y/o biomasa.

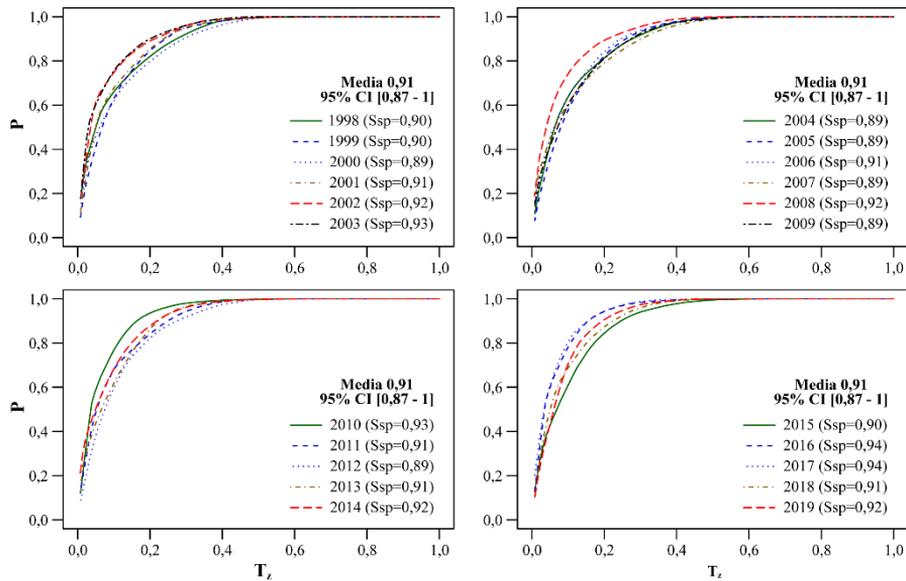


Figura 5.3. Curvas geoestadísticas anuales de agregación y valores del índice de selectividad espacial (Ssp) de *Phycis blennooides* (1998–2019). Las curvas muestran la relación entre la proporción de biomasa total (P) y la unidad de superficie (T_z). Se incluye el valor medio de Ssp junto con el intervalo de confianza al 95 % (entre paréntesis), del Ssp para el período completo de estudio. Los datos se presentan en cuatro paneles para mejorar la claridad visual y minimizar la sobrecarga gráfica.

5.3.3. Modelos de presencia-ausencia, abundancia y biomasa

Phycis blennooides se capturó en el 41,8 % de los lances válidos (1177 de 2814) realizados en el rango batimétrico de las campañas DEMERSALES (36–846 m) (Tabla S5.4). El mejor modelo binomial explicó el 46,2 % de la desviación en la presencia-ausencia. De las nueve variables inicialmente consideradas, el porcentaje de materia orgánica y la temperatura no fueron seleccionados en el modelo final (Tabla 5.2). La posición del lance resultó ser el factor más importante (Δ desviación = 291,52), seguido de la profundidad (Δ = 237,87) y el año (Δ = 182,67).



Tabla 5.2. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables explicativas del modelo binomial de presencia-ausencia para *Phycis blennoides* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo	N		Desviación explicada		
<i>Binomial</i>	Presencia-Ausencia	2814		46,2 %	
	Variable	Δ desviación†	df/edf	Chi	p-valor
	Efecto espacial	291,52	9,11	244,14	<0,001
	Profundidad	237,87	2,88	224,37	<0,001
	Año	182,67	21	197,8	<0,001
	Arena fina	61,91	2,89	56,25	<0,001
	Arena gruesa	45,65	2,35	57,27	<0,001
	Pendiente	12,91	2,68	9,29	<0,05
	Salinidad	3,68	1,00	6,07	0,084

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable.

La probabilidad de presencia aumentó con la profundidad, alcanzando un máximo en áreas con un contenido de arena fina en torno al 70 % y ausencia de arena gruesa (Figuras 5.4a, 5.4b y 5.4c). Además, se observó un incremento asociado a salinidades superiores a 35,7 y a pendientes de un 6° (Figura 5.4d y 5.4e). Aunque el efecto del año fue significativo, no se detectó una tendencia temporal definida (Figura 5.4f).

Las mayores probabilidades de presencia se localizaron en las zonas más profundas, excepto en el occidente del mar Cantábrico, donde se registraron valores bajos en la mayoría de los años (Figura 5.5).

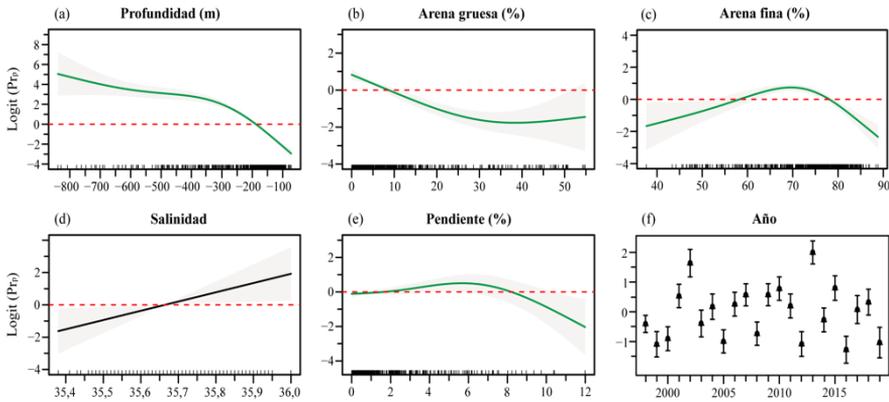


Figura 5.4. Efecto de las variables explicativas sobre la probabilidad predicha de presencia de *Phycis blenoides* (Pr_p). Se muestran las respuestas para las variables continuas (a–e) y los coeficientes estimados del año, incluido como factor (f). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % en torno a las curvas de respuestas. Las barras de error en (f) representan \pm DE. Las marcas *rug* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

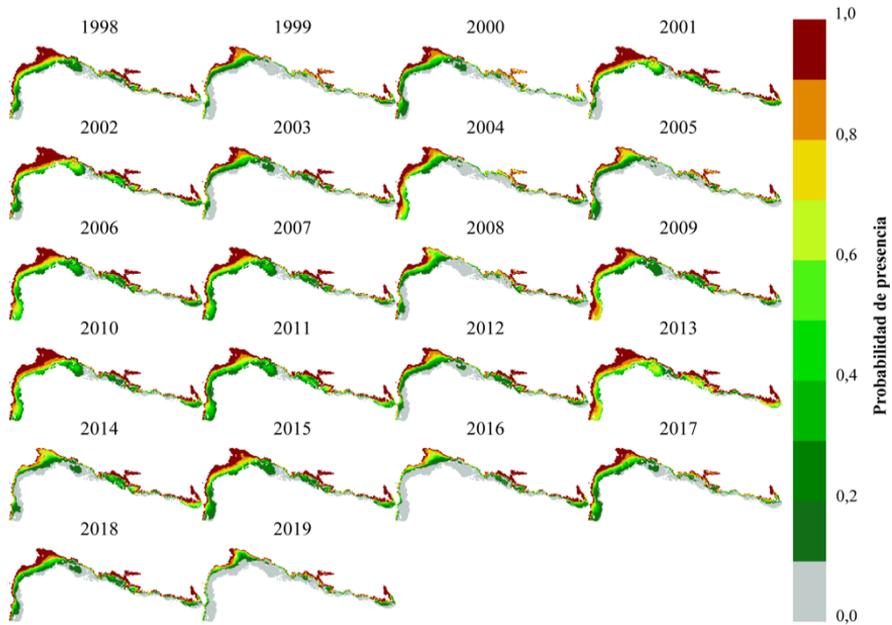


Figura 4.5. Distribución espacial de la probabilidad de presencia (Pr_p) de *Phycis blenoides* (1998–2019).



El mejor modelo de abundancia explicó el 53,2 % de la desviación (Tabla 5.3). Al igual que en el modelo de presencia-ausencia, las tres variables más importantes fueron la posición anual del lance ($\Delta = 267,52$), la profundidad ($\Delta = 216,75$) y el año ($\Delta = 163,43$).

Tabla 5.3. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables explicativas del modelo gamma de abundancia para *Phycis blennoides* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo			N	Desviación explicada	
<i>Gamma</i>	Abundancia		1151	53,2 %	
	Variable	Δ desviación†	df/edf	Chi	p-valor
	Efecto espacial	267,52	9,93	3,54	<0,001
	Profundidad	216,75	2,95	56,14	<0,001
	Año	163,43	21	9,81	<0,001
	Arena fina	63,19	2,73	27,63	<0,001
	Materia orgánica	33,58	2,83	8,67	<0,001
	Pendiente	14,41	2,16	5,46	<0,01

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable.

La abundancia aumentó con la profundidad, alcanzando un máximo en torno a los 450 m, y disminuyó progresivamente a mayores profundidades (Figura 5.6a). Entre las características del sedimento, porcentajes de arena fina cercanos al 75 % y contenidos de materia orgánica superiores al 4 % se asociaron positivamente con mayores valores de abundancia (Figura 5.6b y 5.6c). Asimismo, pendientes entre 4° y 6° se vincularon con mayores abundancias (Figura 5.6d). En cuanto al efecto del año, se registró un máximo en 1998, un mínimo en 2005 y no se observó una tendencia temporal definida (Fig. 5.6e).

Se observó una alta variabilidad interanual, con los niveles más altos de abundancia registrados en el talud superior de las aguas gallegas y en el sector oriental del mar Cantábrico (Figura 5.7).

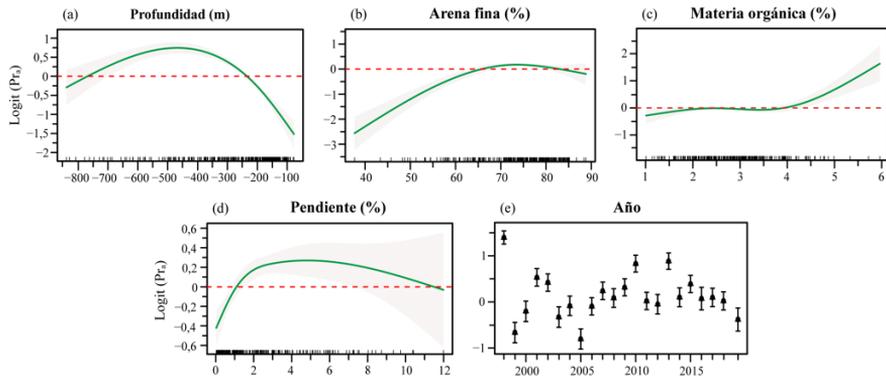


Figura 5.6. Efecto de las variables explicativas sobre la probabilidad predicha de abundancia de *Phycis blennoides* (Pr_a). Se muestran las respuestas para las variables continuas (a–d) y los coeficientes estimados del año, incluido como factor (e). Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza del 95 % en torno a las curvas de respuestas. Las barras de error en (e) representan \pm DE. Las marcas *mg* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

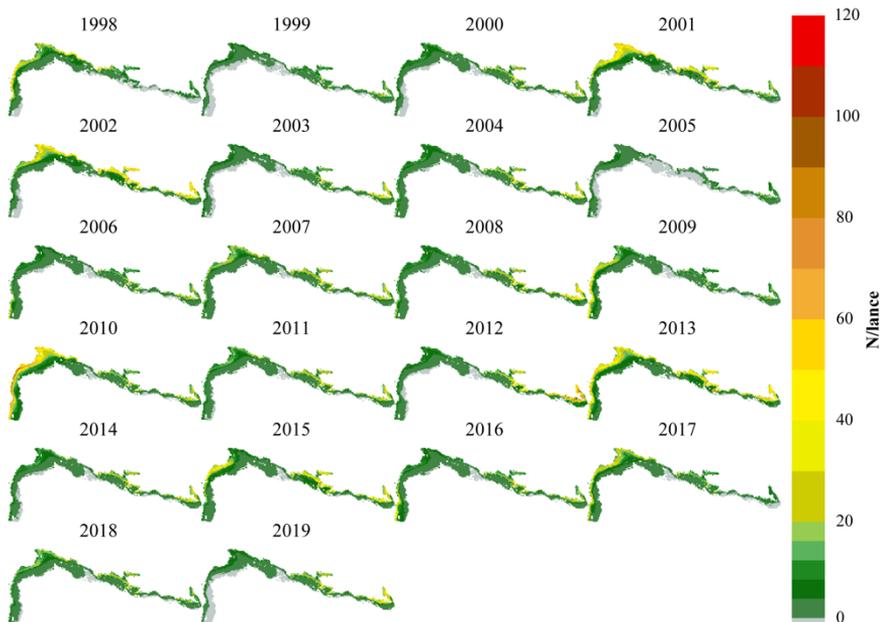


Figura 5.7. Distribución espacial de la abundancia predicha de *Phycis blennoides* en zonas de presencia (Pr_a) (1998–2019).



El modelo de biomasa explicó el 60,0 % de la desviación, excluyendo la temperatura y la salinidad del modelo final (Tabla 5.4). La posición del lance por año fue la variable más importante ($\Delta = 466,48$), seguida del año ($\Delta = 155,41$) y la profundidad ($\Delta = 108,34$).

Tabla 5.4. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables explicativas del modelo gamma de biomasa para *Phycis blennoides* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo	N		Desviación explicada		
<i>Gamma</i>	Biomasa	1151			60,0 %
Variable	Δ desviación†	df/edf	Chi	p-valor	
Efecto espacial	466,48	6,65	1,94	<0,05	
Año	155,41	21	7,07	<0,001	
Profundidad	108,36	2,64	31,67	<0,001	
Materia orgánica	96,59	2,82	18,56	<0,001	
Arena fina	92,67	2,72	30,92	<0,001	
Arena gruesa	13,64	2,02	4,68	<0,001	
Pendiente	7,64	1,22	2,38	<0,01	

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable.

La biomasa mostró un incremento con la profundidad hasta aproximadamente 600 m, donde se estabilizó en valores elevados (Figura 5.8a). Se observaron valores altos de biomasa en zonas con porcentajes de arena gruesa inferiores al 15 %, arena fina cercana al 75 % y contenidos de materia orgánica superiores al 3,5 % (Figura 5.8b, 5.8c y 5.8d). Además, pendientes entre 5° y 6° se asociaron con una mayor biomasa (Figura 5.8e). La variación interanual del coeficiente correspondiente al año mostró un efecto significativo, con el valor más bajo en 1999 y una tendencia general al alza en los años posteriores (Figura 5.8f).

En términos generales, las aguas gallegas presentaron valores bajos de biomasa, con registros casi nulos en 1999, 2003 y 2005, mientras que la mitad oriental del mar Cantábrico registró los valores más altos en la mayoría de los años (Figura 5.9).

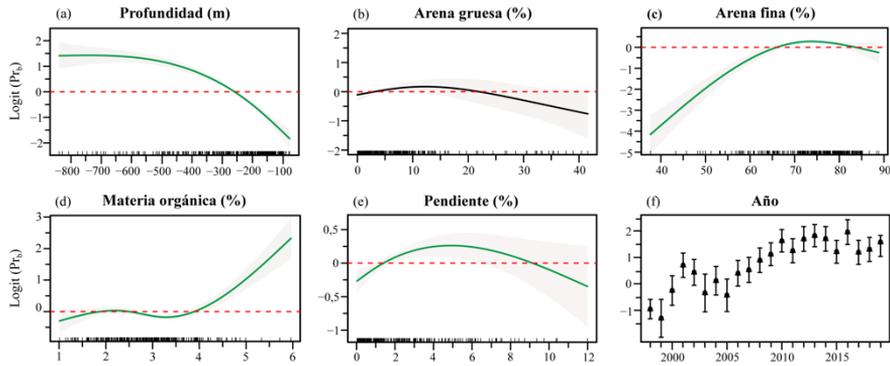


Figura 5.8. Efecto de las variables explicativas sobre la probabilidad predicha de biomasa de *Phycis blennoides* (P_{Pr_b}). Se muestran las respuestas para las variables continuas (a–e) y los coeficientes estimados de la variable año que se incluyó como factor (f). Las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza del 95 % en torno a las respuestas. Las barras de error en (h) representan \pm DE. Las marcas *rug* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

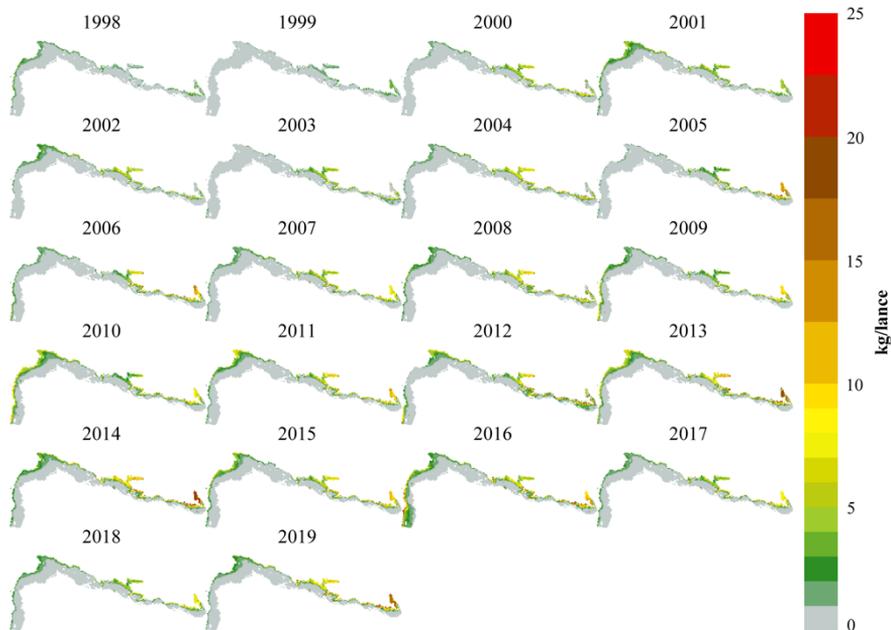


Figura 5.9. Distribución espacial de la biomasa predicha de *Phycis blennoides* en áreas de presencia (P_{Pr_b}) (1998–2019).



5.3.4. Mapas delta

Los mapas delta anuales de abundancia y biomasa (Figura 4.10 y 5.11) muestran que, en aguas gallegas, las áreas de mayor abundancia y biomasa se localizan en el talud superior, entre el cabo Finisterre y el cabo Estaca de Bares, siendo la biomasa más abundante en zonas más profundas. En el mar Cantábrico, los valores más altos se localizan en la mitad oriental, principalmente en el talud superior.

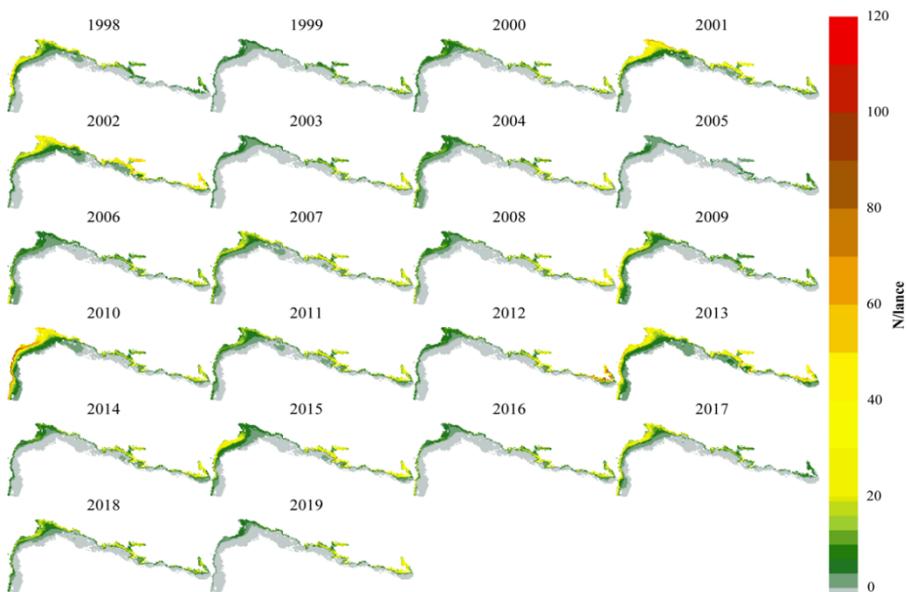


Figura 5.10. Distribución espacial de la abundancia predicha de *Phycis blennoides* según el modelo delta ($Pr_p \times Pr_a$) (1998–2019).

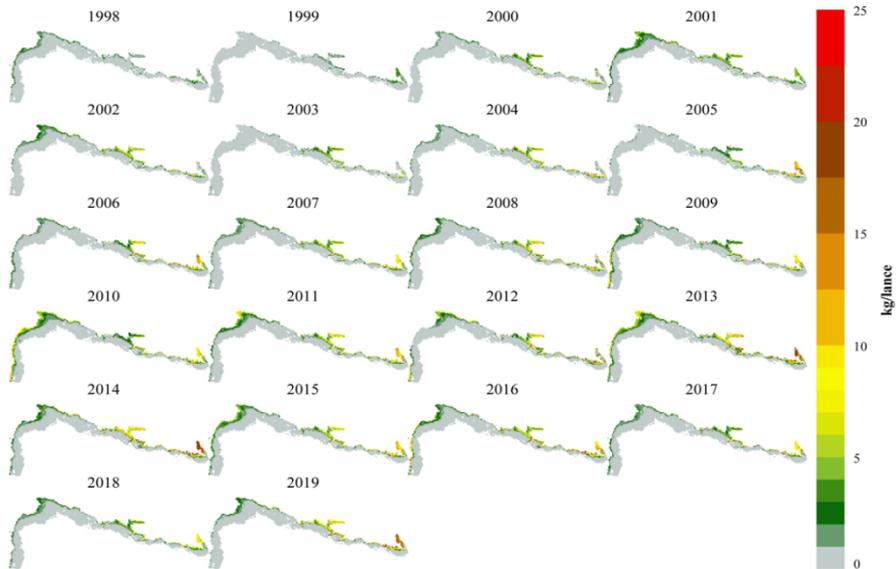


Figura 5.11. Distribución de la biomasa predicha de *Phycis blennoides* según el modelo delta ($Pr_p \times Pr_b$) (1998–2019).

P. blennoides mostró una alta persistencia en las aguas profundas de Galicia y en el talud superior del mar Cantábrico (Figuras 5.12 y 5.13).

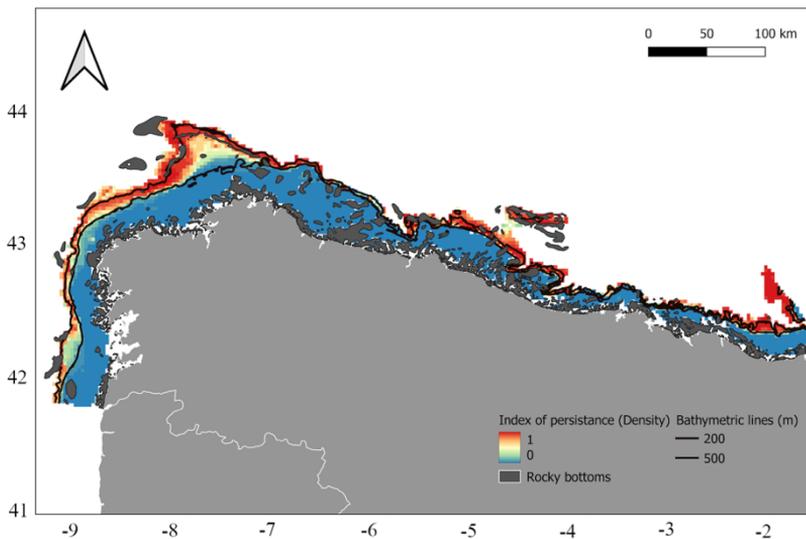


Figura 5.12. Distribución del índice de persistencia (I_i) de la abundancia de *Phycis blennoides* en Galicia y el mar Cantábrico. El índice varía entre 0 (sin agregaciones en ningún año) y 1 (agregaciones presentes en todos los años, 1998–2019).

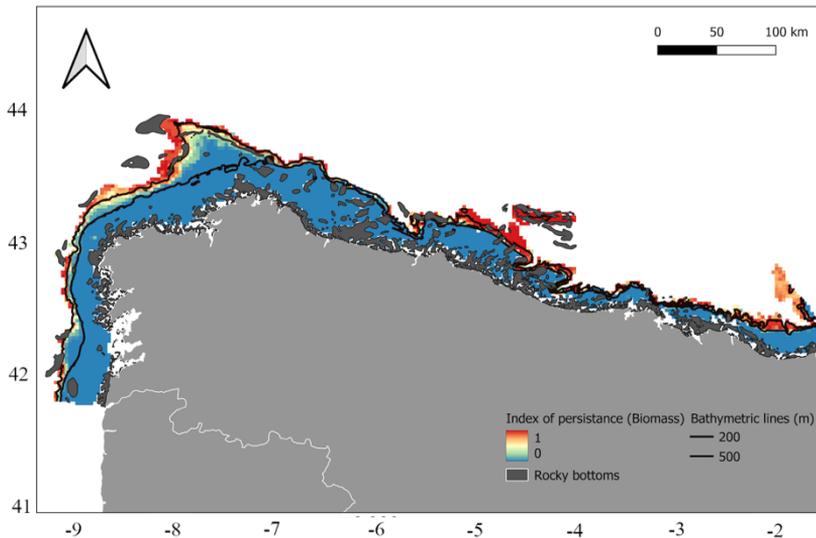


Figura 5.13. Distribución del índice de persistencia (I_i) para la biomasa de *Phycis blennoides* en Galicia y el mar Cantábrico. El índice varía entre 0 (sin agregaciones en ningún año) y 1 (agregaciones presentes en todos los años, 1998–2019).

5.3.5. Modelo de longitud media

La longitud total de los ejemplares osciló entre 8 y 72 cm, con una media de $23,8 \pm 9,6$ cm durante el período de estudio (Figura S5.2). El modelo gamma explicó el 53,8 % de la desviación e incluyó todas las variables consideradas inicialmente (Tabla 5.5). El esfuerzo pesquero fue la variable más importante ($\Delta = 11,07$), seguida de la profundidad (Δ desviación = 9,16) y el año (Δ desviación = 7,34), todas ellas estadísticamente significativas.

La longitud media aumentó con la profundidad y disminuyó con el incremento del esfuerzo pesquero (Figura 5.14a–d). Aunque no se identificó una tendencia temporal definida (Figura 5.14e), se observó un aumento gradual de la longitud media, especialmente a partir de los 200 m de profundidad (Figura S5.3).



Tabla 5.5. Importancia relativa (Δ desviación), grados de libertad (df) o grados de libertad estimados (edf) y significación estadística (p-valor) de las variables explicativas para el modelo gamma de talla media para *P. blennoides* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Modelo	N		Desviación explicada
<i>Gamma</i>	689		53,8 %
Talla media			
Variable	Δ desviación†	df/edf	F
VMS	11,07	2,81	73,68
Profundidad	9,16	1,00	126,70
Año	7,34	10	97,41

† Variación de la desviación en el modelo final tras la eliminación de la variable

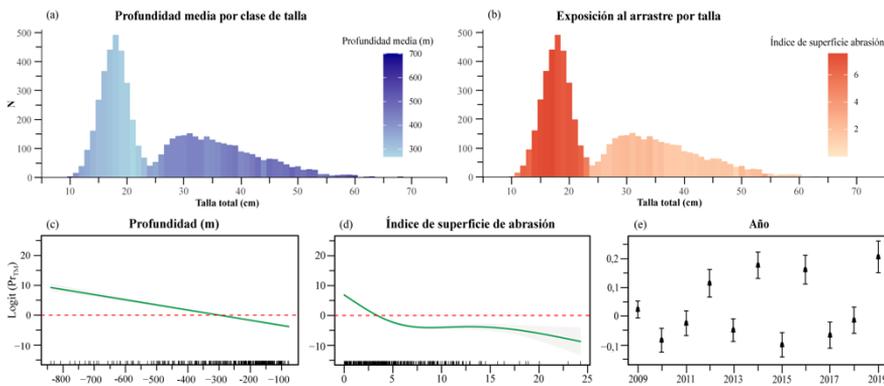


Figura 5.14. Distribución de frecuencias de tallas según la profundidad (a) y el esfuerzo de arrastre (b). Efecto de las variables explicativas sobre la longitud media predicha (Pr_{ml}) de *Phycis blennoides*. Se muestran las respuestas de las variables continuas (c, d) y los coeficientes estimados de la variable año, que se incluyó como factor (e). Las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza del 95 % en torno a las respuestas. Las barras de error en (h) representan \pm DE. Las marcas *rug* del eje x indican la distribución de los valores observados. Las relaciones significativas aparecen en verde.

5.4. Discusión

Los conjuntos de datos a largo plazo son esenciales para comprender las interacciones entre los peces y su hábitat (Feyrer *et al.*, 2007). En este estudio, se analizaron datos recopilados durante 22 años, utilizando modelos aditivos generalizados en dos etapas (delta GAMs) para identificar los factores que influyen en el uso del hábitat y la distribución espacial de *Phycis blennoides*, un gádido de interés comercial, pero poco estudiado y presente en la plataforma



continental y el talud superior de las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

Los modelos explicaron una proporción significativa de la variabilidad (entre 46,2 % y 60,0 %) y presentaron métricas de evaluación satisfactorias, similares o superiores a las reportadas en estudios anteriores que aplicaron delta GAMs al análisis de la distribución de peces (Asjes *et al.*, 2016; González-Irusta y Wright, 2017; Langton *et al.*, 2021; Arronte *et al.*, 2022). Durante el periodo de estudio (1998–2019), el "patrón espacial consistente" (D2; Petitgas, 1998) fue el que mejor describió la distribución espacial de la especie, lo que indica que las predicciones sobre la preferencia de hábitat físico no se vieron afectadas por fluctuaciones interanuales en la abundancia. Este tipo de patrón ha sido documentado en otros gádidos del Atlántico nororiental, como *M. merluccius*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Merlangius merlangus* y *G. argenteus* (Petitgas, 1994; Asjes *et al.*, 2016; González-Irusta y Wright, 2016, 2017; Arronte *et al.*, 2022).

Los resultados obtenidos en el presente capítulo evidencian la influencia significativa de factores ambientales, como las características del sedimento, la profundidad y la pendiente en la distribución, abundancia y biomasa de *P. blennoides* en la costa noreste de España. Las características del sedimento desempeñan un papel crucial en la distribución espacial de numerosos peces demersales (Mahon y Smith, 1989; Demestre *et al.*, 2000; Katsanevakis *et al.*, 2009), y *P. blennoides* no es una excepción. Según los modelos, esta especie muestra preferencia por sedimentos de arena fina y tiende a evitar aquellos más gruesos, lo cual coincide con estudios previos realizados en el Mediterráneo (Demestre *et al.*, 2000; Pallaora y Jardas, 2002). La importancia del sedimento para la distribución de peces demersales se relaciona con las interacciones tróficas que estos mantienen con la fauna epi- y endobentónica (Hinz *et al.*, 2003).

En el Atlántico nororiental, la dieta de la locha se compone principalmente de crustáceos, mientras que los peces teleósteos representan presas secundarias (Sorbe, 1977; Mauchline y Gordon, 1984; Izaskun Preciado, com. pers.). Su



hábitat preferente, caracterizado por fondos blandos, alberga presas clave como *Alpheus glaber*, *Solenocera membranacea*, *Processa spp.* y *Munida spp.* (Serrano *et al.*, 2006, 2008).

Los sedimentos compuestos de lodo, limo y arena fina, típicos de zonas deposicionales, contienen un alto porcentaje de materia orgánica (Serrano *et al.*, 2006), lo que favorece la abundancia de especies bentónicas y, en consecuencia, aumenta la disponibilidad de alimento para *P. blennoides*. Este hecho podría explicar el efecto positivo que ejercen estos tipos de fondo sobre la especie, ya que la distribución de las presas influye directamente en el patrón espacial de los depredadores, concentrándolos en áreas con mayor disponibilidad de alimento (Perry y Smith, 1994). Asimismo, los sedimentos con un mayor contenido de materia orgánica suelen estar asociados con una mayor abundancia y tamaño de las presas bentónicas (Serrano *et al.*, 2006, 2008), lo que incrementa los recursos alimentarios disponibles para *P. blennoides*.

La profundidad fue la variable ambiental con mayor influencia en todos los modelos ajustados (presencia-ausencia, abundancia, biomasa y tamaño medio), solo superada por el efecto espacial. Esta relevancia es coherente con lo esperado, dado que la mayoría de los factores clave que influyen en la distribución de los peces, tanto abióticos como bióticos, varían a lo largo del gradiente batimétrico (Carney *et al.*, 1983; Cartes y Sardá, 1993). La mayor abundancia y biomasa relativa de *P. blennoides* en el talud superior, en contraste con su escasez en la plataforma continental, concuerda con estudios previos realizados en la misma zona (Sánchez, 1993) y en el Mediterráneo (Massutí *et al.*, 1996; Pallaoro y Jardas, 2002; Katsanevakis y Maravelias, 2009).

Las curvas de abundancia relativa y biomasa mostraron un patrón diferenciado: mientras que la abundancia disminuía tras alcanzar su valor máximo, la biomasa permanecía estable después de llegar a su pico. Esta diferencia se explica por el aumento del tamaño corporal con la profundidad, un patrón



conocido como *bigger-deeper*. Este fenómeno ha sido ampliamente documentado a nivel mundial en numerosos peces demersales (Snelgrove y Haedrich, 1985; Macpherson y Duarte, 1991; Collins *et al.*, 2005; Frank *et al.*, 2018) y también ha sido reportado previamente para *P. blennoides* tanto en el Atlántico nororiental (Mauchline y Gordon, 1984) como en el Mediterráneo noroccidental (Macpherson y Duarte, 1991; Massutí *et al.*, 1996; Pallaoro y Jardas, 2002). Sin embargo, en el Mediterráneo nororiental no se observó una variación significativa en la relación entre el tamaño y la profundidad (Labropoulou *et al.*, 2008).

Este fenómeno fue descrito por primera vez a principios del siglo XX (Heincke, 1913) y el patrón ha pasado a conocerse como “la ley de Heincke” (Frank *et al.*, 2018). Tradicionalmente, se ha relacionado con aspectos fundamentales de la ecología y el comportamiento de cada especie (Macpherson y Duarte, 1991; Collins *et al.*, 2005). En el caso de *P. blennoides*, como propusieron Sedberry y Musick (1978) para su congénere *Phycis chesteri*, o como se ha observado en la merluza (Mahe *et al.*, 2007), los individuos más pequeños y jóvenes tienden a ocupar aguas someras, desplazándose hacia aguas más profundas a medida que crecen. Este comportamiento podría ser un mecanismo para reducir la competencia intraespecífica y disminuir el riesgo de depredación por parte de los individuos más grandes. Sin embargo, el canibalismo en la locha parece ser mínimo (Sorbe, 1977; Morte *et al.*, 2002; Izaskun Preciado, com. pers.), y los peces representan una presa secundaria en la dieta de los ejemplares más grandes que habitan en aguas profundas.

Una posible explicación del desplazamiento de los individuos de mayor tamaño de *P. blennoides* hacia áreas más profundas podría estar vinculada al desarrollo progresivo de las aletas pélvicas, que con la edad adquieren funciones táctiles y gustativas. Este desarrollo podría favorecer una transición desde la depredación visual en los individuos más jóvenes hacia hábitos alimentarios epi- y endobentónicos en los ejemplares adultos (Gallardo-Cabello, 1980). Un cambio gradual en la dieta a medida que los ejemplares envejecen se ha observado tanto



en el Atlántico Norte europeo (Sorbe, 1977; Izaskun Preciado, com. pers.) como en el Mediterráneo (Macpherson, 1978; Gallardo-Cabello, 1980).

Otra posible explicación para la distribución observada del tamaño en *P. blennoides* es el impacto de la pesca sobre sus poblaciones a través de dos efectos distintos. Por un lado, las artes de pesca suelen estar diseñadas para capturar selectivamente a los individuos más grandes. Esto podría resultar en una mayor proporción de ejemplares pequeños en áreas con mayor intensidad de esfuerzo pesquero. En apoyo a esta hipótesis, Frank *et al.* (2018) estudiaron la distribución por profundidad del bacalao atlántico (*Gadus morhua*) en el este de la plataforma canadiense (Atlántico noroccidental). En esta zona, gracias a medidas de gestión, el bacalao ha experimentado una notable reducción en la mortalidad por pesca desde principios de los años 90. Los resultados indicaron que el 72 % del aumento en la profundidad observada se debía a la pesca, mientras que el resto podía explicarse por factores ontogenéticos.

Sin embargo, Audzijonyte y Pecl (2018) y Baudron *et al.* (2019) no encontraron evidencia de un aumento en la abundancia de individuos medianos y grandes en varios stocks del Atlántico noreste, a pesar de las significativas reducciones en la presión pesquera. Por otro lado, la mortalidad causada por la pesca intensiva también puede ocasionar cambios genéticos, como alteraciones en la tasa de crecimiento, la longitud y la edad de madurez, así como cambios en el comportamiento en respuesta a la presión pesquera. Estos efectos podrían contribuir a una falta de recuperación en poblaciones sobreexplotadas, incluso después de que disminuya la mortalidad por pesca (Law 2000; Walsh *et al.*, 2006; Allendorf *et al.*, 2008).

En la zona de estudio, la pesca de arrastre en aguas de menos de 100 m de profundidad está prohibida desde el año 2000 (BOE, 1999). Además, el esfuerzo pesquero es significativamente mayor en aguas comprendidas entre los 200 y 500 m de profundidad en comparación con aguas más profundas o en la



plataforma continental (< 200 m) (González-Irusta *et al.*, 2018). Además, en las últimas dos décadas, la intensidad del esfuerzo pesquero ha disminuido considerablemente, con una reducción de más del 55 % en el número de embarcaciones de arrastre operativas (MAPA, 2024).

El stock de *P. blennoides* se gestiona bajo los Planes de Gestión Pesquera de España, los cuales incluyen medidas como las capturas totales admisibles (TAC) y las cuotas asignadas a diferentes stocks (UE, 2004). Estas regulaciones, junto con la disminución del esfuerzo pesquero, han contribuido probablemente a una reducción en la mortalidad por pesca desde principios de los años 2000, lo que ha sido acompañado por un aumento en la biomasa relativa de varias especies demersales en la región (Arroyo *et al.*, 2017).

En el caso de *P. blennoides*, su abundancia ha mostrado una alta variabilidad anual sin una tendencia clara, aunque su biomasa ha experimentado un aumento desde mediados de los años 2000. Este incremento podría estar relacionado con la reducción del esfuerzo pesquero en el talud superior, lo que ha permitido que los individuos alcancen tamaños más grandes en estas áreas, en lugar de generar una mayor abundancia de individuos medianos y pequeños en aguas más someras. En otras palabras, la distribución *bigger-deeper* parece estar influenciada por la estrategia vital de *P. blennoides* y potenciada por la pesca. La disminución de la mortalidad por pesca ha permitido un incremento gradual en la longitud media de los individuos, especialmente a profundidades superiores a los 200 m. Sin embargo, esta reducción en la mortalidad pesquera no ha conducido a un aumento en la abundancia de la especie ni en su probabilidad de ocurrencia. Esto podría estar vinculado a cambios evolutivos provocados por las presiones selectivas de la pesca, como una disminución de la diversidad genética, una menor capacidad adaptativa o alteraciones en el crecimiento y la maduración, similares a los observados en otros gádidos (Law, 2000; Hutchinson *et al.*, 2003). Aunque esta hipótesis requiere más estudios y su análisis queda fuera del alcance del presente capítulo.



Comprender la distribución espacial y temporal de las especies marinas de valor comercial, junto con sus relaciones con el entorno, ya sea en términos de hábitat o preferencias ambientales, resulta esencial para una gestión y conservación eficaces de los recursos marinos. Este estudio aporta información clave que mejora nuestro conocimiento sobre las preferencias de hábitat de la locha, información que puede utilizarse para reforzar las iniciativas de gestión y comprender mejor la dinámica poblacional de esta especie.

Los resultados demuestran que la modelización de hábitat mediante modelos aditivos generalizados (GAMs) es una herramienta valiosa para estandarizar los índices de evaluación pesquera y generar mapas de distribución fiables, incorporando los factores ambientales que influyen en la distribución de las especies. Esta metodología ofrece un enfoque sólido para integrar variables ambientales en la gestión de especies marinas, facilitando una toma de decisiones más informada en materia de conservación y explotación sostenible.



Capítulo 6. Discusión general

Discusión general

A lo largo de las últimas décadas, numerosos estudios han evidenciado el continuo deterioro de los ecosistemas marinos como consecuencia de las actividades humanas, siendo la explotación intensiva de los recursos pesqueros una de las mayores amenazas. Esta presión ha provocado alteraciones ecológicas significativas, como la reducción drástica de poblaciones, la pérdida de biodiversidad, la simplificación funcional de los ecosistemas marinos o la sobreexplotación de especies comerciales (Pauly *et al.*, 1998; Dulvy *et al.*, 2021; Butchart *et al.*, 2010; Alder *et al.*, 2008; Worm *et al.*, 2006; Gislason, 2003). Ante la limitada eficacia de la gestión pesquera tradicional, centrada en especies individuales (Sutinen y Soboil, 2003; Cowan Jr *et al.*, 2012), se ha propuesto avanzar hacia enfoques más integradores que consideren el ecosistema en su conjunto, incluidas las interacciones ecológicas y la influencia humana. En este marco, la Gestión Basada en el Ecosistema (EBM) y una de sus variantes, el Enfoque Ecosistémico para la Gestión Pesquera (EAFM), promueven una visión holística que reconozca que los cambios, naturales o antropogénicos, en un elemento del sistema pueden repercutir sobre los demás (Jennings y Kaiser, 1998; Pikitch *et al.*, 2004; Arkema *et al.*, 2006; McLeod y Leslie, 2009).

Sin embargo, la implementación de estos enfoques enfrenta importantes desafíos debido a la complejidad de los ecosistemas marinos y la elevada demanda de datos para modelarlos con precisión. Para superar estas limitaciones, se ha propuesto emplear modelos más sencillos, pero ecológicamente realistas, capaces de capturar patrones esenciales sin necesidad de representar todas las interacciones del sistema (Fulton *et al.*, 2003; Cury *et al.*, 2008). En este contexto de simplificación, comprender los factores que determinan la distribución espacial y temporal de las especies y comunidades resulta esencial para diseñar estrategias de gestión más efectivas y adaptativas.

La presente tesis contribuye a ese objetivo mediante el análisis de las relaciones entre las especies del orden Gadiformes y las variables ambientales que estructuran su distribución en la plataforma continental y el talud del noroeste de la Península Ibérica, utilizando herramientas estadísticas como modelos de distribución y análisis multivariantes.

Uno de los principales resultados de esta tesis es la relevancia de la profundidad como eje estructurador de las comunidades de gadiformes. Este gradiente ambiental actúa como una aproximación de múltiples condiciones físicas y biológicas (luz, presión, temperatura, oxígeno, disponibilidad de alimento) que varían de forma coherente con la batimetría (Childress, 1995; Drazen y Haedrich, 2012). La profundidad funciona, por tanto, como un descriptor indirecto del hábitat, capaz de explicar tanto la composición específica como la distribución funcional de las especies (Bianchi, 1991; Sánchez, 1993; Labropoulou y Papaconstantinou, 2004; Nogueira *et al.*, 2013). La identificación de agrupaciones batimétricas bien definidos, la segregación espacial de los centros de gravedad de las especies a lo largo del gradiente y la presencia del patrón *bigger-deeper* (Snelgrove y Haedrich, 1985; Macpherson y Duarte, 1991) observado en *Phycis blennoides*, donde los individuos de mayor tamaño ocupan las zonas más profundas, refuerzan la idea de una zonación ecológica estructurada por este eje, con importantes implicaciones para la gestión ecosistémica de estas especies.

La distribución batimétrica se ha propuesto como un mecanismo para reducir la competencia intraespecífica, disminuir el riesgo de canibalismo y permitir el aprovechamiento de distintos recursos tróficos (Gallardo-Cabello, 1980; Collins *et al.*, 2005; Mahe *et al.*, 2007). En particular, el patrón *bigger-deeper* observado en *P. blennoides* se ha relacionado con adaptaciones ontogenéticas vinculadas a cambios en la dieta a lo largo del desarrollo (Sorbe, 1977; Macpherson, 1978; Gallardo-Cabello, 1980). Todo ello sugiere que la profundidad no solo delimita hábitats, sino que también refleja procesos ecológicos clave que organizan y modulan la dinámica de las comunidades demersales. Contribuir a

una mejor comprensión de la relación entre este efecto batimétrico y su relación con el esfuerzo pesquero es una de las principales contribuciones de esta tesis doctoral, así como uno de los principales retos para el futuro.

El tipo de sustrato representó el segundo gran determinante ecológico, especialmente en combinación con la profundidad. Esta interacción se debe a la estrecha relación observada entre la granulometría del fondo y la batimetría en la zona de estudio (Rey y Medialdea, 1989; López-Jamar *et al.*, 1992). En los ecosistemas demersales, la composición granulométrica del fondo influye directamente en la disponibilidad de presas bentónicas, en la posibilidad de refugio y en la estructura del microhábitat, condicionando así la presencia y densidad de numerosas especies demersales (Perry y Smith, 1994; Wright *et al.*, 2000; Demestre *et al.*, 2000; Hinz *et al.*, 2003; Serrano *et al.*, 2006).

En esta tesis, se ha demostrado que las fracciones sedimentarias finas y ricas en materia orgánica se asocian con mayores niveles de abundancia y biomasa en especies bentófagas como *P. blennoides* (Arronte *et al.*, 2024), que dependen de la fauna invertebrada del fondo como fuente principal de alimento. No obstante, esta preferencia por sedimentos de grano fino también se observa en especies planctívoras como *Gadiculus argenteus*, cuya mayor biomasa se registró en zonas de fango, posiblemente debido a condiciones hidrodinámicas más estables que favorecen la acumulación de presas zooplanctónicas en las capas próximas al fondo (Arronte *et al.*, 2022). Aunque su dieta no está ligada directamente al bentos, la especie parece beneficiarse de forma indirecta de las propiedades oceanográficas y físicas asociadas a este tipo de sustrato.

A escala comunitaria, el sustrato también desempeña un papel importante en la estructuración de las comunidades de gadiformes. Las especies propias del talud medio y profundo, como *P. blennoides*, *C. caelorbincus* o *N. aequalis*, se asociaron a fondos fangosos y ricos en materia orgánica, mientras que especies más costeras como *T. minutus* o *T. luscus* fueron más frecuentes en sedimentos arenosos y

someros. Este paralelismo entre tipo de fondo y composición específica refuerza su papel funcional en la zonación de las especies.

La temperatura y la salinidad también han mostrado un papel relevante en la zona de estudio, aunque con un carácter más modulador que estructurante. Ambos factores ya habían sido identificados como relevantes para la composición y estructura de las comunidades de peces en la región (Sánchez y Serrano, 2003), debido a su influencia sobre los procesos reproductivos y sobre la disponibilidad de presas (Sánchez y Serrano, 2003; Gastauer, 2016; González-Irusta y Wright, 2016a, 2017; Arronte et al., 2022),

A nivel comunitario, se observó que la temperatura se asociaba con zonas someras, lo que indica su influencia en la distribución de especies costeras como *T. luscus* y *T. minutus*, así como de especies de plataforma–borde de talud como *G. argenteus*. En contraste, los gradientes más profundos estuvieron dominados por aguas más frías. En este contexto, *Phycis blennoides* mostró una mayor biomasa en aguas profundas, posiblemente relacionada con la estabilidad térmica y salina de estos hábitats, aunque el efecto específico de ambas variables fue limitado en los modelos. La salinidad, por su parte, mostró un efecto más difuso, probablemente enmascarado por otros gradientes más dominantes como el batimétrico o el térmico.

La productividad primaria, medida mediante la concentración y anomalía de clorofila-a, resultó ser una variable explicativa clave en los modelos desarrollados para *G. argenteus*. Su influencia sobre la biomasa de la especie, dada su dieta planctívora, reafirma el papel del fitoplancton como indicador útil para predecir la abundancia de peces zooplanctívoros. Sin embargo, la baja resolución espacial de los datos disponibles limitó su capacidad predictiva, lo que subraya la importancia de utilizar variables ambientales con una resolución adecuada y acorde con la escala de respuesta biológica de las especies (Mertes y Jetz, 2018).

A lo largo del periodo analizado (1998–2019), la mayoría de las especies mostraron cierta estabilidad en sus patrones de abundancia y biomasa, aunque se observaron algunas excepciones. En especies someras como *T. luscus* y *T. minutus*, se detectaron tendencias negativas en abundancia y biomasa (aunque no significativas), que podrían estar asociadas al calentamiento de las aguas, al igual que los desplazamientos batimétricos hacia mayores profundidades y los desplazamientos longitudinales hacia el oeste observados por [Punzón et al. \(2016, 2021\)](#). En contraste, especies de interés comercial como *M. merluccius* y *P. blennoides* mostraron un aumento significativo de la biomasa, sin un incremento paralelo en la abundancia, lo que sugiere un incremento en la talla media de los individuos, probablemente como respuesta a la reducción del esfuerzo pesquero observado en la zona de estudio ([Arroyo et al., 2017](#); [MAPA, 2024](#)) y a la implementación de medidas de gestión ([ICES, 2024](#)). En el caso de *P. blennoides*, este patrón fue especialmente evidente en el talud superior, donde la menor presión pesquera habría permitido que los individuos alcanzaran mayores tamaños, incrementando la biomasa de la especie pero sin generar un aumento de ejemplares en aguas más someras. Este comportamiento, coherente con el patrón bigger-deeper, podría estar influido por la estrategia vital de la especie y reforzado por la presión pesquera. Además, no se puede descartar que la presión pesquera haya inducido cambios evolutivos, como alteraciones en el crecimiento o en la edad de madurez, ya observados en otros gadiformes ([Law, 2000](#); [Hutchinson et al., 2003](#)). No obstante, confirmar estos efectos requerirá de estudios genéticos específicos.

Desde una perspectiva aplicada, los resultados de esta tesis ofrecen múltiples aportaciones relevantes para la gestión pesquera en el marco de un enfoque ecosistémico. En primer lugar, se ha generado una cartografía detallada del hábitat y de las áreas de agregación persistente de dos especies importantes en los ecosistemas de Galicia y el mar Cantábrico, lo que facilita la identificación de zonas sensibles o estratégicas para la conservación. En segundo lugar, se proponen indicadores ecológicos derivados de los análisis realizados, como los patrones de agrupación comunitaria (clústeres), las áreas de agregación y el índice

de persistencia, que podrían emplearse en sistemas de evaluación como los definidos por la Directiva Marco sobre la Estrategia Marina (UE, 2008). En tercer lugar, se ha mejorado el conocimiento sobre las dinámicas espacio-temporales de dos especies de gadiformes relevantes, lo que contribuye a ajustar las medidas de gestión a la realidad de los ecosistemas.

No obstante, este trabajo presenta algunas limitaciones metodológicas y de disponibilidad de datos que deben ser tenidas en cuenta. Entre ellas, destaca la exclusión de hábitats inaccesibles al arrastre (p. ej., fondos rocosos), la ausencia de datos sobre etapas larvarias, zonas de reproducción y cría, así como la limitada resolución de ciertas variables ambientales clave.

Futuros trabajos deberían abordar estas limitaciones e incorporar nuevas aproximaciones metodológicas. Entre las prioridades se incluyen mejorar la resolución temporal y espacial de los predictores ambientales, la inclusión de variables potencialmente relevantes para mejorar la predicción de los modelos, como las corrientes de fondo o tratar de obtener información sobre las especies en zonas no accesibles al arrastre. Asimismo, la aplicación de enfoques de modelado conjunto, como los modelos conjuntos de distribución de especies (JSDM, *Joint Species Distribution Models*) o los modelos jerárquicos bayesianos (HBSDM, *Hierarchical Bayesian species distribution models*), permitiría analizar simultáneamente múltiples especies, sus interacciones y su respuesta conjunta al entorno (Pollock *et al.*, 2014; Geary *et al.*, 2020). En este sentido, disponer como resultado de esta tesis de una capa espacial fiable para una especie presa clave como es *G. argentus*, representa una oportunidad valiosa para explorar, mediante JSDM, cómo su distribución influye en la de sus depredadores, y viceversa, lo que permitiría avanzar hacia una comprensión más integrada de las interacciones tróficas del sistema.

En conclusión, esta tesis proporciona una visión ecológica integral de las comunidades de gadiformes y de sus especies dominantes en la fachada atlántica ibérica, identifica los principales factores estructurantes y ofrece herramientas metodológicas sólidas para la gestión pesquera basada en el ecosistema. Su valor reside tanto en los resultados obtenidos como en el enfoque conceptual y metodológico aplicado para generar conocimiento en un ecosistema marino explotado.

LISTA FAUNISTICA (Vertebrados)

2a

CAMPAÑA Demersales

LANCE 130

SECTOR AB ESTRATO 200/50 FECHA 20 IX 2022

	Cod	PESO	N°	OBSERV.		Cod	PESO	N°	OBSERV.
PECES	1				PECES	1			
Argentina sphyraena	5	334	6		Phycis	63	2224	7	
Argyrolepecus hemigymnus	7				Pom	67			
Arnoglossus imperialis	8				Pom	243			
Arnoglossus latera	9				Ra	68			
Bathysolea profundicola	12				F	69			
Blennius ocellaris	14				Scorpa	72			
Boops boops	15				Scorpa	73			
Callionymus lyra	16				Scorpa	74			
Callionymus maculatus	17				Scorpa	75			
Capros aper	18	232	12		Scorpa	77			
Cepola macrophthalma	21				Scylior	79	85434	215	
Chelidonichthys cuculus	10				Scylior	139			
Chelidonichthys lucernus	93				Serra	137			
Chelidonichthys obscurus	11				Sol	84			
Chimaera monstrosa	19				Scor	82			
Coelorhynchus coelorhynchus	111				Trach	87			
Conger conger	23	818	3		Trach	89			
Deania calcea	26				Trach	225			
Deania profundorum	336				Trach	90	468300	1825	
Deltentosteus quadrimaculatus	113				Trach	91			
Echiodon dentatus	28				Trigla	94	628	8	
Engraulis encrasicolus	99				Trigla	95			
Etmopterus spinax	29				Trisopterus	96			
Eutrigla gurnardus	30				Trisopterus	97			
Gadiculus argenteus	31	1506		806/117	Xenodermichthys	98			
Gaidropsarus macrophthalmus	32				Zeus				
Galeus atlanticus	34	6786	41	110					
Galeus melastomus	36	1390	10						
Helicolenus dactylopterus	38								

Capítulo 7. Conclusiones

Los ecosistemas marinos del Atlántico nororiental se enfrentan a una creciente presión combinada derivada principalmente del cambio climático y la presión pesquera. Estos factores están alterando la distribución y la estructura de las comunidades demersales, afectando tanto a especies comerciales como a especies clave desde el punto de vista ecológico. En este contexto, resulta imprescindible adoptar enfoques de gestión basados en el ecosistema, que integren información biológica, ambiental y humana para anticipar respuestas ante un escenario en transformación. Para ello, es fundamental mejorar el conocimiento sobre la relación entre las especies y las variables ambientales que condicionan su distribución y dinámica poblacional.

El objetivo principal de esta tesis ha sido obtener un mayor conocimiento sobre los factores ambientales que influyen en la distribución espacial de las especies del orden Gadiformes en Galicia y el mar Cantábrico, mediante el uso de modelos de distribución de especies y técnicas multivariantes.

Las principales conclusiones de cada objetivo se resumen en las siguientes líneas.

Capítulo 3. Estructura de la comunidad de Gadiformes

Conclusión principal

La estructura de la comunidad de gadiformes en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico está fuertemente determinada por el gradiente batimétrico, reflejando una segregación vertical clara en la composición específica a lo largo de la profundidad. Esta partición ecológica se traduce en tres comunidades diferenciadas, cada una con especies características y patrones de diversidad y biomasa específicos.

- Las tres comunidades identificadas a lo largo del gradiente batimétrico: plataforma y borde del talud superior (≤ 350 m), talud superior (351–600 m) y talud medio (>601 m) muestran coherencia espacial y persistencia temporal, confirmando una organización ecológica estable a lo largo del tiempo.
- La similitud entre las dos primeras comunidades sugiere una transición ecológica continua más que una frontera abrupta. En cambio, el clúster profundo (talud medio) presentó una composición claramente diferenciada, lo que indica una ruptura más marcada en el gradiente batimétrico.
- El uso combinado de indicadores (SIMPER e IndVal) permitió identificar especies clave en cada clúster, incluso cuando no eran dominantes en términos de abundancia, revelando patrones que pasarían desapercibidos si se empleara un único enfoque. Esta estrategia resulta especialmente útil en comunidades con especies generalistas abundantes, donde la dominancia numérica no siempre refleja la especificidad ecológica real.
- Especies indicadoras como *L. lepidion* o *T. scabrus*, mostraron una alta fidelidad a hábitats profundos y una notable consistencia temporal, lo que las refuerza como indicadores fiables de la comunidad del talud medio.
- En aguas someras, *T. luscus* y *T. minutus* también actuaron como especies indicadoras, aunque con asociaciones menos consistentes a lo largo del tiempo. En conjunto, ambos patrones refuerzan el valor de las especies indicadoras para caracterizar comunidades demersales y detectar posibles cambios ecológicos a lo largo del gradiente batimétricos.

- En términos ambientales, la profundidad actuó como el principal eje estructurante, integrando factores como la pendiente, el tipo de sedimento, la materia orgánica y la temperatura. Esta combinación de variables define gradientes ecológicos que estructuran las comunidades a lo largo del gradiente batimétrico.
- Las tendencias temporales de abundancia y biomasa media mostraron una alta variabilidad interanual, sin cambios significativos para la mayoría de las especies, lo que indica una cierta estabilidad en la comunidad de gadiformes durante el periodo 1998–2019.
- Se detectaron aumentos puntuales de biomasa en especies de interés comercial como *M. merluccius* y *P. blennoides*, que podrían reflejar mejoras en su estructura demográfica relacionadas con la reducción del esfuerzo pesquero.
- La diversidad específica aumentó con la profundidad, alcanzando sus valores máximos en el clúster más profundo (>600 m), mientras que el más somero, dominado por especies comerciales, mostró menor equitatividad. Este patrón sugiere que la presión pesquera reduce la diversidad en zonas explotadas, favoreciendo comunidades empobrecidas y dominadas por pocas especies.

Capítulo 4. Distribución espacial de *Gadiculus argenteus*

Conclusión principal

La distribución espacial de *G. argenteus* en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico está condicionada principalmente por la profundidad y el tipo de sedimento. La especie mostró agregaciones persistentes, localizadas principalmente en la plataforma profunda y el talud superior gallego. Estas áreas coincidieron con regiones de elevado esfuerzo pesquero, lo que sugiere que la distribución de esta

especie forraje podría estar modulando el comportamiento espacial de sus depredadores y, por extensión, el de la actividad pesquera.

- *G. argenteus* presentó una notable estabilidad en sus preferencias de hábitat durante el periodo 1998–2019, con un patrón espacial consistente y sus mayores valores de biomasa concentrados entre 250 y 350 m de profundidad, en el borde de la plataforma y el talud continental superior.
- La profundidad fue la variable más influyente en su distribución, junto con la granulometría del sedimento. La especie mostró una marca preferencia por fondos fangosos, probablemente por la interacción entre la granulometría del sustrato, las corrientes de fondo y la disponibilidad de presas planctónicas.
- La concentración de clorofila-a se asoció positivamente con la presencia y biomasa de *G. argenteus*, indicando que las zonas de alta productividad ofrecen condiciones favorables para la especie. Retrasos superiores a 10 días en el bloom fitoplanctónico podrían provocar un desacople trófico con el zooplancton, afectando negativamente a la supervivencia larvaria y el reclutamiento de la especie.
- Las agregaciones más persistentes se localizaron en el talud superior gallego, principalmente entre el cabo Finisterre y Estaca de Bares, una zona caracterizada por alta productividad, condiciones favorables para la retención de las larvas y sedimentos blandos.
- Estas agregaciones persistentes coincidieron con zonas de elevado esfuerzo pesquero, lo que sugiere una posible influencia de distribución de *G. argenteus* en la localización de depredadores comerciales y del propio esfuerzo pesquero.

- Dado su papel como especie forraje, cambios ambientales que alteren su distribución podrían modificar indirectamente la distribución del esfuerzo pesquero, lo que señala la importancia de integrar a *G. argenteus* en las estrategias de gestión basadas en el ecosistema.

Capítulo 5. Distribución espacial de *Phycis blennoides*

Conclusión principal

La distribución espacial de *P. blennoides* en Galicia y el mar Cantábrico está determinada principalmente por la profundidad y el tipo de sedimento, mostrando una alta fidelidad al hábitat del talud superior y un patrón espacial estable a lo largo del tiempo. La especie sigue un patrón *bigger-deeper*, con ejemplares de mayor tamaño localizados en zonas más profundas, mientras que el incremento observado en la biomasa en los últimos años sugiere un aumento en la talla media de los ejemplares, probablemente asociado a la reducción del esfuerzo pesquero.

- La especie presentó una distribución espacial bien definida en la plataforma y el talud superior del norte de España, con preferencia por fondos fangosos ricos en materia orgánica, y evitando las áreas dominadas por arenas gruesas.
- La abundancia alcanzó sus valores máximos en torno a los 450 m, para luego descender progresivamente, mientras que la biomasa aumentó con la profundidad hasta los 600 m, estabilizándose a partir de esa cota.
- La discrepancia entre ambas curvas refleja un patrón *bigger-deeper*, coherente con el aumento de la talla de los ejemplares con la profundidad observado en la zona de estudio.

- Este patrón, que responde a un proceso ontogenético asociado a cambios progresivos en la dieta con la edad, podría estar reforzado por efectos indirectos de la pesca, que eliminaría preferentemente a los ejemplares grandes en zonas someras, de mayor presión pesquera, e incluso provocado cambios genético en sus estrategias ontogénicas.
- La reducción del esfuerzo pesquero, principalmente en el talud superior, ha favorecido un aumento en la talla media de los ejemplares, lo que probablemente explica el incremento de la biomasa observado desde mediados de los 2000. Sin embargo, la abundancia y la probabilidad de presencia se han mantenido estables, lo que sugiere que el crecimiento individual no se ha traducido necesariamente en una recuperación poblacional clara.

Los hallazgos de este estudio proporcionan una base científica sólida para comprender la estructura y dinámica de las comunidades de gadiformes en el norte de España, así como las respuestas espaciales y poblacionales de especies clave como *Gadiculus argenteus* y *Phycis blennoides* frente a diversos gradientes ambientales. La identificación de patrones estables de distribución, el papel de variables como la profundidad y el tipo de sedimento, y el efecto modulador del esfuerzo pesquero sobre parámetros como la biomasa y la talla media, aportan información valiosa para anticipar respuestas ecológicas ante escenarios de cambio climático. En conjunto, estos resultados refuerzan la importancia de aplicar enfoques ecosistémicos en la gestión pesquera, integrando conocimiento sobre diversos componentes del ecosistema, especialmente en un contexto de alta explotación y transformación del medio marino.

TRABAJOS FUTUROS

Los factores ambientales por sí solos pueden no ser suficientes para explicar la distribución de las especies (Navarro *et al.*, 2015; Pollock *et al.*, 2014). Otros procesos ecológicos, como las interacciones tróficas (competencia, depredación o facilitación), los comportamientos específicos de cada especie, la dinámica poblacional o las actividades humanas, también pueden influir significativamente en su distribución espacial.

En este sentido, técnicas emergentes como los modelos jerárquicos bayesianos de distribución de especies (HB-SDM, *Hierarchical Bayesian species distribution models*) o los modelos conjuntos de distribución de especies (JSDM, *Joint Species Distribution Models*) ofrecen herramientas prometedoras para incorporar estos procesos en la estimación de distribuciones.

A diferencia de los modelos monoespecíficos, los JSDM permiten modelar simultáneamente múltiples especies, teniendo en cuenta tanto su respuesta común a variables ambientales como las correlaciones residuales entre ellas. Este enfoque permite, por ejemplo,

- evaluar si diferentes especies comparten una respuesta similar a gradientes ambientales como la profundidad, el tipo de sedimento, la temperatura, etc.
- estimar correlaciones residuales que indiquen coocurrencias no explicadas por el ambiente, lo que puede revelar interacciones o afinidades ecológicas.
- predecir distribuciones conjuntas y explorar patrones de coexistencia o exclusión.

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis, la disponibilidad de mapas de distribución de *G. argenteus* abre nuevas posibilidades para el uso de esta especie forraje como covariable en modelos hábitat de especies. Esto permitiría evaluar si existe una relación espacial no explicada únicamente por los factores ambientales, ofreciendo una visión más completa de las interacciones ecológicas.

De cara al futuro, una línea de trabajo especialmente prometedora es el uso de los JSDM que permiten analizar simultáneamente la respuesta de múltiples especies a los gradientes ambientales compartidos, así como explorar correlaciones residuales que podrían reflejar interacciones ecológicas o afinidades de hábitat. Incorporar capas como la distribución de *G. argenteus* en estos modelos contribuiría a mejorar el conocimiento de los mecanismos que estructuran las comunidades demersales, más allá de las aproximaciones tradicionales.

Además, el uso de variables ambientales adicionales con relevancia ecológica comprobada para las especies a modelizar, junto con la mejora en la resolución espacial y temporal de las capas disponibles, podría contribuir significativamente a refinar los modelos y mejorar su capacidad predictiva. Es importante señalar en este punto, que no se trata de incorporar más variables sin un criterio claro, sino de integrar aquellas que, desde un enfoque ecológico fundamentado, aporten información clave sobre los procesos que condicionan la distribución y dinámica de las especies.

En conjunto, la integración de enfoques conjuntos, variables mejor caracterizadas y la inclusión de nuevas variables ambientales representan una vía prometedora para desarrollar de estudios más completos y ecológicamente fundamentados.



Capítulo 8. Bibliografía

- Abad, E., Izquierdo, F., Landa, J., Velasco, F., Hidalgo, M., Pennino, M.G. (2025). Identifying spatiotemporal variations in four-spot megrim (*Lepidorhombus bosci*) fishery nurseries to enhance management and stock assessment. *Frontiers in Marine Science*, 12: 1545819. <https://doi.org/10.3389/fmars.2025.1545819>
- Alder, J., Campbell, B., Karpouzi, V., Kaschner, K., Pauly, D. (2008). Forage fish: from ecosystems to markets. *Annual Review of Environment and Resources*, 33(1): 153-166. <https://doi.org/10.1146/annurev.enviro.33.020807.143204>
- Alder, J., Campbell, B., Karpouzi, V., Kaschner, K., Pauly, D. (2008). Forage fish: from ecosystems to markets. *Annual Review of Environment and Resources*, 33(1): 153-166. <https://doi.org/10.1146/annurev.enviro.33.020807.143204>
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6): 1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., deCastro, M., Carvalho, D. (2014). Comparison of different wind products and buoy wind data with seasonality and interannual climate variability in the southern Bay of Biscay (2000–2009). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 106: 38-48. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.028>
- Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., deCastro, M., Lorenzo, M.N., Crespo, A.J.C., Dias, J.M. (2011). Comparative analysis of upwelling influence between the western and northern coast of the Iberian Peninsula. *Continental Shelf Research*, 31(5): 388-399. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.07.009>
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1): 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Arbizu, P.M. (2020). pairwiseAdonis: Pairwise Multilevel Comparison Using Adonis. . <https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>
- Arkema, K.K., Abramson, S.C., Dewsbury, B.M. (2006). Marine ecosystem-based management: from characterization to implementation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(10): 525-532. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)4\[525:MEMFCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)4[525:MEMFCT]2.0.CO;2)
- Arronte, J.C., González-Irusta, J.M., Somavilla, R., Fernández-Feijoo, J., Parra, S., Serrano, A. (2022). Habitat use by *Gadiculus argenteus* (Pisces, Gadidae) in the Galician and Cantabrian Sea waters (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 694: 175-191. <https://doi.org/10.3354/meps14103>

- Arronte, J.C., Serrano, A., González-Irusta, J.M. (2024). Habitat preferences of *Phycis blennooides* (Pisces: Gadiformes): environmental factors and fishing-related ontogenic deepening. *Marine Ecology Progress Series*, 745: 147-163. <https://doi.org/10.3354/meps14673>
- Arroyo, N.L., Preciado, I., López-López, L., Muñoz, I., Punzón, A. (2017). Trophic mechanisms underlying benthic-demersal community recovery in the north-east Atlantic. *Journal of Applied Ecology*, 54: 1957-1967. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12879>
- Asjes, A., González-Irusta, J.M., Wright, P.J. (2016). Age-related and seasonal changes in haddock *Melanogrammus aeglefinus* distribution: implications for spatial management. *Marine Ecology Progress Series*, 553: 203-217. <https://doi.org/10.3354/meps11754>
- Audzijonyte, A., Pecl, G.T. (2018). Deep impact of fisheries. *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1348-1349. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0653-9>
- Azzurro, E., Tuset, V.M., Lombarte, A., Maynou, F., Simberloff, D., Rodríguez-Pérez, A., Solé, R.V. (2014). External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology Letters*, 17(11): 1455-1463. <https://doi.org/10.1111/ele.12351>
- Bailey, R.S. (1982). The population biology of blue whiting in the North Atlantic. *Advances in Marine Biology*, 19: 257-332. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60089-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60089-9)
- Baillie, J., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. (2004). 2004 IUCN red list of threatened species: a global species assessment. In.
- Bañón, R., Arronte, J.C., Barros-García, D., Vázquez-Dorado, S., De Carlos, A. (2013). Taxonomic study of Bathygadidae fishes (Gadiformes) from Atlantic Spanish waters combining morphological and molecular approaches. *Zootaxa*, 3746(4): 552-566. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3746.4.3>
- Bañón, R., Arronte, J.C., Rodríguez-Cabello, C., Piñeiro, C., Punzón, A., Serrano, A. (2016). Commented checklist of marine fishes from the Galicia Bank seamount (NW Spain). *Zootaxa*, 3: 293-333. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4067.3.2>
- Bañón, R., Maño, T. (2021). Revisión taxonómica de la ictiología marina de Galicia: Clase Actinopteri (Orden Acipenseriformes al Orden Scorpaeniformes). *Nova Acta Científica Compostelana*, 28: 47-75. <https://doi.org/10.15304/nacc.id7198>

- Baringer, M.O., Price, J.F. (1999). A review of the physical oceanography of the Mediterranean Outflow. *Marine Geology*, 155(1-2): 63-82. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(98\)00141-8](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(98)00141-8)
- Barry, S.C., Welsh, A.H. (2002). Generalized additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling*, 157(2-3): 179-188. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00194-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00194-1)
- Bartoń, K. (2024). MuMIn: Multi-Model Inference (Versión 1.47.5). <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Belcari, P., Tserpes, G., González, M., Lefkaditou, E., Marceta, B., Piccinetti Manfrin, G., Souplet, A. (2002). Distribution and abundance of *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798) and *E. moschata* (Lamarck, 1798) (Cephalopoda: Octopoda) in the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 66(Suppl. 2): 143-155. <https://doi.org/10.3989/scimar.2002.66s2143>
- Bender, V.B., Hanebuth, T.J.J., Mena, A., Baumann, K.H., Francés, G., von Döbeneck, T. (2012). Control of sediment supply, palaeoceanography and morphology on late Quaternary sediment dynamics at the Galician continental slope. *Geo-Marine Letters*, 32(4): 313-335. <https://doi.org/10.1007/s00367-012-0282-2>
- Benjamini, Y., Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57: 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Bertin, X., Li, K., Roland, A., Bidlot, J.-R. (2015). The contribution of short-waves in storm surges: Two case studies in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, 96: 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.01.005>
- Bianchi, G. (1991). Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). *Marine Ecology Progress Series*, 73: 121-140. <http://dx.doi.org/10.3354/meps073121>
- Bianchi, G. (1992). Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 101-120.
- Bivand, R.S. (2023). spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics (Versión 1.2-8). <https://CRAN.R-project.org/package=spdep>.
- Blanton, J.O., Atkinson, L.P., de Castillejo, F.F., Lavín, A. (1984). Coastal upwelling off the Rias Bajas, Galicia, northwest Spain I: Hydrographic studies. *Rappaport P-v Reunion Conseil International Exploration Mer*, 183: 79-90.

- Blanton, J.O., Tenore, K.R., Castillejo, F., Atkinson, L.P., Schwing, F.B., Lavin, A. (1987). The relationship of upwelling to mussel production in the rias on the western coast of Spain. *Journal of Marine Research*, 45(2): 497-511.
- Bode, A.V., M. . (1998). Primary production and phytoplankton in three Galician Rias Altas (NW Spain): seasonal and spatial variability. *Scientia Marina*, 62(4): 319-330. <https://doi.org/10.3989/scimar.1998.62n4319>
- BOE. (1999). Real Decreto 1441/1999, de 10 de septiembre, por el que se regula el ejercicio de la pesca con artes de arrastre de fondo en el caladero nacional del Cantábrico y Noroeste. <https://www.boe.es/eli/es/rd/1999/09/10/1441>
- BOE. (2010). Ley 41/2010, de 29 de diciembre, de protección del medio marino. <https://www.boe.es/eli/es/l/2010/12/29/41/con>
- Botas, J.A., Fernandez, E., Bode, A., Anadon, R. (1990). A persistent upwelling off the Central Cantabrian Coast (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 30(2): 185-199. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(90\)90063-W](https://doi.org/10.1016/0272-7714(90)90063-W)
- Bower, L.M., Piller, K.R. (2015). Shaping up: a geometric morphometric approach to assemblage ecomorphology. *Journal of Fish Biology*, 87(3): 619-714. <https://doi.org/10.1111/jfb.12752>
- Brackenridge, R.E., Stow, D.A.V., Hernández-Molina, F.J., Jones, C., Mena, A., Alejo, I., Ducassou, E., Llave, E., Ercilla, G., Nombela, M.A., Perez-Arluca, M., Frances, G. (2018). Textural characteristics and facies of sand-rich contourite depositional systems. *Sedimentology*, 65: 2223-2252. <https://doi.org/10.1111/sed.12463>
- Brenning, A. (2005). Spatial prediction models for landslide hazards: review, comparison and evaluation. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 5(6): 853-862. <https://doi.org/10.5194/nhess-5-853-2005>
- Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2): 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Busalacchi, B., Rinelli, P., De Domenico, F., Profeta, A., Perdichizzi, F., Bottari, T. (2010). Analysis of demersal fish assemblages off the Southern Tyrrhenian Sea (central Mediterranean). *Hydrobiologia*, 654(1): 111-124. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0374-9>

- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A.,...Watson, R. (2010). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328(5982): 1164-1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cal-Rodríguez, R.M., Rodríguez-Villanueva, J.L., Fernández-Souto, B. (2013). Cultivo de Gádidos: la merluza europea y el abadejo. En: Diversificación de especies en la piscicultura marina española. Abellán-Martínez, E., Arnal-Atarés, J.I. (ed.). Instituto Español de Oceanografía; Fundación OESA. Madrid, pp: 69-89.
- Canty, A., Ripley, B.D. (2022). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-28. <https://CRAN.R-project.org/package=boot>.
- Cardinale, M., Bartolino, V., Llope, M., Maiorano, L., Sköld, M., Hagberg, J. (2011). Historical spatial baselines in conservation and management of marine resources. *Fish and Fisheries*, 12(3): 289-298. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00393.x>
- Carney, R.S., Haedrich, R.L., Rowe, G.T. (1983). Zonation of fauna in the deep sea. En: Rowe GT (ed) *The Sea*, Vol 8: Deepsea biology. Wiley-Interscience, New York, NY, p 97– 122.
- Cartes, J.E., Sardá, F. (1993). Zonation of deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea (Western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 24: 27-34. <https://doi.org/10.3354/meps094027>
- Casas, J.M., Piñeiro, C. (2000). Growth and age estimation of greater fork-beard (*Phycis blennoides* Brünnich, 1768) in the north and northwest of the Iberian Peninsula (ICES Division VIIIc and IXa). *Fisheries Research*, 47: 19-25. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00108-9](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00108-9)
- Castaño-Carrera, M., Pardo, P., Álvarez, M., Lavín, A., Rodríguez, C., Carballo, R., Ríos, A.F., Pérez, F.F. (2011). Anthropogenic carbon and water masses in the Bay of Biscay. *Ciencias Marinas*, 38(1B): 191–207. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i1B.1820>
- Castro, J., Punzón, A., Pierce, G.J., Marín, M., Abad, E. (2010). Identification of métiers of the Northern Spanish coastal bottom pair trawl fleet by using the partitioning method CLARA. *Fisheries Research*, 102: 184-190. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.11.011>

- Celemín, J.P. (2009). Autocorrelación espacial e indicadores locales de asociación espacial: Importancia, estructura y aplicación. *Revista Universitaria de Geografía*, 18(1): 11-13.
- Charbonnel, A., Lambert, P., Lassalle, G., Quinton, E., Guisan, A., Mas, L., Paquignon, G., Lecomte, M., Acolas, M.-L. (2023). Developing species distribution models for critically endangered species using participatory data: The European sturgeon marine habitat suitability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 280: 108136. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108136>
- Childress, J.J. (1995). Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 30-36. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88957-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88957-0)
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. (1994). Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analyses and Interpretation. Natural Environment Research Council, Plymouth.
- Clay, P.M., Ferretti, J., Bailey, J.L., Goti, L., Dankel, D.J., Santurtun, M., Fuller, J., Linke, S., Schmidt, J., Nielsen, K.N., Goldsborough, D., Groeneveld, R., Fraga, A.R., Elegbede, I., Röckmann, C. (2023). Implementation of integrated ecosystem assessments in the International Council for the Exploration of the Sea—conceptualizations, practice, and progress. *ICES Journal of Marine Science*, 80(5): 1516-1528. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsad079>
- Clifford, T.H., Stephenson, W. (1975). An Introduction to Numerical Classification. Academic Press, London, New York.: 229 pp.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T., Scialabba, N. (1990). Gadiform Fishes of the World. (Order Gadiformes). An Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and other Gadiform Fishes Known to Date. *FAO Fisheries Synopsis*, 10: 1-453.
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1): 37-46. <https://doi.org/10.1177/001316446002000104>
- Collins, M.A., Bailey, D.M., Ruxton, G.D., Priede, I.G. (2005). Trends in body size across an environmental gradient: A differential response in scavenging and non-scavenging demersal deep-sea fish. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 2051-2057. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3189>
- Colloca, F., Bartolino, V., Lasinio, G.J., Maiorano, L., Sartor, P., Ardizzone, G. (2009). Identifying fish nurseries using density and persistence measures. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 287-296. <https://doi.org/10.3354/meps07942>

- Colloca, F., Cardinale, M., Maynou, F., Giannoulaki, M., Scarcella, G., Jenko, K., Bellido, J.M., Fiorentino, F. (2013). Rebuilding Mediterranean fisheries: a new paradigm for ecological sustainability. *Fish and Fisheries*, 14: 89-109. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00453.x>
- Corrales, X., Preciado, I., Gascuel, D., Lopez de Gamiz-Zearra, A., Hervann, P.-Y., Mugerza, E., Louzao, M., Velasco, F., Doray, M., López-López, L., Carrera, P., Cotano, U., Andonegi, E. (2022). Structure and functioning of the Bay of Biscay ecosystem: A trophic modelling approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 264: 107658. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107658>
- Cowan Jr, J.H., Rice, J.C., Walters, C.J., Hilborn, R., Essington, T.E., Day Jr, J.W., Boswell, K.M. (2012). Challenges for implementing an ecosystem approach to fisheries management. *Marine and Coastal Fisheries*, 4(1): 496-510. <https://doi.org/10.1080/19425120.2012.690825>
- Cressey, D. (2015). Fisheries: Eyes on the ocean. *Nature*, 519: 280-282. <https://doi.org/10.1038/519280a>
- Cronin, M.F., Sprintall, J. (2001). Wind and Buoyancy-Forced Upper Ocean.: 3217-3224. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0157>
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J.M., Jarre, A., Quiñones, R.A., Shannon, L.J., Verheye, H.M. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3): 603-618. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712>
- Cury, P., Shannon, L., Shin, Y.J. (2003). The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, 103-123.
- Cury, P.M., Shin, Y.J., Planque, B., Durant, J.M., Fromentin, J.M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N.C., Travers, M., Grimm, V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(6): 338-346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.005>
- Das, D., Gonzalez-Irusta, J.M., Morato, T., Fauconnet, L., Catarino, D., Afonso, P., Viegas, C., Rodrigues, L., Menezes, G., Rosa, A., Pinho, M.R.R., da Silva, H.M., Giacomello, E. (2022). Distribution models of deep-sea elasmobranchs in the Azores, Mid-Atlantic Ridge, to inform spatial planning. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, 182: 103707. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2022.103707>

- D'Onghia, G., Maiorano, P., Carlucci, R., Capezzuto, F., Carluccio, A., Tursi, A., Sion, L. (2012). Comparing deep-sea fish fauna between coral and non-coral “megahabitats” in the Santa Maria di Leuca cold-water coral province (Mediterranean Sea). *PLoS ONE*, 7(9): e44509. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044509>
- D'Onghia, G., Politou, C.-Y., Bozzano, A., Lloris, D., Rotlland, G., Sion, L., Mastrototaro, F. (2004). Deep-water fish assemblages in the Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 68(Suppl. 3): 87-99. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.2004.68s387>
- Damalas, D., Maravelias, C.D., Katsanevakis, S., Karageorgis, A.P., Papaconstantinou, C. (2010). Seasonal abundance of non-commercial demersal fish in the eastern Mediterranean Sea in relation to hydrographic and sediment characteristics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1): 107-118. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.06.002>
- Dambach, J., Rödder, D. (2011). Applications and future challenges in marine species distribution modeling. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(1): 92-100. <https://doi.org/10.1002/aqc.1160>
- Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(25): 10518-10523. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701100104>
- Davies, S.C., Thompson, P.L., Gomez, C., Nephin, J., Knudby, A., Park, A.E., Friesen, S.K., Pollock, L.J., Rubidge, E.M., Anderson, S.C., Iacarella, J.C., Lyons, D.A., MacDonald, A., McMillan, A., Ward, E.J., Holdsworth, A.M., Swart, N., Price, J., Hunter, K.L. (2023). Addressing uncertainty when projecting marine species' distributions under climate change. *Ecography*, 2023: e06731. <https://doi.org/10.1111/ecog.06731>
- De Cáceres, M., Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90: 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- de Candolle, A. (1855). Géographie botanique raisonnée; ou, exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle, 2ème tome. Paris: Masson.
- Demestre, M., Sánchez, P., Abelló, P. (2000). Demersal fish assemblages and habitat characteristics on the continental shelf and upper slope of the north-western Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 80: 981-988. <https://doi.org/10.1017/S0025315400003040>

- Dias, J.A., González, R., Garcia, C., Diaz-del-Rio, V. (2002). Sediment distribution patterns on the galicia-minho continental shelf. *Progress in Oceanography*, 52(2-4): 215-231. [https://doi.org/10.1016/s0079-6611\(02\)00007-1](https://doi.org/10.1016/s0079-6611(02)00007-1)
- Díaz, R.F., Shaw, C.M. (1984). La pesca en la España del siglo XVIII. Una aproximación cuantitativa (1758–1765). *Revista de Historia Económica*, 2(3): 183-201. <https://doi.org/10.1017/S0212610900013380>
- Dolan, T.E., Patrick, W.S., Link, J.S. (2016). Delineating the continuum of marine ecosystem-based management: a US fisheries reference point perspective. *ICES Journal of Marine Science*, 73(4): 1042-1050. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv242>
- Drazen, J.C. (2007). Depth related trends in proximate composition of demersal fishes in the eastern North Pacific. . *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(2): 203-219. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.10.007>
- Drazen, J.M., Haedrich, R.L. (2012). A continuum of life histories in deep-sea demersal fishes. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 61: 34-42. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.11.002>
- Druet, M. (2015). Geodinámica del margen continental de Galicia: estructura profunda y morfotectónica. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Druon, J.-N., Fiorentino, F., Murenu, M., Knittweis, L., Colloca, F., Osio, C., Mérigot, B., Garofalo, G., Mannini, A., Jadaud, A., Sbrana, M., Scarcella, G., Tserpes, G., Peristeraki, P., Carlucci, R., Heikkonen, J. (2015). Modelling of European hake nurseries in the Mediterranean Sea: An ecological niche approach. *Progress in Oceanography*, 130: 188-204. <https://doi.org/10.1016/j.pocan.2014.11.005>
- du Pontavice, H., Gascuel, D., Kay, S., Cheung, W.W.L. (2023). Climate-induced changes in ocean productivity and food-web functioning are projected to markedly affect European fisheries catch. *Marine Ecology Progress Series*, 713: 21-37. <https://doi.org/10.3354/meps14328>
- Dufrêne, M., Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3): 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2)

- Dulvy, N.K., Pacoureau, N., Rigby, C.L., Pollom, R.A., Jabado, R.W., Ebert, D.A., Finucci, B., Pollock, C.M., Cheok, J., Derrick, D.H., Herman, K.B., Sherman, C.S., VanderWright, W.J., Lawson, J.M., Walls, R.H.L., Carlson, J.K., Charvet, P., Bineesh, K.K., Fernando, D.,...Simpfendorfer, C.A. (2021). Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*, 31(21): 4773-4787.e4778. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062>
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S.R., Skjoldal, H.R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45(4): 1029-1039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x>
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D. (2003). Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, 4: 25-64. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x>
- Durán, R., Guillén, J. (2018). Continental shelf landforms. En: Micallef, A., Krastel, S., Savini, A. (eds) *Submarine Geomorphology*. Springer Geology. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57852-1_11.
- Durant, J.M., Yaragina, N., Stige, L.C. (2021). The role of spatial distribution for growth and survival of juvenile cod *Gadus morhua* in the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 78(8): 2700-2708. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab143>
- Edwards, M., Richardson, A. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430: 881-884. <https://doi.org/10.1038/nature02808>
- EEA. (2012). MSFD reporting workflow technical guidance on provision of spatial data for MSFD reporting. EEA's European Topic Centre of Inland, Coastal and Marine Waters. EEA/NSV/10/002 – ETC/ICM. .
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T.,...Zimmermann, N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2): 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., Leathwick, J.R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>

- Engelhard, G.H., Peck, M.A., Rindorf, A., Smout, S.C., van Deurs, M., Raab, K., Andersen, K.H., Garthe, S., Lauerburg, R.A.M., Scott, F., Brunel, T., Aarts, G., van Kooten, T., Dickey-Collas, M. (2014). Forage fish, their fisheries, and their predators: who drives whom?. *ICES Journal of Marine Science*, 71(1): 90-104. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst087>
- Ercilla, G., Casas, D., Estrada, F., Vázquez, J.T., Iglesias, J., García, M., Gómez, M., Acosta, J., Gallart, J., Maestro-González, A. (2008). Morphosedimentary features and recent depositional architectural model of the Cantabrian continental margin. *Marine Geology*, 247(1-2): 61-83. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2007.08.007>
- FAO. (2024). The State of World Fisheries and Aquaculture 2024 – Blue Transformation in action. *Rome*. <https://doi.org/10.4060/cd0683en>
- Fariña, A.C., Freire, J., González-Gurriarán, E. (1997). Demersal fish assemblages in the Galician continental shelf and upper slope (NW Spain): Spatial structure and long-term changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 435-454. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0148>
- Farré, M., Tuset, V.M., Cartes, J.E., Massutí, E., Lombarte, A. (2016). Depth-related trends in morphological and functional diversity of demersal fish assemblages in the western Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography*, 147: 22-37. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.07.006>
- Farré, M., Tuset, V.M., Maynou, F., Recasens, L., Lombarte, A. (2013). Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators*, 29: 159-166. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.12.005>
- Fernandes, P.G., Cook, R.M. (2013). Reversal of fish stock decline in the Northeast Atlantic. *Current Biology*, 25(15): 1432-1437. <https://doi.org/10.1111/fmc.12095>
- Fernandez, M., Yesson, C., Gannier, A., Miller, P.I., Azevedo, J.M.N. (2017). The importance of temporal resolution for niche modelling in dynamic marine environments. *Journal of Biogeography*, 44(2): 2816-2827. <https://doi.org/10.1111/jbi.13080>
- Fernandez-Arcaya, U., Rodríguez-Basalo, A., Verísimo, P., Rodríguez, J., Ceballos, E., Gonzalez-Irusta, J.M., García-Alegre, A., Plaza-Morlote, M., Serrano, A., Punzón, A. (2024). Bottom fishing beyond trawling. Spatio-temporal trends of mobile and static bottom fisheries on benthic habitats. *Marine Policy*, 159: 105805. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2023.105805>

- Fernandez-Arcaya, U., Rotlland, G., Ramirez-Llodra, E., Recasens, L., Aguzzi, J., Flexas, M.M., Sanchez-Vidal, A., López-Fernández, P., García, J.A., Company, J.B. (2013). Reproductive biology and recruitment of the deep-sea fish community from the NW Mediterranean continental margin. *Progress in Oceanography*, 118: 222-234. <https://doi.org/10.1016/j.pcean.2013.07.019>
- Fernández-Salas, L.M., Durán, R., Mendes, I., Galparsoro, I., Lobo, F.J., Bárcenas, P., Rosa, F., Ribó, M., García-Gil, S., Ferrín, A., Carrara, G., Roque, C., Canals, M. (2015). Shelves of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands (I): Morphology and sediment types. *Boletín Geológico y Minero*, 126(2-3): 327-376.
- Fernández-Zapico, O., Punzón, A., Serrano, A., Landa, J., Ruiz-Pico, S., Velasco, F. (2017). Environmental drivers of the distribution of the order Pleuronectiformes in the Northern Spanish Shelf. *Journal of Sea Research*, 130: 217-228. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.02.013>
- Feyrer, F., Nobriga, M.L., Sommer, T.R. (2007). Multidecadal trends for three declining fish species: habitat patterns and mechanisms in the San Francisco Estuary, California, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(4): 723-734. <https://doi.org/10.1139/f07-048>
- Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M. (1982). A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8(1): 37-52. <https://doi.org/10.3354/meps008037>
- Field, J.G., McFarlane, G. (1968). Numerical methods in marine ecology. 1. A quantitative similarity analysis of rocky shore samples in False Bay, South Africa. *Zoologica Africana*, 3(2): 119-137.
- Fielding, A., Bell, J. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1): 38-49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Foody, G.M. (2008). GIS: biodiversity applications. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 32(2): 223-235. <https://doi.org/10.1177/0309133308094656>
- Fowler, J., Cohen, L., Jarvis, P. (1998). Practical Statistics for Field Biology. John Wiley and Sons, New York.. 272 pp.
- Frank, K.T., Petrie, B., Leggett, W.C., Boyce, D.G. (2018). Exploitation drives an ontogenetic-like deepening in marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(25): 6422-6427. <https://doi.org/10.1073/pnas.1802096115>

- Frans, V.F., Augé, A.A., Fyfe, J., Zhang, Y., McNally, N., Edelhoff, H., Balkenhol, N., Engler, J.O. (2022). Integrated SDM database: Enhancing the relevance and utility of species distribution models in conservation management. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(1): 243-261. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13736>
- Free, C.M., Jensen, O.P., Hilborn, R. (2021). Evaluating impacts of forage fish abundance on marine predators. *Conservation Biology*, 35(5): 1540 - 1551. <https://doi.org/10.1111/cobi.13709>
- Friocourt, Y., Levier, B., Speich, S., Blanke, B., Drijfhout, S.S. (2007). A regional numerical ocean model of the circulation in the Bay of Biscay. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C9): 15-33. <https://doi.org/10.1029/2006JC003935>
- Frouin, R., Fiúza, A.F.G., Ambar, I., Boyd, T.J. (1990). Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *Journal of Geophysical Research*, 95(C1): 679-691. <https://doi.org/10.1029/JC095iC01p00679>
- Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Johnson, C.R. (2003). Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 253: 1-16. <https://doi.org/10.3354/meps253001>
- Gaemers, P.A.M., Poulsen, J.Y. (2017). Recognition and distribution of two North Atlantic *Gadiculus* species, *G. argentus* and *G. thori* (Gadidae), based on otolith morphology, larval pigmentation, molecular evidence, morphometrics and meristics. *Fishes*, 2(3): 15. <https://doi.org/10.3390/fishes2030015>
- Galaiduk, R., Radford, B.T., Saunders, B.J., Newman, S.J., Harvey, E.S. (2017). Characterizing ontogenetic habitat shifts in marine fishes: advancing nascent methods for marine spatial management. *Ecological Applications*, 27(6): 1776-1788. <https://doi.org/10.1002/eap.1565>
- Gallardo-Cabello, M. (1980). Características biológicas de *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768) con especial referencia a algunas modificaciones debidas al efecto de la explotación pesquera. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona, 420 pp.
- García, S.M., De Leiva Moreno, J.I. (2005). Evolution of the state of fish stocks in the Northeast Atlantic within a precautionary framework, 1970-2003: a synoptic evaluation. *ICES Journal of Marine Science*, 62(8): 1603-1608. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.07.003>

- García-Soto, C., Pingree, R.D. (2012). Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and sea surface temperature in the Bay of Biscay and adjacent regions. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 92(2): 213-234. <https://doi.org/10.1017/S0025315410002134>
- Gastauer, S., Fässlera, S.M.M., O'Donnell, C., Høines, A., Jakobsen, J.A., Krysov, A.I., L., S., Tangen, Ø., Anthonypillai, V., Mortensen, E., Armstrong, E., Schaber, M., Scouling, B. (2016). The distribution of blue whiting west of the British Isles and Ireland. *Fisheries Research*, 183: 32-43. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.05.012>
- Gaston, K.J. (2003). *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- Geary, W.L., Bode, M., Doherty, T.S., Fulton, E.A., Nimmo, D.G., Tulloch, A.I.T., Tulloch, V.J.D., Richie, E.G. (2020). A guide to ecosystem models and their environmental applications. *Nature Ecology & Evolution*, 4(11): 1459-1471. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01298-8>
- Gislason, H. (2003). The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*: 255-274. <https://doi.org/10.1079/9780851996332.0255>
- Gogol-Prokurat, M. (2011). Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. *Ecological Applications*, 21(1): 33-47. <https://doi.org/10.1890/09-1190.1>
- Gomes, M.C., Haedrich, R.L., Villagarcía, M.G. (1995). Spatial and temporal changes in the groundfish assemblages on the north-east Newfoundland/Labrador Shelf, north-west Atlantic, 1978–1991. *Fisheries Oceanography*, 4: 85-101. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1995.tb00065.x>
- González-Irusta, J.M., De la Torre, A., Punzón, A., Blanco, M., Serrano, A. (2018). Determining and mapping species sensitivity to trawling impacts: the Benthos Sensitivity Index to Trawling Operations (BESITO). *ICES Journal of Marine Science*, 75(5): 1710–1721. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy030>
- González-Irusta, J.M., Wright, P.J. (2016a). Spawning grounds of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2): 304-315. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv180>
- González-Irusta, J.M., Wright, P.J. (2016b). Spawning grounds of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in the North Sea and West of Scotland. *Fisheries Research*, 183: 180-191. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.05.028>

- González-Irusta, J.M., Wright, P.J. (2017). Spawning grounds of whiting (*Merlangius merlangus*). *Fisheries Research*, 195: 141-151. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.07.005>
- González-Pola, C. (2006). Variabilidad climática oceánica en la región sureste del golfo de Vizcaya. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M. (2013). *A Primer of Ecological Statistics* (2nd ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 640 pp.
- Gray, J.S. (1994). Is deep-sea biodiversity really so high? Species diversity of the Norwegian continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 205-209.
- Griffith, G.P., Fulton, E.A., Gorton, R., Richardson, A.J. (2012). Predicting interactions among fishing, ocean warming, and ocean acidification in a marine system with whole-ecosystem models. *Conservation Biology*, 26: 1145-1152. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01937.x>
- Grüss, A., Drexler, M., Ainsworth, C.H. (2014). Using delta generalized additive models to produce distribution maps for spatially explicit ecosystem models. *Fisheries Research*, 159: 11-24. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.05.005>
- Guisan, A., Edwards, T.C., Hastie, T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157(2-3): 89-100. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1)
- Guisan, A., Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8: 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3): 147-186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guntenspergen, G.R. (2014). *Application of threshold concepts in natural resource decision making*. Springer, New York, NY.
- Haedrich, R.L. (1994). Structure over time of an exploited deep water fish assemblage. In: *Deep Water Fisheries of the North Atlantic Oceanic slope*, A. G. Hopper (ed.). Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop, March 1994, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- Haedrich, R.L., Merrett, N.R. (1990). Little evidence for faunal zonation or communities in deep sea demersal fish faunas. *Progress in Oceanography*, 24: 239-250.

- Hastie, T., Tibshirani, R. (1986). Generalized Additive Models. *Statistical Science*, 1(3): 297-310. <https://doi.org/10.1214/ss/1177013604>
- Hátún, H., Payne, M.R., Jacobsen, J.A. (2009). The North Atlantic subpolar gyre regulates the spawning distribution of blue whiting (*Micromesistius poulasson*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(5): 759-770. <https://doi.org/10.1139/F09-037>
- Hedger, R., Mckenzie, E., Heath, M., Wright, P.J., Scott, B., Gallego, A., Andrews, J. (2004). Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980–1999) using generalised additive models. *Fisheries Research*, 70(1): 17-25. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.07.002>
- Hengl, T., Mendes de Jesus, J., Heuvelink, G.B.M., Ruiperez Gonzalez, M., Kilibarda, M., Blagotić, A., al., e. (2017). SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. *PLoS ONE*, 12(2): e0169748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>
- Hennig, C. (2024). fpc: Flexible Procedures for Clustering. R package version 2.2-13, <https://CRAN.R-project.org/package=fpc>.
- Hernández-Molina, F.J., Serra, N., Stow, D.A.V., Ercilla, G., Llave, E., Van Rooij, D. (2011). Along-slope oceanographic processes and sedimentary products around Iberia. *Geo-Marine Letters*, 31(5-6): 315-341. <https://doi.org/10.1007/s00367-011-0242-2>
- Hernández-Molina, F.J., Wählin, A., Bruno, M., Ercilla, G., Llave, E., Serra, N., Roson, G., Puig, P., Rebesco, M., Van Rooij, D., Roque, D., González-Pola, C., Sánchez, F., Gómez, M., Preu, B., Schwenk, T., Hanebuth, T.J.J., Sánchez Leal, R.F., García-Lafuente, J.,...Sánchez-González, J.M. (2015). Oceanographic processes and products around the Iberian margin: a new multidisciplinary approach. *Boletín Geológico y Minero*, 125(2-3): 279-326.
- Hijmans, R., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. (2024). dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-16, <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Hijmans, R.J. (2023). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.6-26. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.

- Hilborn, R., Amoroso, R.O., Anderson, C.M., Baum, J.K., Branch, T.A., Costello, C., De Moor, C.L., Faraj, A., Hively, D., Jensen, O.P., Kurota, H., Little, L.R., Mace, P., Mcclanahan, T., Melnychuk, M.C., Minto, C., Chato Osio, G., Parma, A.M., Pons, M.,...Ye, Y. (2020). Effective fisheries management instrumental in improving fish stock status. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(4): 2218-2224. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909726116>
- Hilborn, R., Amoroso, R.O., Bogazzi, E., Jensen, O.P., Parma, A.M., Szuwalski, C., Walters, C.J. (2017). When does fishing forage species affect their predators?. *Fisheries Research*, 191: 211-221. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.01.008>
- Hintzen, N.T., Bastardie, F., Beare, D., Piet, G.J., Ulrich, C., Deporte, N., Egekvist, J., Degel, H. (2012). VMStools: Open-source software for the processing, analysis and visualisation of fisheries logbook and VMS data. *Fisheries Research*, 115-116: 31-43. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.11.007>
- Hinz, H., Kaiser, M.J., Bergmann, M., Rogers, S.I., Armstrong, M.J. (2003). Ecological relevance of temporal stability in regional fish catches. *Journal of Fish Biology*, 63(5): 1219-1234. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00244.x>
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe, viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International Pour L'Exploration de la Mer.*, 20: 1-228-.
- Hobson, E.S. (2006). Evolution. En: *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters*. Allen, L.G., Pondella, D.J., Horn, M.H. (Eds.). University of California Press, Berkeley, pp: 55-80.
- Houghton, R.G. (1987). The consistency of the spatial distributions of young gadoids with time.: 1-7.
- Howes, G.J. (1991). Biogeography of gadoid fishes. *Journal of Biogeography*, 18(6): 595-622. <https://doi.org/10.2307/2845542>
- Hutchings, J.A., Reynolds, J.D. (2004). Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk. *BioScience*, 54(4): 297-309. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0297:MFPCCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0297:MFPCCF]2.0.CO;2)
- Hutchinson, W.F., van Oosterhout, C., Rogers, S.I., Carvalho, G.R. (2003). Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1529): 2125-2132. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2493>

- ICES. (2004). Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management and Advisory Committee on Ecosystems, 2004. ICES Advice. Volume 1, Number 2. 544 pp.
- ICES. (2013). Report of the Workshop on Benchmarking Integrated Ecosystem Assessments (WKBEMIA), 27–29 November 2012, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES Document CM 2012/SSGRSP:08.: 27 pp. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5663>
- ICES. (2017). Manual of the IBTS North Eastern Atlantic Surveys. Series of ICES Survey Protocols SISP 15.: 92 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.3519>
- ICES. (2022). Working Group on the Biology and Assessment of Deep-sea Fisheries Resources (WGDEEP). *ICES Scientific Reports*. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.20037233>
- INSPIRE. (2018). D2.8.I.1 Data Specification on Coordinate Reference Systems – Technical Guidelines.
- Iorga, M.C., Lozier, M.S. (1999). Signatures of the Mediterranean outflow from a North Atlantic climatology: 1. Salinity and density fields. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C11): 25985–26009. <https://doi.org/10.1029/1999JC900115>
- Izeta, L.M. (1985). The larval development of the southern silvery pout *Gadiculus argenteus argenteus* Guichenot (1850). *Journal of Plankton Research*, 7(6): 937-946. <https://doi.org/10.1093/plankt/7.6.937>
- Jennings, S., Kaiser, M.J. (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 34: 201-352. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60212-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60212-6)
- Jones, M.C., Cheung, W.W.L. (2015). Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES Journal of Marine Science*, 72(3): 741-752. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu172>
- Jouanneau, J.M., Weber, O., Champilou, N., Cirac, P., Muxica, I., Borja, A., Pascual, A., Rodriguez, L., J., Donard, O. (2008). Recent sedimentary study of the shelf of the Basque Country. *Journal of Marine Systems*, 72(1-4): 397-406. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.03.013>
- Kaiser, M.J. (2000). The implications of the effects of fishing on non-target species and habitats. 420 pp.

- Katsanevakis, S., Maravelias, C.D. (2009). Bathymetric distribution of demersal fish in the Aegean and Ionian Seas based on generalized additive modeling. *Fisheries Science*, 75: 13-23. <https://doi.org/10.1007/s12562-008-0033-5>
- Katsanevakis, S., Maravelias, C.D., Damalas, D., Karageorgis, A.P., Tsitsika, E.V., Anagnostou, C., Papaconstantinou, C. (2009). Spatiotemporal distribution and habitat use of commercial demersal species in the eastern Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography*, 18(6): 439-457. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2009.00523.x>
- Kersalé, M., Marié, L., Le Cann, B., Serpette, A., Lathuilière, C., Le Boyer, A., Rubio, A., Lazure, P. (2016). Poleward along-shore current pulses on the inner shelf of the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 179: 155-171. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.11.018>
- Koslow, J.A., Boehlert, G.W., Gordon, J.D.M., Haedrich, R.L., Lorange, P., Parin, N. (2000). Continental slope and deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3): 548-557. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0722>
- Koubbi, P., Loots, C., Cotonnec, G., Harlay, X., Grioche, A., Vaz, S., Walkey, M., Carpentier, A. (2006). Spatial patterns and GIS habitat modelling of *Solea solea*, *Pleuronectes flesus* and *Limanda limanda* fish larvae in the eastern English Channel during the spring. *Scientia Marina*, 70S2: 147-157. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2147>
- Labropoulou, M., Damalas, D., Papaconstantinou, C. (2008). Bathymetric trends in distribution and size of demersal fish species in the north Aegean Sea. *Journal of Natural History*, 42(5-8): 673-686. <https://doi.org/10.1080/00222930701835621>
- Labropoulou, M., Papaconstantinou, C. (2004). Community structure and diversity of demersal fish assemblages: the role of fishery. *Scientia Marina*, 68(Suppl. 1): 215-226. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68s1215>
- Landis, J., Koch, G. (1977). The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, 33(1): 159-174. <https://doi.org/10.2307/2529310>
- Langton, R., Boulcott, P., Wright, P.J. (2021). A verified distribution model for the lesser sandeel *Ammodytes marinus*. *Marine Ecology Progress Series*, 667: 145-159. <https://doi.org/10.3354/meps13693>
- Lantzsch, H., Hanebuth, T.J.J., Bender, V.B., Krastel, S. (2009). Sedimentary architecture of a low-accumulation shelf since the Late Pleistocene (NW Iberia). *Marine Geology*, 259(1-4): 47-58. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2008.12.008>

- Large, P.A., Hammer, C., Bergstad, O.A., Gordon, J.D.M., Lorance, P. (2003). Deep-water fisheries of the Northeast Atlantic: II Assessment and management approaches. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 31: 151-163.
- Lassalle, G., Chauvelon, T., Bustamante, P., Niquil, N. (2014). An assessment of the trophic structure of the Bay of Biscay continental shelf food web: Comparing estimates derived from an ecosystem model and isotopic data. *Progress in Oceanography*, 120: 205-215. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.09.002>
- Lavialle, G., Boussarie, G., Kopp, D., Morfin, M., Mouchet, M.A. (2023). Mapping marine ecosystem services in a multifunctional seascape: the case of Grande Vasière (Bay of Biscay). *Frontiers in Marine Science*, 10: 1110299. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1110299>
- Lavín, A., Valdés, L., Gil, J., Moral, M. (1998). Seasonal and inter-annual variability in properties of surface water off Santander, Bay of Biscay, 1991–1995. *Oceanologica Acta*, 21(2): 179-190. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(98\)80007-8](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(98)80007-8)
- Lavín, A., Valdés, L., Sánchez, F., Abaunza, P., Forest, A., Boucher, J., Lazure, P., Jégou, A.M. (2006). Chapter 24. The Bay of Biscay: The encountering of the Ocean and the shelf. En A. R. Robinson & K. H. Brink (Eds.), vol. 14. *The Sea*, pp: 933–1001.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 659-669. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0731>
- Le Rest, K., Pinaud, D., Monestiez, P., Chadoeuf, J., Bretagnolle, V. (2014). Spatial leave-one-out cross-validation. *Global Ecology and Biogeography*, 23(7): 811-820. <https://doi.org/10.1111/geb.12161>
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74(6): 1659-1673. <https://doi.org/10.2307/1939924>
- Legendre, P., Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271-280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Lelièvre, S., Vaz, S., Martin, C.S., Loots, C. (2014). Delineating recurrent fish spawning habitats in the North Sea. *Journal of Sea Research*, 91: 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.03.008>

- Levin, P.S., Fogarty, M.J., Murawski, S.A., Fluharty, D. (2009). Integrated ecosystem assessments: developing the scientific basis for ecosystem-based management of the ocean. *Plos Biology*, 7(1): e1000014. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000014>
- Levin, P.S., Kelble, C.R., Shuford, R., Ainsworth, C., deReynier, Y., Dunsmore, R., Fogarty, M.J., Holsman, K., Howell, E., Monaco, M., Oakes, S., Werner, F. (2014). Guidance for implementation of integrated ecosystem assessments: a US perspective. *ICES Journal of Marine Science*, 71(5): 1198-1204. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst112>
- Lezama-Ochoa, N., Hall, M.A., Pennino, M.G., Stewart, J.D., López, J., Murua, H. (2019). Environmental characteristics associated with the presence of the Spinetail devil ray (*Mobula mobular*) in the eastern tropical Pacific. *PLoS ONE*, 14(8): e0220854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220854>
- Lindegren, M., Van Deurs, M., MacKenzie, B.R., Worsoe Clausen, L., Christensen, A.-S., Rindorf, A. (2018). Productivity and recovery of forage fish under climate change and fishing: North Sea sandeel as a case study. *Fisheries Oceanography*, 27(3): 212-221. <https://doi.org/10.1111/fog.12246>
- Lindley, J.A. (1977). Continuous plankton records: the distribution of the Euphausiacea (Crustacea: Malacostraca) in the North Atlantic and the North Sea, 1966-1967. *Journal of Biogeography*, 4(2): 121-133. <https://doi.org/10.2307/3038157>
- Link, J.S., Browman, H.I. (2014). Integrating what? Levels of marine ecosystem-based assessment and management. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5): 1170-1173. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu026>
- Linley, T.D., Gerringer, M.E., Yancey, P.H., Drazen, J.C., Weinstock, C.L., Jamieson, A.J. (2013). Fishes of the hadal zone including new species, *in situ* observations and depth records of Liparidae. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 114: 99-110. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.05.003>
- Linnenbrink, J., Milà, C., Ludwig, M., Meyer, H. (2024). kNNDM CV: k-fold nearest-neighbour distance matching cross-validation for map accuracy estimation. *Geoscientific Model Development*, 17(15): 5897-5912. <https://doi.org/10.5194/gmd-17-5897-2024>
- Llope, M., Anadón, R., Viesca, L., Quevedo, M., González-Quirós, R., Stenseth, N.C. (2006). Hydrography of the southern Bay of Biscay shelf-break region: Integrating the multiscale physical variability over the period 1993–2003. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111: C09021. <https://doi.org/10.1029/2005JC002963>

- Lombarte, A., Gordo, A., Whitfield, A.K., James, N.C., Tuset, V.M. (2012). Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems. *Environmental Biology of Fishes*, 94: 601-614. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9966-0>
- Longhurst, A.R., Sathyendranath, S., Platt, T., Caverhill, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17(6): 1245-1271. <https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1245>
- Loots, C., Koubbi, P., Duhamel, G. (2007). Habitat modelling of *Electrona antarctica* (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. *Polar Biology*, 30: 951-959. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0253-7>
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B., Koubbi, P. (2011). Understanding what controls the spawning distribution of North Sea whiting (*Merlangius merlangus*) using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography*, 20(1): 18-31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00564.x>
- López-Jamar, E., Cal, R.M., Gonzalez, G., Hanson, R.B., Rey, J., Santiago, G., Tenore, K.R. (1992). Upwelling and outwelling effects on the benthic regime of the continental shelf off Galicia, NW Spain. *Journal of Marine Research*, 50(3): 465-488. <https://doi.org/10.1357/002224092784797584>
- López-López, L., Preciado, I., Muñoz, I., Decima, M., Molinero, J.C., Tel, E. (2017). Does upwelling intensity influence feeding habits and trophic position of planktivorous fish? *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 122: 29-40. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.01.017>
- Lynam, C.P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G.A., Stenseth, N.C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(8): 1952-1957. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621037114>
- Macpherson, E. (1978). Régimen alimentario de *Phycis blennoides* (Brünich) y *Antonogadus megalokynodon* (Kolombatovic) (Pisces: Gadidae) en el Mediterráneo occidental. *Investigación Pesquera*, 42(2): 455-466.
- Macpherson, E., Duarte, C.M. (1991). Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series*, 71: 103-112.
- Magnussen, E. (2002). Demersal fish assemblages of Faroe Bank: species composition, distribution, biomass spectrum and diversity. *Marine Ecology Progress Series*, 238: 211-225. <https://doi.org/10.3354/meps238211>

- Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M., Brylinski, J.M. (2007). Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 64(6): 1210–1219. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm100>
- Mahon, R., Smith, R.W. (1989). Demersal fish assemblages on the Scotian Shelf, Northwest Atlantic: spatial distribution and persistence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(Suppl. 1): 134-152. <https://doi.org/10.1139/f89-285>
- Maneux, E., Dumas, J., Clément, O., Etcheber, H., Charritton, X., Etchart, J., Veyssy, E., Rimmelin, P. (1999). Assessment of suspended matter input into the oceans by small mountainous coastal rivers: The case of the Bay of Biscay. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Earth and Planetary Science*, 329(6): 413-420. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)80065-8](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)80065-8)
- Manly, B.F.J. (2006). Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, 3rd edition. London: Chapman & Hall.
- MAPA. (2024). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Situación de la flota pesquera española. <https://www.mapa.gob.es/es/pesca/temas/registro-flota/informacion-sobre-flota-pesquera/>
- Maravelias, C.D., Tserpes, G., Pantazi, M., Peristeraki, P. (2012). Habitat selection and temporal abundance fluctuations of demersal cartilaginous species in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *PLoS ONE*, 7(4): e35474. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035474>
- Maravelias, C.D., Tsitsika, E.V., Papaconstantinou, C. (2007a). Environmental influences on the spatial distribution of European hake (*Merluccius merluccius*) and red mullet (*Mullus barbatus*) in the Mediterranean. *Ecological Research*, 22: 678-685. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0309-0>
- Maravelias, C.D., Tsitsika, E.V., Papaconstantinou, C. (2007b). Evidence of Morocco dentex (*Dentex maroccanus*) distribution in the NE Mediterranean and relationships with environmental factors determined by Generalized Additive Modelling. *Fisheries Oceanography*, 16(3): 294-302. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2007.00421.x>
- Martin, C.S., Vaz, S., Ellis, J.R., Lauria, V., Coppin, F., Carpentier, A. (2012). Modelled distributions of ten demersal elasmobranchs of the eastern English Channel in relation to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 418-419: 91-103. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.03.010>

- Massutí, E., Morales-Nin, B., Lloris, D. (1996). Bathymetric distribution and recruitment patterns of *Phycis blennoides* (Pisces: Gadidae) from the slope of the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, 60(4): 481-488.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84: 217-240. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- Matheron, G. (1981). La sélectivité des distributions. note N-686.: 45 pp.
- Mauchline, J., Gordon, J. (1991). Oceanic pelagic prey of benthopelagic fish in the benthic boundary layer of a marginal oceanic region. *Marine Ecology Progress Series*, 74(2-3): 109-115. <https://doi.org/10.3354/meps074109>
- Mauchline, J., Gordon, J.D.M. (1984). Feeding and bathymetric distribution of the gadoid and morid fish of the Rockall Trough. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 64: 657-665. <https://doi.org/10.1017/S0025315400030320>
- McClain, C.R., Chao, S.-Y., Atkinson, L.P., Blanton, J.O., De Castillejo, F. (1986). Wind-driven upwelling in the vicinity of Cape Finisterre, Spain. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 91(C7): 8470-8486. <https://doi.org/10.1029/JC091iC07p08470>
- McClatchie, S., Millar, R.B., Webster, F., Lester, P.J., Hurst, R., Bagley, N. (1997). Demersal fish community diversity off New Zealand: Is it related to depth, latitude and regional surface phytoplankton? *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44(4): 647-667. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(96\)00096-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(96)00096-9)
- McCune, J.L. (2016). Species distribution models predict rare species occurrences despite significant effects of landscape context. *Journal of Applied Ecology*, 53(6): 1871-1879. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12702>
- McLeod, K.L., Leslie, H.M. (2009). Ecosystem-Based Management for the Oceans. Island Press, Washington DC. 392 pp.
- Merrett, N.R., Gordon, J.D.M., Stehmann, M., Haedrich, R.L. (1991). Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Seabight (Eastern North Atlantic): slope sampling by three different trawls compared. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 71(2): 329-358. <https://doi.org/10.1017/S0025315400051638>
- Merrett, N.R., Haedrich, R.L. (1997). Deep-sea demersal fish and fisheries. Chapman & Hall. 729 pp.

- Mertes, K., Jetz, W. (2018). Disentangling scale dependencies in species environmental niches and distributions. *Ecography*, 41(19): 1604-1615. <https://doi.org/10.1111/ecog.02871>
- Meyer, H., Reudenbach, C., Hengl, T., Katurji, M., Nauss, T. (2018). Improving performance of spatio-temporal machine learning models using forward feature selection and target-oriented validation. *Environmental Modelling & Software*, 101: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2017.12.001>
- Mindel, B.L., Neat, F.C., Trueman, C.N., Webb, T.J., Blanchard, J.L. (2016). Functional, size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea. *PeerJ*, 4: e2387. <https://doi.org/10.7717/peerj.2387>
- Modica, L., Velasco, F., Preciado, I., Soto, M., Greenstreet, S.P.R. (2014). Development of the large fish indicator and associated target for a Northeast Atlantic fish community. *ICES Journal of Marine Science*, 71(9): 2403-2415. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu101>
- Moisen, G.C., Frescino, T.S. (2002). Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling*, 157(2-3): 209-225. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00197-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00197-7)
- Morán-Ordóñez, A., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Wintle, B.A. (2017). Evaluating 318 continental-scale species distribution models over a 60-year prediction horizon: what factors influence the reliability of predictions?. *Global Ecology and Biogeography*, 26(3): 371-384. <https://doi.org/10.1111/geb.12545>
- Moranta, J., Stefanescu, C., Massutí, E., Morales-Nin, B., Lloris, D. (1998). Fish community structure and depth-related trends on the continental slope of the Balearic Islands (Algerian basin, western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 171: 247-259. <http://dx.doi.org/10.3354/meps171247>
- Morato, T., Watson, R., Pitcher, T.J., Pauly, D. (2006). Fishing down the deep. *Fish and Fisheries*, 7(1): 24-34. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00205.x>
- Morte, M.S., Redón, M.J., Sanz-Brau, A. (2002). Diet of *Phycis blennoides* (Gadidae) in relation to fish size and season in the Western Mediterranean (Spain). *Marine Ecology*, 23(2): 141-155. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2002.02763.x>
- Murphy, S.J., Smith, A.B. (2021). What can community ecologists learn from species distribution models? *Ecosphere* 12(12):e03864. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecs2.3864>

- Moullec, F., Gacuel, D., Bentorcha, K., Guénette, S., Robert, M. (2017). Trophic models: What do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems?. *Journal of Marine Systems*, 172: 104-117. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.03.008>
- Thomas T.J., Thacker, C.E. (2024). Phylogenetic classification of living and fossil ray-finned fishes (Actinopterygii). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 65(1): 3-302. <https://doi.org/10.3374/014.065.0101>
- Navarro, L., Morais, A. V., D'Andrea, M. (2015). The relative roles of the environment, human activities and spatial factors in the spatial distribution of marine biodiversity in the Western Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 131: 126-137. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.12.004>
- Nelson, J.S., Grande, T.C., Wilson, M.V.H. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons (Eds). 752 pp.
- Nogueira, A., Paz, X., González-Troncoso, D. (2013). Persistence and variation on the groundfish assemblages on the Southern Grand Banks (NAFO Divisions 3NO): 2002–2011. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 45: 19-41.
- Norse, E.A., Brooke, S., Cheung, W.W.L., Clark, M.R., Ekeland, I., Froese, R., Gjerde, K.M., Haedrich, R.L., Heppell, S.S., Morato, T., Morgan, L.E., Pauly, D., Sumaila, R., Watson, R. (2012). Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy*, 36(2): 307-320. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.06.008>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Weedon, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-8, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olaso, I., Velasco, F., Sánchez, F., Serrano, A., Rodríguez-Cabello, C., Cendrero, O. (2005). Trophic Relations of Lesser-Spotted Catshark (*Scyliorhinus canicula*) and Blackmouth Catshark (*Galeus melastomus*) in the Cantabrian Sea. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 481-494. <https://doi.org/10.2960/J.v35.m494>
- Orfanidis, G.A., Touloumis, K., Koutrakis, E., Tsikliras, A.C. (2024). Fish assemblages along a bathymetric gradient in the northern Aegean Sea: An ecomorphological approach. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 207: 104223. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2023.104223>
- OSPAR. (2000). *Quality Status Report 2000: Region IV - Bay of Biscay and Iberian Coast*. OSPAR Commission, London. 134 + xiii pp.

- Pallaoro, A., Jardas, I. (2002). Remarks on horizontal and vertical distribution of family Gadidae, Lotidae and Phycidae representatives in the eastern Adriatic. *Acta Adriatica*, 43(1): 3-15.
- Parra, H.E., Pham, C.K., Menezes, G.M., Rosa, A., Tempera, F., Morato, T. (2017). Predictive modeling of deep-sea fish distribution in the Azores. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.01.004>
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352): 860-863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Payne, M.R., Egan, A., Fässler, S.M.M., Hátún, H., Holst, J.C., Jacobsen, J.A., Slotte, A., Loeng, H. (2012). The rise and fall of the NE Atlantic blue whiting (*Micromesistius poutassou*). *Marine Biology Research*, 8(5-6): 475-487. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.639778>
- Pearce, J.L., Boyce, M.S. (2006). Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43(3): 405-412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01112.x>
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5): 361-371. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Pereira, J.J., Schultz, E.T., Auster, P.J. (2014). Geospatial analysis of habitat use by silver hake *Merluccius bilinearis* in the Gulf of Maine. *Endangered Species Research*, 23(3): 219-227. <https://doi.org/10.3354/esr00576>
- Peterson, A.T., Papes, M., Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30(4): 550-560. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.05102.x>
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B. (2011). Ecological niches and geographical distributions. Monographs in Population Biology 49. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 328 pp.
- Petitgas, P. (1997). Sole egg distributions in space and time characterised by a geostatistical model and its estimation variance. *ICES Journal of Marine Science*, 54(2): 213-225. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0184>
- Petitgas, P. (1998). Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 443-453. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0345>

- Pikitch, E.K., Santora, C., Babcock, E.A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D.O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E.D., Link, J.S., Livingston, P.A., Mangel, M., McAllister, M.K., Pope, J., Sainsbury, K.J. (2004). Ecosystem-Based Fishery Management. *Science*, 305(5682): 346-347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>
- Pingree, R.D. (1997). The Eastern Subtropical Gyre (North Atlantic): Flow Rings Recirculations Structure and Subduction. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, 77(3): 573-624. <https://doi.org/10.1017/S0025315400036109>
- Pinna, M., Zangaro, F., Saccomanno, B., Scalone, C., Bozzeda, F., Fanini, L., Specchia, V. (2023). An overview of ecological indicators of fish to evaluate the anthropogenic pressures in aquatic ecosystems: from traditional to innovative DNA-based approaches. *Water*, 15(5): 949. <https://doi.org/10.3390/w15050949>
- Pitcher, T.J., Kalikoski, D., Short, K., Varkey, D., Pramod, G. (2009). An evaluation of progress in implementing ecosystem-based management of fisheries in 33 countries. *Marine Policy*, 33(2): 223-232. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.06.002>
- Planque, B., Bellier, E., Lazure, P. (2007). Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, 16(1): 16-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2006.00411.x>
- Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U., Vaz, S. (2011). Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography*, 20(1): 1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00546.x>
- Pohjankukka, J., Pahikkala, T., Nevalainen, P., Heikkonen, J. (2017). Estimating the prediction performance of spatial models via spatial k-fold cross validation. *International Journal of Geographical Information Science*, 31(10): 2001-2019. <https://doi.org/10.1080/13658816.2017.1346255>
- Pollard, S., Griffiths, C.R., Cunningham, S.A., Read, J.F., Pérez, F.F., Ríos, A.F. (1996). Vivaldi 1991 - A study of the formation, circulation and ventilation of Eastern North Atlantic Central Water. *Progress in Oceanography*, 37(2): 167-192. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(96\)00008-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(96)00008-0)
- Polo, J., Punzón, A., Vasilakopoulos, P., Somavilla, R., Hidalgo, M. (2022). Environmental and anthropogenic driven transitions in the demersal ecosystem of Cantabrian Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 79(7): 2017-2031. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac125>

- Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O'Hara, R.B., Parris, K.M., Vesk, P.A., McCarthy, M.A. (2014), Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 397-406. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180>
- Potts, J.M., Elith, J. (2006). Comparing species abundance models. *Ecological Modelling*, 199: 153-163. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.025>
- Preciado, I., Arroyo, N.L., González-Irusta, J.M., López-López, L., Punzón, A., Muñoz, I., Serrano, A. (2019). Small-scale spatial variations of trawling impact on food web structure. *Ecological Indicators*, 98: 442-452. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.024>
- Preciado, I., Gutiérrez-Zabala, J.L., Velasco, F., Olaso, I. (2002). Dieta de otoño de once especies de peces demersales en la plataforma atlántica del sur de Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana*, 12: 125-141.
- Preciado, I., Punzón, A., Velasco, F. (2015). Spatio-temporal variability in the cannibalistic behaviour of European hake *Merluccius merluccius*: the influence of recruit abundance and prey availability. *Journal of Fish Biology*, 86: 1319-1334. <https://doi.org/10.1111/jfb.12642>
- Preciado, I., Velasco, F., Olaso, I. (2008). The role of pelagic fish as forage for the demersal fish community in the southern Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems*, 72: 407-417. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.04.007>
- Punzón, A., López-López, L., González-Irusta, J.M., Preciado, I., Hidalgo, M., Serrano, A., Tel, E., Somavilla, R., Polo Sainz, J., Blanco, M., Ruiz-Pico, S., Fernández-Zapico, O., Velasco, F., Massuti, E. (2021). Tracking the effect of temperature in marine demersal fish communities. *Ecological Indicators*, 121: 107142. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107142>
- Punzón, A., Serrano, A., Castro, J., Abad, E., Gil, J., Pereda, P. (2011). Deep-water fishing tactics of the Spanish fleet in the Northeast Atlantic. Seasonal and spatial distribution. *Scientia Marina*, 75(3): 465-476. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3465>
- Punzón, A., Serrano, A., Sánchez, F., Velasco, F., Preciado, I., González-Irusta, J.M., López-López, L. (2016). Response of a temperate demersal fish community to global warming. *Journal of Marine Systems*, 161: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.05.001>
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Ragonese, S., Fiorentino, F., Rinelli, P., Greco, S. (2002). A procedure to evaluate the effect of lag-time in studying length structure and growth rate of young fish: the case of *Phycis blennoides* Brunnich, 1768 (Osteichthyes: Gadiformes) in the Central Mediterranean. *Scientia Marina*, 66(Suppl. 2): 253-260. <https://doi.org/10.3989/scimar.2002.66s2253>
- Rasilla, D.F., Fernández, F. (1999). Afloramientos de agua fría (upwelling) en el Cantábrico y su relación con la dinámica atmosférica. *Ingeniería Civil*, 113: 145-151.
- Régnier, T., Gibb, F.M., Wright, P.J. (2019). Understanding temperature effects on recruitment in the context of trophic mismatch., 9: 15179. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51296-5>
- Rey, J.S. (1993). Relación morfosedimentaria entre la plataforma continental de Galicia y las Rías Bajas y su evolución durante el Cuaternario. *Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía*, 17: 233 pp.
- Rey, J.S., Medialdea, T. (1989). Los sedimentos cuaternarios superficiales del margen continental español. . *Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía*, 3: 30 pp.
- Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Möllmann, C., Pinnegar, J.K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1570-1583.
- Ríos, A.F., Pérez, F.F., Fraga, F. (1992). Water masses in the upper and middle North Atlantic Ocean east of the Azores. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 39(3-4): 645-658. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(92\)90093-9](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90093-9)
- Roa-Varón, A., Dikow, R.B., Carnevale, G., Tornabene, L., Baldwin, C.C., Li, C., Hilton, E.J. (2021). Confronting sources of systematic error to resolve historically contentious relationships: a case study using Gadiform fishes (Teleostei, Paracanthopterygii, Gadiformes). *Systematic Biology*, 70(4): 739-755. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa095>
- Roberts, D.R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M.S., Elith, J., Guillerá-Arroita, G., Hauenstein, S., Lahoz-Monfort, J.J., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D.I., Wintle, B.A., Hartig, F., Dormann, C.F. (2017). Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography*, 40(8): 913-929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>

- Robinson, L.M.E., J., Hobday, A.J., Pearson, R.G., Kendall, B.E. (2011). Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6): 789-802. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00636.x>
- Robinson, N.M., Nelson, W.A., Costello, M.J., Sutherland, J.E., Lundquist, C.J. (2017). A systematic review of marine-based species distribution models (SDMs) with recommendations for best practice. *Frontiers in Marine Science*, 4: 421. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00421>
- Rodriguez, J.M. (2019). Assemblage structure of ichthyoplankton in the NE Atlantic in spring under contrasting hydrographic conditions. *Scientific reports*, 9: 8636. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44918-5>
- Rodríguez-Cabello, C., Modica, L., Velasco, F., Sánchez, F., Olaso, I. (2014). The role of silvery pout (*Gadiculus argenteus*) as forage prey in the Galician and Cantabrian Sea ecosystem (NE Atlantic) in the last two decades. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 461: 193-200. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.08.010>
- Rodríguez-García, C., Castro-Gutiérrez, J., Domínguez-Bustos, Á.R., García-González, A., Cabrera-Castro, R. (2023). Every fish counts: challenging length-weight relationship bias in discards. *Fishes*, 8: 222. <https://doi.org/10.3390/fishes8050222>
- Root, R.B. (1967), The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Rubec, P.J., Kiltie, R., Leone, E., Flamm, R.O., McEachron, L., Santi, C. (2016). Using Delta-generalized additive models to predict spatial distributions and population abundance of juvenile pink shrimp in Tampa Bay, Florida. *Marine and Coastal Fisheries*, 8(1): 232-243. <https://doi.org/10.1080/19425120.2015.1084408>
- Rueda, L., Massutí, E., Alvarez-Berastegui, D., Hidalgo, M. (2015). Effect of intra-specific competition, surface chlorophyll and fishing on spatial variation of gadoid's body condition. *Ecosphere*, 6(10): 175. <https://doi.org/10.1890/ES15-00087.1>
- Ruiz-Villarreal, M., González-Pola, C., Diaz del Rio, G., Lavin, A., Otero, P., Piedracoba, S., Cabanas, J.M. (2006). Oceanographic conditions in North and Northwest Iberia and their influence on the Prestige oil spill. *Marine Pollution Bulletin*, 53(5-7): 220-238. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.03.011>

- Sagarese, S.R., Frisk, M.G., Cerrato, R.M., Sosebee, K.A., Musick, J.A., Rag, P.J. (2014). Application of generalized additive models to examine ontogenetic and seasonal distributions of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in the Northeast (US) shelf large marine ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 1-31. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0342>
- Sala, E., Knowlton, N. (2006). Global marine biodiversity trends. *Annual Review of Environment and Resources*, 31: 93-122. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.31.020105.100235>
- Sánchez, F. (1993). Las comunidades de peces de la plataforma del Cantábrico. *Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía*, 13: 137 pp.
- Sánchez, F., Gil, J. (2000). Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in southern Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 152-170. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0566>
- Sánchez, F., Gil, J., Sánchez, R., Mahe, J.C., Moguedet, P. (2001). Links between demersal species distribution pattern and hydrographic structures in the Bay of Biscay and Celtic Sea. In: IFREMER (ed) *Océanographie du golfe de Gascogne. VII Colloq Int. Actes Colloq* 31: 173–180.
- Sánchez, F., Olaso, I. (2004). Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling*, 172: 151-174. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.005>
- Sánchez, F., Serrano, A. (2003). Variability of groundfish communities of the Cantabrian Sea during the 1990s. *ICES Marine Science Symposia*, 219: 249-260.
- Sánchez, F., Serrano, A., Gómez-Ballesteros, M. (2009). Photogrammetric quantitative study of habitat and benthic communities of deep Cantabrian Sea hard grounds. *Continental Shelf Research*, 29: 1174-1188. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.01.004>
- Sánchez-Hernández, J., Amundsen, P.-A. (2018). Ecosystem type shapes trophic position and omnivory in fishes. *Fish and Fisheries*, 19(6): 1003-1015. <https://doi.org/10.1111/faf.12308>
- Sánchez-Lafuente, G.J. (2015). Estudio morfológico de los márgenes continentales y cuencas oceánicas Nor-Ibéricas. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

- Santos, M.B., Saavedra, C., Pierce, G.J. (2014). Quantifying the predation on sardine and hake by cetaceans in the Atlantic waters of the Iberian peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 106: 232-244. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.09.040>
- Scales, K.L., Hazen, E.L., Jacox, M.G., Edwards, C.A., Boustany, A.M., Oliver, M.J., Bograd, S.J. (2017). Scales of inference: on the sensitivity of habitat models for wide-ranging marine predators to the resolution of environmental data. *Ecography*, 40(1): 210-220. <https://doi.org/10.1111/ecog.02272>
- Schiermeier, Q. (2002). How many more fish in the sea?. *Nature*, 419: 662-665. <https://doi.org/10.1038/419662a>
- Serrano, A., Cartes, J.E., Papiol, V., Punzón, A., García-Alegre, A., Arronte, J.C., Ríos, P., Lourido, A., Frutos, I., Blanco, M. (2017). Epibenthic communities of sedimentary habitats in a NE Atlantic deep seamount (Galicia Bank). *Journal of Sea Research*, 130: 154-165. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.03.004>
- Serrano, A., Preciado, I., Abad, E., Sánchez, F., Parra, S., Frutos, I. (2008). Spatial distribution patterns of demersal and epibenthic communities on the Galician continental shelf (NW Spain). *Journal of Marine Systems*, 72: 87-100. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.05.012>
- Serrano, A., Sánchez, F., García-Castrillo, G. (2006). Epibenthic communities of trawlable grounds of the Cantabrian Sea. *Scientia Marina*, 70S1: 149-159. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s1149>
- Simberloff, D., Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22(1): 115-143. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.000555>
- Sinde Cantorna, A.I., Diéguez Castrillón, I., Gueimonde Canto, A. (2006). Factores condicionantes de la difusión de nuevas tecnologías en el sector pesquero español, 1931-1971. *Historia Agraria*, 39: 313-342.
- Snelgrove, P.V.R., Haedrich, R.L. (1985). Structure of the deep demersal fish fauna off Newfoundland. *Marine Ecology Progress Series*, 27: 99-107.
- Somavilla, R., González-Pola, C., Fernández-Díaz, J. (2017). The warmer the ocean surface, the shallower the mixed layer. How much of this is true?. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(9): 7698-7716. <https://doi.org/10.1002/2017JC013125>
- Somavilla, R., González-Pola, C., Lavín, A., Rodríguez, C. (2013). Temperature and salinity variability in the south-eastern corner of the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Journal of Marine Systems*, 109-110.: S105-S120. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.02.010>

- Somavilla, R., González-Pola, C., Ruiz-Villarreal, M., Lavín, A. (2011). Mixed layer depth (MLD) variability in the southern Bay of Biscay. Deepening of winter MLDs concurrent with generalized upper water warming trends?. *Ocean Dynamics*, 61(9): 1215-1235. <https://doi.org/10.1007/s10236-011-0407-6>
- Sorbe, J.-C. (1977). Regime alimentaire de *Phycis blennoides* (Brunnich 1768) dans le sud du Golfe de Gascogne. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 41(3): 271-281.
- Steele, J.H. (1991). Can ecological theory cross the land-sea boundary? *Journal of Theoretical Biology*, 153(3): 425-436. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80579-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80579-X)
- Stefanescu, C., Lloris, D., Rucabado, J. (1992). Deep-living demersal fishes in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *Journal of Natural History*, 26(1): 197-213. <https://doi.org/10.1080/00222939200770081>
- Stefansdottir, L., Solmundsson, J., Marteinsdottir, G., Kristinsson, K., Jonasson, J.P. (2010). Groundfish species diversity and assemblage structure in Icelandic waters during recent years of warming. *Fisheries Oceanography*, 19(1): 42-62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2009.00527.x>
- Stoner, A.W., Ottmar, M. (2003). Relationships between size-specific sediment preferences and burial capabilities in juveniles of two Alaska flatfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 282(1-2): 85-101. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00447-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00447-1)
- Sulak, K.J. (1982). A comparative taxonomic and ecological analysis of temperate and tropical demersal deep-sea fish faunas in the Western North Atlantic. Tesis Doctoral. University of Miami, Florida.
- Sunday, J., Bates, A., Dulvy, N.K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2: 686-690. <https://doi.org/10.1038/nclimate1539>
- Sutinen, J.G., Soboil, M. (2003). The Performance of Fisheries Management Systems and the Ecosystem Challenge. *Responsible fisheries in the marine ecosystem*: 291-309. <https://doi.org/10.1079/9780851996332.02>
- Svåsand, T., Otterå, H.M., Taranger, G.L., Litvak, M., Skiftesvik, A.B., Bjelland, R.M., Pavlov, D.A., Holm, J.C., Harboe, T., Mangor-Jensen, A., Norberg, B., Howell, B. (2004). The status and perspectives for the species. En: *Culture of Cold-Water Marine Fish* (eds E. Moksness, E. Kjorsvik & Y. Olsen). . <https://doi.org/10.1002/9780470995617.ch10>

- Swartzman, G., Huang, C., Kaluzny, S. (1992). Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using Generalized Additive Models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(7): 1366-1378. <https://doi.org/10.1139/f92-152>
- Swets, J.A. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857): 1285-1293. <https://doi.org/10.1126/science.3287615>
- Tamdrari, H., Castonguay, M., Brêthes, J.-C., Duplisea, D. (2010). Density-independent and -dependent habitat selection of Atlantic cod (*Gadus morhua*) based on geostatistical aggregation curves in the northern Gulf of St Lawrence. *ICES Journal of Marine Science*, 67(8): 1676-1686. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq108>
- Thacker, C.E., Near, T.J. (2025). Phylogeny, biology, and evolution of acanthopterygian fish clades. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1007/s11160-025-09935-w>
- Tolimieri, N., Levin, P.S. (2006). Assemblage structure of eastern Pacific groundfishes on the U.S. continental slope in relation to physical and environmental variables. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(2): 317-322. <https://doi.org/10.1577/T05-092.1>
- Tserpes, G., Fiorentino, F., Levi, D., Cau, A., Murenu, M., Zamboni, A., Papaconstantinou, C. (2002). Distribution of *Mullus barbatus* and *M. surmuletus* (Osteichthyes: Perciformes) in the Mediterranean continental shelf: implications for management. *Scientia Marina*, 66(Suppl. 2): 39-54. <https://doi.org/10.3989/scimar.2002.66s239>
- Tserpes, G., Politou, C.-Y., Peristeraki, P., Kallianiotis, A., Papaconstantinou, C. (2008). Identification of hake distribution pattern and nursery grounds in the Hellenic seas by means of generalized additive models. *Hydrobiologia*, 612: 125-133. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9486-x>
- UE. (2004). Reglamento (CE) n° 2269/2004 del Consejo, de 20 de diciembre de 2004, por el que se modifican los Reglamentos (CE) n° 2340/2002 y (CE) n° 2347/2002 en lo relativo a las posibilidades de pesca de las especies de aguas profundas de los Estados miembros que se adhirieron en 2004. Diario Oficial de la Unión Europea, L 396, 1–3.
- UE. (2008). Directiva 2008/56/CE del Parlamento Europeo y del Consejo de 17 de junio de 2008 por la que se establece un marco de acción comunitaria para la política del medio marino (Directiva marco sobre la estrategia marina).

- Uiblein, F., Lorance, P., Latrouite, D. (2003). Behaviour and habitat utilisation of seven demersal fish species on the Bay of Biscay continental slope, NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 257: 223-232. <https://doi.org/10.3354/meps257223>
- UNESCO. (1981). Background papers and supporting data on the Practical Salinity Scale 1978 (Technical Papers in Marine Science No. 37). United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization.
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., Guillera-Aroita, G. (2019). blockCV: An R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2): 225-232. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13107>
- Valencia, V., Franco, J., Borja, A., Fontan, A. (2004). Hydrography of the southeastern Bay of Biscay. En: Borja, A., Collins, M.B. (eds.). *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country*. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, pp. 159-193.
- van Aken, H.M. (2000). The hydrography of the mid-latitude Northeast Atlantic Ocean: II, The intermediate water masses. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 47(5): 789-824. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00112-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00112-0)
- van der Lingen, C.D., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Möllmann, C., Rodriguez-Sanchez, R., Tanaka, H., Temming, A. (2009). Trophic dynamics. En: Checkley Jr., D.M., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*. Cambridge University Press, pp. 112–157 (Capítulo 7).
- Velasco, F., Olaso, I. (1998). European hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations. *Fisheries Research*, 38(1): 33-44. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00111-8](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00111-8)
- von Humboldt, A., Bonpland, A. (1807). *Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales* (Levrault & Schoell, Paris, 1807).
- Walsh, W.A., Kleiber, P. (2001). Generalized additive model and regression tree analyses of blue shark (*Prionace glauca*) catch rates by the Hawaii-based commercial longline fishery. *Fisheries Research*, 53: 115-131. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00306-4](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00306-4)
- Watson, R., Pauly, D. (2001). Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature*, 414: 534-536. <https://doi.org/10.1038/35107050>

- Whitfield, A.K., Elliott, M. (2002). Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology*, 61: 225-250. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01773.x>
- Wood, S.N. (2017). *Generalized Additive Models: an introduction with R*, second edition. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FLorida.
- Wood, S.N. (2023). mgcv: Mixed GAM computation vehicle with automatic smoothness estimation (R package version 1.8-41). <https://CRAN.R-project.org/package=mgcv>.
- Wooster, W.S., Bakun, A., McLain, D.R. (1976). Seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *Journal of Marine Research*, 34(2): 131-141. https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/135151
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B., 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. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Worm, B., Branch, T.A. (2012). The future of fish. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(11): 594-599. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.005>
- Wright, P.J., Jensen, H., Tuck, I. (2000). The influence of sediment type on the distribution of the lesser sandeel, *Ammodytes marinus*. *Journal of Sea Research*, 44(3-4): 243-256. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00050-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00050-2)
- Yekutieli, D., Benjamini, Y. (1999). Resampling-based false discovery rate controlling multiple test procedures for correlated test statistics. *Journal of Statistical Planning and Inference*, 82(1-2): 171-196. [https://doi.org/10.1016/S0378-3758\(99\)00041-5](https://doi.org/10.1016/S0378-3758(99)00041-5)
- Zhang, L., Liu, S., Sun, P., Wang, T., Wang, G., Zhang, X., Wang, L. (2015). Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. *PLoS ONE*, 10(3): e0120056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120056>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer-Verlag, New York. 600 pp.

Anexos. Material suplementario

Capítulo 1

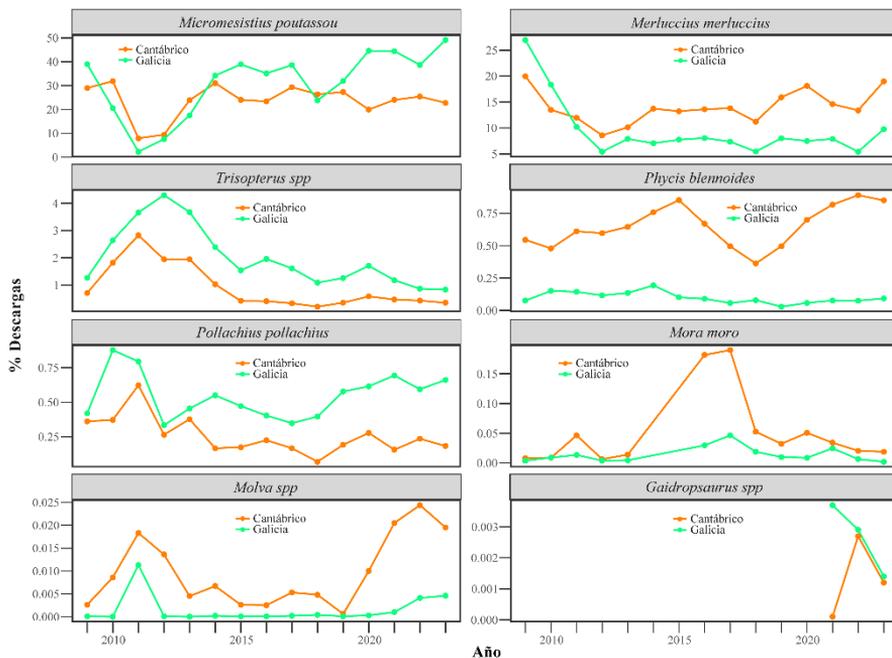


Figura S1.1. Evolución anual del porcentaje respecto al total de las principales especies de gadiformes descargadas en los puertos del noroeste español y procedentes de la flota que faena en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico (2009–2023).

Capítulo 2

Figura S2.1. Familias y especies del orden Gadiformes capturadas durante la campaña DEMERSALES en aguas de Galicia y el mar Cantábrico (1998–2019).

Familia Phycidae



Phycis blennoides

Familia Gaidropsaridae



Gaidropsarus macrophthalmus



Gaidropsarus vulgaris

Familia Lotidae

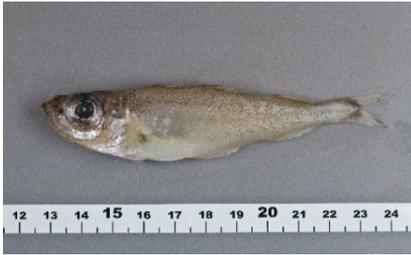


Molva macrophthalma



Molva molva

Familia Gadidae



Gadiculus argentus



Micromesistius poutassou



Pollachius pollachius



Raniceps raninus



Trisopterus luscus



Trisopterus minutus

Familia Merlucciidae



Merluccius merluccius

Familia Melononidae



Melanonus zugmayeri

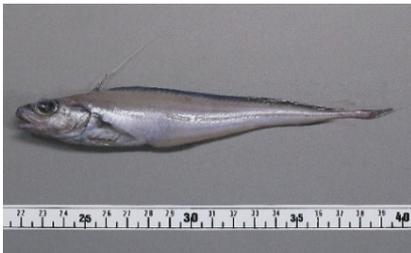
Familia Moridae



Gadella maraldi



Halargyreus johnsonii



Lepidion lepidion



Mora moro

Familia Macrouridae



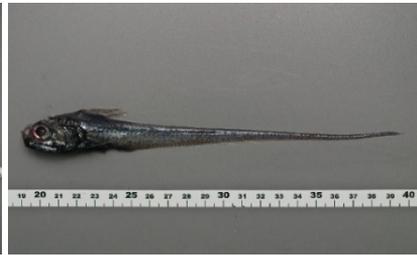
Coelorinchus caelorbinchus



Coelorinchus labiatus



Coryphaenoides rupestris



Hymenocephalus italicus



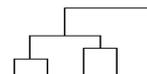
Malacocephalus laevis



Nezumia aequalis



Trachyrincus scabrus



Capítulo 3

Tabla S3.1. Centro de gravedad (CoG), desviación estándar (DE) y rango de profundidad de todas las especies del orden Gadiformes capturadas en Galicia y el mar Cantábrico durante la campaña DEMERSALES entre 1998 y 2019. Las especies están ordenadas por orden creciente de CoG.

Especie	CoG (m)	DE	Rango de profundidad (m)	
			min	max
<i>Gaidropsaurus vulgaris</i>	104,7	6,7	81	129
<i>Trisopterus luscus</i>	127,3	38,5	80	504
<i>Pollachius pollachius</i>	129,7	8,3	109	148
<i>Trisopterus minutus</i>	132,3	41,6	80	278
<i>Merluccius merluccius</i>	156,9	53,6	73	762
<i>Micromesistius pontassou</i>	192,7	68,0	77	829
<i>Gadiculus argenteus</i>	214,4	85,9	77	762
<i>Gaidropsaurus macrophthalmus</i>	257,4	106,8	80	762
<i>Molva macrophthalmalma</i>	299,4	106,4	77	829
<i>Malacocephalus laevis</i>	306,9	84,8	144	762
<i>Phycis blennoides</i>	343,2	134,0	77	839
<i>Coelorinchus caelorinchnus</i>	383,0	100,5	199	839
<i>Gadella maraldi</i>	414,0	0,0	414	414
<i>Halargyreus johnsonii</i>	474,3	106,2	372	762
<i>Raniceps raninus</i>	503,6	0,0	503,6	503,6
<i>Hymenocephalus italicus</i>	512,6	90,7	419	778
<i>Nezumia aequalis</i>	525,1	120,2	268	839
<i>Trachyrincus scabrus</i>	590,4	119,0	193	839
<i>Molva molva</i>	629,6	92,1	508	762
<i>Lepidion lepidion</i>	631,9	121,8	152	839
<i>Mora mora</i>	644,2	81,8	372	829
<i>Coelorinchus labiatus</i>	691,0	7,1	686	701
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	700,2	199,7	261	829
<i>Melanonus zugmayeri</i>	787,7	96,4	500	829

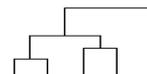


Tabla S3.2. Estabilidad de las soluciones de agrupamiento jerárquico obtenidas con la función *clusterboot*. Se muestra la estabilidad media, los valores por clúster, el número de clústeres inestables (N CI) y la evaluación general.

k	Media	Valores	N CI*	Evaluación
3	0,91	0,93; 0,85; 0,94	0	Alta
2	0,83	0,84; 0,81	0	Buena
5	0,79	0,92; 0,84; 0,53; 0,86	1	Buena
4	0,72	0,91; 0,81; 0,60; 0,51; 0,79	1	Moderada
7	0,72	0,83; 0,56; 0,69; 0,88; 0,76; 0,76; 0,55	2	Moderada
6	0,71	0,88; 0,74; 0,75; 0,71; 0,73; 0,47	1	Moderada
8	0,70	0,77; 0,60; 0,72; 0,91; 0,76; 0,77; 0,57; 0,50	2	Moderada

* Valor clúster <0,6 (Henning, 2007).

Tabla S3.3. Asociaciones significativas ($p_{adj} \leq 0,05$) detectadas durante el periodo 1998–2019. El valor de p fue ajustado mediante el método de Benjamini-Hochberg (BH). Se indica el clúster con el que se asoció cada especie en cada periodo bianual, el valor del estadístico de asociación (IndVal) y el valor ajustado de significancia (p_{adj}).

Especie	Periodo	Clúster 1	Clúster 2	Clúster 3	IndVal	p_{adj}
<i>C. coelorhynchus</i>	00-01	0	1	0	0,477	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	04-05	0	1	1	0,480	<0,05
<i>C. coelorhynchus</i>	06-07	0	1	1	0,640	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	08-09	0	1	1	0,714	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	10-11	0	1	1	0,881	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	12-13	0	1	1	0,793	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	14-15	0	1	1	0,615	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	16-17	0	0	1	0,733	<0,01
<i>C. coelorhynchus</i>	18-19	0	0	1	0,846	<0,01
<i>G. argentens</i>	06-07	1	1	0	0,841	<0,01
<i>G. macrophthalms</i>	04-05	0	1	0	0,699	<0,05
<i>G. macrophthalms</i>	06-07	0	1	1	0,569	<0,05
<i>G. macrophthalms</i>	08-09	0	1	0	0,472	<0,05
<i>G. macrophthalms</i>	16-17	0	1	0	0,616	<0,01
<i>G. macrophthalms</i>	18-19	0	1	1	0,481	<0,05
<i>L. lepidion</i>	98-99	0	0	1	0,926	<0,01
<i>L. lepidion</i>	00-01	0	0	1	0,679	<0,01
<i>L. lepidion</i>	02-03	0	0	1	0,918	<0,01
<i>L. lepidion</i>	04-05	0	0	1	0,982	<0,01
<i>L. lepidion</i>	06-07	0	0	1	0,914	<0,01
<i>L. lepidion</i>	08-09	0	0	1	0,882	<0,01
<i>L. lepidion</i>	10-11	0	0	1	0,742	<0,01
<i>L. lepidion</i>	12-13	0	0	1	0,813	<0,01
<i>L. lepidion</i>	14-15	0	0	1	0,900	<0,01
<i>L. lepidion</i>	16-17	0	0	1	0,785	<0,01
<i>L. lepidion</i>	18-19	0	0	1	0,804	<0,01
<i>M. laevis</i>	00-01	0	1	1	0,713	<0,05
<i>M. laevis</i>	04-05	0	1	0	0,386	<0,05
<i>M. laevis</i>	10-11	0	1	1	0,608	<0,01
<i>M. laevis</i>	12-13	0	1	0	0,580	<0,01

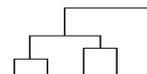


Tabla S5.3 (Continuación). Asociaciones significativas ($p_{adj} \leq 0,05$) durante el periodo 1998–2019.

Especie	Periodo	Clúster 1	Clúster 2	Clúster 3	IndVal	p_{adj}
<i>M. laevis</i>	14-15	0	1	1	0,551	<0,01
<i>M. laevis</i>	16-17	0	1	1	0,525	<0,01
<i>M. laevis</i>	18-19	0	1	1	0,602	<0,05
<i>M. macrophthalma</i>	06-07	0	1	1	0,709	<0,05
<i>M. macrophthalma</i>	08-09	0	1	1	0,832	<0,01
<i>M. macrophthalma</i>	10-11	0	1	1	0,662	<0,05
<i>M. macrophthalma</i>	12-13	0	1	1	0,781	<0,01
<i>M. macrophthalma</i>	14-15	0	1	1	0,839	<0,01
<i>M. macrophthalma</i>	16-17	0	1	1	0,880	<0,01
<i>M. macrophthalma</i>	18-19	0	0	1	0,838	<0,01
<i>N. aequalis</i>	98-99	0	1	1	0,745	<0,01
<i>N. aequalis</i>	00-01	0	1	1	0,720	<0,01
<i>N. aequalis</i>	02-03	0	0	1	0,730	<0,01
<i>N. aequalis</i>	04-05	0	1	1	0,392	<0,05
<i>N. aequalis</i>	06-07	0	0	1	0,815	<0,01
<i>N. aequalis</i>	08-09	0	0	1	0,676	<0,01
<i>N. aequalis</i>	10-11	0	0	1	0,720	<0,01
<i>N. aequalis</i>	12-13	0	0	1	0,801	<0,01
<i>N. aequalis</i>	14-15	0	0	1	0,720	<0,01
<i>N. aequalis</i>	16-17	0	0	1	0,685	<0,01
<i>N. aequalis</i>	18-19	0	0	1	0,869	<0,01
<i>P. blennoides</i>	98-99	0	1	1	0,882	<0,01
<i>P. blennoides</i>	00-01	0	1	1	0,875	<0,01
<i>P. blennoides</i>	02-03	0	1	1	0,903	<0,01
<i>P. blennoides</i>	04-05	0	1	1	0,883	<0,01
<i>P. blennoides</i>	06-07	0	1	1	0,924	<0,01
<i>P. blennoides</i>	08-09	0	1	1	0,942	<0,01
<i>P. blennoides</i>	10-11	0	1	1	0,963	<0,01
<i>P. blennoides</i>	12-13	0	1	1	0,955	<0,01
<i>P. blennoides</i>	14-15	0	1	1	0,95	<0,01
<i>P. blennoides</i>	16-17	0	1	1	0,932	<0,01
<i>P. blennoides</i>	18-19	0	1	1	0,954	<0,01
<i>T. luscus</i>	14-15	1	0	0	0,513	<0,05
<i>T. luscus</i>	16-17	1	0	0	0,587	<0,05
<i>T. minutus</i>	14-15	1	0	0	0,576	<0,05
<i>T. scabrus</i>	98-99	0	0	1	0,807	<0,01
<i>T. scabrus</i>	00-01	0	0	1	0,557	<0,05
<i>T. scabrus</i>	02-03	0	0	1	0,565	<0,05
<i>T. scabrus</i>	04-05	0	0	1	0,680	<0,01
<i>T. scabrus</i>	06-07	0	0	1	0,819	<0,01
<i>T. scabrus</i>	08-09	0	0	1	0,831	<0,01
<i>T. scabrus</i>	10-11	0	0	1	0,661	<0,01
<i>T. scabrus</i>	12-13	0	0	1	0,732	<0,01
<i>T. scabrus</i>	14-15	0	0	1	0,644	<0,01
<i>T. scabrus</i>	16-17	0	0	1	0,763	<0,01
<i>T. scabrus</i>	18-19	0	0	1	0,907	<0,01



Capítulo 4

Tabla S4.1. Biomasa (kg) de *Gadiculus argenteus* por estrato de profundidad y total anual capturada en la campaña DEMERSALES.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70-120	121-200	201-500	>500	
1998	0	0,135	93,284	134,253	0,141	227,813
1999	0	2,216	151,710	144,218	0,275	298,419
2000	0	3,405	19,895	42,970	0,050	66,320
2001	0	24,845	232,284	43,378	0,323	300,830
2002	0	4,897	163,496	120,594	0,004	288,991
2003	0	3,085	4,210	18,461	0,221	25,977
2004	0	11,005	303,723	296,131	0,261	611,12
2005	0	25,061	453,288	342,775	0,445	821,569
2006	0	2,168	282,016	390,823	2,676	677,683
2007	0	56,420	224,460	164,689	0,63	446,199
2008	0	0,272	15,587	128,493	0,104	144,456
2009	0	19,299	242,975	135,253	0,656	398,183
2010	0	20,389	98,939	200,923	0,467	320,718
2011	0	0,546	94,590	204,081	0,393	299,610
2012	0	0,000	629,070	568,826	1,186	1199,082
2013	2,145	0,042	127,071	493,295	3,922	626,475
2014	0	0,065	57,880	328,451	1,492	387,888
2015	0	1,114	267,100	355,556	2,183	625,953
2016	0	0,049	30,011	346,461	1,150	377,671
2017	0	0,000	11,364	273,772	1,165	286,301
2018	0	0,152	101,014	247,735	0,010	348,911
2019	0	0,001	28,509	204,944	1,884	235,338
Total	2,145	175,166	3632,476	5186,082	19,638	9015,507



Tabla S4.2. Correlaciones de Pearson (r) entre los predictores utilizados en la modelización del hábitat de *Gadiculus argenteus*. La concentración máxima de clorofila-a (en rojo) fue la única variable con un valor absoluto de correlación $> 0,7$.

	Pro	Pen	Mor	Fan	Arf	Arg	Tem	Sal	Clm	Clx	Clf	Cla
Pro		-0,6	-0,1	-0,2	-0,2	0,2	0,6	0,1	0,1	0,1	-0,1	0,0
Pen			0,2	0,1	-0,2	0,1	-0,4	-0,1	-0,1	-0,1	-0,2	0,0
Mor				0,3	-0,3	-0,1	-0,2	-0,2	-0,1	0,0	-0,2	0,0
Fan					-0,1	-0,7	0,0	0,2	0,2	0,1	0,1	0,0
Arf						-0,5	-0,1	0,3	0,2	0,0	0,4	-0,1
Arg							0,0	-0,3	-0,3	-0,1	-0,3	0,1
Tem								0,42	0,1	0,1	0,0	-0,1
Sal									0,3	0,1	0,4	0,0
Clm										0,8	0,3	-0,1
Clx											0,0	-0,1
Clf												0,7
Cla												

Pro: Profundidad; **Pen:** Pendiente; **Mor:** Materia orgánica; **Fan:** Fango; **Arf:** Arena fina; **Arg:** Arena gruesa; **Tem:** Temperatura; **Sal:** Salinidad; **Clm:** Clorofila concentración media; **Clx:** Clorofila concentración máxima; **Clf:** Clorofila fecha máxima concentración; **Cla:** Clorofila anomalía.

Tabla S4.3. Resultado del factor de inflación de la varianza (VIF) de las variables utilizadas en la modelización del hábitat de *Gadiculus argenteus*. Los valores de VIF > 3 se muestran en rojo.

Variable	VIF (1)	VIF (2)	VIF (3)
Profundidad	2,8	2,7	2,6
Pendiente	2,0	2,0	2,0
Materia orgánica	1,7	1,3	1,2
Fango	20,7	1,9	1,8
Arena fina	11,8	-----	-----
Arena gruesa	27,2	2,2	1,9
Temperatura	2,0	2,0	2,0
Salinidad	1,5	1,5	1,3
Clorofila concentración media	1,2	1,2	1,1
Clorofila fecha concentración máxima	3,5	3,5	-----
Clorofila anomalía	2,7	2,7	1,0



Tabla S4.4. Valores p de la prueba de Moran I para detectar autocorrelación espacial en *Gadiculus argenteus*. Todos los valores fueron $> 0,05^*$.

Año	Presencia-Ausencia	Biomasa
1998	0,92	0,92
1999	0,85	0,54
2000	0,85	0,79
2001	1,00	0,97
2002	0,94	0,94
2003	0,99	0,87
2004	0,99	0,86
2005	0,98	0,92
2006	0,95	0,93
2007	0,70	0,90
2008	0,96	0,72
2009	0,96	0,94
2010	0,98	0,88
2011	0,67	0,99
2012	0,91	0,99
2013	0,92	0,99
2014	0,98	0,98
2015	0,99	0,98
2016	0,82	1,00
2017	1,00	0,99
2018	0,95	0,87
2019	0,76	0,96

* Un valor $> 0,05$ indica que el patrón observado en los datos puede considerarse distribuido aleatoriamente, ya que no se detecta una autocorrelación espacial estadísticamente significativa. Esto implica que no es necesario tener en cuenta la correlación espacial al seleccionar el modelo para la escala espacial utilizada en este estudio.



Tabla S4.5. Frecuencia de ocurrencia (%) de *Gadiculus argenteus* por estrato de profundidad y total anual en la campaña DEMERSALES.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70–120	121–200	201–500	>500	
1998	0,0	28,6	63,8	94,3	33,3	63,4
1999	0,0	30,4	62,7	91,4	37,5	61,7
2000	0,0	33,3	54,2	97,0	20,0	59,5
2001	0,0	28,6	71,2	97,0	33,3	67,2
2002	0,0	20,0	66,1	87,9	14,3	59,7
2003	0,0	19,0	38,6	91,2	40,0	49,2
2004	0,0	19,0	62,7	100,0	66,7	64,2
2005	0,0	50,0	67,2	100,0	37,5	69,3
2006	0,0	27,3	69,5	88,6	55,6	65,4
2007	0,0	18,2	76,7	97,1	16,7	67,5
2008	0,0	8,7	54,1	97,5	36,4	55,7
2009	0,0	28,6	77,6	97,4	9,1	68,1
2010	0,0	50,0	70,2	94,3	41,7	69,5
2011	0,0	14,3	73,7	100,0	55,6	68,0
2012	0,0	0,0	70,2	94,4	36,4	61,9
2013	66,7	30,0	76,7	100,0	75,0	73,8
2014	0,0	14,3	72,9	100,0	53,8	68,4
2015	0,0	31,8	84,7	100,0	76,9	77,3
2016	0,0	19,0	66,1	100,0	26,7	61,9
2017	0,0	0,0	46,8	94,4	75,0	52,6
2018	0,0	9,1	66,1	100,0	16,7	60,0
2019	0,0	4,5	54,4	100,0	61,5	57,7
Media	3,2	22,2	65,8	96,5	43,5	63,7



Capítulo 5

Tabla S5.1. Resultado del factor de inflación de la varianza (VIF) de las variables utilizadas en la modelización del hábitat de *Phycis blennoides*. Los valores de VIF > 3 se muestran en rojo.

Variable	VIF (1)	VIF (2)
Profundidad	2,7	2,5
Pendiente	1,9	1,9
Materia orgánica	1,7	1,2
Fango	12,0	1,8
Arena fina	20,8	----
Arena gruesa	27,1	1,9
Temperatura	1,9	1,9
Salinidad	1,2	1,3

Tabla S5.2. Correlaciones de Pearson (r) entre los predictores utilizados en la modelización del hábitat de *Phycis blennoides*. Ningún valor absoluto de correlación fue > 0,7.

	Pro	Pen	Mor	Fan	Arg	Tem	Sal
Pro		-0,6	-0,1	-0,2	0,2	0,6	0,1
Pen			0,3	0,1	0,1	-0,4	-0,2
Mor				0,3	-0,1	-0,2	-0,2
Fan					-0,7	0,0	0,2
Arg						0,0	-0,3
Tem							0,4
Sal							

Pro: Profundidad; **Pen:** Pendiente; **Mor:** Materia orgánica; **Fan:** Fangos;
Arg: Arena gruesa; **Tem:** Temperatura; **Sal:** Salinidad.



Tabla S5.3. Valores p de la prueba de Moran I para detectar autocorrelación espacial en *Phycis blennoides*. Todos los valores fueron $> 0,05^*$.

Año	Presencia-Ausencia	Abundancia	Biomasa
1998	0,99	0,99	0,99
1999	0,46	0,48	0,25
2000	0,82	0,89	0,72
2001	0,82	0,97	0,87
2002	0,64	0,73	0,86
2003	0,98	0,46	0,70
2004	0,70	0,35	0,48
2005	0,86	0,86	0,87
2006	0,52	0,74	0,77
2007	0,52	0,91	0,96
2008	0,84	0,82	0,99
2009	0,81	0,92	0,80
2010	0,75	0,97	0,84
2011	0,89	0,92	0,96
2012	0,58	0,77	0,96
2013	0,88	0,81	0,98
2014	0,90	0,80	0,72
2015	0,84	0,97	0,71
2016	0,95	0,62	0,46
2017	0,87	0,66	0,63
2018	0,69	0,68	0,79
2019	0,81	0,44	0,44

* Un valor $> 0,05$ indica que el patrón observado en los datos puede considerarse distribuido aleatoriamente, ya que no se detecta una autocorrelación espacial estadísticamente significativa. Esto implica que no es necesario tener en cuenta la correlación espacial al seleccionar el modelo para la escala espacial utilizada en este estudio.



Tabla S5.4. Frecuencia de ocurrencia (%) de *Phycis blennoides* por estrato de profundidad y total anual en la campaña DEMERSALES.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70–120	121–200	201–500	>500	
1998	0,0	0,0	24,1	91,4	66,7	40,7
1999	0,0	0,0	13,6	60,0	87,5	28,1
2000	0,0	0,0	13,6	66,7	100,0	28,9
2001	0,0	4,8	42,4	93,9	83,3	50,8
2002	0,0	0,0	53,6	87,9	83,3	54,2
2003	0,0	0,0	17,5	66,7	80,0	30,3
2004	0,0	9,5	32,2	70,6	100,0	40,0
2005	0,0	4,2	13,8	52,9	100,0	27,6
2006	0,0	18,2	47,5	71,4	100,0	52,0
2007	0,0	13,6	33,3	88,6	100,0	47,6
2008	0,0	0,0	18,0	62,5	100,0	33,6
2009	0,0	14,3	32,8	94,7	100,0	51,1
2010	0,0	0,0	54,4	85,7	100,0	57,0
2011	0,0	9,5	38,6	90,9	100,0	51,6
2012	0,0	0,0	14,0	69,4	100,0	34,9
2013	0,0	25,0	68,3	94,3	100,0	70,0
2014	0,0	0,0	22,0	68,4	100,0	39,1
2015	0,0	9,1	35,6	82,9	100,0	49,2
2016	0,0	0,0	15,3	47,2	100,0	30,6
2017	0,0	0,0	21,4	79,4	100,0	40,2
2018	0,0	0,0	16,9	85,7	100,0	40,0
2019	0,0	0,0	5,3	40,0	100,0	23,1
Media	0,0	4,9	28,9	74,9	97,1	41,8



Tabla S5.5. Abundancia (N) de *Phycis blennoides* por estrato de profundidad y total anual capturada en la campaña DEMERSALES.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70–120	121–200	201–500	>500	
1998	0	0	29	494	15	538
1999	0	0	17	211	25	253
2000	0	0	13	258	15	286
2001	0	1	63	833	22	919
2002	0	0	102	848	20	970
2003	0	0	15	205	13	233
2004	0	3	63	252	10	328
2005	0	1	16	83	27	127
2006	0	8	53	238	99	398
2007	0	4	57	491	44	596
2008	0	0	42	309	90	441
2009	0	7	93	723	147	970
2010	0	0	166	1190	125	1481
2011	0	2	55	489	111	657
2012	0	0	46	382	175	603
2013	0	7	278	1300	182	1767
2014	0	0	33	252	253	538
2015	0	4	130	536	136	806
2016	0	0	28	230	178	436
2017	0	0	24	431	145	600
2018	0	0	16	343	108	467
2019	0	0	4	147	206	357
Total	0	37	1343	10.245	2146	13.771



Tabla S5.6. Biomasa (kg) de *Phycis blennoides* por estrato de profundidad y total anual capturada en la campaña DEMERSALES.

Año	Estrato de profundidad (m)					Total
	<70	70–120	121–200	201–500	>500	
1998	0,00	0,00	1,23	26,54	4,74	32,50
1999	0,00	0,00	0,87	13,22	5,50	19,58
2000	0,00	0,00	1,68	30,86	5,31	37,85
2001	0,00	0,04	4,76	44,90	11,05	60,75
2002	0,00	0,00	8,87	44,78	3,94	57,59
2003	0,00	0,00	2,76	27,74	2,14	32,64
2004	0,00	0,11	5,11	34,81	6,35	46,38
2005	0,00	0,05	2,10	26,98	8,01	37,13
2006	0,00	0,42	7,63	31,06	33,49	72,60
2007	0,00	0,14	5,59	39,31	18,18	63,22
2008	0,00	0,00	8,63	58,45	28,44	95,52
2009	0,00	0,52	8,04	58,59	45,25	112,40
2010	0,00	0,00	10,02	93,62	28,19	131,82
2011	0,00	0,10	7,73	97,12	31,82	136,78
2012	0,00	0,00	12,37	95,66	58,08	166,11
2013	0,00	0,25	21,09	124,01	69,38	214,72
2014	0,00	0,00	10,02	57,85	89,55	157,41
2015	0,00	0,16	6,43	61,13	60,57	128,29
2016	0,00	0,00	8,84	56,93	73,98	139,76
2017	0,00	0,00	1,88	21,52	60,96	84,36
2018	0,00	0,00	1,77	30,88	41,05	73,70
2019	0,00	0,00	0,99	32,93	75,45	109,37
Total	0,00	1,76	138,38	1108,89	761,43	2010,46

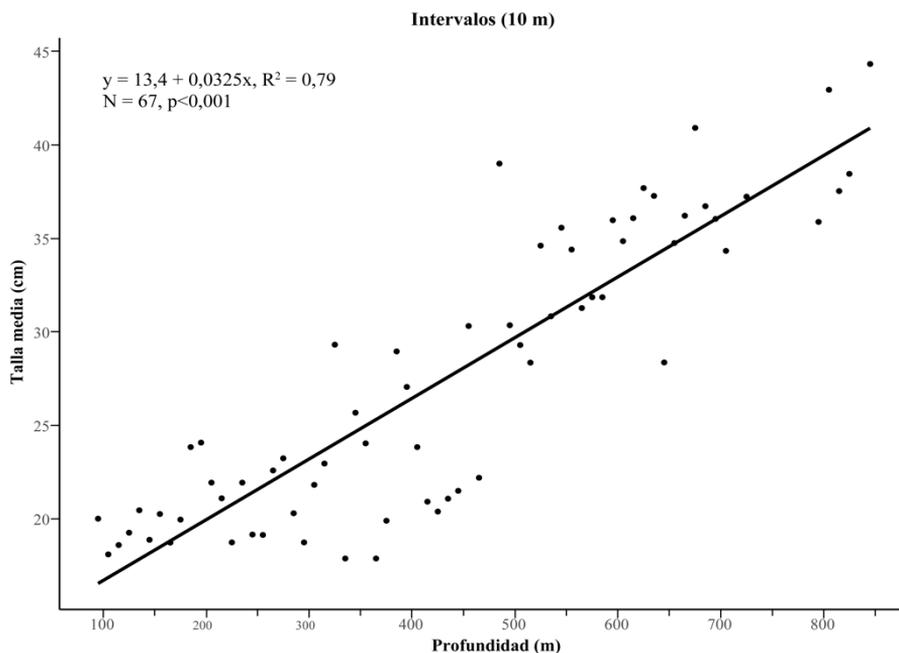


Figura S5.1. Relación entre la longitud media de *Phycis blennoides* y la profundidad de captura. Se muestra la ecuación de regresión lineal que describe la tendencia talla-profundidad en las aguas de Galicia y el mar Cantábrico.

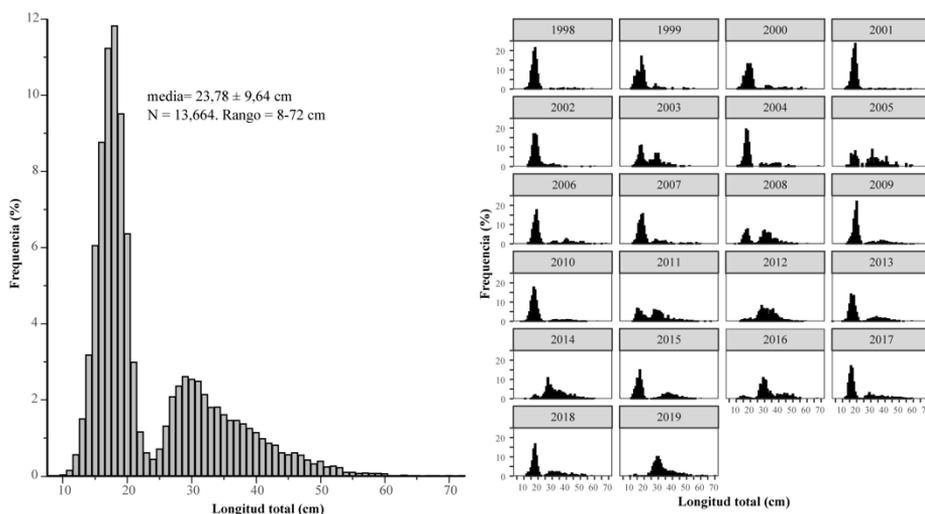


Figura S5.2. Distribución de frecuencias de talla de *Phycis blennoides*: global (1998–2019) (panel izquierdo) y anual (panel derecho).

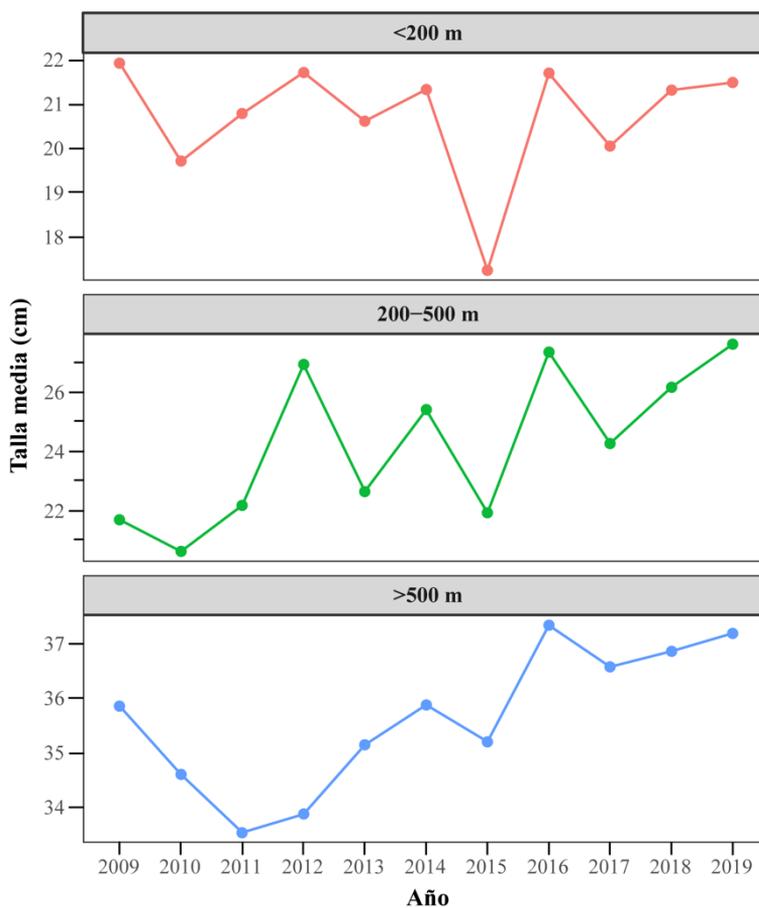
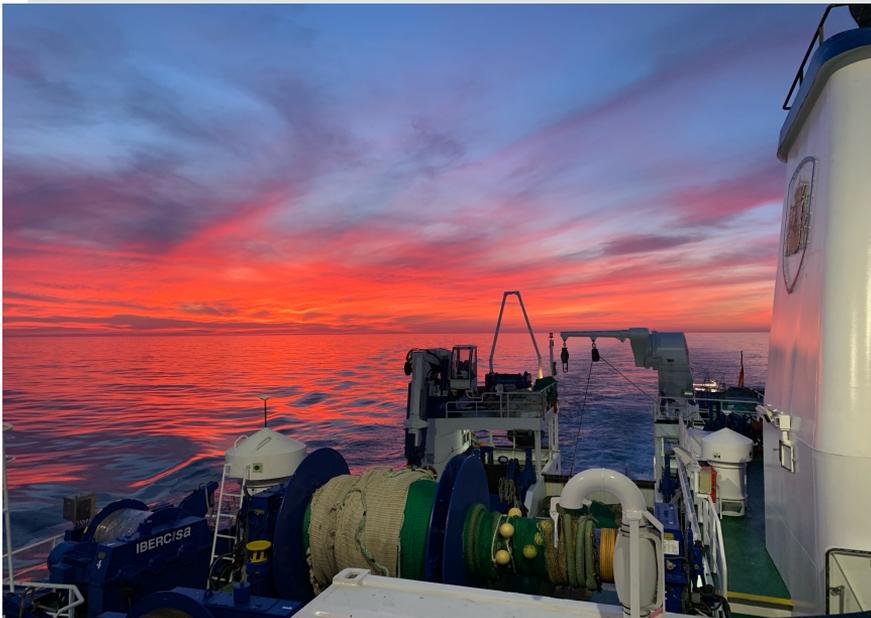


Figura S5.3. Evolución anual del tamaño medio (cm) de *Phycis blennoides* por estrato de profundidad (2009–2019).



Los ecosistemas marinos están sometidos a múltiples presiones ambientales y antrópicas que alteran su estructura y funcionamiento, y comprometen la sostenibilidad de las comunidades pesqueras. Esta tesis analiza la distribución y la dinámica temporal del orden Gadiformes en la plataforma continental de Galicia y el mar Cantábrico, mediante modelos de distribución de especies y técnicas multivariantes aplicadas a una serie histórica de más de veinte años. El objetivo es identificar los factores ambientales que estructuran estas comunidades de peces y caracterizar patrones ecológicos clave que permitan avanzar hacia una gestión pesquera más informada y una planificación espacial marina más eficaz, contribuyendo a la sostenibilidad a largo plazo de los ecosistemas demersales.

Marine ecosystems are subject to multiple environmental and anthropogenic pressures that alter their structure and functioning, compromising the sustainability of fishing communities. This thesis analyzes the spatial distribution and temporal dynamics of the order Gadiformes on the continental shelf of Galicia and the Cantabrian Sea, using species distribution models and multivariate techniques applied to a historical dataset spanning more than twenty years. The aim is to identify the environmental factors that structure these fish communities and to characterize key ecological patterns that can support more informed fisheries management and more effective marine spatial planning, contributing to the long-term sustainability of demersal ecosystems.