

22(1)

Análisis de la idoneidad del hábitat de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) y el berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka (País Vasco, norte de España)



Nere Zorrozua Gamboa
Juan Bald
Guillem Chust
Ibon Galparsoro
Mireia Valle

Nere Zorrozua Gamboa, Juan Bald, Guillem Chust, Ibon Galparsoro, Mireia Valle, 2015. Análisis de la idoneidad del hábitat de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) y el berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka (País Vasco, norte de España). Revista de Investigación Marina, AZTI-Tecnalia, 22(1): 1-14

La serie '*Revista de Investigación Marina*', editada por la Unidad de Investigación Marina de Tecnalia, cuenta con el siguiente Comité Editorial:

- Editor:** Dr. Ángel Borja
- Adjunta al Editor:** Dña. Mercedes Fernández Monge e Irantzu Zubiaur
(coordinación de las publicaciones)
- Comité Editorial:** Dr. Lorenzo Motos
Dr. Adolfo Uriarte
Dr. Michael Collins
Dr. Javier Franco
D. Julien Mader
Dña. Marina Santurtun
D. Victoriano Valencia
Dr. Xabier Irigoien
Dra. Arantza Murillas
Dr. Josu Santiago

La '*Revista de Investigación Marina*' de Tecnalia edita y publica investigaciones y datos originales resultado de la Unidad de Investigación Marina de Tecnalia. Las propuestas de publicación deben ser enviadas al siguiente correo electrónico aborja@azti.es. Un comité de selección revisará las propuestas y sugerirá los cambios pertinentes antes de su aceptación definitiva.



Edición: 1.ª Febrero 2015
© AZTI
ISSN: 1988-818X
Unidad de Investigación Marina
Internet: www.azti.es
Edita: Unidad de Investigación Marina de Tecnalia
Herrera Kaia, Portualdea
20110 Pasaia
Foto portada: © Iñigo Onandia

© AZTI 2014. Distribución gratuita en formato PDF a través de la web: www.azti.es/RIM

Análisis de la idoneidad del hábitat de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) y el berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka (País Vasco, norte de España)

Nere Zorrozua Gamboa¹, Juan Bald², Guillem Chust, Ibon Galparsoro, Mireia Valle.

Resumen

En el estuario del Oka (País Vasco, norte de España), la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) y el berberecho (*Cerastoderma edule*) son explotados por pescadores profesionales y no profesionales. En respuesta a la explotación marisquera de la que son objeto, desde 1998 se viene realizando el seguimiento del estado de los recursos de ambas especies. Por otra parte, la modelización del hábitat de las especies es una herramienta cada vez más utilizada como complemento para la gestión de los recursos naturales. En este trabajo se han realizado modelos de tipo Generalized Additive Models (GAM) para estimar la densidad y biomasa para la almeja fina y el berberecho en todo el estuario del Oka. Los modelos de predicción de densidad y biomasa de almeja explican un 52,4% y 58,5% de varianza y tienen una validación de 37,6% y 34,4%, respectivamente, mientras que en el caso del berberecho, los modelos de predicción explican un 34,2% y 22,1% de varianza y tienen una validación de 19,7% y 25,1%, para la densidad y la biomasa, respectivamente. Los modelos pueden mejorarse en un futuro añadiendo nuevas variables ambientales y con una mejor cobertura de muestras biológicas así como físicas (por ejemplo datos de sedimentos), pero aun así, los resultados obtenidos son coherentes con los datos de evaluación de los recursos obtenidos anteriormente.

Palabras clave: *Ruditapes decussatus*, *Cerastoderma edule*, modelo de hábitat, GAM, densidad, biomasa.

Abstract

The grooved carpet shell (*Ruditapes decussatus*) and the common cockle (*Cerastoderma edule*) are exploited by professional and non-professional fishermen at the Oka estuary (Basque Country, northern Spain). In order to evaluate this exploitation a research on the evolution of both species has been conducted since 1998. Species habitat modeling is a tool increasingly used as a complement to the management of natural resources. In this investigation Generalized Additive Models (GAM) have been applied to estimate the density and biomass for both species in the entire Oka estuary. Predictive models of *Ruditapes* density and biomass explain 52.4% and 58.5% of variance and have a validation of 37.6% and 34.4%, respectively, while in the case of *Cerastoderma* predictive models explain 34.2% and 22.1% of variance and have a validation of 19.7% and 25.1%, for the density and the biomass, respectively. The models can be improved in the future by adding new environmental variables and with a better coverage of biological and physical samples (e.g. sediment data), but even so, the results obtained are consistent with the resource assessment data obtained previously.

Keywords: *Ruditapes decussatus*, *Cerastoderma edule*, habitat model, GAM, density, biomass.

Introducción

El estuario del Oka, al igual que otros estuarios vascos como los del Butrón o Bidasoa, presenta una explotación marisquera de las poblaciones de bivalvos que habitan los sustratos blandos. Su objetivo principal son la almeja fina (*Ruditapes decussatus* L.) y el berberecho (*Cerastoderma edule* L.), que son explotados tanto por pescadores profesionales como por no profesionales (Bald, 2013). La fuerte presión humana suele ser la principal responsable de que en determinados estuarios del País Vasco se puedan encontrar biomazas muy reducidas de los recursos (Borja, 1989).

La almeja fina y el berberecho, bivalvos filtradores infaunales, son unos habitantes comunes de la zona intermareal y submareal somera de fondos blandos en estuarios y costas del norte de España, donde es un recurso económico importante (Rodríguez-Moscoso y Arnáiz, 1998). La explotación de los recursos marinos renovables plantea problemas de gestión que aúnan aspectos biológicos, económicos y sociales (Fernández Cortés *et al.*, 1984; 1987a; 1987b) a tener en cuenta para mantener tanto la actividad extractiva como las poblaciones de las especies explotadas (Bald *et al.*, 2007).

Las bajas biomazas detectadas por determinados autores en la década de los 80 en estuarios vascos como el de Oka, la ausencia de un seguimiento del recurso, a excepción de los trabajos realizados por Borja (1989, 1991), y la necesidad de la Dirección de Pesca y Acuicultura del Gobierno Vasco de conocer la situación real del

AZTI, Unidad de Investigación Marina, Herrera Kaia, Portualdea z/g, 20110 Pasaia, España

¹nerezorrozua@gmail.com; ²jbald@azti.es

recurso para su posterior gestión, dieron lugar al inicio del seguimiento del recurso por parte de la Unidad de Investigación Marina de la Fundación AZTI en 1998 (Borja y Bald, 2000; Bald y Borja, 2001, 2002; Borja y Bald, 2002; Bald *et al.*, 2003; Bald y Borja, 2005; Bald, 2013). Desde entonces se viene realizando el seguimiento del estado de los recursos de almeja y berberecho en los estuarios del Oka, Butrón y Bidasoa en el País Vasco, en respuesta a la explotación marisquera de la que son objeto.

La predicción de la distribución de especies y el modelado de la idoneidad del hábitat, a través de escalas espaciales grandes, es en la actualidad un reto importante en la ecología marina (Reiss *et al.*, 2014). El conocimiento resultante es de gran utilidad en el apoyo a la aplicación de la legislación ambiental, la gestión integrada de las zonas costeras y la gestión pesquera basada en el ecosistema (Galparsoro *et al.*, 2009).

La modelización de los hábitats de las especies es una herramienta cada vez más utilizada como complemento para la gestión de los recursos naturales (Guisan y Zimmermann, 2000; Galparsoro *et al.*, 2009). Se han desarrollado diferentes técnicas estadísticas y matemáticas para desarrollar modelos predictivos de hábitat (Guisan y Zimmermann, 2000). La aplicación de los modelos de distribución de hábitat ha ayudado a la mejor comprensión de las necesidades de determinadas especies en relación con su nicho ecológico, así como a la hora de predecir la distribución espacial de determinadas especies (Galparsoro *et al.*, 2009).

En los últimos años se han desarrollado varias técnicas para construir modelos de distribución de especies (en inglés *Spatial Distribution Models* o SDM) (Elith y Leathwick, 2009; Franklin, 2009; Guisan y Thuiller, 2005). Los modelos de distribución de hábitat vinculan estadísticamente las observaciones de campo a un conjunto de variables ambientales o predictores espaciales, lo que refleja algunas de las características clave del nicho (Guisan y Zimmermann, 2000; Hirzel y Guisan, 2002). En concreto, el modelado de la idoneidad del hábitat se ha utilizado con éxito en la comprensión de los requisitos de nicho de especies y en la predicción de la distribución potencial de especies. Por ejemplo, se ha aplicado a la langosta (*Panurilus argus*), utilizando datos de satélite en aguas poco profundas (Bello *et al.*, 2005), a los corales-gorgonia en aguas profundas (Bryan y Metaxas, 2007), a la distribución de langosta (*Munida* sp.) en aguas profundas (Wilson *et al.*, 2007), a mapas de comunidades de macrobentos (Degraer *et al.*, 2008), a la cartografía predictiva de la riqueza de especies de peces (Pittman *et al.*, 2007) y al desplazamiento de poblaciones de copépodos por el cambio climático (Chust *et al.*, 2014). La aplicación de estos métodos a especies marinas, vinculados estrechamente al medio bentónico, requiere de información fiable sobre las características de los fondos marinos (Galparsoro *et al.*, 2009).

El principal objetivo del presente trabajo consiste en llevar a cabo el análisis de la posible relación entre la distribución de las poblaciones de almeja fina y berberecho y los diversos factores ambientales que pudieran regular su distribución espacial en el estuario del Oka. Para ello se han definido los siguientes objetivos específicos: (i) recopilar la información biológica de las poblaciones de almeja fina y berberecho en este estuario desde 1998 hasta la actualidad, (ii) recopilar información relativa a las características del hábitat del estuario: características del sustrato (granulometría, pendiente y altura) y de las corrientes (velocidad), (iii) integrar toda la información recopilada en un Sistema de

Información Geográfica, (iv) analizar las posibles relaciones entre las características físicas del hábitat y las distribuciones de almeja fina y berberecho, (v) desarrollar modelos de predicción del hábitat de la almeja fina y del berberecho.

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio es el estuario del río Oka, situado en la Reserva de la Biosfera de Urdaibai, en la costa de Bizkaia, al norte de la Península Ibérica (Figura 1). Es uno de los estuarios más diversos biológicamente y mejor conservados del País Vasco. Se diferenciarán 3 zonas en el estuario: la zona de Txatxarramendi, la zona de Arketas y una zona Interior.



Figura 1. Situación del estuario del río Oka respecto a Europa y la costa vasca (Bustamante, 2013).

Información biológica

La información biológica de almeja y berberecho procede del seguimiento del estado de los recursos marisqueros realizado por AZTI en el estuario del Oka (Borja y Bald, 2000; Bald y Borja, 2001, 2002; Borja y Bald, 2002; Bald *et al.*, 2003; Bald y Borja, 2005; Bald, 2013). Esta información consiste en densidad (número de individuos por metro cuadrado) y biomasa (peso por metro cuadrado) a partir de 83 estaciones de muestreo distribuidas en tres zonas del estuario (Txatxarramendi, Arketas e Interior) (Figura 2).

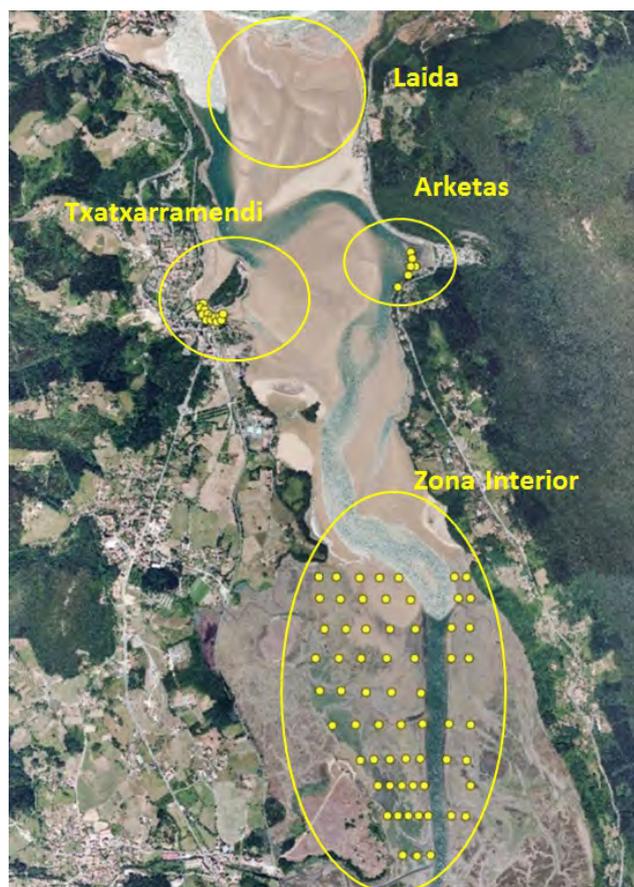


Figura 2. Área de estudio y estaciones de muestreo de almeja fina en las diferentes zonas del estuario del Oka (Txatxarramendi, Arketas, zona interior y la playa de Laida).

Los muestreos se realizaron desde el año 1999 al año 2013, en invierno y en verano (en 1999 sólo en invierno). Además de la información biológica, en cada estación de muestreo se recogieron datos de granulometría (tamaño medio de grano) y, por supuesto, de la localización exacta de cada estación.

Información del hábitat

Para la información del hábitat, se utilizaron los datos de las variables ambientales generadas por Valle *et al.* (2014). Se recogieron cuatro variables a una resolución de 1m que incluían características topográficas, sedimentológicas e hidrográficas del área de estudio. Los datos de las variables topográficas (profundidad y pendiente) proceden del Modelo Digital de Elevaciones (MDE) de alta resolución, derivado de la fusión de datos de la batimetría aérea y de los datos LiDAR topográficos (Chust *et al.*, 2010). La capa de velocidad máxima de corriente procede de un modelo hidrodinámico MOHID (www.mohid.com). La capa de la variable tamaño medio de grano procede del análisis de interpolación de 316 muestras de sedimento.

Modelo de predicción

Existen diferentes técnicas de modelado, como el ENFA (Ecological Niche Factor Analysis) (Hirzel *et al.*, 2002) o el

MaxEnt (*Maximum Entropy*) (Phillips *et al.*, 2004) por ejemplo, que generan modelos de presencia/ausencia a partir de datos de presencia. En este trabajo se utilizó la extensión *Marine Geospatial Ecology Tools* para ArcGIS (ESRI), que permite generar modelos de abundancia. El paquete MGET (*Marine Geospatial Ecology Tools*) actúa como interfaz para usar el programa de análisis estadístico R que relaciona las capas de información biótica con las capas de información abiótica.

Se generaron capas vectoriales con la información biológica (densidad y biomasa) y localización de las estaciones de muestreo y capas ráster con información del hábitat (altura, pendiente, tamaño medio de grano, y velocidad de la corriente). Para cada estación de muestreo se extrajeron de las capas ráster valores de altura, pendiente y velocidad de la corriente. La información del tamaño medio de grano presente en cada estación procedió de los muestreos.

Para ambas especies, almeja y berberecho, se trabajaron dos variables bióticas (variables respuesta) diferentes en cada caso, densidad y biomasa. Por otro lado, se ha trabajado con cuatro variables ambientales o variables predictivas: Altura (MDE), Tamaño medio de grano (Media), Pendiente (Slope) y Velocidad de la corriente (Vel). Se analizaron la distribución y la respuesta de la densidad y biomasa de la almeja y el berberecho frente a las variables predictivas, para definir el tipo de distribución y transformación a la hora de generar el modelo, y así poder explicar un mayor porcentaje de la varianza.

Los modelos generados fueron de tipo GAM (*Generalized Additive Models*). Este tipo de modelos permiten el ajuste de modelos no lineales para una amplia variedad de distribuciones estadísticas (Chust *et al.*, 2014).

Se analizaron las diferentes posibilidades de generar modelos utilizando diferentes datos (todos los datos, todos los datos de invierno, todos los datos de verano, medias de datos para cada estación de muestreo, medias de los datos de verano para cada estación de muestreo y medias de los datos de invierno para cada estación de muestreo), con el fin de usar los que proporcionarían un modelo más fiable. Para eso se hizo la validación de unos modelos preliminares mediante un proceso de validación cruzada (*cross-validation*) consistente en utilizar un grupo de datos externo (un tercio de los datos seleccionado aleatoriamente) para validar el modelo generado (con dos tercios de los datos). Este proceso se hizo tres veces, utilizando un grupo de datos completamente diferente cada vez para validar el modelo (método conocido como k-fold).

Una vez elegidos los tipos de datos en base a su fiabilidad, que proporciona la validación cruzada, se generaron modelos para la densidad y biomasa y con las diferentes variables ambientales, y se analizó la varianza que cada uno de esos modelos explicaba. Paralelamente se estudiaron las curvas respuesta generadas de los modelos de densidad y biomasa con cada una de las variables ambientales por separado. Con ayuda de estas curvas se determinaron los grados de libertad del modelo en base al valor K para cada variable predictiva, en base al mayor porcentaje de varianza explicada, y en base a que la curva respuesta fuera acorde a la teoría del nicho ecológico que asume una respuesta unimodal. K es el término de suavizado del modelo que determina el número máximo de grados de libertad menos 1 que el modelo puede contener para la variable especificada. Para las variables ambientales, el grado de suavizado de los términos del modelo fue

restringido entre 3 y 5 para asumir un modelo de nicho unimodal (Hutchinson, 1957), pero permitiendo asimetría ya que las interacciones entre especies y el estrés extremo ambiental puede generar respuestas asimétricas (Oksanen y Minchin, 2002). En este sentido, se generaron modelos de tipo GAM porque proporcionan soluciones más realistas que los modelos envolventes (*envelope models*), rectilíneos o los modelos climáticos elipsoidales de tipo GLM (Oksanen y Minchin, 2002).

Una vez determinada la K para cada variable, se generaron modelos con todas las variables y también excluyéndolas, para determinar qué variables se utilizarían en el modelo final. Para elegir el modelo más adecuado se analizó la fiabilidad de cada modelo (la validación) y el mapa final del modelo para cada variable respuesta, que hubo de validar con juicio de experto.

Todo esto es un proceso iterativo hasta obtener el modelo final. La última etapa para evaluar la fiabilidad es contrastar los resultados cartográficos de los modelos a juicio de experto de acuerdo a la zona y la especie, principalmente verificando que el modelo no prediga alta idoneidad en zonas que se sabe que no está presente la especie.

Resultados

Almeja (*Ruditapes decussatus*)

Se ha trabajado con dos variables bióticas diferentes paralelamente. Por un lado, como variable respuesta (variable biótica) se han utilizado todos los datos de densidad de invierno, y por otro, se han tomado todos los datos de biomasa (todos los años y épocas), por ser el conjunto de datos que proporcionaba el modelo más fiable o que se valida mejor en ambos casos (Figura 3).

Como variables predictivas (variables abióticas) se han tomado la altura (MDT, Modelo Digital de Elevaciones), el tamaño medio de grano (Media), la pendiente (Slope) y la velocidad de la corriente (Vel). A la densidad y a la biomasa se les designó una distribución de tipo *quasi-poisson* y se les aplicó una transformación logarítmica, con el fin de obtener un mejor ajuste de los modelos. En la Figura 3 podemos observar cómo en el caso de la densidad, es el modelo generado con los datos de invierno el que mejor validación presenta, con una R^2 de 0,38. Sin embargo, para la variable respuesta 'biomasa' son todos los datos los que proporcionan un modelo más fiable, con una R^2 de validación de 0,34.

Consecuentemente se generaron modelos con los datos seleccionados y utilizando cada una de las variables ambientales por separado, todas las variables y excluyendo cada una de ellas, obteniendo una varianza explicada para cada modelo (Figura 4). Para la variable respuesta densidad, el modelo que mayor porcentaje de varianza explica es el modelo generado con las cuatro variables ambientales disponibles, explicando un 52,4% de la varianza. En cuanto a la biomasa, es igualmente el modelo con las cuatro variables ambientales el que más varianza explica, un 58,5%.

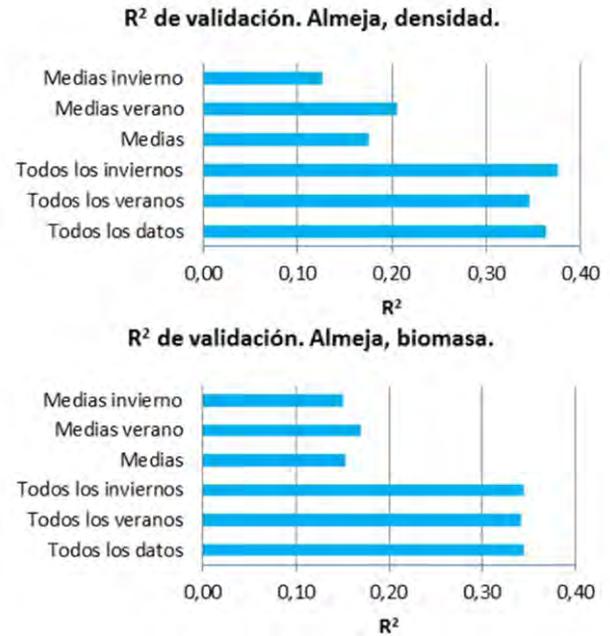


Figura 3. R^2 de validación de modelos generados con diferentes tipos de datos (todos los datos, sólo los datos de invierno, sólo los datos de verano, medias, medias de invierno y medias de verano), utilizando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

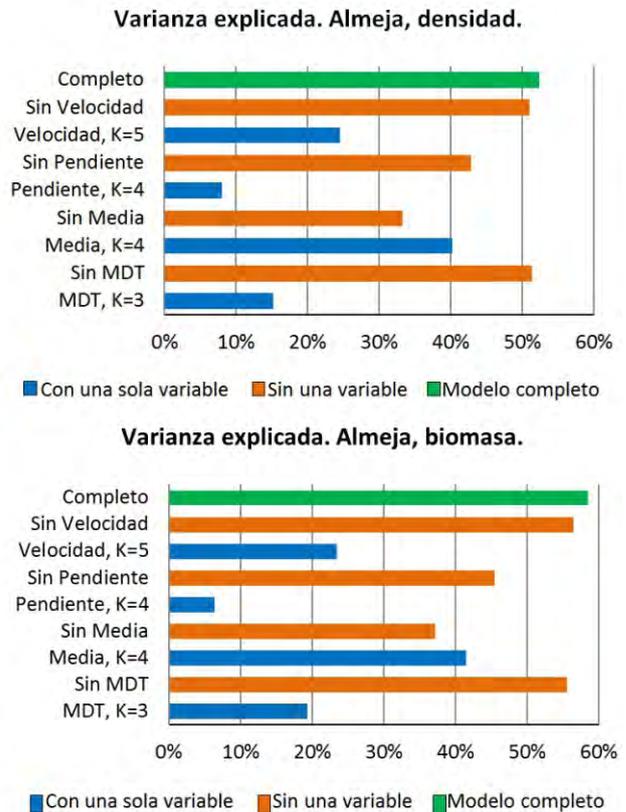
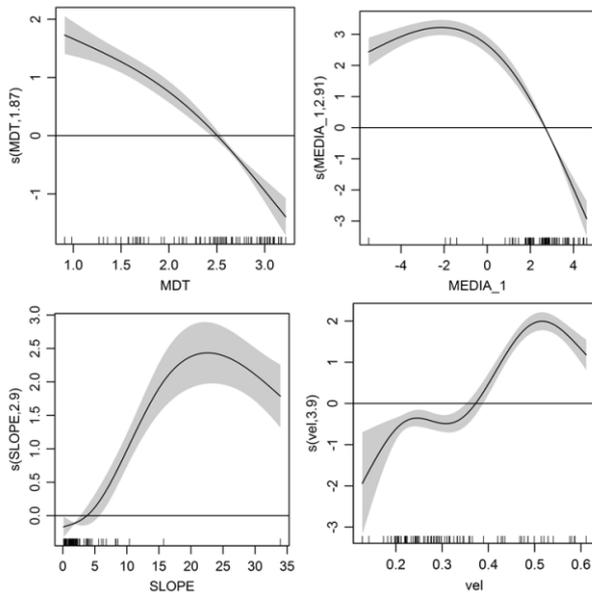


Figura 4. Varianza explicada por modelos generados con diferentes combinaciones de variables, utilizando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

Se generaron las curvas de respuesta para cada variable predictiva, y a partir de éstas y la varianza que explicaban, se limitaron los grados de libertad del modelo en base al valor K para cada variable. Para las dos variables respuesta las curvas respuesta eran parecidas, y en ambos casos se determinaron los siguientes valores de K para cada variable: MDT, K=3; Tamaño medio de grano, K=4; Pendiente, K=4; Velocidad de la corriente, K=5 (Figura 5).

Densidad:



Biomasa:

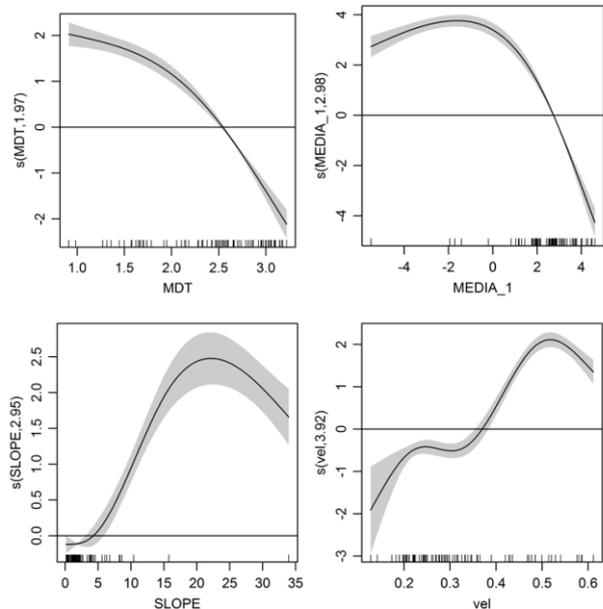
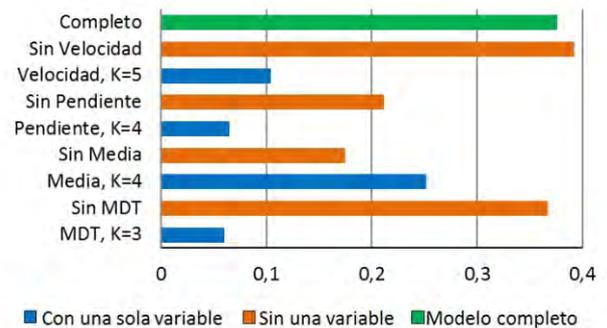


Figura 5. Curvas respuesta generadas para cada una de las variables predictivas, en el caso de la densidad (arriba) y en el caso de la biomasa (abajo): MDT (K=3), Media (K=4), Pendiente (K=4) y Velocidad de la corriente (K=5). El eje Y es un eje de valores relativos de abundancia de almeja y el eje X muestra la variable predictiva. A lo largo del eje X están representados los datos (líneas verticales). En gris se muestra el rango de dispersión de la curva.

En el caso de la altura (MDT), la curva muestra un descenso de las densidades y de la biomasa de almeja según aumenta la altura y además los valores de los datos se presentaban bastante repartidos en la altura (eje X) lo que indicaba el grado de fiabilidad de la curva. El tamaño medio de grano (Media) es mayor donde hay mayores densidades y biomasa de almeja (está en unidades Phi, cuanto mayor es el número menor es el tamaño medio de grano: valores entre 14 y 4 son equivalentes a limos, entre 4 y -1 a arenas y entre -1 y -20 a gravas). La curva presenta un ligero descenso hacia donde el tamaño medio de grano es mayor, pero un único punto genera esta bajada, por lo que no es significativa. En cuanto a la pendiente (Slope), a medida que aumenta muestra un incremento general de la densidad y de la biomasa, mostrando un *outlier* donde la pendiente es más alta, lo que hace que la curva, a partir de ese punto, vuelva a bajar. Por último, los datos se presentan bastante homogéneamente repartidos respecto a la velocidad de la corriente (Vel) y muestran que la densidad y la biomasa aumentan a medida que aumenta la velocidad, hasta llegar a un valor alrededor de 0,5 m/s, a partir del cual las variables respuesta vuelven a descender.

Una vez fijados los valores de K, se hizo una validación cruzada (consistente en no utilizar un tercio de los datos para generar el modelo y usar *a posteriori* este mismo tercio de datos para validarlo) de los modelos generados con diferentes combinaciones de variables, para determinar las variables a utilizar en el modelo final. La Figura 6 muestra que para la variable respuesta densidad es el modelo sin la velocidad de la corriente la que mejor se valida, con un 39,2%. Para la variable respuesta biomasa el modelo con todas las variables es la más fiable, la que mejor se valida, con un 34,4%.

R² validación (66,7-33,3%). Densidad.



R² validación (66,7-33,3%). Biomasa.

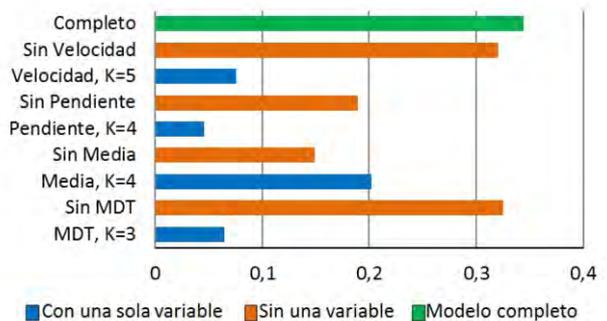


Figura 6. Validación de cada uno de los modelos generados para cada variable por separado, para el modelo completo generado con todas las variables y para el modelo completo excluyendo las variables de uno en uno, tomando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

Con las variables y los grados de libertad fijados, se generó un modelo espacial del hábitat idóneo para la densidad (Figura 7) y otro para la biomasa (Figura 8), utilizando las variables altura, media granulométrica y pendiente en el caso de la densidad y las cuatro variables predictivas disponibles en el caso de la biomasa. Impusimos la condición de que el modelo no fuera extrapolado en las zonas donde los valores a la hora de predecir el modelo se salían del rango de valores observado (con las variables predictivas), dado el grado de incertidumbre que ello supone.

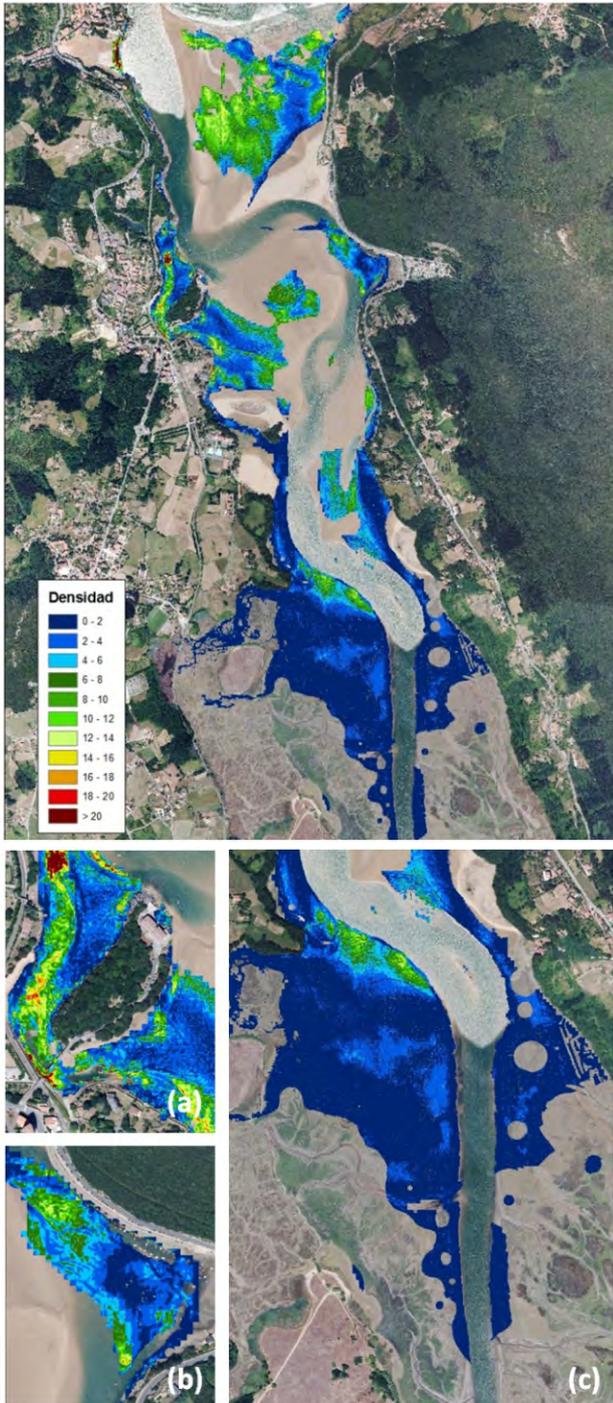


Figura 7. Modelo de predicción de densidad de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) en el estuario del Oka y concretamente en la zona de (a) Txatxarramendi, (b) Arketas y la (c) zona Interior.

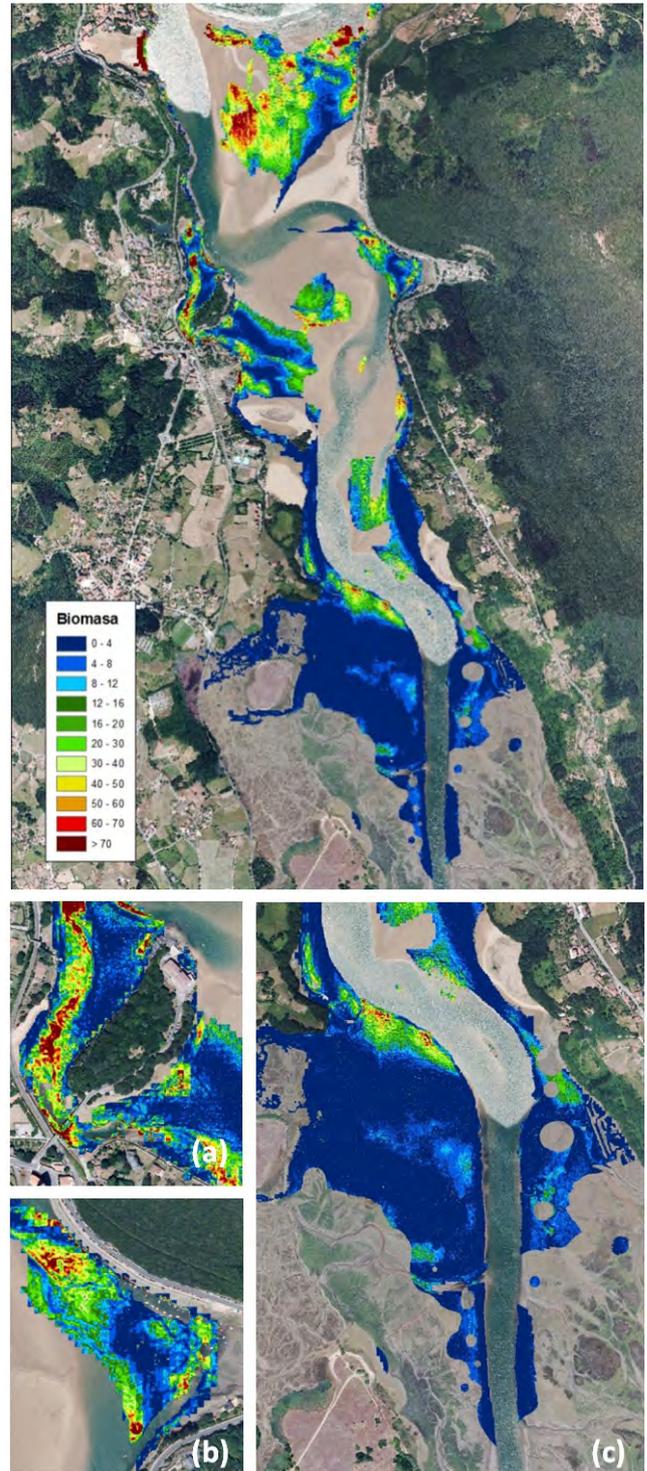


Figura 8. Modelo de predicción de biomasa de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) en el estuario del Oka y concretamente en la zona de (a) Txatxarramendi, (b) Arketas y la (c) zona Interior.

Los modelos se validaron a juicio de experto de acuerdo a la zona y la especie. En el caso del modelo de densidad, se decidió generarlo incluyendo también la velocidad de la corriente, dado que sin ella, el modelo incluía zonas donde los valores de velocidad se salían del rango de valores observado. Así, el modelo generado con las cuatro variables ambientales obtuvo una validación de 37,6%.

Tanto el modelo de densidad como el de biomasa predicen altos valores para la playa de Laida en el norte y un gradiente que desciende según se adentra en el estuario. En la zona de Txatxarramendi los valores de densidad superan los 20 ind.m⁻², siendo mayores que en Arketas y la zona interior, donde apenas llegan a los 14 y 12 ind.m⁻² respectivamente. En cuanto a la biomasa, en Txatxarramendi se superan los 70 g.m⁻², en Arketas también pero en menor superficie y en la zona interior apenas se alcanzan los 70 g.m⁻².

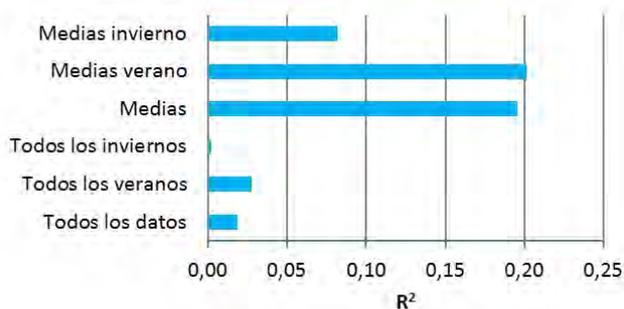
De acuerdo con los resultados obtenidos, el modelo final para la densidad fue generado a partir de los datos de densidad de invierno, utilizando como variables predictivas, las variables ambientales de altura, tamaño medio de grano, pendiente y velocidad de la corriente. El modelo es capaz de explicar una varianza de 52,4% y presenta una R² de validación de 0,38.

En cuanto a la biomasa, el modelo final fue generado con todos los datos de biomasa disponibles y utilizando como variables predictivas la altura, tamaño medio de grano, pendiente y velocidad de la corriente. El modelo explica un 58,5% de varianza y tiene una R² de validación de 0,34.

Berberecho (*Cerastoderma edule*)

En este caso, se tomaron como variables respuesta las medias de densidades y las medias de biomasa por cada estación de muestreo, dado que los modelos más fiables se obtuvieron para dichas variables (Figura 9).

R² de validación. Berberecho, densidad.



R² de validación. Berberecho, biomasa.

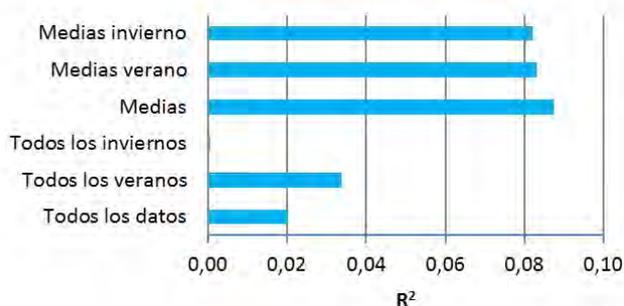


Figura 9. R² de validación de modelos generados con diferentes tipos de datos (todos los datos, sólo los datos de invierno, sólo los datos de verano, medias, medias de invierno y medias de verano), utilizando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

Como variables predictivas se han tomado la altura (MDT), el tamaño medio de grano (Media), la pendiente (Slope) y la velocidad de la corriente (Vel). Tanto en el caso de la densidad como en el de la biomasa, a la variable respuesta se le designó una distribución de tipo *quasi-poisson* y se le aplicó una transformación de raíz cuadrada, para obtener un mejor ajuste del modelo. En la Figura 9 podemos observar cómo para la variable respuesta densidad son los modelos generados con los datos promedio de verano por estación los que generan un modelo con mejor validación, con una R² de 0,20. Sin embargo, se decidió usar los datos de densidad media, que presentan un grado de validación similar (R² = 0,20), dado que el mapa predictivo resultante del modelo final obtuvo un mejor resultado según el juicio de experto (en el mapa obtenido con el modelo generado con las medias de verano se observan densidades similares a la almeja, y según el juicio de experto en la zona y las especies, las densidades que se pueden encontrar de berberecho son menores, circunstancia que refleja mejor el modelo generado con densidades medias). Hay que tener presente que el proceso de seleccionar y validar el modelo es iterativo. En el caso de la biomasa son los promedios de todos los datos por estación los que proporcionan el modelo más fiable, con una R² de validación de 0,09.

Como en el caso de la almeja, se generaron modelos con los tipos de datos seleccionados y utilizando cada una de las variables predictivas por separado, todas las variables y excluyendo cada una de ellas, obteniendo una varianza explicada para cada modelo (Figura 10). En el caso de la densidad, es el modelo generado con las cuatro variables ambientales el que más varianza explica, un 35,7%. Igualmente para la biomasa, es el modelo generado con las cuatro variables predictivas disponibles el que mayor porcentaje de varianza explica, un 28,7%.

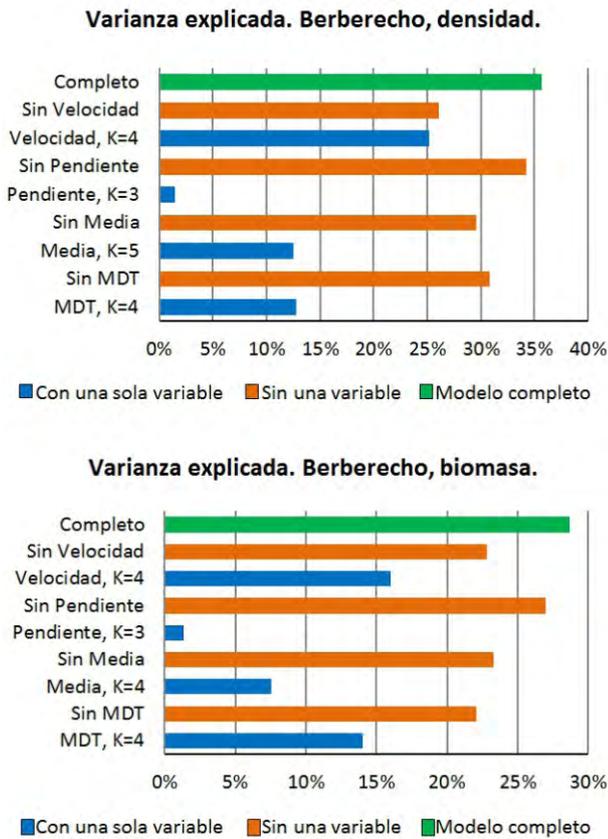


Figura 10. Varianza explicada de cada uno de los modelos generados para cada variable por separado, para el modelo completo generado con todas las variables y para el modelo completo excluyendo las variables de uno en uno, tomando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

Al mismo tiempo se iban generando las curvas de respuesta de cada variable predictiva, y en base a éstas y la varianza que explicaban, se limitaron los grados de libertad del modelo con el valor K para cada variable predictiva. Para la variable respuesta densidad se determinaron los siguientes valores de K: Altura, K=4; Tamaño medio de grano, K=5; Pendiente, K=3; Velocidad de la corriente, K=4; mientras que para la biomasa fueron los siguientes: Altura, K=4; Tamaño medio de grano, K=4; Pendiente, K=3; Velocidad de la corriente, K=4 (Figura 11).

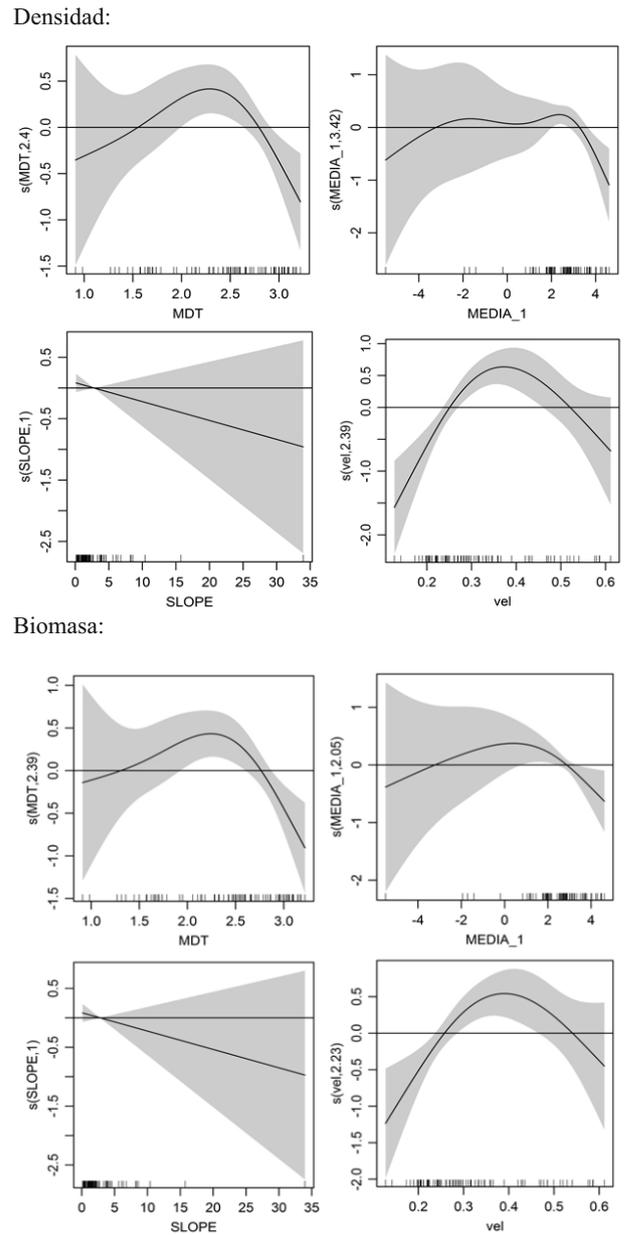


Figura 11. Curvas respuesta generadas para cada una de las variables predictivas, en el caso de la densidad (arriba): MDT (K=4), Media (K=5), Pendiente (K=3) y Velocidad de la corriente (K=4); y en el caso de la biomasa (abajo): MDT (K=4), Media (K=4), Pendiente (K=3) y Velocidad de la corriente (K=4). El eje Y es un eje de valores relativos de abundancia de berberecho y el eje X muestra la variable predictiva. A lo largo del eje X están representados los datos (líneas verticales). En gris se muestra el rango de dispersión de la curva.

Las curvas obtenidas para la densidad y la biomasa fueron muy parecidas. En el caso de la altura (MDT), la curva muestra un máximo de densidad y biomasa cuando la altura es de 2,3 m aproximadamente y los datos están distribuidos homogéneamente en el rango de altura (eje X), lo que da fiabilidad a la curva. La densidad (no tan claramente) y la biomasa muestran un máximo alrededor de un valor de Phi de 2 (cuanto mayor es el número menor es el tamaño medio de grano: valores entre 14 y 4 son

equivalentes a limos, entre 4 y -1 a arenas y entre -1 y -20 a gravas), aunque unos pocos datos generan la bajada de la densidad y de la biomasa donde el tamaño medio de grano es mayor, por lo que esta bajada no es tan significativa como la que se da según disminuye el tamaño medio de grano. En lo que a la pendiente (Slope) se refiere, muestra una bajada de la densidad y biomasa cuando la pendiente es alta, pero la bajada más fuerte la produce un *outlier* y la curva tiene un rango de dispersión bastante amplio. La curva de la velocidad de la corriente (Vel) tiene este rango mucho más estrecho y los datos más homogéneamente repartidos e indica que la densidad y la biomasa alcanzan un máximo cuando la velocidad es de $0,38 \text{ ms}^{-1}$ aproximadamente.

Fijados los valores de K, se procedió a hacer la validación de los modelos generados mediante el método K-fold, para determinar las variables predictivas que se usarían finalmente. En la Figura 12 se observa que en el caso de la densidad el modelo generado con la media granulométrica, la pendiente y la velocidad de la corriente es la que mejor se valida, con una R^2 de 0,20, aunque también se acercan mucho los valores de la R^2 de los modelos generados sin la pendiente (0,20) y el modelo generado con las cuatro variables ambientales (0,20). Para la variable respuesta biomasa el modelo más fiable resulta ser el generado con la media granulométrica, la pendiente y la velocidad de la corriente, con una R^2 de validación de 0,25.

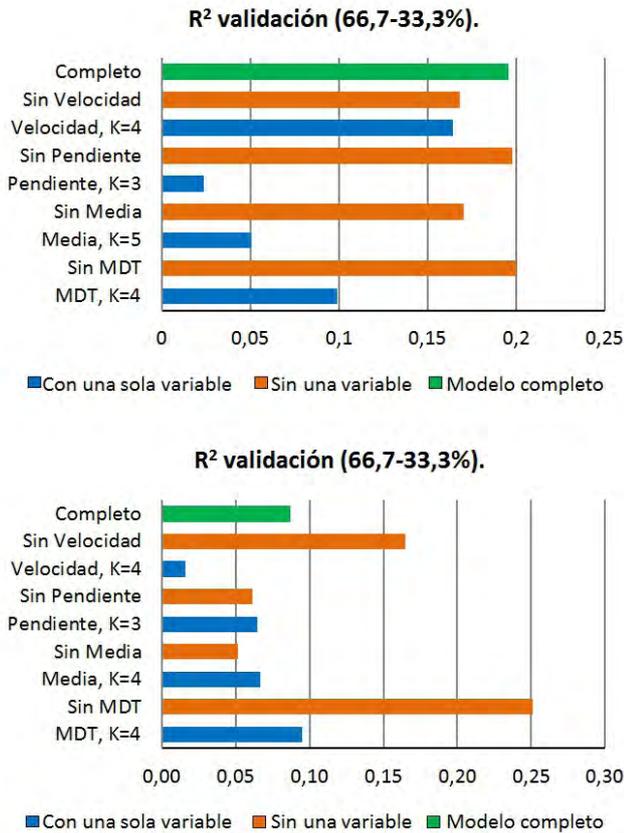


Figura 12. Validación de cada uno de los modelos generados para cada variable por separado, para el modelo completo generado con todas las variables y para el modelo completo excluyendo las variables de uno en uno, tomando como variable respuesta la densidad (arriba) y la biomasa (abajo).

Una vez fijados los valores de K y las variables predictivas a utilizar, para la densidad se generaron tres modelos espaciales de hábitat idóneo: un modelo con las cuatro variables ambientales, un modelo sin la altura y un modelo sin la pendiente. El modelo seleccionado a juicio de experto fue el generado sin considerar la pendiente (Figura 13).

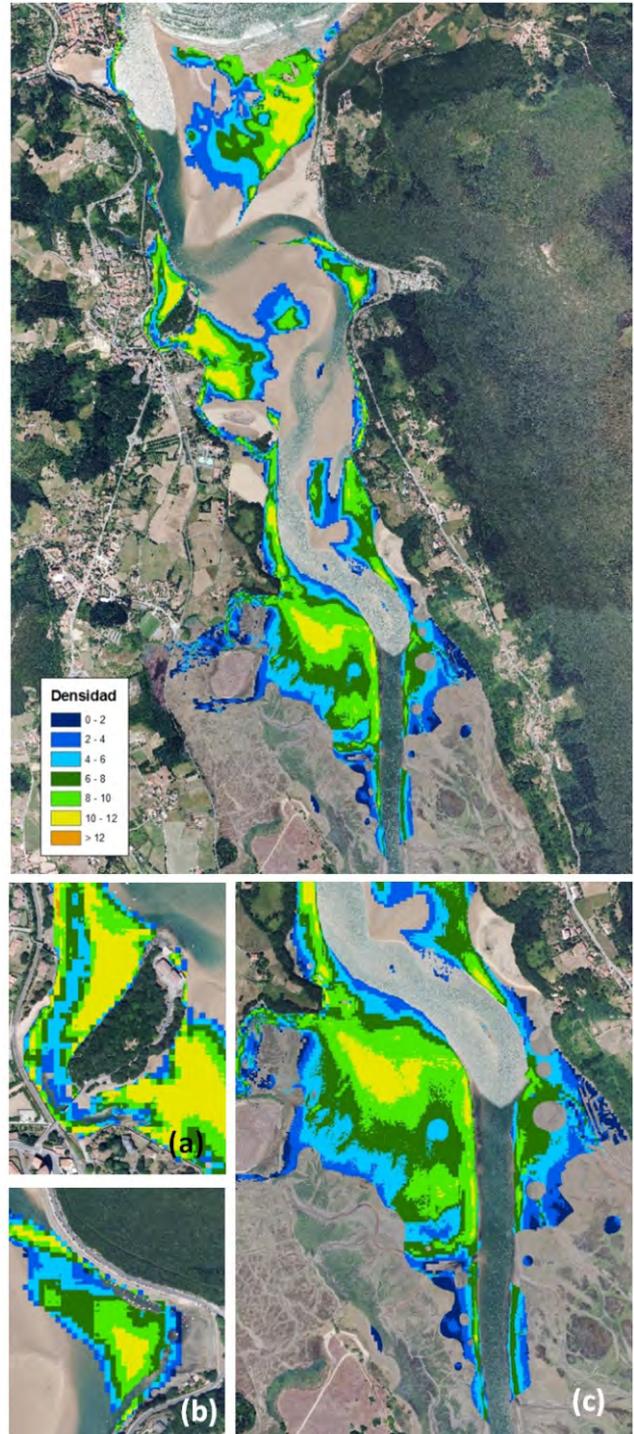


Figura 13. Modelo de predicción de densidad del berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka y concretamente en la zona de (a) Txatxarramendi, (b) Arketas y la (c) zona Interior.

Para la variable respuesta biomasa se escogió y validó el modelo generado con las variables tamaño medio de grano, pendiente y velocidad (Figura 14). Al igual que con la almeja, establecimos la condición de que el modelo no fuera extrapolado en las zonas donde no se disponía de datos o donde el rango de valores a la hora de predecir el modelo estaba fuera del rango de valores observado (con las variables predictivas), dado el grado de incertidumbre que ello supone.

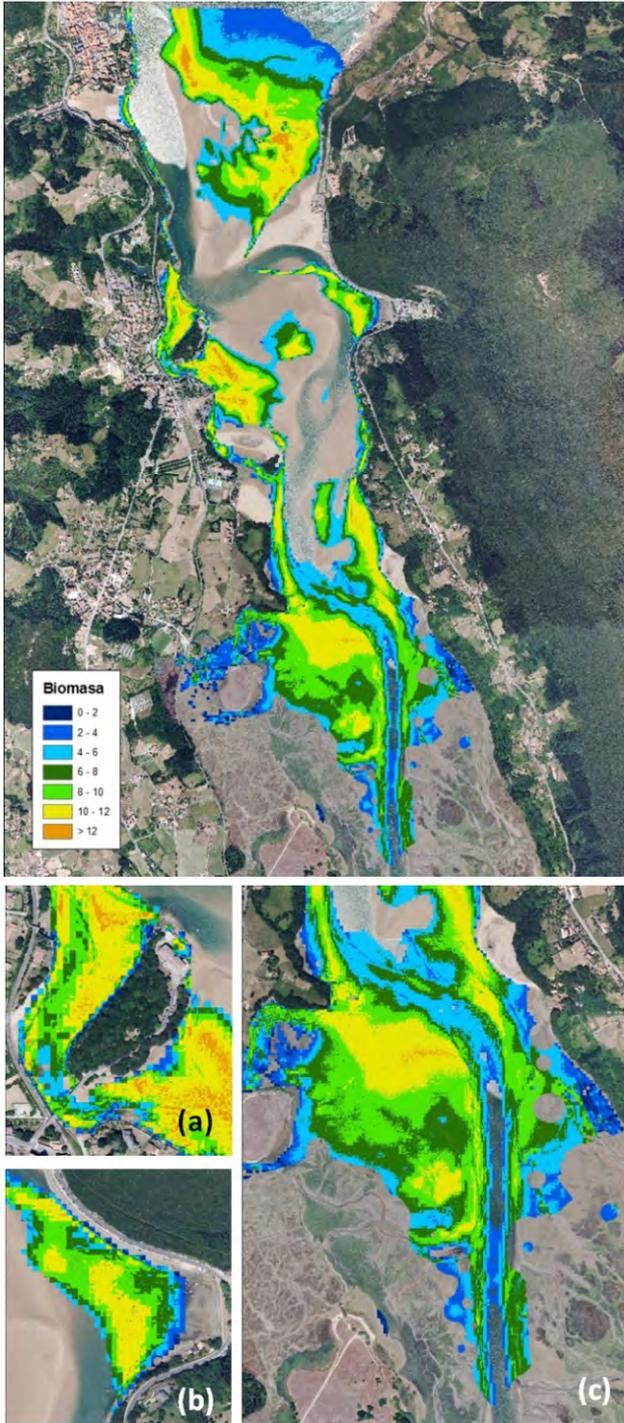


Figura 14. Modelo de predicción de biomasa del berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka y concretamente en la zona de (a) Txatxarramendi, (b) Arketas y la (c) zona Interior.

A diferencia de lo que sucedía con los modelos de almeja, los modelos para el berberecho no muestran un gradiente a lo largo del estuario. Tanto en la zona de Txatxarramendi como en Arketas y en la zona interior los valores de densidad máximos se sitúan en torno a 12 ind. \cdot m⁻², así como en la zona de Laida. En cuanto a la biomasa, es en la zona de Laida y Txatxarramendi donde alcanza los mayores valores, superando los 12 g.m⁻². También se alcanzan estos valores en la zona interior, pero cubriendo estos valores menor superficie. Por lo que a la zona de Arketas respecta, la biomasa no supera los 12 g.m⁻².

Según el juicio de experto, los valores de densidad y biomasa de berberecho son menores que los encontrados para la almeja, circunstancia que se refleja en los modelos. Además de esto, los valores más altos de berberecho se dan donde los de la almeja son menores, hecho que también corroboran los modelos.

Así, el modelo final de predicción de densidad fue generado a partir de los datos promedios de densidad de cada estación y utilizando las variables altura, tamaño medio de grano y velocidad de la corriente. El modelo explica un 34,2% de varianza y tiene una R² de validación de 0,20.

En cuanto al modelo de predicción de biomasa, fue generado con los datos promedios de biomasa de cada estación y tomando como variables predictivas el tamaño medio de grano, la pendiente y la velocidad de la corriente. El modelo es capaz de explicar un 22,1% de varianza y presenta una R² de validación de 0,25.

Discusión

Tanto en el caso de la almeja fina como del berberecho, los modelos predicen altas densidades y biomasa en la zona de Laida. Según el juicio de experto, los modelos reflejan bastante bien las zonas de Txatxarramendi, Arketas y la zona Interior, pero no así la zona de la playa de Laida (en el Norte), donde no hay presencia de almeja ni de berberecho. De acuerdo con la información biológica de almeja y berberecho procedente del seguimiento del estado de los recursos marisqueros realizado por AZTI en el estuario del Oka (Borja y Bald, 2000; Bald y Borja, 2001, 2002; Borja y Bald, 2002; Bald *et al.*, 2003; Bald y Borja, 2005; Bald, 2013), es la zona de Txatxarramendi la que presenta mayores abundancias de almeja tanto en densidad de individuos como en biomasa, mientras que el berberecho presenta una mayor distribución en la zona interior del estuario. Debido a que se ha utilizado la media granulométrica del sedimento como una de las variables abióticas de predicción en los modelos, al ser ésta similar en la zona de Laida y en otras zonas del estuario como Txatxarramendi, los modelos predicen incorrectamente la presencia de almeja y berberecho en la zona de Laida, haciéndola similar a la de otras zonas como la de Txatxarramendi. Por tanto, es posible que el tamaño medio de grano no sea capaz de discriminar de forma adecuada la abundancia de almeja y berberecho, haciendo necesario utilizar otras variables que caractericen mejor sus propiedades, tales como las fracciones de tamaño de sedimento (porcentaje de gravas, arenas y limos), estadísticos del sedimento (curtosis, sorting), el porcentaje de materia orgánica y el potencial redox y que podrían estar más relacionadas con las distribución de las poblaciones de almeja y berberecho.

Así, Borja y Bald (2000) encontraron que existe una correlación positiva con un grado de significancia del 95% entre el número de individuos de almeja y el porcentaje de gravas y la magnitud del transporte sedimentario. Por el contrario encontraron que el número de individuos se correlaciona negativamente con la media granulométrica y el porcentaje en limos del sedimento. Esta relación entre la densidad de individuos y la media granulométrica también se ha observado en las curvas de respuesta obtenidas en el presente trabajo. Así, áreas con sedimentos de tamaño de grano grueso del tipo gravas y situados en áreas de transporte sedimentario son zonas que favorecen la aparición de individuos. Por otro lado, según el análisis realizado por Borja y Bald (2000), la biomasa de almeja encontrada en cada estación de muestreo no se relaciona con ninguno de los descriptores del sedimento, contrariamente a la curva respuesta para el tamaño medio de grano y la biomasa obtenida en este estudio. También se ha obtenido que la media granulométrica contribuye significativamente a la varianza explicada y a la validación del modelo de predicción de biomasa.

Las almejas presentan mayor mortalidad donde hay más fracción de sustrato fino que donde hay sustrato de arenas y gravas (Cigarria y Fernández, 2000), debido a la disminución de la eficiencia de los depredadores y mayor estabilidad de este tipo de sustrato (Arnold, 1984; Peterson *et al.*, 1995; Thomson, 1995). Además, los sedimentos turbios son desfavorables para los juveniles, produciendo una mayor mortalidad de las almejas pequeñas (Levinton y Bambach, 1969; Nakaoka, 1996).

Por otro lado, Borja y Bald (2000) no encontraron ninguna relación significativa entre la abundancia de berberecho y ningún tipo de sedimento. Esto indica que el berberecho es capaz de vivir en ambientes sedimentarios muy diferentes: arenas, fangos, arenas-fangosas, etc., al menos en el estuario del Oka. En este trabajo, se ha observado la disminución de la abundancia de berberecho con la disminución de la media granulométrica, sin embargo la curva respuesta para estas variables no era tan significativa, y el tamaño medio de grano no aportaba tanta varianza explicada y validación al modelo como en el caso de la almeja.

Por otra parte, el muestreo de bivalvos utilizado en el presente trabajo no fue diseñado para el propósito de generar un modelo de todo el estuario. Las zonas de Txatxarramendi, Arketas y la zona Interior están bien representadas, pero no así las zonas intermedias o las zonas situadas más al norte. Esto, unido a la falta de capas que representen más variables del sustrato como las fracciones de tamaño de sedimento, ha derivado en que la zona de Laida no se haya modelado correctamente.

Del mismo modo, otras variables abióticas que no se han tenido en cuenta en el presente estudio, tales como la salinidad, también podrían ayudar a mejorar los resultados de los modelos de predicción desarrollados. Así, autores como Bidegain (2013) llevaron a cabo un análisis ENFA (Ecological Niche Factor Analysis) (Hirzel *et al.*, 2002) para determinar los hábitats idóneos de la almeja japonesa (*Ruditapes philippinarum*) y la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) de las poblaciones de la bahía de Santander (Norte de España) empleando para ello, entre otras variables, la salinidad de la mencionada bahía. Los resultados obtenidos por el mencionado autor mostraron una preferencia de ambas especies por zonas intermareales con un sedimento arenoso con alto contenido en materia orgánica y con masas de agua de baja salinidad y baja velocidad de la corriente.

En cualquier caso, los resultados obtenidos a partir de los modelos de predicción desarrollados son coherentes con los resultados de evaluación del recurso obtenidos por Borja y Bald (2000), en los que se determinó que es en Txatxarramendi donde más almeja hay y donde mayor tamaño, densidad y biomasa alcanza (precisamente donde el sedimento contiene alrededor de un 18% de gravas y donde la fracción granulométrica más fina corresponde a arenas gruesas). La varianza explicada y la validación de los modelos generados para la almeja son bastante altas teniendo en cuenta por un lado la variación de densidades y biomasa entre invierno y en verano (para el modelo de densidad sólo se usaron datos de invierno), por ejemplo en 2001 con menores densidades y biomasa en invierno, tras la época de captura de otoño y la mortalidad natural (Bald y Borja, 2001). Por otro lado, entre 1999 y 2001 el recurso incrementó su stock en el estuario del Oka debido a las medidas adoptadas (profesionalización del sector, control y vigilancia de la actividad marisquera, etc.) (Bald y Borja, 2001). Sin embargo, a partir de ese año, se observa cierta tendencia a la disminución de la densidad de almeja entre 2001 y 2013 y una tendencia a la disminución de la biomasa entre 1998 y 2012 (Bald, 2013), por lo que los datos no se han mantenido estables durante estos años.

En cuanto al berberecho, la varianza explicada y validación de los modelos son mucho menores, esto puede ser debido a que el berberecho es una especie muy sensible a los cambios ambientales, ya que vive muy poco enterrada y es de vida corta. En cambio, presenta crecimientos muy rápidos y una alta capacidad reproductiva, con grandes variaciones interanuales (Borja y Bald, 2000). Este bivalvo también presenta variaciones importantes entre las épocas de verano e invierno. Por ejemplo en 2001 sus densidades y biomasa fueron significativamente inferiores en invierno (Bald y Borja, 2001) ($p < 0,01$), y es que es un animal oportunista que soporta mal las grandes avenidas de agua dulce. En este sentido, en verano, con menos caudal, el berberecho incrementa su densidad y biomasa (Bald y Borja, 2001). Aun así, en 2013, aunque la distribución y la densidad fueron mayores en verano, la biomasa estival fue casi la mitad que la invernal (Bald, 2013), muestra de la variabilidad de la que hablamos. Toda esta variación que presenta el berberecho podría ser la razón de que los datos promedios de densidad y biomasa en cada estación den mejores resultados de validación de los modelos.

Hay que añadir que un estuario es una zona muy dinámica, en la que las condiciones ambientales no se mantienen constantes y en la que hay mucha variabilidad en las muestras de diferentes años o épocas. Además, a los factores ambientales (lluvias, insolación, etc.) que tienen una gran importancia en la evolución de los stocks marisqueros, se le suman los factores antropogénicos (labores de dragado para el mantenimiento de la navegabilidad del estuario que alteran la dinámica natural del mismo, vertidos, etc.), pero los factores asociados a la explotación pueden ser los más importantes (Bald y Borja, 2005), alterando por desigual las densidades de los bivalvos en un mismo año. Estas alteraciones impiden que la variabilidad explicada por los modelos no sea mayor.

En este trabajo se ha optado por usar los tipos de datos que proporcionen modelos con mayor fiabilidad. Sin embargo, puede que en otras ocasiones sea preferible utilizar el mismo tipo de datos para los modelos predictivos de densidad y biomasa, para obtener en ambos casos modelos generales o de una misma época en concreto.

Conclusión

En el presente trabajo se han desarrollado modelos para la predicción de la distribución del hábitat idóneo de la almeja fina (*Ruditapes decussatus*) y el berberecho (*Cerastoderma edule*) en el estuario del Oka a partir de información biológica procedente del seguimiento del estado de estos recursos que, desde 1998, AZTI viene realizando para la dirección de Pesca del Gobierno Vasco e información abiótica del hábitat obtenida a partir de los trabajos realizados por diversos autores en el estuario objeto de estudio. Dicha información se integró en un sistema de información geográfica que ha permitido llevar a cabo los análisis estadísticos pertinentes para desarrollar modelos de predicción tipo GAM (Generalized Additive Models).

Los modelos desarrollados predicen una distribución de las especies asociada a las características granulométricas del sedimento, la pendiente, la altura del intermareal y la velocidad de la corriente. Así, la almeja presenta mayores densidades y biomásas en zonas de tamaño de grano del sedimento grueso, la altura es menor, la pendiente mayor y aumenta la velocidad, hasta llegar a un valor alrededor de 0,5 m/s. En el caso del berberecho, las densidades y biomásas son menores en zonas de tamaño de sedimento fino y presentan un máximo cuando la velocidad alcanza un valor alrededor de 0,38 m/s. Las densidades de berberecho muestran un máximo a una altura de alrededor de 2,3 m y las biomásas son algo mayores según disminuye la pendiente.

Los resultados obtenidos con los modelos desarrollados son coherentes con el conocimiento existente de la distribución de las poblaciones de almeja fina y berberecho en el estuario del Oka y predicen de forma satisfactoria su distribución en las diferentes zonas de estudio de las cuales se dispone de información (Txatxarramendi, Arketas y zona interior).

En un futuro sería recomendable revisar los modelos desarrollados incluyendo información más precisa de las características del sedimento (granulometría, transporte sedimentario, contenido en materia orgánica, etc.) y salinidad.

Los resultados obtenidos demuestran la utilidad de los modelos para la gestión de recursos, dado que permiten predecir las condiciones y distribución espacial de los recursos reduciendo así el esfuerzo del muestreo. Aún así, estos modelos deben de ser interpretados como orientación o guía más que como una predicción exacta.

Agradecimientos

El presente trabajo se desarrolló en la Unidad de Investigación Marina de AZTI como tesis del master de "Biodiversidad, Funcionamiento y Gestión de ecosistemas" impartido en la Universidad del País Vasco.

Queremos agradecer a los revisores anónimos de la revista su contribución que sin duda nos ha permitido mejorar el trabajo realizado.

Este artículo es la contribución número 690 de la Unidad de Investigación Marina.

Referencias

- Arnold, W.S., 1984. The effects of prey size, predator size and sediment composition on the rate of predation of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, on the hard clam, *Mercenaria mercenaria* Linné. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80: 207–219.
- Bald, J., J. G. Rodríguez y A. Borja, 2007. Proyecto piloto de ensayo de siembra de almeja fina (*Ruditapes decussatus*) en el estuario de Plentzia. Informes Técnicos Gobierno Vasco, 109: 68..
- Bald, J., 2013. *Estado de los recursos de almeja y berberecho en los estuarios de Oka, Butrón y Bidasoa (1998-2013). Informe inédito para el Dpto. Medio Ambiente, Planificación Territorial, Agricultura y Pesca del Gobierno Vasco. 72 pp.*
- Bald, J. y A. Borja, 2001. Estudio de los recursos de almeja y berberecho en Mundaka y Plentzia (1998-2000). Informes Técnicos (Departamento de Agricultura y Pesca, Gobierno Vasco), 93: 80 p..
- Bald, J. y A. Borja, 2005. Estudio del estado de los recursos de almeja y berberecho en los estuarios de Mundaka, Plentzia y Txingudi (1998-2004). *Inf.Tec.Gob.Vas.*, 105: 76..
- Bald, J., y Borja, A., 2002. Modelling the Management of Clam (*Ruditapes decussatus*) Exploitation in the Plentzia Estuary (Basque Country, Northern Spain). *Conference proceedings of the XX International Conference of the System Dynamics Society. July 28 - August 1, 2002. Palermo (Italy).*
- Bald, J., Borja, A., Murua, J., y Muxika, I. (2003). *Ensayo del efecto de la alteración del sustrato en la explotación de recursos bivalvos.* Informes Técnicos (Departamento de Agricultura y Pesca, Gobierno Vasco), 98: 64.
- Bello, P. J., Ríos, L. V., Liceaga, C. M., Zetina, M. C., Cervera, C. K., Arceo, B. P., y otros (poner todos los autores), 2005. Incorporating spatial analysis of habitat into spiny lobster (*Panulirus argus*) stock assessment at Alacranes reef, Yucatan, Mexico. *Fish. Res.*, 73 (1–2): 37–47.
- Bidegain, 2013. Dinámica ecológica de una especie de almeja nativa y una introducida: implicaciones para la conservación y la gestión del marisqueo. Tesis Doctoral. E.T.S. ingenieros de caminos, canales y puertos. Dpto. de Ciencias y técnicas del Agua y del Medio Ambiente. Universidad de Cantabria. 306 pp.
- Blott, S.J., y Pye, K., 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Process. Landf.*, 26: 1237-1248.
- Borja, A., 1989. *Estudio de las comunidades de moluscos de las rías de Euskadi. Informes Técnicos (Departamento de Agricultura y Pesca, Gobierno Vasco). 24: 25.*
- Borja, A., 1991. Estudio de los moluscos bivalvos de las rías de Zumaya y Mundaca (País Vasco, N de España) y de sus comunidades. *Iberus*, 10: 83-100.
- Borja, A. y J. Bald, 2000. Estado de los recursos marisqueros del País Vasco en 1998-1999 (con especial atención a almeja y berberecho). Informes Técnicos (Departamento de Agricultura y Pesca, Gobierno Vasco), 86: 78..
- Borja, A., y Bald, J., 2002. Proposal for a management model for clam (*Ruditapes decussatus*) exploitation in the Basque Country (Northern Spain). En P. Duarte (Ed.), *Proceedings of the International Conference on Sustainable Management of Coastal Ecosystems. Porto, 3rd-5th November, 1999.* (págs. 129-140). Porto.
- Bryan, T.L., y Metaxas, A., 2007. Predicting suitable habitat for deep-water gorgonian corals on the Atlantic and Pacific Continental Margins of North America. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 330: 113–126.
- Bustamante, 2013. Using rocky invertebrates to assess environmental impact. Tesis Doctoral. Departamento de zoología y biología celular animal. Universidad del País Vasco. 24 pp.
- Chust, G., Castellani, C., Licandro, P., Ibaibarriaga, L., Sagarmínaga, Y., y Irigoien, X., 2014. Are Calanus spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil.*, 71: 241-253.
- Chust, G., Grande, M., Galparsoro, I., Uriarte, A., y Borja, A., 2010. Capabilities of the bathymetric Hawk Eye LiDAR for coastal habitat mapping: a case study within a Basque Country. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 89: 200-213.
- Cigarria, J., y Fernández, J. M. (2000). Management of Manila clam

- beds I. Influence of seed size, type of substratum and protection on initial mortality. *Aquaculture* 182 : (1-2): 173-182.
- Degraer, S., Verfaillie, E., Willems, W., Adriaens, E., Vincx, M., y Van Lancker, V., 2008. Habitat suitability modelling as a mapping tool for macrobenthic communities: an example from the Belgian part of the North Sea. *Cont. Shelf Res.*, 28 (3): 369–379.
 - Elith, J., y Leathwick, J.R., 2009. Conservation prioritization using species distribution models. In: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools. Oxford University Press*, 70–93.
 - Fernández Cortés, F., M. Romaris, X., P. Pazo, J., y Moscoso, R., 1984. Análisis de la explotación de moluscos bivalvos en la ría de Vigo. I. Producción comercial de almeja babosa *Venerupis pullastra* Mont del banco del Bao, controlado por la Lonja de Canido, durante las campañas 1979-80 y 1980-81. *Cuad.Area Cien.Mar.*, 1: 509-526.
 - Fernández Cortés, F., Moscoso, E.R., y Pazo, J. P., 1987a. Análisis de la explotación de moluscos bivalvos en la ría de Vigo. II. Discusión sobre la producción comercial de moluscos. *Cuad.Marismq.Publ.Téc.*, 9: 121-136.
 - Fernández Cortés, F., Pazo, J.P., y Moscoso, E.R., 1987b. Análisis de la explotación de moluscos bivalvos de la ría de Vigo. III. Aportes al conocimiento del esfuerzo de pesca sobre moluscos bivalvos. *Cuad.Marismq.Publ.Téc.*, 9: 137-151.
 - Ferns, P. N., Rostron, D.M., y Siman, H.Y., 2000. Effects of mechanical cockle harvesting on intertidal communities. *Journal of Applied Ecology*, 37: 464-474.
 - Franklin, J., 2009. Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction. *Cambridge University Press* 320.
 - Galparsoro, I., Á. Borja, J. Bald, P. Liria y G. Chust, 2009. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling*, 220: 556-567.
 - Guisan, A., y Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
 - Guisan, A., y Zimmermann, N., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.*, 135 (2-3): 147-186.
 - Hirzel, A. H., Haussler, J., Chessel, D., y Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036.
 - Hirzel, A., y Guisan, A., 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecol. Model.*, 157 (2-3): 331–341.
 - Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Volumen 22: 415-427.
 - Kaiser, M.J., Broad, G., y Hall, S.J., 2001. Disturbance of intertidal soft-sediment benthic communities bay cockle hand ranking. *Journal of Sea Research*, 45:119-130.
 - Levinton, J.S., y Bambach, R.K., 1969. Some ecological aspects of bivalve mortality patterns. *Am. J. Sci.*, 268: 97-112.
 - Nakaoka, M., 1996. Size-dependent survivorship of the bivalve *Yoldia notabilis* (Yokohama, 1920): the effect of crab predation. *J. Shellfish Res.*, 15 (2): 355–362.
 - Oksanen, J., y Minchin, P.R., 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157: 119–129.
 - Peterson, C.H., Summerson, H.C., y Huber, J., 1995. Replenishment of hard clam stocks using hatchery seed: combined importance of bottom type, seed size, planting season and density. *J. Shellfish Res.*, 14 (2): 293-300.
 - Phillips, S.J., Dudík, M., y Schapire, R.E., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning*. New York, USA: ACM. p. 83.
 - Pittman, S.J., Christensen, J.D., Caldow, C., Menza, C., y Monaco, M.E., 2007. Predictive mapping of fish species richness across shallow-water seascapes in the Caribbean. *Ecol. Model.*, 204 (1–2): 9–21.
 - Reiss, H., S. Birchenough, A. Borja, L. Buhl-Mortensen, J. Craeymeersch, J. Dannheim, A. Darr, I. Galparsoro, M. Gogina, H. Neumann, J. Populus, A. M. Rengstorf, M. Valle, G. van Hoey, M. L. Zettler, S. Degraer, 2014. Benthos distribution modelling and its relevance for marine ecosystem management. *ICES Journal of Marine Science*, doi: 10.1093/icesjms/fsu107, 19 pp.
 - Rodríguez, J.G., y Uriarte, A., 2009. Laser diffraction and dry-sieving grain size analyses undertaken on fine- and medium-grained sandy marine sediments: a note. *J. Coast. Res.*, 25: 257-264.
 - Rodríguez-MoscOSO, E., y Arnáiz, R., 1998. Gametogenesis and energy storage in a population of the grooved carpet- shell clam, *Tapes decussatus* (Linné, 1787), in northwestern Spain. *Aquaculture*, 162:125-139.
 - Santos, X., Brito, J.C., Sillero, N., Pleguezuelos, J.M., Llorente, G.A., Fahd, S., y otros ponerlos, 2006. Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation*, 130: 416-425.
 - Spencer, B.E., Kaiser, M.J., y Edwards, D.B., 1998. Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery. *Aquaculture Research*, 29:429-437.
 - Thomson, D.S., 1995. Substrate additive studies for the development of hardshell clam habitat in waters of Puget Sound in Washington State: an analysis of effects on recruitment, growth and survival on the Manila clam, *Tapes philippinarum*, and on the species diversity and abundance of existing benthic organisms. *Estuaries* , 18 (1A), 91–107.
 - Valle, M., Borja, A., Chust, G., Galparsoro, I., y Garmendia, J. M., 2011. Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and Bathymetric LiDAR. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94: 144-154.
 - Valle, M., G. Chust, A. del Campo, M. S. Wisz, S. M. Olsen, J. M. Garmendia y Á. Borja, 2014. Projecting future distribution of the seagrass *Zostera noltii* under global warming and sea level rise. *Biological Conservation*, 170: (0): 74-85..
 - Valle, M., M. M. van Katwijk, D. J. de Jong, T. J. Bouma, A. M. Schipper, G. Chust, B. M. Benito, J. M. Garmendia y Á. Borja, 2013. Comparing the performance of species distribution models of *Zostera marina*: Implications for conservation. *Journal of Sea Research*, 83: (0): 56-64..
 - Wilson, M.F., O'Connell, B., Brown, C., Guinan, J. C., y Grehan, A. (2007). Multiscale terrain analysis of multibeam bathymetry data for habitat mapping on the continental slope. *Mar. Geod.* , 30: 3–35.