Effects of chronic trawling disturbance on the secondary production of suprabenthic and infaunal crustacean communities in the Adriatic Sea (NW Mediterranean)

Efectos de la perturbación crónica por la pesca de arrastre sobre la producción secundaria de las comunidades suprabénticas e infaunales de crustáceos en el Mar Adriático (Mediterráneo NO)

A Ligas1*, AM De Biasi1, M Demestre2, L Pacciardi1, P Sartor1, JE Cartes2

¹ Centro Interuniversitario di Biologia Marina ed Ecologia Applicata "G. Bacci", V. le N. Sauro 4, I-57128 Livorno, Italy. * E-mail: ligas@cibm.it, ligas@discat.unipi.it

² Institut de Ciències del Mar - CMIMA (CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, E-08003 Barcelona, Spain.

Abstract

Towing gears are known to produce several kinds of effects on benthic ecosystems. As small organisms and benthic species with faster growth rates and shorter life histories can withstand the fishing mortality and benefit from reduced competition or predation, trawl fishing can enhance their proliferation. Thus, trawl fishing can lead to biomass loss and production increase, since smaller specimens are more productive than bigger ones. In the present study we evaluate the effects, if any, of trawling on benthic crustacean macrofaunal production rates. Sampling was carried out in two neighbouring sites in the central Adriatic Sea (central Mediterranean), one affected by fishing activity and one not. Production and production/biomass (P/B) ratio of 13 species of peracarid and eucarid crustaceans were estimated using the Hynes size-frequency method. Estimates measured at both sites were compared in order to test the hypothesis that higher production and P/B values should occur in the fished area rather than in the unfished one. Our results indicated that the effects on the species are more complex than expected in regard to this hypothesis, and that they depend on the ecological and behavioural characteristics of the selected species.

Key words: benthic boundary layer, benthos, Mediterranean Sea, secondary production, trawling.

Resumen

Las artes de pesca de arrastre pueden tener varios tipos de efectos sobre los ecosistemas bénticos. Considerando que los organismos pequeños y las especies bénticas con mayores tasas de crecimiento y menores expectativas de vida pueden soportar la mortalidad por pesca y beneficiarse de una reducción en la competencia o depredación, la pesca de arrastre puede propiciar su proliferación y, por ende, resultar en una pérdida de biomasa y un incremento en producción, ya que las especies de menor talla son más productivas que las de mayor tamaño. En el presente estudio se evalúan los efectos, si es que los hay, de la pesca de arrastre sobre las tasas de producción de la macrofauna béntica. Los muestreos se realizaron en dos sitios adyacentes en la parte central del Mar Adriático (Mediterráneo central), uno impactado por actividad de pesca y otro no. Se estimaron la producción y la razón producción/biomasa (P/B) de 13 especies de crustáceos peracáridos y eucáridos mediante el método de frecuencia de tallas de Hynes. Las estimaciones para ambios sitios se compararon para probar la hipótesis de que los valores de producción y P/B deberían de ser mayores en la zona de pesca que en la zona de exclusión a la pesca. Los resultados indican que los efectos sobre las especies son más complejos que los esperados en relación a esta hipótesis, y que dependen de las características ecológicas y el comportamiento de las especies seleccionadas.

Palabras clave: bentos, capa límite béntica, Mar Mediterráneo, pesca de arrastre, producción secundaria.

Introduction

Benthic secondary production is an important component in establishing the energy flow in marine ecosystems. Beyond its ecological interest, secondary production also has economic relevance in demersal communities subject to fishery exploitation (Cartes and Sorbe 1999).

Quantification of the energy flow through benthic communities has traditionally been based only on infauna and epifauna, while vagile macrofauna (suprabenthos or hyperbenthos) have received only little attention. Suprabenthos represents the Benthic Boundary Layer macrofaunal assemblage constituted by small-sized animals (mainly crustaceans)

Introducción

La producción béntica secundaria es un componente importante para establecer el flujo energético en ecosistemas marinos. Más allá de su importancia ecológica, la producción secundaria tiene relevancia económica para las comunidades demersales sujetas a explotación pesquera (Cartes y Sorbe 1999).

La cuantificación del flujo energético a través de las comunidades bénticas tradicionalmente se ha basado sólo en la infauna y epifauna, mientras que la macrofauna móbil (suprabentos o hiperbentos) ha recibido poca atención. El suprabentos representa la población de macrofauna de la capa límite with swimming capacity, living in the sediment-water interface (0–2 m above the bottom) (Mees and Jones 1997). Even though the knowledge of suprabenthic ecology is incomplete, recent studies evidenced higher production/biomass (P/B) ratio for suprabenthos than for infauna (Cartes *et al.* 2002).

Only a few studies have been performed on the changes in production and productivity induced by anthropogenic disturbance (Jennings et al. 2002, Hermsen et al. 2003). Disturbance induced by mobile fishing gear mainly affects the structure of benthic communities, producing changes in patterns of biomass distribution, diversity, and taxonomic composition (Jennings et al. 2002), and modifications of fish or toppredator habitats (Schratzberger et al. 2002). Among large body-size macrofauna, chronic disturbance by trawling can enhance secondary production by eliminating large species or specimens (with corresponding increase in P/B ratio) and by promoting the proliferation of opportunistic taxa (Jennings et al. 2001). However, there should be a threshold beyond which disturbance has an adverse influence on productivity. The influence of trawling activity on secondary production has been considered a crucial factor affecting ecosystem function and the conservation of fish stocks. The lowest trophic levels support the feeding requirements of fish and other predators (Cartes et al. 2002).

The effect of trawling on production has never been assessed by direct estimations of secondary production. Size-spectral methods and multi-linear regression models have generally been applied (Jennings *et al.* 2001) because sorting and taxonomical identification of small animals are time consuming and require specific training.

This study was carried out in the central Adriatic Sea (central Mediterranean), which represents one of the most intensively exploited basins in Italian waters. The fishing ground of the trawl fleet located in Fano harbour was selected as sampling area. The Fano fleet, consisting of 27 otter trawlers (among a total of 131 fishing vessels) (Sánchez et al. 2007), can be divided into three categories according to gross tonnage (GT): large- (>100 GT), medium- (30–100 GT), and small-size (<30 GT) vessels. The fishing ground under study is mostly exploited by medium-size vessels (less frequently by large vessels). The fishing activity is characterized by a clear seasonal pattern. The area is subjected to a high exploitation rate from January to June. Fishing intensity decreases in July when the low availability of demersal resources makes it economically unprofitable to fish in the area. During summer, the Adriatic Sea is subjected to a period of fishing closure lasting from 30 to 45 days. Each year the fishing closure is variable in terms of starting date and duration, but it usually lasts from August to September. After the fishing closure, trawl activity is low in the studied fishing ground and concentrated near the coast.

The Fano fleet employs the traditional trawl net, characterized by a vertical opening of about 1 m. This trawl net is particularly targeted to the catch of those demersal species living close to the bottom. The European hake, *Merluccius merluccius*, and the red mullet, *Mullus barbatus*, represent the béntica constituida por animales pequeños (principalmente crustáceos), con capacidad natatoria y que viven en la interfase agua-sedimento (0–2 m por arriba del fondo) (Mees y Jones 1997). No obstante la falta de información sobre ecología suprabéntica, estudios recientes han mostrado que el suprabentos puede presentar una razón producción/biomasa (P/B) mayor que la infauna (Cartes *et al.* 2002).

Se han realizado pocos estudios sobre los cambios en la producción y la productividad inducidos por perturbaciones antropogénicas (Jennings et al. 2002, Hermsen et al. 2003). Las perturbaciones causadas por las artes de pescas móbiles afectan principalmente la estructura de las comunidades bénticas causando cambios en los patrones de distribución de biomasa, diversidad y composición taxonómica (Jennings et al. 2002), así como modificaciones en los hábitats de peces y predadores mayores (Schratzberger et al. 2002). Entre la macrofauna de mayor tamaño, las severas perturbaciones causadas por la pesca de arrastre pueden aumentar la producción secundaria al eliminar especies o especímenes grandes (con el consecuente incremento en la razón P/B) y al promover la proliferación de taxones oportunistas (Jennings et al. 2001); sin embargo, debe existir un umbral más allá del cual las perturbaciones tienen un afecto adverso sobre la productividad. El impacto de la actividad de los barcos arrastreros en la producción secundaria ha sido considerada un factor crucial que afecta el funcionamiento del ecosistema y la conservación de las poblaciones ícticas. Los niveles tróficos más bajos sostienen las necesidades alimenticias de peces y otros predadores (Cartes et al. 2002).

Nunca se ha evaluado el efecto de la pesca de arrastre sobre la producción mediante estimaciones directas de la producción secundaria. Generalmente se han empleado métodos basados en espectros de tallas y modelos de regresión multilineal (Jennings *et al.* 2001) ya que la clasificación y la identificación taxonómica de animales pequeños requieren mucho tiempo y capacitación específica.

Este estudio se realizó en la parte central del Mar Adriático (Mediterráneo central), en una de las cuencas más fuertemente explotadas en aguas italianas. Se seleccionó la zona de pesca de la flota de arrastre localizada en el puerto de Fano como área de muestreo. Esta flota consta de 27 barcos arrastreros de puertas (entre un total de 131 barcos pesqueros) (Sánchez et al. 2007), que pueden dividirse en tres categorías según su tonelaje bruto (TB): embarcaciones grandes (TB >100 t), embarcaciones medianas (entre 30 y 100 t de TB) y embarcaciones pequeñas (TB < 30 t). La zona de pesca bajo estudio es principalmente explotada por embarcaciones de tamaño mediano y, con menor frecuencia, por embarcaciones grandes. La actividad pesquera se caracteriza por un evidente patrón estacional: la zona está sujeta a una tasa de explotación alta de enero a junio; la intensidad de pesca disminuye en julio cuando ésta no resulta económicamente rentable por la baja disponibilidad de recursos demersales; en verano el Mar Adriático está sujeto a un periodo de veda de 30 a 45 días, el cual cambia cada año en cuanto a su inicio y duración, pero normalmente dura entre most relevant fraction of the landings. The size composition of the catches of both species is made up of specimens larger than their minimum landing size (Sánchez *et al.* 2007). Crustaceans are mainly represented by the mantis shrimp, *Squilla mantis*, and swimming crab, *Liocarcinus depurator*, and cephalopods by *Loligo vulgaris*, *Octopus vulgaris*, and *Sepia officinalis*.

Merluccius merluccius is abundant all year round, while the catches of *Mullus barbatus* are huge in early autumn, just after the fishing closure. *Squilla mantis, Sepia officinalis,* and the common sole, *Solea vulgaris,* are mainly caught in autumn and winter.

The assemblage exploited by the trawl fishery is mostly characterized by predators feeding on benthic and suprabenthic crustaceans, as well as on polychaetes, bivalves, and fishes. Therefore, it is crucial to understand how trawl fishing can affect secondary production processes. In this context, this paper aims to estimate the effects of trawling activity on the production and P/B ratio of some of the most abundant crustacean species in the study area. The production estimates obtained from a fishing ground were compared with those obtained from a neighbouring site not exploited by commercial trawl fishery.

Crustaceans, particularly peracarids, are good target taxa because they are dominant in benthic communities and they are well represented both in infauna and in suprabenthos (Mees and Jones 1997). Peracarids have no free-living larvae, with embryonic development occurring in oostegal bags (marsupia); therefore, they may be expected to be especially vulnerable to disturbance. Among peracarids, different taxa were selected in order to evaluate whether differences in biological features can in turn involve different responses to fishing disturbance.

This study represents the first quantitative estimate of production and P/B ratio of some selected crustaceans in the Adriatic Sea.

Material and methods

The present study was carried out in a sandy area, regularly fished, located some 30 km off the coastline in the central Adriatic Sea, at 50–55 m depth (fig. 1). Two neighbouring sites (1.8 km apart) of about 3.2 km² were identified: one unfished (hereafter U), close to a gas platform, and the other regularly fished by trawling (hereafter F).

In a heavily exploited region, for which information on its pristine state is not available (Drabsch *et al.* 2001, Rochet and Trenkel 2003), finding areas unfished for a sufficient length of time is extremely difficult, and choosing sites near wrecks or gas platforms can be a practical, even if not ideal, solution (Pranovi *et al.* 2000).

The gas platform's 500-m-wide exclusion zone acts as a non-fished area. Sampling was not performed in the internal part of the corridor (100 m), because of the platform's influence on the surroundings, or in the external part (100 m) to exclude interference by accidental fishing along the perimeters of the exclusion zone (De Biasi and Pacciardi 2008).

agosto y septiembre; y después de la época de veda, la actividad de pesca de arrastre es baja y se concentra hacia la costa.

La flota de Fano emplea una red de arrastre tradicional que se caracteriza por una apertura vertical de alrededor de 1 m. Esta red se utiliza principalmente para la captura de especies demersales que viven cerca del fondo. La merluza europea, *Merluccius merluccius*, y el salmonete de fango, *Mullus barbatus*, representan la mayor parte de las capturas. La composición de tallas capturadas de estas dos especies comprende especímenes más grandes que su talla mínima de captura (Sánchez *et al.* 2007). Los crustáceos están principalmente representados por el camarón mantis, *Squilla mantis*, y el cangrejo nadador, *Liocarcinus depurator*, y los cefalópodos por *Loligo vulgaris*, *Octopus vulgaris* y *Sepia officinalis*.

Merluccius merluccius es abundante durante todo el año, mientras que las capturas de *Mullus barbatus* son enormes a principios de otoño, justo después de la época de veda. *Squilla mantis, Sepia officinalis* y el lenguado común, *Solea vulgaris*, se capturan principalmente en otoño e invierno.

La comunidad explotada por la pesquería de arrastre se caracteriza principalmente por predadores que se alimentan de crustáceos bénticos y suprabénticos, así como de poliquetos, bivalvos y peces. Por tanto, es muy importante entender cómo la pesca de arrastre puede afectar los procesos de producción secundaria. En este contexto, el objetivo de este trabajo es estimar los efectos de la actividad de la pesca de arrastre sobre la producción y la razón P/B de algunas de las especies de crustáceos más abundantes en la zona de estudio. Se compararon las estimaciones de la producción en una zona de pesca con las obtenidas de un sitio adyacente donde no se permite la explotación pesquera comercial.

Los crustáceos, en particular los peracáridos, resultan buenos taxones objetivos ya que son dominantes en las comunidades bénticas y representan tanto a la infauna como al suprabentos (Mees y Jones 1997). Los peracáridos no tienen larvas de vida libre y sus embriones se desarrollan en bolsas marsupiales, por lo que se esperaría que fueran muy vulnerables a perturbaciones. Se seleccionaron diferentes taxones de entre los peracáridos para evaluar si las diferencias en sus características biológicas pueden a su vez involucrar respuestas diferentes a la perturbación por pesca.

Este estudio representa la primera estimación cuantitativa de la producción y la razón P/B de algunos crustáceos seleccionados en el Mar Adriático.

Materiales y métodos

Este estudio se llevó a cabo en una zona arenosa, de pesca comercial, localizada a unos 30 km de la costa, en el Mar Adriático central, a 50–55 m de profundidad (fig. 1). Se seleccionaron dos sitios adyacentes (separados por 1.8 km) de unos 3.2 km²: uno donde no se realiza ninguna actividad pesquera (de aquí en adelante llamado U), cerca de una plataforma gasera, y otra donde regularmente se realiza actividad de pesca de arrastre (de aquí en adelante F).

Eight experimental cruises were performed between March 2003 and March 2004: in March, July, two in August, September, October, and November 2003, and in March 2004. During each cruise, vertical temperature profiles were taken by CTD in both areas. Sediments for grain size analysis and organic matter content were collected by box corer ($20 \times 20 \times 30$ cm stainless steel frame) according to the same sampling design used for the infauna (described below). Each sample was washed in 16% hydrogen peroxide for 24 h and then wet-sieved on a 63-µm mesh to sort out the fine fraction. The sand fraction was sieved through a stack of geological test sieves ranging from 0 to +4 phi. The fine fraction was analyzed by sedigraph. Organic matter content was determined by loss on ignition.

Infauna was sampled at ten randomly-selected stations: five within F and five within U. Five replicate samples were collected by Van Veen grab (0.1 m^2) at each station. Sediments were washed through 1-mm mesh sieves. Samples were then fixed in buffered formalin (7%). Suprabenthos was sampled by a sledge equipped with a 0.5-mm mesh, performing two daytime hauls at each site. The sledge was towed on the seabed for 10 min at approximately 1.5 knots (3 km h^{-1}). The samples were fixed in 4% buffered formalin. The infaunal and suprabenthic samples were taken to the laboratory where organisms were sorted, counted, and identified to the lowest possible taxonomic level. Thirteen of the more abundant target species (two infaunal, eleven suprabenthic) were selected for estimating secondary production. The specimens were measured under a dissection microscope (at ×10-40 depending on the species) using an ocular micrometer. Cephalothorax length was measured for mysids and decapods, to the nearest 0.1 mm, from the tip of the rostrum to the mediodorsal margin of the carapace. Amphipod individual size was recorded as total length, from the tip of the rostrum to the end of the telson. All selected specimens were weighed with an accuracy of 10^{-4} g. The smallest species and specimens were grouped to estimate the mean weight of size classes (Cartes and Sorbe 1999).

The Hynes-Hamilton or size-frequency method was applied to estimate annual secondary production (P) according to the following formula:

$$P = \left[i \cdot \sum_{j=1}^{i=1} (d_j - d_{j+1}) \cdot \sqrt{b_j \cdot b_{j+1}}\right] \cdot \frac{12}{\text{CPI}}$$

where *i* is the number of size classes represented in the average length-frequency distribution; d_j and b_j are the density (ind m⁻²) and the biomass (g WW m⁻²), respectively, of the *j*th size class (j = 1, ..., i) in the average length-frequency distribution; and CPI is the cohort production interval (months) (Mees *et al.* 1994, Cartes and Sorbe 1999, Cartes *et al.* 2002).

This method involves the calculation of an annual average length-frequency distribution (mean annual cohort) from quantitative samples taken throughout the year, which can belong to more than one cohort as well. Production is then estimated as the sum of the losses of individuals from one size class to the



Figure 1. Study area (central Adriatic Sea), showing the fished (F) and unfished (U) sites.

Figura 1. Área de estudio (Mar Adriático central) mostrando la zona de pesca (F) y la zona de exclusión a la pesca (U).

En una región explotada, para la cual no existe información sobre su estado prístino (Drabsch *et al.* 2001, Rochet y Trenkel 2003), es muy difícil encontrar zonas libres de pesca durante un periodo de tiempo suficiente, por lo que una solución práctica, aunque no ideal, es escoger sitios cerca de naufragios o plataformas gaseras (Pranovi *et al.* 2000).

La zona de exclusión en un corredor de 500 m de ancho alrededor de la plataforma gasera funciona como una zona vedada a la pesca. No se muestrearon los 100 m del corredor más cercanos a la plataforma para evitar la influencia de ésta en su entorno inmediato, ni tampoco los 100 m más lejanos del corredor para evitar la interferencia de la pesca incidental a lo largo del perímetro de la zona de exclusión (De Biasi y Pacciardi 2008).

Se llevaron a cabo ocho cruceros experimentales entre marzo de 2003 y marzo de 2004: uno en marzo, uno en julio, dos en agosto, uno en septiembre, uno en octubre y uno en noviembre de 2003, y uno en marzo de 2004. Durante cada crucero, en ambos sitios se tomaron perfiles verticales de temperatura con un CTD. Se recolectaron muestras de sedimento para el análisis de tamaño de grano y el contenido de materia orgánica con un nucleador de caja de acero inoxidable $(20 \times 20 \times 30 \text{ cm})$ de acuerdo al mismo diseño experimental usado para la infauna (descrito abajo). Cada muestra se lavó en peróxido de hidrógeno al 16% por 24 h y se tamizó húmeda a través de una malla de 63 µm para separar la fracción fina. La fracción de arena se tamizó por una serie de tamices geológicos con un intervalo de 0 a +4 phi. La fracción fina se analizó por sedigrafía. El contenido de materia orgánica se determinó mediante pérdida por ignición.

La infauna se muestreó en diez estaciones seleccionadas aleatoreamente: cinco dentro de F y cinco dentro de U. En cada estación de muestreo se recolectaron cinco réplicas con una

next plus the biomass loss, compensated by the increase in mean individual weight with increasing age (Mees *et al.* 1994). Mean annual biomass of each species was calculated as the sum of the biomass of all size classes (b_j) in the average length-frequency distribution (Cartes and Sorbe 1999). For each species, P/B ratio (productivity) was calculated using the production, estimated by the Hynes-Hamilton method, and the mean annual biomass. This ratio constitutes a standardized measure allowing comparisons among species having different individual biomass. The CPI was taken when possible from data on the abundance of oostegal females and peaks of abundance of juveniles in the study area, or from existing literature (Dauvin 1988, Cartes *et al.* in press).

Differences in secondary production between U and F were analyzed by comparing production and P/B ratio. The relative differences in production were calculated according to the following formula (Collie *et al.* 2000):

%Diff. =
$$\left[\left(\frac{P_F - P_U}{P_U}\right)\right] \cdot 100$$

where P_F and P_U are the secondary production in the fished and unfished sites, respectively. Differences in P/B ratio between U and F (P/B_F – P/B_U) were also estimated.

For each species, P/B ratio was recalculated using a jacknife procedure, eliminating one experimental cruise each time. The significance of differences between the two sites studied was tested using the Mann-Whitney U test.

According to Jennings *et al.* (2001), higher production and P/B values would be expected in F than in U; yet there should be more species showing higher P/B in F than in U. The null hypothesis (H_0) that 50% of taxa should have higher P/B ratios in F and 50% in U was tested by the chi-square test (G test) and the Wilcoxon matched pairs test.

Results

Temperature, sediment grain size, and organic matter content were similar at both sites (fig. 2). Mean values of nearbottom temperature varied in a narrow range (10.6–11.5°C) during the study period.

A total of 73 crustacean species were collected: 39 suprabenthic and 47 infaunal species (table 1). Among them, 13 target species, 11 suprabenthic and 2 infaunal, were selected for secondary production analyses. A total of 13,197 specimens were measured and weighed (table 2).

The most abundant suprabenthic species were the mysids Anchialina agilis, Leptomysis gracilis, and Erythrops elegans; the amphipods Synchelidium maculatum, Westwoodilla rectirostris, and Perioculodes longimanus; and the decapod Philocheras bispinosus. Some species (Perioculodes longimanus and Processa canaliculata) showed similar mean annual density at both sites, whereas E. elegans, W. rectirostris, and Philocheras bispinosus were more abundant in F, and A.

draga Van Veen (0.1 m²). Las muestras de sedimentos se pasaron por un tamiz de 1 mm de luz de malla, y se fijaron en formol amortiguado al 7%. El suprabentos se muestreó con un trineo equipado con una malla de 0.5 mm, realizándose dos arrastres durante el día en ambios sitios. El trineo se arrastró sobre el lecho marino durante 10 min a aproximdamente 1.5 nudos (3 km h⁻¹). Todas las muestras se fijaron en formol amortiguado al 4% y se transportaron al laboratorio donde los organismos fueron separados, contados e identificados hasta el menor nivel taxonómico posible. Para estimar la producción secundaria se seleccionaron 13 de las especies objetivo más abundantes (2 infaunales y 11 suprabénticas). Los especímenes se midieron bajo un microscopio de disección (a ×10-40 dependiendo de la especie) usando un micrómetro ocular. Para los mísidos y decápodos se midió la longitud cefalotorácica (al 0.1 mm más cercano), de la punta del rostrum hasta el margen mediodorsal del caparazón. La talla individual de los anfipodos se registró como longitud total, de la punta del rostrum hasta el extremo posterior del telson. Todos los especímenes seleccionados se pesaron con una precisión de 10⁻⁴ g. Las especies y los especímenes de menor talla se agruparon para estimar el peso medio de las clases de talla (Cartes y Sorbe 1999).

Se utilizó el método de Hynes-Hamilton o de frecuencia de tallas para estimar la producción secundaria anual (*P*), según la siguiente fórmula:

$$P = \left[i \cdot \sum_{j=1}^{i=1} (d_j - d_{j+1}) \cdot \sqrt{b_j \cdot b_{j+1}}\right] \cdot \frac{12}{\text{CPI}}$$

donde *i* es el número de clases de talla representadas en la distribución longitud-frecuencia media; d_j y b_j son la densidad (ind m⁻²) y la biomasa (g PH m⁻²), respectivamente, de la clase de talla *j* (*j* = 1, ..., *i*) en la distribución media de longitudfrecuencia; y CPI es el intervalo de producción de la cohorte (meses) (Mees *et al.* 1994, Cartes y Sorbe 1999, Cartes *et al.* 2002).

Este método involucra el cálculo de una distribución media anual de longitud-frecuencia (cohorte anual media) a partir de muestras cuantitativas tomadas durante todo el año, que también pueden pertenecer a más de una cohorte. La producción se estima como la suma de las pérdidas de individuos de una clase de talla a la otra más la pérdidad de biomasa, compensada por el incremento en la talla media individual con mayor edad (Mees et al. 1994). La biomasa media anual de cada especie fue calculada como la suma de la biomasa de todas las clases de talla (b_i) en la distribución media de longitud-frecuencia (Cartes y Sorbe 1999). Para cada especie, la razón P/B (productividad) se calculó usando la producción, estimada con el método de Hynes-Hamilton, y la biomasa media anual. Esta razón constituye una medida estandarizada que permite realizar comparaciones entre especies con biomasas individuales diferentes. El CPI se tomó cuando fue posible de los datos de la abundancia de las hembras con bolsa marsupial bien desarrollada, y de los picos de abundancia de juveniles en la zona de *agilis, L. gracilis,* and *S. maculatum* were more abundant in *U*. The two infaunal species chosen were the amphipod *Ampelisca tenuicornis* and the decapod *Callianassa subterranea*.

The size-frequency distributions of the target species at both sites are shown in figures 3-5. No clear differences between *F* and *U* were evident, both in terms of size range and size-frequency distribution. *Callianassa subterranea*, on the contrary, showed size range differences: the smallest specimens were confined to *U* and the larger ones to *F* (fig. 4).

For several species (e.g., the mysids *E. elegans* and *L. gracilis*), oostegal females were found in two separate periods



Figure 2. Dynamics of some environmental variables in the different cruises: temperature at 1 m above the bottom (T_{1mab}), sediment median grain size (D_{50} , microns), and percentage of organic matter (%OM). *F* = fished site; *U* = unfished site.

Figura 2. Dinámica de algunas variables ambientales en los diferentes cruceros: temperatura 1 m por encima del fondo (T_{1mab}), tamaño medio de grano (D_{50} , micras) y porcentaje de materia orgánica (%OM). *F* = zona de pesca; *U* = zona de exclusión a la pesca.

estudio, o de la literatura existente (Dauvin 1988, Cartes *et al.* en prensa).

Se analizaron las diferencias en la producción secundaria entre U y F mediante la comparación de la producción y la razón P/B. Las diferencias relativas en producción fueron calculadas con la siguiente fórmula (Collie *et al.* 2000):

%Diff. =
$$\left[\left(\frac{P_F - P_U}{P_U}\right)\right] \cdot 100$$

donde $P_F y P_U$ son la producción secundaria en el sitio afectado y en el sitio no afectado por la pesca, respectivamente. También se estimaron las diferencias en la razón P/B entre U y F $(P/B_F - P/B_U)$.

Para ambas especies se recalculó la razón P/B mediante el método *jacknife*, eliminando cada vez un crucero experimental. La significancia de las diferencias entre los dos sitios se probó mediante la prueba U de Mann-Whitney.

Según Jennings *et al.* (2001), cabría esperar mayores valores de producción y P/B en F que en U, pero deberían de haber más especies con una mayor razón P/B en F que en U. La hipótesis nula (H_0) de que 50% de los taxones deberían tener mayores razones de P/B en F y 50% en U se probó mediante las pruebas de chi-cuadrada (prueba G) y de pares acoplados de Wilcoxon.

Resultados

La temperatura, el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica fueron similares en ambos sitios (fíg. 2). Durante el periodo de estudio los promedios de temperatura cerca del fondo variaron dentro de un intervalo pequeño (10.6–11.5°C).

Se recolectó un total de 73 especies de crustáceos: 39 suprabénticos y 47 infaunales (tabla 1). De éstas, se seleccionaron 13 especies objetivo, 11 suprabénticas y 2 infaunales, para el análisis de producción secundaria. Se midieron y pesaron un total de 13,197 especímenes (tabla 2).

Las especies suprabénticas más abundantes fueron los mísidos Anchialina agilis, Leptomysis gracilis y Erythrops elegans; los anfipodos Synchelidium maculatum, Westwoodilla rectirostris y Perioculodes longimanus; y el decápodo Philocheras bispinosus. Algunas especies (Perioculodes longimanus y Processa canaliculata) mostraron una densidad media anual similar en ambos sitios, mientras que E. elegans, W. rectirostris y Philocheras bispinosus fueron más abundantes en F, y A. agilis, L. gracilis y S. maculatum lo fueron en U. Las dos especies infaunales seleccionadas fueron el anfipodo Ampelisca tenuicornis y el decápodo Callianassa subterranea.

Las distribuciones de frecuencia de tallas de las especies objetivo en ambos sitios se muestran en las figuras 3-5. No se observaron diferencias claras entre F y U en cuanto a intervalo de tallas o a distribución de frecuencias de talla; sin embargo, *C. subterranea* sí reveló diferencias en cuanto al intervalo de talla, con los especímenes más pequeños en U y los más grandes en F (fig. 4).

Table 1. List of species.Tabla 1. Lista de especies.

Infauna						
Amphipoda	Decapoda					
Ampelisca gibba GO Sars 1882	Alpheus glaber (Olivi 1792)					
Ampelisca sarsi Chevreux 1888	Anapagurus laevis (Bell 1845)					
Ampelisca tenuicornis Liljeborg 1855	Anapagurus serripes (Hope 1851)					
Ampelisca typica (Bate 1856)	Callianassa subterranea (Montagu 1898)					
Eusirus longipes Boeck 1861	Diogenes pugilator (Roux 1829)					
Harpinia crenulata (Boeck 1871)	Dorhynchus thomsoni Wyville Thomson 1873					
Leucothoe lilljeborgi Boeck 1861	Ebalia tuberosa (Pennant 1777)					
Maera schmidtii Stephensen 1915	Galathea cfr. intermedia Lilljeborg 1851					
Paraphoxus oculatus (GO Sars 1879)	Goneplax rhomboides (Linnaeus 1758)					
Photis longicaudata (Bate & Westwood 1862)	Jaxea nocturna Nardo 1847					
Synchelidium maculatum Stebbing 1906	Liocarcinus corrugatus (Pennant 1777)					
Tryphosella longidactyla Ruffo 1985	Liocarcinus depurator (Linnaeus 1758)					
Tryphosites longipes (Bate & Westwood 1861)	Liocarcinus maculatus (Risso 1827)					
Westwoodilla rectirostris (Della Valle 1983)	Liocarcinus vernalis (Risso 1827)					
Cumacea	Liocarcinus cfr. zariquieyi (Gordon 1968)					
Bodotria cfr. scorpioides (Montagu 1804)	Pinnotheres sp. Bosc 1802					
Campylaspis sp. Sars 1865	Processa cfr. edulis (Risso 1816)					
Dyastilis doryphora Fage 1940	Solenocera menbranacea (Risso 1816)					
Dyastilis rugosa G.O. Sars 1865	Upogebia pusilla (Petagna 1792)					
Iphinoe serrata Norman 1867	Stomatopoda					
Iphinoe trispinosa (Goodsir 1843)	Squilla mantis (Linnaeus 1758)					
Leucon mediterraneus GO Sars 1879	Tanaidacea					
Isopoda	Apseudes sp. Leach 1814					
Eurydice sp. Leach 1815	Apseudes latreilli (Milne-Edwards 1828)					
Gnathia sp. Leach 1814	Leptochelia savigny (Krayer 1842)					
Janira maculosa Leach 1814						
S	uprabenthos					

Amphipoda

Ampelisca sp.
Eusirus longipes Boeck 1861
Harpinia crenulata, (Boeck 1871)
Leucothoe lilljeborgi Boeck 1861
Monoculodes gibbosus Chevreux 1888
Paraphoxus oculatus (GO Sars 1879)
Perioculodes longimanus longimanus (Bate & Westwood 1868)
Synchelidium maculatum Stebbing 1906
Westwoodilla rectirostris (Della Valle 1893)

Cumacea

Campylaspis sp. Campylaspis glabra GO Sars 1879 Diastyloides bacescoi Fage 1940 Diastylis doryphora Fage 1940 Diastylis rugosa GO Sars 1865 Diastyloides serrata (GO Sars 1865) Eudorella sp. Iphinoe serrata Norman 1867 Leucon sp. Leucon mediterraneus GO Sars 1879

Decapoda

Aegaeon lacazei (Gourret 1887)
Alpheus glaber (Olivi 1792)
Lucifer typus H. Milne Edwards 1837
Pandalina sp.
Philocheras bispinosus (Hailstone 1835)
Philocheras sculptus (Bell 1847)
Processa acutirostris Nouvel & Holthuis 1957
Processa canaliculata Leach 1815
Processa nouveli Al- Adhub & Williamson 1975
Solenocera membranacea (Risso 1816)
Mysida
Anchialina agilis (GO Sars 1877)
Erythrops elegans (GO Sars 1863)
Heteromysis formosa SI Smith 1864
Gastrosaccus sp.
Gastrosaccus lobatus Nouvel 1951
Leptomysis gracilis (GO Sars 1864)
Mysidopsis angusta GO Sars 1864
Mysidopsis gibbosa GO Sars 1864
Paraleptomysis banyulensis (Bacescu 1966)
Siriella norvegica GO Sars 1869

Table 2. Production and production/biomass ratio (P/B) estimations of the 13 eucarid and peracarid target species. U, unfished site; F, fished site; i, number of size classes in the average length-frequency distribution; CPI, cohort production interval.

Tabla 2. Estimaciones de la producción y la razón producción/biomasa (P/B) de las 13 especies de eucáridos y peracáridos objetivo. *U*, zona de pesca; *F*, zona de exclusión a la pesca; *i*, número de clases de talla en la distribución media de longitud-frecuencia; CPI, intervalo de producción de la cohorte.

Species	Site	Ν	Mean annual biomass (g WW m ⁻²)	Mean annual density (ind m ⁻²)	i	CPI	Production (g WW $m^{-2} yr^{-1}$)	P/B
Suprabenthos								
Anchialina agilis	$U \ F$	1495 1435	0.0012 0.0010	0.9177 0.6065	9 9	11 11	0.00496 0.00343	4.25 3.55
Erythrops elegans	$U \ F$	353 836	0.0001 0.0002	0.3494 0.6097	9 9	6 6	0.00028 0.00056	3.41 3.41
Leptomysis gracilis	$U \ F$	618 671	0.0008 0.0005	0.6580 0.3707	12 12	7 7	0.00321 0.00199	3.91 4.07
Mysidopsis gibbosa	$U \ F$	112 189	0.0001 0.0001	0.0779 0.1109	6 6	7 7	0.00018 0.00025	3.01 2.88
Eusirus longipes	$U \ F$	52 122	0.0001 0.0002	0.0344 0.0809	8 8	7 7	0.00015 0.00050	1.70 2.62
Harpinia crenulata	$U \ F$	58 211	0.0000 0.0000	0.0376 0.1271	9 9	6 6	0.00001 0.00005	2.03 2.57
Perioculodes longimanus	$U \ F$	763 719	0.0001 0.0001	0.5187 0.4606	9 9	5 5	0.00027 0.00025	2.26 2.43
Synchelidium maculatum	$U \ F$	1198 635	0.0002 0.0001	1.1570 0.5115	8 8	6 6	0.00056 0.00024	2.89 3.04
Westwoodilla rectirostris	$U \ F$	668 1173	0.0001 0.0004	0.3739 2.0736	10 10	7 7	0.00019 0.00113	3.02 3.05
Philocheras bispinosus	$U \ F$	263 442	0.0002 0.0013	0.1523 0.3843	10 10	12 12	0.00140 0.00552	5.71 4.11
Processa canaliculata	$U \ F$	40 137	0.0001 0.0006	0.0228 0.0711	9 9	12 12	0.00060 0.00191	5.66 3.23
Infauna								
Ampelisca tenuicornis	$U \ F$	219 177	0.0063 0.0076	5.4340 9.3333	11 11	10 10	0.01375 0.02135	2.20 2.80
Callianassa subterranea	$U \ F$	453 158	0.0332 0.0254	13.2918 12.4444	12 12	10 10	0.12494 0.09154	3.77 3.60

of the year (Ligas *et al.* 2007). Similar results have been reported by Cartes *et al.* (in press) for the Catalan Sea. These findings suggest that most of the selected target species are bivoltine, with two generations per year. The CPI estimates were based on this assumption.

The production and P/B results are summarized in table 2. Eight species (A. tenuicornis, E. elegans, Mysidopsis gibbosa, Eusirus longipes, Harpinia crenulata, W. rectirostris, Philocheras bispinosus, Processa canaliculata) showed higher production values in F (fig. 6). Perioculodes longimanus did not show significant differences between U and F. The remaining four species showed higher production values in U. A significantly higher number of taxa showed higher production values in F according to the G test (G = 11.33, P < 0.001). The same test highlighted a significant trend for amphipods (G = Se encontraron hembras con bolsa marsupial bien desarrollada de varias especies (e.g., los mísidos *E. elegans* y *L. gracilis*) en dos periodos distintos del año (Ligas *et al.* 2007). Cartes *et al.* (en prensa) obtuvieron resultados similares para el Mar Catalán. Esto sugiere que la mayoría de las especies objetivo seleccionadas son bivoltinas, con dos generaciones por año. Las estimaciones del CPI se basaron sobre esta suposición.

En la tabla 2 se resumen los resultados de producción y razón P/B. Ocho especies (A. tenuicornis, E. elegans, Mysidopsis gibbosa, Eusirus longipes, Harpinia crenulata, W. rectirostris, Philocheras bispinosus, Processa canaliculata) mostraron mayores valores de producción en F (fig. 6). Perioculodes longimanus no mostró diferencias significativas entre $U ext{ y} F$, mientras que las cuatro especies restantes

11.16, P < 0.001): four species showed a higher production value in *F*.

No significant trend was detected for P/B ratio, either by the Wilcoxon or the G tests: six species (A. tenuicornis, E. elegans, M. gibbosa, E. longipes, H. crenulata, P. longimanus) showed higher P/B values in F and six in U; W. rectirostris did not show significant differences between U and F. While amphipods showed significantly higher P/B values in F (G = 48.52, P << 0.01; T = 4.00, P < 0.05), mysids and decapods showed higher P/B values in U.

Discussion

The present study was based on a comparative approach under the assumption that the fishing ground and the platform site (unfished) only differ in terms of fishing intensity. In areas with high fishing pressure, such as the Adriatic basin, finding suitable controls is practically impossible; in our case the selection of a site near a platform was the only possible solution. Even though the presence of wrecks or platforms may modify the local benthic communities (Hall *et al.* 1993, Jennings and Kaiser 1998, Ball *et al.* 2000, Pranovi *et al.* 2001), several studies have indicated that their effects on benthic communities are both localized and minor (Currie and Isaacs 2005). mostraron valores de producción más altos en U. Un número significativamente mayor de taxones mostró valores de producción más altos en F según la prueba G (G = 11.33, P < 0.001). La misma prueba indicó una tendencia significativa en los anfípodos (G = 11.16, P < 0.001): cuatro especies mostraron un mayor valor de producción en F.

Ni la prueba de Wilcoxon ni la prueba *G* indicaron una tendencia significativa para la razón P/B: seis especies (*A. tenuicornis, E. elegans, M. gibbosa, E. longipes, H. crenulata, P. longimanus*) mostraron mayores valores de P/B en *F* y seis en *U*; *W. rectirostris* no mostró diferencias significativas entre *U* y *F.* Los anfípodos mostraron valores de P/B significativamente mayores en *F* (G = 48.52, P << 0.01; T = 4.00, P < 0.05), mientras que los mísidos y los decápodos lo hicieron en *U*.

Discusión

El presente estudio se basó en un enfoque comparativo bajo la suposición de que la zona de pesca y la zona de exclusión a la pesca difieren sólo en términos de la intensidad de pesca. En áreas bajo fuerte presión pesquera, como la cuenca del Adriático, es casi imposible encontrar sitios controles adecuados; en nuestro caso, la selección de un sitio cerca de una plataforma gasera fue la única solución posible. A pesar de que la



Figure 3. Amphipods: size-frequency distributions at the fished (*F*) and unfished (*U*) sites. TL = total length. Figura 3. Anfípodos: distribución de las frecuencias de talla en la zona de pesca (*F*) y en la zona de exclusión a la pesca (*U*). TL = longitud total.



Figure 4. Decapods: size-frequency distributions at the fished (*F*) and unfished (*U*) sites. CL = cephalothorax length.

Figura 4. Decápodos: distribución de las frecuencias de talla en la zona de pesca (F) y en la zona de exclusión a la pesca (U). CL = longitud cefalotorácica.

presencia de naufragios y plataformas puede modificar las comunidades bénticas locales (Hall *et al.* 1993, Jennings y Kaiser 1998, Ball *et al.* 2000, Pranovi *et al.* 2001), varios estudios han indicado que sus efectos sobre las comunidades bénticas son localizados y menores (Currie y Isaacs 2005).

Desde la expedición *Hvar* (Hoenigman 1968), este estudio es la primera contribución al conocimiento de las comunidades bénticas de crustáceos del Mar Adriático con especial énfasis en el suprabentos (Ligas *et al.* 2007). Los crustáceos bénticos son considerados una de las principales fuentes de alimento para los mayores predadores marinos como los peces; por tanto, el conocimiento de su composición específica y dinámica de producción secundaria es de importancia económica para las comunidades bentónicas explotadas por las pesquerías (Cartes y Sorbe 1999).

Las actividades de pesca pueden producir una gran variedad de efectos sobre los ecosistemas marinos: cambios en las relaciones entre predador y presa, la estructura trófica (Cartes y Sorbe 1999, Cartes et al. 2001), la distribución de abundancia y el tamaño de talla (Jennings et al. 2001, Kaiser et al. 2002, Hermsen et al. 2003), la selección genética y las poblaciones de especies no objetivo (Pranovi et al. 2001). Además, también pueden haber alteraciones en el hábitat béntico, como un incremento en los sedimentos suspendidos o la creación de surcos en el lecho marino. La persistencia y la magnitud de estos efectos depende del tipo de fondo y de las propiedades texturales de los sedimentos. De hecho, varios autores (Kaiser y Spencer 1996, Collie et al. 2000, Simonini et al. 2005) han mostrado que los fondos lodosos y sus comunidades bénticas asociadas son más vulnerables a la pesca de arrastre que los fondos arenosos.



Figure 5. Mysids: size-frequency distributions at the fished (*F*) and unfished (*U*) sites. CL = cephalothorax length. Figure 5. Misidos: distribución de las frecuencias de talla en la zona de pesca (*F*) y en la zona de exclusión a la pesca (*U*). CL = longitud cefalotorácica.



Figure 6. Percentage difference (*R* index) in production between the fished (*F*) and unfished (*U*) sites, and difference in production/ biomass ratio (P/B) between *F* and *U*. Black bars, infauna; white bars, suprabenthos. Significance level of the Mann-Whitney *U* test is also shown: *P < 0.05, **P < 0.01, and ns = not significant.

Figura 6. Diferencia porcentual (índice *R*) en la producción entre la zona de pesca (*F*) y la zona de exclusión a la pesca (*U*), y diferencia en la razón producción/biomasa (P/B) entre *F* y *U*. Barras negras, infauna; barras blancas, suprabentos. También se muestra el nivel de significancia de la prueba *U* de Mann-Whitney: *P < 0.05, **P < 0.01 y ns = no significativo.

Since the *Hvar* expedition (Hoenigman 1968), the present study is the first contribution to the knowledge of Adriatic Sea crustacean benthic assemblages with special reference to suprabenthos (Ligas *et al.* 2007). Benthic crustaceans are considered one of the main food source for marine top predators such as fish; hence, knowledge of their species composition and their secondary production dynamics assumes an economic importance in those benthic communities subject to fisheries exploitation (Cartes and Sorbe 1999).

Fishing activities can produce a great variety of effects on marine ecosystems: changes in predator-prey relationships, food-web structure (Cartes and Sorbe 1999, Cartes *et al.* 2001), abundance and body-size distributions (Jennings *et al.* 2001, Kaiser *et al.* 2002, Hermsen *et al.* 2003), genetic selection, and the population of non-target species (Pranovi *et al.* 2001). In addition, benthic habitat alteration, such as the increase in

Asimismo, la perturbación provocada por los arrastres favorece la proliferación de individuos más pequeños, así como de las especies bénticas con mayores tasas de crecimiento y menor longevidad (Jennings *et al.* 2001), resultando en una pérdida en biomasa y un incremento en producción, ya que los especímenes de menor talla son más productivos (Brey 1990, 1999; Jennings *et al.* 2001; Hermsen *et al.* 2003). Por ello se esperaba obtener mayores valores de producción y P/B en el sitio explotado que en el sitio libre de pesca.

Nuestros resultados sugieren que los efectos en las especies seleccionadas son más complejos que los esperados según esta hipótesis. Más bien se observaron dos patrones distintos: los mísidos, excepto *L. gracilis*, y los decápodos mostraron mayores valores de P/B en *U*, mientras que los anfípodos mostraron un patrón opuesto, tal y como se ha observado en el Mar Catalán (Cartes *et al.* en prensa).

suspended sediments or the creation of furrows on the sea bed, can largely occur. The persistence and the magnitude of these effects depend on the bottom type and on the textural properties of the sediments. In fact, many authors (Kaiser and Spencer 1996, Collie *et al.* 2000, Simonini *et al.* 2005) have shown that muddy bottoms and their associated benthic assemblages are more vulnerable to trawling than their sandy counterparts.

Moreover, trawling disturbance favours the proliferation of smaller individuals and benthic species with faster growth rates and shorter life histories (Jennings *et al.* 2001), leading to a loss in biomass and an increase in production, since smaller specimens are more productive (Brey 1990, 1999; Jennings *et al.* 2001; Hermsen *et al.* 2003). We therefore expected to obtain higher production and P/B values at the exploited site than in the unfished area.

Our results suggest that the effects on the selected species are more complex than expected according to this hypothesis. In fact, two distinct patterns were observed: mysids, except *L. gracilis*, and decapods showed higher P/B values in *U*, while amphipods showed the opposite pattern, as similarly reported for the Catalan Sea (Cartes *et al.* in press).

These two opposite behaviours could be explained in terms of biological and ecological features of these taxa. Mysids, living mainly in the water column, are characterized by very marked swimming abilities and constitute the most strictly hyperbenthic group. These characteristics could allow mysids to be less affected by trawl fishing disturbance. On the contrary, amphipods are less mobile and more linked to bottom sediments than mysids, consequently they are more exposed to trawling. Tube-dwelling infaunal amphipods, such as *A. tenuicornis*, showed higher P/B values in *F*, reflecting their high vulnerability to physical disturbance occurring in the sediments.

These results suggest that production and P/B ratio can be suitable indicators of the trawling impact only if a group of species with different ecological characteristics belonging to several trophic guilds is selected. This approach allows achieving different responses that reflect the effects of trawling on the impacted community as a whole (Piet and Jennings 2005).

Acknowledgements

The study is part of the EU project (Q5RS-2002-00787) "Response of benthic communities and sediment to different regimens of fishing disturbance in European coastal waters (RESPONSE)". The authors are grateful to all the persons that, in different ways, participated in the collection of data in this study.

References

Ball BJ, Fox G, Munday BW. 2000. Long- and short-term consequences of a Nephrops trawl fishery on the benthos and environment of the Irish Sea. ICES J. Mar. Sci. 57: 1315–1320.

Estos dos comportamientos opuestos se pueden explicar en términos de las características biológicas y ecológicas de estos taxones. Los mísidos, que viven principalmente en la columna de agua, se caracterizan por su notable capacidad natatoria y constituyen el grupo más estrictamente hiperbéntico; dadas estas características podrían resultar menos afectados por la pesca de arrastre. Por el contrario, los anfipodos son menos móviles que los mísidos y, consecuentemente, están más expuestos a los arrastres. Los anfipodos infaunales que viven en tubos, como *A. tenuicornis*, mostraron mayores valores de P/B en *F*, lo que refleja su gran vulnerabilidad a las perturbaciones físicas de los sedimentos.

Estos resultados sugieren que la producción y la razón P/B pueden ser indicadores adecuados del impacto de la pesca de arrastre sólo si se selecciona un grupo de especies con diferentes características ecológicas y que pertenen a varios níveles tróficos. Este enfoque permite obtener distintas respuestas que reflejan la influencia de la pesca de arrastre sobre la comunidad impactada en general (Piet y Jennings 2005).

Agradecimientos

Este estudio es parte del proyecto de la Unión Europea (Q5RS-2002-00787) "Respuesta de diferentes comunidades bénticas y el sedimento a distintos regímenes de perturbaciones pesqueras en aguas costeras europeas (RESPONSE)". Los autores agradecen a todas las personas que de alguna forma u otra participaron en la recolección de los datos para este trabajo.

Traducido al español por Christine Harris.

- Brey T. 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. Meeresforschung 32: 329–343.
- Brey T. 1999. Growth performance and mortality in aquatic macrobenthic invertebrates. Adv. Mar. Biol. 35: 153–223.
- Cartes JE, Sorbe JC. 1999. Estimating secondary production in bathyal suprabenthic peracarid crustaceans from the Catalan Sea slope (western Mediterranean; 391–1255 m). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 239: 195–210.
- Cartes JE, Elizalde M, Sorbe JC. 2001. Contrasting life-histories, secondary production, and trophic structure of Peracarid assemblages of the bathyal suprabenthos from the Bay of Biscay (NE Atlantic) and the Catalan Sea (NW Mediterranean). Deep-Sea Res. 48: 2209–2232.
- Cartes JE, Brey T, Sorbe JC, Maynou F. 2002. Comparing productionbiomass ratios of benthos and suprabenthos in macrofaunal marine crustaceans. Can. J. Aquat. Fish. Sci. 59: 1616–1625.
- Cartes JE, Ligas A, De Biasi AM, Pacciardi L, Sartor P. Small spatialscale changes in productivity of suprabenthic and infaunal crustaceans at the continental shelf of the Ebro Delta (western Mediterranean): Influence of environmental variables. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. in press.
- Collie JS, Hall SJ, Kaiser MJ, Poiner IR. 2000. A quantitative analysis of fishing impacts on shelf-sea benthos. J. Anim. Ecol. 69: 785–798.

- Currie DR, Isaacs LR. 2005. Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. Mar. Environ. Res. 59: 217–233.
- Dauvin JC. 1988. Biologie, dynamique, et production de populations de crustacés amphipodes de la Manche occidentale. 1. *Ampelisca tenuicornis* (Lilljeborg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 118: 55–84.
- De Biasi AM, Pacciardi L. 2008. Macrobenthic communities in a fishery exclusion zone and in a trawled area of the middle Adriatic Sea (Italy). Cienc. Mar. 34: 433–444.
- Drabsch SL, Tanner JE, Connell SD. 2001. Limited infaunal response to experimental trawling in previously untrawled areas. ICES J. Mar. Sci. 58: 1261–1271.
- Hall SJ, Robertson MR, Basford DJ, Heaney SD. 1993. The possible effects of fishing disturbance in the northern North Sea: An analysis of spatial patterns in community structure around a wreck. Neth. J. Sea Res. 31: 201–208.
- Hermsen JM, Collie JS, Valentine PC. 2003. Mobile fishing gear reduces benthic megafaunal production on Georges Bank. Mar. Ecol. Prog. Ser. 260: 97–108.
- Hoenigman J. 1968. Sur les Mysidaces des eaux ouvertes de l'Adriatique septentrionale. Rapp. Comm. Int. Mer Médit. 19: 449.
- Jennings S, Kaiser MJ. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. Adv. Mar. Biol. 34: 201–352.
- Jennings S, Dimore TA, Duplisea DD, Warr KJ, Lancaster JE. 2001. Trawling disturbance can modify benthic production processes. J. Anim. Ecol. 70: 459–475.
- Jennings S, Nicholson MD, Dinmore TA, Lancaster JE. 2002. Effects of chronic trawling disturbance on the production of infaunal communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 243: 251–260.
- Kaiser MJ, Spencer BE. 1996. The effects of beam-trawl disturbance on infaunal communities in different habitat. J. Anim. Ecol. 65: 348–358.
- Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, Poiner IR. 2002. Modification of marine habitat by trawling activities: Prognosis and solutions. Fish Fish. 3: 114–136.

- Ligas A, Sartor P, Sartini M, Vannucci A, De Ranieri S, Cartes JE. 2007. Hyperbenthic Mysidae Haworth, 1825 (Peracarida, Mysida) from the continental shelf of the northern Adriatic Sea. Crustaceana 80: 969–977.
- Mees J, Jones M. 1997. The hyperbenthos. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 35: 221–255.
- Mees J, Abdulkerim Z, Hamerlynck O. 1994. Life history, growth and production of *Neomysis integer* in the Westerschelde estuary (SW Netherlands). Mar. Ecol. Prog. Ser. 109: 43–57.
- Piet GJ, Jennings S. 2005. Response of potential fish community indicator to fishing. ICES J. Mar. Sci. 62: 214–225.
- Pranovi F, Raicevich S, Franceschini G, Farrace MG, Giovanardi O. 2000. Rapido trawling in the northern Adriatic Sea: effects on benthic communities in an experimental area. ICES J. Mar. Sci. 57: 517–524.
- Pranovi F, Raicevich S, Franceschini G, Torricelli P, Giovanardi O. 2001. Discard analysis and damage to non-target species in the "rapido" trawl fishery. Mar. Biol. 139: 863–875.
- Rochet MJ, Trenkel VM. 2003. Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60: 86–99.
- Sánchez P, Sartor P, Recasens L, Ligas A, Martin J, De Ranieri S, Demestre M. 2007. Trawl catch composition during different fishing intensity periods in two Mediterranean demersal fishing grounds. Sci. Mar. 71: 765–773.
- Schratzberger M, Dinmore TA, Jennings S. 2002. Impacts of trawling on the diversity, biomass and structure of meiofauna assemblages. Mar. Biol. 140: 83–93.
- Simonini R, Ansaloni I, Pagliai AM, Bonvicini A, Cavallini F, Iotti M, Mauri M, Montanari G, Preti M, Rinaldi A, Prevedelli D. 2005. The effects of sand extraction on the macrobenthos of a relict sand area (northern Adriatic Sea): Results 12 months post-extraction. Mar. Pollut. Bull. 50: 768–777.

Recibido en diciembre de 2008; aceptado en mayo de 2009.