

Curso 2006/07
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/1
I.S.B.N.: 978-84-7756-735-6

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ PÉREZ

**Estrategia reproductiva de la población canaria
de erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845:
maduración gonadal, asentamiento larvario
y reclutamiento**

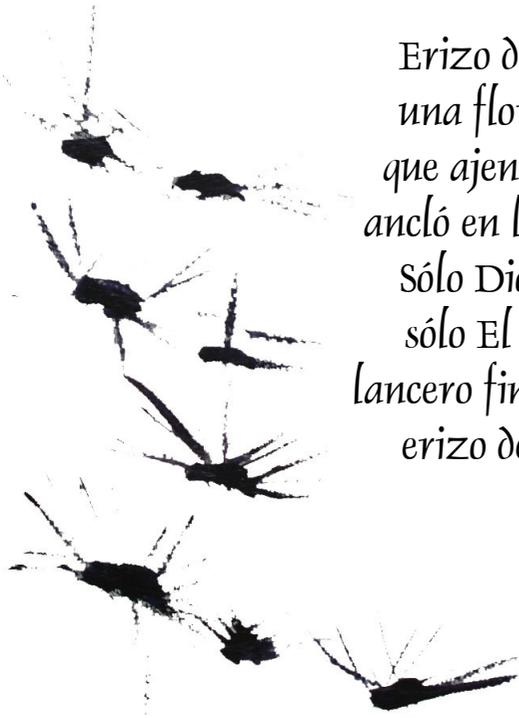
Director
ALBERTO BRITO HERNÁNDEZ



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

Erizo de mar, marino,
con cien lanzas afiladas
que a todas partes apuntan:
a veces son cien espadas
dispuestas a la pelea,
que se separan o juntan
al ritmo de la marea.

Erizo de mar, marino,
una flor toda puñales,
que ajena a los arenales
ancló en la roca el destino.
Sólo Dios sabe tu sino,
sólo El tiene la clave;
lancero fino en su enclave...
erizo de mar, marino.



Domingo Chico, Sueños de Amor y de Mar.
Tenerife

AGRADECIMIENTOS

... y otras impresiones y sentimientos

Quizás sea éste uno de los apartados más olvidados de las tesis, pero sin duda es el más leído por amigos, compañeros e investigadores que te han acompañado en multitud de reuniones, congresos, campañas, estancias, comidas –con algunas copas de más- y aprendizaje científico.

Hablando del proceso de aprendizaje y adquisición de conocimiento científico, he de decir que en el desarrollo de esta tesis he pasado de la luz a la oscuridad absoluta varias veces. Y sin embargo, si tuviera que decidir el desenlace final de este “triller-investigador” me quedaría con una especie de “penumbra satisfactoria”, pues el proceso en sí ha sido intelectualmente enriquecedor y ha merecido la pena.

Empezaré por “La familia”, como diría Don Corleone: Papá, Mamá, son los mejores... ¿Qué voy a decir yo? Han sabido guiar mi vocación, entusiasmarme con el mar, los animales, la naturaleza, y conseguir que pueda dedicarme plenamente a lo que me gusta... ¿Qué más se puede pedir?, han hecho realidad mis sueños. Dari, te quiero con toda mi alma, y continúa escribiendo como sabes hacerlo y corrigiendo mis errores gramaticales, eres el mejor. Milagros, Dave, Jonathan, Beni, gracias por quererme tanto, yo los quiero igual. Alexis, Carlos, mis caseros favoritos, gracias por ofrecerme sus casas y hacerme todo más fácil. Abuelas, las quiero y las llevo siempre conmigo.

Sabrina, eres mi vida, mi ilusión y mi apoyo; eres inteligente, lista, trabajadora, comprensiva, cariñosa, formas parte de mí. Me llenas y haces feliz cada día de mi vida. Te quiero mucho.

Dentro de esta sección familiar incluyo, por supuesto, a quienes considero como un padre y un hermano en la investigación: Alberto Brito y Jesús Falcón, con los que he compartido más que horas de mar, laboratorio o despacho. Me han enseñado más que biología y estadística... gracias.

Allá por el año 2001, y con mis ganas de dedicarme plenamente a los animales marinos, me paseaba después de las clases de Oceanografía Biológica por el Departamento de Biología Marina para intentar convencer a Alberto de que necesitaba dedicarme a esos “bichos marinos”, que él tanto conocía y por los que con sus clases había conseguido apasionarme. Esta especie de acoso dio sus frutos y al poco tiempo ya tenía tres archivos llenos de trabajos científicos que llevaban el nombre de *Diadema antillarum*. Literalmente, los devoraba y me aprendía los nombres de los trabajos y de sus autores con la ilusión de poder escribirles algún día en relación con un trabajo propio. Gracias Alberto por apasionarme cada día con la investigación, apoyarla y decir que sí a mis locuras, gracias por tu impagable ayuda. Falconetti, eres más que un compañero del Departamento, eres el grupo perdido de las esponjas filtradoras: ascon, sicon, leucon y “falcon”, como suele decir Jacinto. Un beso para Loli y Bantor.

Gracias a los profesores e investigadores de la Universidad de La Laguna, los doctores Fernando Lozano, María Candelaria Gil-Rodríguez, José Antonio García-Braun, Julio Afonso, Marta Sansón, José Ramón Arévalo, José María Fernández-Palacios, Juan Domingo Delgado, Gonzalo Lozano, Jorge Nuñez, Miriam Rodríguez y Rodrigo Riera.

A los doctores Ignacio Lozano y Jacinto Barquín por estar ahí cada vez que los he necesitado. Al Dr. Miguel Ibañez por ofrecerme sus conocimientos para obtener las imágenes digitales de las post-larvas y juveniles de erizos. Así como a los doctores Cruz Palacín y Xavier Turon por enviarme bibliografía, juveniles de erizos de su colección y animarme y darme sabios consejos. Al Dr. Emilio Cuevas por facilitarme los datos de temperaturas.

Un especial agradecimiento va dirigido al Dr. Ángel Pérez Ruzafa por atender pacientemente todas mis dudas y complicaciones, ayudándome a despejarlas una a una. Por supuesto, a mi amigo el Dr. José Antonio García-Charton, quien me ha abierto los ojos en el mundo de las ANOVAS y me ha ayudado en muchas otras cosas. Gracias Jose y espero que nos veamos pronto delante de un buen “Caldero”.

A los profesores investigadores de la Unidad de Biología Celular de la Universidad de La Laguna por ofrecerme sus instalaciones. Y en especial a la Dra. Carmen Mari Trujillo por guiarme en el estudio de la gametogénesis. También a las inminentes doctoras Antonia y Ana (¡ánimo a las dos!) y a la asistente de laboratorio Tere por hacerme allí un hueco y solucionar todas las dudas que me iban surgiendo en el desarrollo de los cortes.

Al Dr. Juan José Bacallado por invitarme a participar en los proyectos y campañas del Museo de Ciencias. A los doctores Fernando Tuya y Rogelio Herrera, así como a Fernando Espino, por compartir sus ideas e impresiones sobre mi trabajo. A Pedro Pascual, Gustavo González-Lorenzo y Alejandro Sancho Rafel por las experiencias que compartimos juntos.

Una parte importante del diseño y análisis, así como las ideas planteadas en las discusiones de esta tesis han sido objeto de conversación con el Dr. Harilaos Lessios, quien me acogió durante varios meses en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI). Por ello, quiero expresar mis más sinceros agradecimientos por sus comentarios y apoyo a mi trabajo.

A investigadores y amigos del proyecto EMPAFISH: los doctores Just Bayle-Sempere, Pablo Sánchez Jerez, Pedro Afonso, Marco Milazzo, Stefano Vaselli y Lisandro Benedetti.Cechi, entre otros.

A los doctores Bob Clark y Paul Sommerfield, por guiarme en el análisis multivariante y ofrecerme su experiencia para tratar mis datos.

A los doctores John Miller Lawrence y John Pearse, por corregir mis trabajos y orientarme sobre el planteamiento de las publicaciones. Con John Pearse, además, he tenido la fortuna de permanecer estos últimos tres meses en la Universidad de Santa Cruz de California (Long Marine Lab), charlando sobre los resultados de la tesis y planteando el diseño de los manuscritos. Muchas gracias John por tu dedicación y por tus consejos.

Al Smithsonian Team: Eloisa Lasso, Ivania Cerón, Ruth Reina, Flavia Nunes, Catalina Pimiento, Felipe, Denis Pouduchenko, Justin McCalister, Axel Calderon, Lisa, Luis Fernando, Tae Wan, Davey Kline y el Dr. Arthur Anket, con quienes he compartido experiencias inolvidables y a los que espero ver pronto.

En el desarrollo de la tesis he contado con la gran ayuda de “preprecarios”, “precarios” y demás pululantes del Departamento de Biología Animal. Entre ellos, me gustaría mostrar mi

agradecimiento al grupo de erizólogos, entre las que se encuentran Sabrina Clemente, Nayra García, Elena Cubero y Dominique Girard, quienes me han ayudado en cada momento del desarrollo de esta tesis y sin las cuales la misma no hubiera sido posible. Gracias a todas por estar ahí siempre dentro y fuera del agua. No me olvido por supuesto de la inestimable ayuda de Kilian Toledo, quien colaboró muy eficazmente en el tedioso estudio de los juveniles de *Diadema* y aceleró considerablemente el recuento del asentamiento. Aunque en la actualidad se ha alejado del grupo de erizólogos para dedicarse al estudio de los peces, espero que vuelva a unirse a nosotros. Contamos también con la recién incorporada Adriana Rodríguez, que estoy seguro de que será un importante miembro del grupo de investigación.

A Óscar Monterroso Hoyos, especialista en sipuncúlidos de mar y gran escritor de novela negra. Por salvarme de todo mal y rescatarme de todo tipo de vicisitudes... amén. Un beso, hermano del alma, y ya sabes que todavía te quedan muchos rescates que realizar en tierras extrañas.

Gracias Natacha Aguilar por ser como eres. Cuando estás llenas el Departamento de alegría y trabajo. Dale caña a esa tesis para que todos podamos disfrutarla. Un beso.

A José María Landeira por ayudarme a lavar las bolas... perdón, las biobolas y por estar ahí animándonos mutuamente con los trabajos que vamos a publicar y que nunca publicamos. Gracias Jose.

No me olvido, por supuesto, de los algólogos Alejandro Cruz-Reyes, Guacimara Herrera-López, Alejandro Moreira (Popo), Tania Díaz Villa y Ana Tronholm.

Un agradecimiento muy especial le debo a Carlos Sangil, con quien comparto muchas ideas y trabajos a desarrollar en Canarias, muchos de los cuales estoy seguro que llevaremos a cabo en un futuro no muy lejano.

A Celso Hernández, por ayudarme a realizar la oceanografía de la presente tesis y salvar mi ordenador una y otra vez de troyanos, virus, espías y qué sé yo...

Por supuesto, a mi amigo Fernando Vizcaíno secretario del departamento de Biología Animal, por su paciencia y eficiencia; además de por su preocupación por todos y cada uno de los que allí habitamos. Muchas gracias Fer, porque sin tí, no hubiese sido tan fácil la burocracia, ni tan amenos los paseos al rectorado.

Un especial agradecimiento para Acisclo Mendoza por compartir sus bocadillos una y otra vez durante los largos días de muestreos en el año 2002, espero que te mejores muy pronto.

De forma muy particular, a mi amigo el biólogo, naturalista y gran fotógrafo de la naturaleza Beneharo Rodríguez Martín, quien ha sido para mí un referente claro de lo que quería hacer con mi vida: dedicarla a la naturaleza. Eres el amigo que todo el mundo desea tener en su vida. Me has inyectado las ganas de conocer y estudiar la naturaleza desde primero de carrera, y aún lo sigues haciendo. Has sido mi maestro desde el primer día que te conocí. Muchas gracias amigo y un fuerte abrazo.

Un sentido agradecimiento también para mis amigos de la carrera, entre ellos: Yurena Yanes, Antonio Pérez (Antuan), Aurelio Acevedo, Abel Hernández, Leo Hernández, Alfredo Cabrera,

Cristina Micaela Ramírez (Quiqui), Nayra Quintana, David Ballardt, Judit Noda, Fidel Pérez, Hugo Rodríguez, Antonio León (Toño), Alberto Sanz. Para los que siguen ahí, en la brecha, y para los que han estado y ya no están aunque espero volver a encontrarlos en algún momento de la vida. Un abrazo fuerte para todos.

A mis amigos del alma y compañeros de juerga Jorge Torres, Gustavo Rodríguez, Alberto Rodríguez, Jaquelin, José “Cabra”, Isidro, Abraham “Nix”, Achamán, Felipito, Eduardo y demás miembros insignes de “La Cabaña”, centro lúdico-tradicional.

¡ Y al Pinsapo común !

Una última aclaración: Juro que este apartado lo he escrito con un criterio marcadamente subjetivo, sin sustancias psicotrópicas y siempre bajo mi responsabilidad. A ver, a ver, ¿cuántas personas he nombrado en el párrafo 21? Pues ya saben... unas risas marinas.

José Carlos Hernández

Santa Cruz de California, septiembre de 2006

A Sabrina
A mis padres (Rosa y Vicente)
A mi hermano (Darío)

ÍNDICE

CAPÍTULO 1: Introducción general -----	1
1.1. El género <i>Diadema</i> y el estado actual de las poblaciones de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i> en el Atlántico oriental -----	1
1.2. El papel de los erizos como reguladores de la estructura y función de las comunidades bentónicas: el caso de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i> -----	12
1.3. ¿Cuáles son las causas de las altas densidades de erizos? -----	16
1.4. Estado de los conocimientos sobre la biología y ecología de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i> : listado cronológico comentado -----	19
1.5. Importancia del tema de la tesis y objetivos -----	29
CAPÍTULO 2: Material y métodos -----	34
2.1. Hábitats estudiados -----	34
2.2. Caracterización de las localidades de muestreo y trabajos de investigación -----	35
2.3. Maduración gonadal y desove -----	36
2.3.1. Cálculo del índice gonadal -----	36
2.3.2. Estudio de la gametogénesis -----	41
2.2.3.1. <i>Procedimientos histológicos</i> -----	41
2.2.3.2. <i>Análisis de los cortes</i> -----	44
2.3.3. Inducción al desove -----	45
2.4. Asentamiento, reclutamiento y densidad de adultos -----	45
2.4.1. Definición de asentamiento y reclutamiento -----	45
2.4.2. Método de muestreo del asentamiento -----	46
2.4.3. Estudio de post-larvas y juveniles en el laboratorio -----	50
2.4.4. Método de muestreo del reclutamiento -----	50
2.4.5. Descriptores de la complejidad y heterogeneidad del hábitat -----	52
2.4.6. Estudio de la estructura de tallas y el crecimiento de los reclutas ---	53
2.4.7. Método de muestreo de la densidad de adultos -----	54
2.5. Estudio de las variables ambientales abióticas y bióticas -----	55
2.5.1. Temperatura -----	55

2.5.2. Duración del día -----	56
2.5.3. Producción fitoplanctónica -----	56
2.5.4. Coberturas algales -----	57
2.6. Análisis de los datos -----	58
CAPÍTULO 3: Maduración gonadal y desove -----	60
3.1. Introducción -----	60
3.1.1. Periodicidad del índice gonadal -----	60
3.1.2. Gametogénesis -----	63
3.1.3. <i>Sex ratio</i> y hermafroditismo -----	64
3.2. Diseño de los estudios y análisis de los datos -----	66
3.2.1. Cálculo del comienzo de la madurez sexual -----	66
3.2.2. Efecto de la talla en los índices gonadales -----	67
3.2.3. Variación espacial y temporal del índice gonadal e influencia del hábitat -----	67
3.2.4. Estudio de la gametogénesis: fases e influencia del hábitat -----	69
3.2.5. Influencia del hábitat en el desove -----	70
3.2.6. Variación en la magnitud del desove y estima de la producción gamética por año, localidad y hábitat -----	70
3.2.7. Valoración del método del índice gonadal para evaluar la periodicidad reproductiva -----	71
3.2.8. <i>Sex ratio</i> -----	71
3.3. Resultados -----	72
3.3.1. Talla de primera madurez -----	72
3.3.2. Efecto de la talla en los índices gonadales -----	72
3.3.3. Variación temporal y espacial del índice gonadal -----	74
3.3.4. Estudio de la gametogénesis: oogénesis y espermatogénesis -----	78
3.3.4.1. <i>Fases gametogénicas: tallas de oocitos/óvulos, grosor de la capa de espermatoцитos/espermatozoides y células nutricias</i> -----	80
3.3.4.2. <i>Periodicidad del ciclo gametogénico e influencia del hábitat</i> -----	87
3.3.5. Influencia del hábitat en el desove -----	95
3.3.6. Variación temporal y espacial de la magnitud del desove y la producción gamética -----	95
3.3.7. Valoración del método del índice gonadal para evaluar la maduración de las gónadas -----	97
3.3.8. <i>Sex ratio</i> y hermafroditismo -----	98
3.4. Discusión -----	101

3.4.1. El índice gonadal como método para la estima del ciclo reproductivo -----	101
3.4.2. Influencia del hábitat en la talla de primera madurez -----	102
3.4.3. Influencia del hábitat en la gametogénesis -----	103
3.4.4. El ritmo reproductivo: influencia de la localidad, hábitat y año de estudio -----	104
3.4.5. Influencia del hábitat en el desove -----	109
3.4.6. <i>Sex ratio</i> y hermafroditismo -----	109
CAPÍTULO 4: Asentamiento y reclutamiento -----	113
4.1. Introducción -----	113
4.1.1. Definición de asentamiento y reclutamiento -----	113
4.1.2. Asentamiento y reclutamiento en los equinoideos -----	116
4.2. Diseño de los estudios y análisis de los datos -----	119
4.2.1. Variaciones temporales, espaciales y entre niveles de profundidad del asentamiento -----	119
4.2.2. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del reclutamiento -----	120
4.2.3. Estudio de la estructura de tallas y selección del modelo de crecimiento de los juveniles -----	121
4.2.4. Influencia de la estructura del hábitat en el reclutamiento -----	122
4.2.5. Relación entre el asentamiento y el reclutamiento -----	126
4.2.6. Variación temporal y espacial de la densidad de adultos -----	126
4.3. Resultados -----	127
4.3.1. Morfología de las post-larvas y juveniles capturados en los colectores -----	127
4.3.2. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del asentamiento -----	132
4.3.3. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del reclutamiento -----	136
4.3.4. Estudio de la estructura de tallas y crecimiento de los juveniles -----	139
4.3.5. Influencia de la estructura del hábitat en el reclutamiento -----	142
4.3.5.1. <i>Estructura del hábitat</i> -----	142
4.3.5.2. <i>Análisis de ordenación (PCA)</i> -----	144
4.3.5.3. <i>Análisis de regresión múltiple</i> -----	146
4.3.6. Relación entre el asentamiento y el reclutamiento -----	149
4.3.7. Variación temporal y espacial de la densidad de adultos -----	150
4.4. Discusión -----	152

4.4.1. Asentamiento -----	152
4.4.2. Reclutamiento -----	161
4.4.3. ¿Se puede predecir el reclutamiento conociendo el asentamiento? --	167
4.4.4. Tendencia de las densidades de adultos: ¿explosión demográfica provocada por la falta de depredadores o por una combinación de factores? -----	168
CAPÍTULO 5: Las variables ambientales y la estrategia reproductiva de <i>Diadema aff. antillarum</i> -----	170
5.1. Introducción -----	170
5.2. Diseño de los muestreos y análisis de los datos -----	171
5.3. Resultados -----	172
5.4. Discusión -----	179
5.4.1. Fases del ciclo biológico y variables ambientales -----	179
5.4.2. Los cambios climáticos y su relación con las explosiones demográficas de <i>Diadema aff. antillarum</i> -----	186
CONCLUSIONES -----	191
Bibliografía -----	194

Capítulo 1. Introducción general



Capítulo 1

Introducción general

1.1. El género *Diadema* y el estado actual de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* en el Atlántico oriental

El género *Diadema* está distribuido por toda el área circuntropical y existen siete especies descritas según la revisión de Lessios *et al.* (2001a): *D. setosum* (Leske) y *D. savignyi* (Audouin) presentes en el Indo-Pacífico; *D. paucispinum* (A. Agassiz) en el archipiélago de Hawaii; *D. mexicanum* (A. Agassiz) en el Pacífico este, desde el Golfo de California hasta el golfo de Panamá sobre el continente e incluyendo las islas oceánicas hasta Galápagos; *D. ascensionis* (Mortensen) en las islas de Ascensión, St. Helena y Fernando de Noronha; *D. palmeri* (Baker) en Nueva Zelanda; y *D. antillarum* Philippi, que se encuentra en el Atlántico occidental, desde las costas de Florida hasta el sur de Surinam y a lo largo de las islas de Caribe desde las Bermudas, y en el Atlántico oriental en Madeira, Salvajes, Canarias, Islas de Cabo Verde y Golfo de Guinea. Cada una de las especies presenta un área de distribución extensa, debido a que poseen larvas planctónicas que viven largo tiempo en el ambiente pelágico, aunque recientemente los estudios genéticos ponen de manifiesto la existencia de nuevas especies y se restringen bastante dichas distribuciones.

Actualmente, después de la revisión filogenética mediante análisis del ADN-mitocondrial realizada por Lessios *et al.* (2001a), el número de especies dentro del género *Diadema* debería aumentar a diez. Tres de las especies descritas, entre las que se encuentra *D. antillarum*, han sufrido una especiación alopátrica (debida al aislamiento geográfico) que las ha llevado a separarse genéticamente. En el caso concreto de esta especie, los mencionados autores distinguen una forma o tipo (a) distribuida por el Atlántico occidental y central (ejemplares atribuidos a *D. ascensionis*) y otra forma o tipo (b) en el Atlántico oriental. Se piensa que con la apertura del Atlántico el flujo larvario se interrumpió entre ambas orillas y ha habido una notable separación de los integrantes de la antigua metapoblación. En este sentido, para referirnos a la especie objeto de la presente tesis o forma “b” hablaremos de *Diadema* aff. *antillarum*, puesto que *D. antillarum* fue descrita originariamente de las Antillas por Philippi (1845). Su distribución comprende desde las aguas de Madeira hasta el Golfo de Guinea, incluyendo las islas Salvajes, Canarias y Cabo Verde; sobre el litoral continental africano su límite norte no es bien conocido, pero seguro que no se encuentra por encima de Cabo Blanco (A. Brito com. pers.).

Ecológicamente hablando y en relación con su gran capacidad transformadora, *Diadema* aff. *antillarum* (Figura 1) se ha convertido en las últimas décadas en la especie marina más importantes de las islas Canarias (Brito *et al.*, 1984; Aguilera *et al.*, 1994; Herrera *et al.*, 2000; Brito *et al.*, 2001; Brito *et al.*, 2004 Tuya *et al.*, 2004 a y b; Hernández *et al.*, 2005a), Madeira (Abreu *et al.*, 1995; Alves *et al.*, 2001) e islas Salvajes (Brito y colaboradores, datos sin publicar). Las poblaciones presentan actualmente unas densidades muy altas en la mayor parte de los fondos infralitorales rocosos, llegando incluso a valores medios de 10 individuos/m² en algunas áreas, donde las coberturas de macroalgas quedan

reducidas drásticamente (Aguilera *et al.*, 1994; Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004 a y b). Estos fondos limpios de algas y densamente cubiertos de erizos son localmente conocidos como “blanquizales” o “ericeras” (Figura 2). En algunas de las islas el blanquizal llega a crear una verdadera orla en la franja rocosa costera (0-50 m de profundidad) (Figura 2), ocupando hasta un 74,9 % de la misma en el caso de la isla de Tenerife (J. Barquín, com. pers.), con la única diferencia de que la cota batimétrica de su borde superior está a menos profundidad en los sectores abrigados (de 0,5 a 5 m normalmente) y a mayor profundidad en los de más alto hidrodinamismo (de 10 a 15 m normalmente) (Brito *et al.*, 2004). De esta forma, las zonas costeras más afectadas por los erizos son las orientadas al sur, puesto que en ellas encuentran las condiciones de calma idóneas para realizar su acción ramoneadora hasta fondos muy someros (Alves *et al.*, 2001). No obstante, existe una gran variabilidad geográfica en la distribución, abundancia y características de las poblaciones de este macroinvertebrado (Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Hernández *et al.*, 2005b).

En las islas de Cabo Verde, de donde no existen datos publicados, por lo que sabemos *Diadema* aff. *antillarum* se encuentra generalmente en bajas densidades, preferentemente refugiado en cuevas y otras oquedades (A. Brito y J. M. Falcón, obs. pers.). No se observan blanquizales originados por esta especie y el fondo rocoso costero está ocupado fundamentalmente por una mezcla de algas y antozoos con zooxantelas en simbiosis (escleractinias, hidrocorales y zooantídeos), mientras que debajo de los 20 m dominan las formaciones de gorgonias y antipatarios (Morri *et al.*, 2000).

Del Golfo de Guinea existen también muy pocos datos. Sólo conocemos el trabajo de John *et al.* (1992), donde se señala a *Diadema* aff. *antillarum* como un herbívoro ramoneador importante que modifica la comunidad algal.

En el caso de Canarias, únicamente en sectores muy puntuales y de condiciones especiales, y en un sector más amplio del Mar de Las Calmas en El Hierro -la zona más cálida del archipiélago- se encuentra una situación en que existe un claro predominio de las algas en los fondos infra y circalitorales; los datos correspondientes a las densidades de erizos medidas en Canarias se recogen en la Tabla 1. En la zona señalada de la isla de El Hierro aparece un ecosistema más estructurado y donde los erizos mantienen densidades bajas, ocupando únicamente grietas y otras oquedades durante el día, sin presencia de blanquiales en los fondos rocosos abiertos (Hernández *et al.*, 2005b).



Figura 1. Ejemplares del erizo *Diadema* aff. *antillarum*.

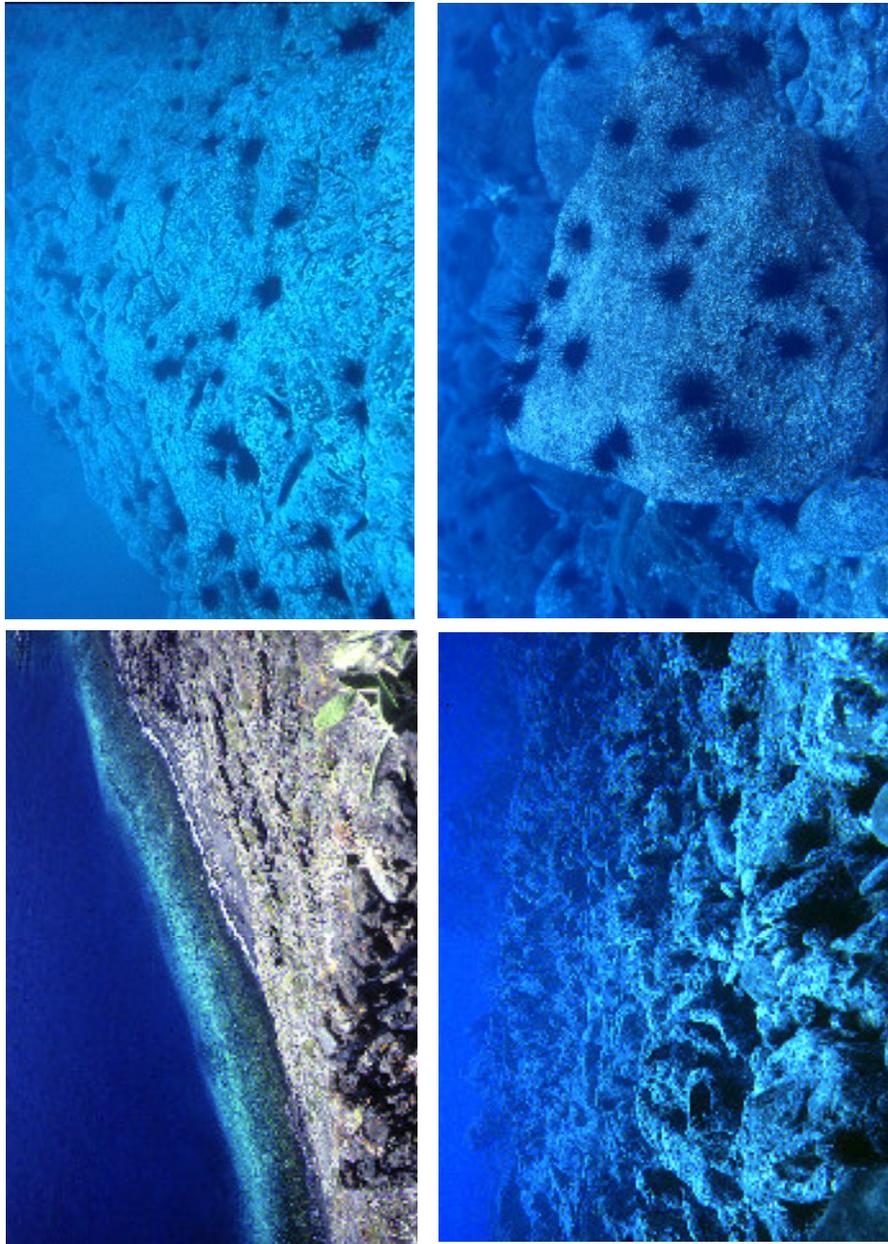


Figura 2. Blanquizales originados por *Diadema* aff. *antillarum* en diferentes localidades de las islas Canarias, donde se puede observar el paisaje característico que forman.

Tabla 1. Densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum* (n°ind/m²) en diferentes localidades de las islas Canarias, señalando aquellas que se encuentran dentro de una reserva marina. La tabla ha sido confeccionada con 98 localidades muestreadas por el equipo de Ecología Bentónica de la Universidad de La Laguna (Brito *et al.* 2004 y datos posteriores sin publicar hasta 2004) y 33 localidades muestreadas por el equipo de “Canarias por una Costa Viva” (*) (Tuya *et al.*, 2004a). [DS: desviación estándar; N: número de réplicas en cada localidad].

Isla	Reserva	Localidad	Densidad media	DS	N
El Hierro		1. Punta La Palometa	0,01	0,02	10
		2. Laja Orchilla	0,16	0,17	10
		3. Punta de Los Mozos	0,07	0,08	10
		4. Punta de las Lajas del Lance	0,22	0,13	10
	Reserva Marina del Mar de Las Calmas	5. Punta de Tecorón	0,19	0,14	10
		6. Cueva del Diablo	0,2	0,14	10
		7. Punta de Las Lapillas	0,09	0,06	10
		8. Punta de Las Cañas	0,05	0,06	10
		9. Roque Chico	0,07	0,1	10
		10. La Gabarra	0,09	0,07	12
		11. Punta de Los Frailes	0,08	0,1	10
		12. Cueva de Los Frailes	0,06	0,07	10
		13. Playa de La Herradura	0,13	0,09	10
		14. Muelle de La Restinga	0,04	0,06	10
		15. La Restinga *	0,04	0,13	16
		16. Bajón de La Restinga *	0,91	1,38	16
		17. Los Joraditos	0,1	0,11	10
		18. Roque de La Bonanza	0,08	0,1	10
		19. Roque de La Bonanza1*	0,18	0,21	16
		20. Central eléctrica*	0,23	0,43	16
		21. Punta Grande	0,8	0,7	10
		22. Baja Anacón	0,13	0,23	10
MEDIA			0,17	0,23	
La Palma		23. Punta de Las Llanadas	0,12	0,06	10
		24. Punta Gorda	2,97	1,36	10
		25. Playas de Las Vinagreras	1,77	0,45	10
		26. Callado Nuevo	1,78	0,98	10
		27. El Roque	2,37	1,08	10

	28. Morro Negro	2,55	0,82	10
	29. Charco Verde*	0,67	0,97	16
Reserva Marina de La Palma	30. Punta de Los Bogullos	3,25	1,86	10
	31. Punta del Remo	1,75	0,64	10
	32. Punta Banco	1,88	1,22	10
	33. Siete Islas	2,18	1,47	10
	34. Vuelta Toro*	2,89	2,79	16
	35. La Resbaladera	0,75	0,57	10
	36. Punta Larga	0,07	0,09	10
	37. Punta Larga 1*	2,43	3,15	16
	38. Escollera Santa Cruz de La Palma*	0,29	0,36	16
		MEDIA	1,73	1,05
La Gomera	39. Roque de Iguala	2,04	0,43	10
	40. Punta Narices	2,9	0,7	10
	41. Punta del Becerro	2,94	1,86	10
	42. Escollera San Sebastián*	0,28	0,37	16
	43. San Sebastián*	0,38	0,72	16
	44. Puntallana*	2,9	1,51	16
	45. Roque de Agulo	3,33	0,36	5
	46. Hermigua*	2,55	1,84	16
	47. Laja del Infierno	2,83	0,76	5
	48. Punta Sardina	3,47	0,56	10
	49. Punta de Los Órganos	2,01	0,53	5
	50. Los Órganos	1,43	0,48	5
	51. Roques de Arguamul	2,17	0,33	5
		MEDIA	2,57	0,68
Tenerife	52. Teno	6,33	2,26	16
	53. Teno 1*	13,92	4,48	16
	54. Masca	7,24	3,24	100
	55. El Acuario	3,62	2,83	30
	56. Cueva de los Cerebros (fuera)	5,65	2,37	30
	57. La Tixera	5,79	1,61	90
	58. La Caleta	3,68	1,83	30
	59. El Balito	7,51	1,43	8
	60. Los Cristianos*	1,29	2,41	16
	61. El Palm-Mar	5,62	1,39	16
	62. Punta Rasca (El Banco)	3,39	0,67	5
	63. Las Galletas	7,79	2,74	5
	64. Agua Dulce	4,05	0,98	10

	65. La Tejita	4,84	1,91	8
	66. Montaña Roja	1,86	1,37	10
	67. La Jaquita	11,18	2,62	8
	68. Abades	9,22	2,17	224
	69. El Porís	4,58	1,39	16
	70. La Caleta	4,35	1,46	20
	71. Boca Cangrejo	5,65	1,32	224
	72. Club Náutico*	0,01	0,09	16
	73. Martiánez	8,49	1,62	8
	74. La Rapadura	4,41	0,69	8
	75. La Consolación	3,77	1,35	8
	76. La Hondura	5,17	1,51	8
	77. Garachico*	0,15	0,35	16
	MEDIA	5,37	3,15	
Gran Canaria	78. Sardina del Norte*	5,17	1,64	16
	79. Punta del Cardonal	3,37	0,59	10
	80. El Juncal	1,76	0,5	10
	81. Punta del Tumas	0,97	0,27	10
	82. Playa de Las Nieves	0,36	0,41	10
	83. Dedo de Dios	1,06	0,86	10
	84. Punta del Tarajalillo	0,3	0,12	10
	85. Playa Corral del Espino	2,45	1,39	10
	86. Puntilla de La Caleta	2,33	0,48	10
	87. Playa de La Caleta	2,28	1,42	10
	88. Las Casillas	0,73	0,38	10
	89. El Cabrón*	0,03	0,12	16
	90. Puerto deportivo de Las Palmas*	0,1	0,22	16
	91. Las Canteras*	0	0	16
	MEDIA	1,5	1,44	
Fuerteventura	92. Ajuí	0,05	0,06	8
	93. Punta de Jandía	0	0	8
	94. Jinijinamar	1,05	0,73	16
	95. Jacomar	4,39	1	8
	96. Caleta Fuste*	7,61	1,82	16
	97. Puerto Rosario*	0,89	0,74	16
	98. El Queso	0,02	0,05	8
	99. Lobos	8,33	5,24	16
	100. El Marrajito	0,06	0,09	8
	101. Baja de Fefo	5,79	2,46	8
	102. El Calamareo	3,01	1,75	8

		103. Corralejo	6,19	3,2	16
		104. Veril del Marrajo	1,71	1,44	8
		MEDIA	3,01	3,09	
Lanzarote	Reserva Marina de La Graciosa e islotes al norte de Lanzarote	105. El Pasito	2	1	13
		106. Puntagorda	3,54	0,67	10
		107. Puerto del Carmen (sur)	6,98	3,51	12
		108. Hoyas Hondas	1,07	0,49	10
		109. Playa Los Pocillos	3,86	0,36	10
		110. Playa Matagorda	3,63	0,8	10
		111. Playa Honda	3,18	0,56	10
		112. Puerto Naos*	5,67	2,12	16
		113. Playa del Tío Joaquín	7,06	1,25	12
		114. Mala	5,7	1,26	10
		115. Arrieta*	1,66	1,81	16
		116. Órzola*	0	0	16
		117. Punta Fariones (Lanzarote)	1,48	0,46	10
		118. Punta Fariones I (Lanzarote)	2,76	1,69	10
		119. Roque del Este (sotavento)	2,65	0,75	10
		120. Roque* (Alegranza)	0	0	16
		121. Miraflores* (Alegranza)	9,25	2,86	16
		122. Greta* (Alegranza)	0,08	0,31	16
		123. Puerto Viejo* (Alegranza)	4,95	2,94	16
		124. Punta de La Mareta (Alegranza)	3,41	1,17	9
125. Cuevas Coloradas (Montaña Clara)	4,05	0,75	10		
126. Veril del Agua* (Montaña Clara)	4,45	2,32	16		
127. Playa Lambra* (La Graciosa)	10,41	3,49	16		
128. Ganado* (La Graciosa)	0	0	16		
129. Montaña Amarilla (La Graciosa)	1,35	0,49	10		
130. La Caletilla (La Graciosa)	0,09	0,08	10		
131. Timanfaya*	10,31	3,46	16		
		MEDIA	3,69	3,07	

Actualmente y con los datos de que disponemos, podemos decir que es la isla de El Hierro la que presenta las menores densidades poblacionales de erizos, seguida de Gran Canaria y La Palma, mientras que las más afectadas serían Tenerife,

Lanzarote, Fuerteventura y La Gomera en ese orden. Sin embargo, es necesario puntualizar que las densidades en islas como Gran Canaria y La Palma pueden estar subestimadas, ya que el número de localidades estudiadas es bajo y sería necesario hacer un muestreo más exhaustivo en algunas de sus orientaciones; por ejemplo, en el caso de Gran Canaria, como podemos observar en la figura 3, no existe ningún muestreo en la costa suroeste, donde es muy probable que las densidades del erizo sean elevadas al encontrarse al abrigo de los vientos alisios. En todo caso, no cabe la menor duda de que Tenerife es la isla que presenta las mayores densidades de *Diadema aff. antillarum*, o lo que es lo mismo una mayor degradación de sus fondos rocosos, y El Hierro la de menores densidades y mejor estado de conservación.

A la vista de los datos disponibles hasta el momento, puede ser precipitado hablar de patrones de densidad de *Diadema aff. antillarum* en Canarias, aunque parece existir una tendencia a mayores densidades en las islas centrales y orientales y un gradiente de disminución hacia las islas occidentales, las más cálidas, con la excepción de Gran Canaria, donde no se ha realizado un número de muestreos suficientemente representativo. Sin duda, es necesario realizar un mayor esfuerzo de muestreo en algunas de las islas para poder relacionar las densidades de erizos con diferentes factores antrópicos y ambientales, como pueden ser: grado de contaminación (por ejemplo el número de emisarios submarinos), número de habitantes, nivel de explotación pesquera, presencia y abundancia de depredadores especializados, características de las costas, tipos de fondos rocosos, etc. Sólo de esta forma podremos mostrar la existencia de patrones claros y entender mejor la ecología de los erizos.

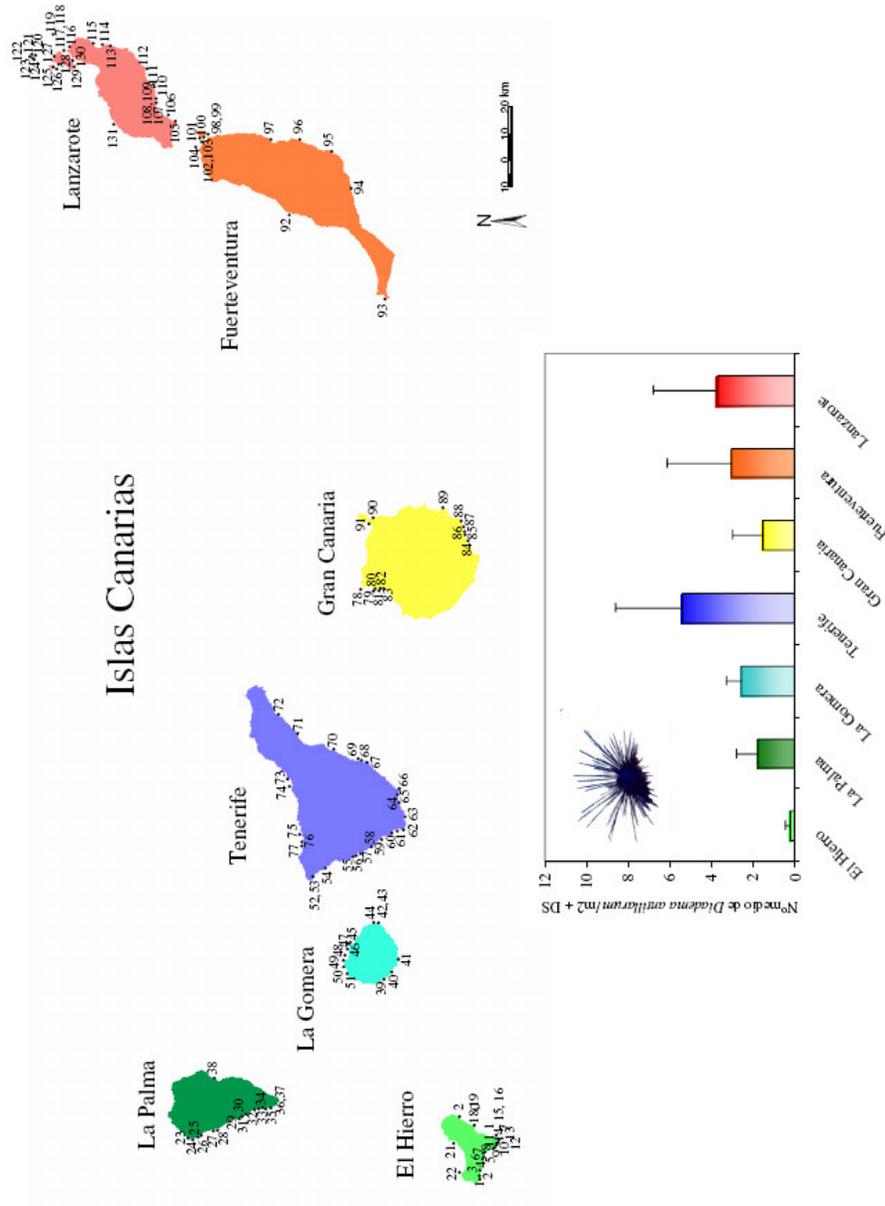


Figura 3. Mapa de las localidades muestreadas y densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum* (ind/m² + desviación estándar: DS) en las islas Canarias. Se utilizaron los datos del equipo de investigación de Ecología Bentónica de la Universidad de La Laguna (Brito *et al.*, 2004 y datos posteriores sin publicar hasta 2004) y los del equipo de “Canarias por una Costa Viva” (Tuya *et al.*, 2004a) (datos recogidos en la Tabla 1). -página anterior-

1.2. El papel de los erizos como reguladores de la estructura y función de las comunidades bentónicas: el caso de *Diadema* aff. *antillarum*

El ramoneo de los herbívoros es un factor determinante de la estructura y organización de los ecosistemas marinos (Vadas, 1985). Muchos investigadores han comprobado el importante papel que juegan los equinoideos como controladores de la estructura de las comunidades bentónicas, por encima incluso de otros herbívoros (Lawrence, 1975; Lawrence & Sammarco, 1982; Verlaque & Nédélec, 1983; Verlaque, 1984; Carpenter, 1986; Frantzis *et al.*, 1988; McClanahan & Shafir, 1990; Vadas & Elner, 1992; Sala, 1997); factores como su talla y capacidad de movimiento le son favorables para realizar un intenso ramoneo (Luckens, 1974; Dayton, 1975; Dayton *et al.*, 1977). Las preferencias alimenticias varían entre las distintas especies de equinoideos, lo que produce efectos diferentes sobre las comunidades bentónicas, determinando la proporción de las especies presa y de esta forma la estructura de las comunidades algales (Vadas, 1977; Lubchenco, 1978; Lawrence & Sammarco, 1982). Por otro lado, los equinoideos se encuentran con frecuencia en altas densidades poblacionales (Moore, 1966; Lawrence, 1975; Mann, 1982; Kingsford & Battershill,

1998; Sala *et al.*, 1998 a y b; Knowlton, 2004), pueden vivir durante varios años (Ebert, 1975) y presentar altas tasas de alimentación, a la vez que pueden persistir con escasos recursos alimenticios (Lawrence, 1975; Levitan, 1991).

La consecuencia de su intenso ramoneo es la transformación de extensas superficies del litoral en zonas dominadas por algas coralíneas costrosas y algunos invertebrados sésiles, conocidas internacionalmente como “urchin barrens” o “barren grounds” (Lawrence, 1975; Mann, 1982; Himmelman & Lavergne, 1985; Vadas & Elnor, 1992) y localmente como “blanquizales” en Canarias y Madeira, como ya se señaló con anterioridad. Actualmente, los denominados “barren” pueden ser considerados como un fenómeno global y, según algunos autores, están relacionados con la sobreexplotación de los recursos pesqueros (Sala *et al.*, 1998a; Tuya *et al.*, 2005a). Como consecuencia de la sobreexplotación de los depredadores y por un proceso de cascada trófica se daría paso a las altas densidades de erizos, que eliminarían la cubierta vegetal (Sala & Zabala, 1996; Estes *et al.*, 1998; Pinnegar *et al.*, 2000; Shears & Babcock, 2002, 2003; Grabowsky, 2004; Graham, 2004). Generalmente, estos ambientes poseen menos biodiversidad y crecimiento algal que zonas no transformadas adyacentes (Behrens & Lafferty, 2004; Grahan, 2004). Tales formaciones han sido descritas en costas templadas (Mann, 1982; Scheibling & Stephenson, 1984; Miller, 1985; Estes & Palmisiano, 1974; Duggins, 1989; McShane & Naylor, 1991; Vadas & Elnor, 1992; Andrew, 1993), subtropicales (Aguilera *et al.*, 1994; Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a) y tropicales (Ogden *et al.*, 1973; Sammarco, 1982; Hay, 1984; John *et al.*, 1992; McClanahan 2000). Por este motivo, y a pesar de la controversia que existe en la actualidad con el término “especie clave” (De Leo & Levin, 1997; Khanina, 1998; Piraino & Fanelli, 1999; Davic, 2000, 2002 y 2003; Higdon, 2002), en muchos casos estas especies de erizos

han sido consideradas como tales (Paine & Vadas, 1964; Underwood, 1992; Lessios *et al.*, 2001 a y b; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b).

Tanto *Diadema antillarum* en el Atlántico occidental como *Diadema aff. antillarum* en el lado oriental son considerados “herbívoros claves” (Tuya *et al.*, 2005b), aunque desempeñan funciones ecológicas diferentes en ambas costas. En las comunidades coralinas caribeñas el erizo mantiene controlado el crecimiento algal, beneficiando así el asentamiento de nuevos corales y facilitando su crecimiento (Ogden *et al.*, 1973; Sammarco, 1982; Lessios, 1988a). Cuando sus densidades disminuyen drásticamente, como ocurrió después de la mortalidad masiva de 1982-84, el ecosistema arrecifal cambia rápidamente (Lessios *et al.*, 1984; Lessios, 1988 a y b), la cobertura algal se incrementa de forma notable, cubriendo y asfixiando a los corales e impidiendo el asentamiento y crecimiento de nuevos coralitos (Lessios *et al.*, 1984; Carpenter, 1986; Lessios, 1988 a y b; Lessios, 1994). No obstante, las altas densidades de *Diadema* anteriores a la mortalidad masiva tampoco eran buenas, pues contribuían claramente a la bioerosión de los arrecifes (Bak *et al.*, 1984). En situaciones intermedias de densidad de erizos se alcanza un equilibrio dinámico algacoral adecuado, que propicia los máximos de diversidad en la comunidad coralina (Sammarco, 1982). Pero la recuperación de las poblaciones de erizos en este caso no ha sido rápida, pues veinte años después de la mortalidad masiva no se han alcanzado las densidades anteriores a dicho fenómeno en Panamá (Lessios, 2005) y en otras zonas del Caribe sólo existen indicios de una recuperación natural (Edmunds & Carpenter 2001; Miller *et al.*, 2003).

En el Atlántico Oriental, sobre todo en Canarias, Salvajes y Madeira, la respuesta de las comunidades bentónicas litorales al incremento de las poblaciones de erizos es muy diferente, al no existir arrecifes coralinos. La acción ramoneadora

de los erizos dismantela la cubierta vegetal, como ya vimos, dejando los fondos despoblados y cubiertos de una costra de algas calcáreas que les da un color blanquecino (Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004 a y b); sólo algunas esponjas y briozoos toleran la abrasión de los erizos, y entre los peces es el pomacéntrido *Abudefduf luridus* el único que resulta favorecido (Falcón *et al.*, en preparación). De esta forma, nos encontramos un sustrato rocoso muy empobrecido, en el que los erizos sobreviven en altas densidades ramoneando las yemas y propágulos que intentan colonizarlo.

En nuestra área geográfica, *Diadema* aff. *antillarum* es considerada una especie clave, ya que, debido a su capacidad de ingesta algal diaria, cuando las densidades alcanzan los 10 ind/m² puede llegar a consumir casi por completo la producción primaria bentónica estimada para las costas Canarias (Tuya *et al.*, 2004b). Por lo tanto, parece estar claro que cuando las densidades son altas es este erizo quien controla la estructura de la comunidad algal (Alves *et al.*, 2003; Tuya *et al.*, 2004b). Las comunidades algales son el principal sustrato biológico que sostiene al ecosistema litoral de los fondos rocosos y sus procesos tróficos, por ello la desaparición de la biomasa de algas implica un derrumbe de la cadena trófica existente; además, la alta densidad de erizos bloquea la capacidad de recuperación o resiliencia que poseen los ecosistemas (Knowlton, 2004). Este estado de alteración de los ecosistemas marinos es conocido actualmente como “alternate stable state”, termino acuñado por Knowlton (2004) y utilizado posteriormente por Tuya *et al.* (2005b) para definir los blanquiales de las islas Canarias. Para estas biocenosis generadas por el erizo no existen evidencias naturales de reversibilidad, o bien ésta es muy lenta, como hemos podido comprobar incluso en zonas protegidas de la pesca (reservas marinas); después de diez años de funcionamiento, el incremento de las

poblaciones de depredadores no ha logrado recuperar zonas devastadas por el erizo por procesos de cascada trófica (Hernández *et al.*, 2005a).

1.3. ¿Cuáles son las causas de las altas densidades de erizos?

En los ecosistemas marinos bentónicos la estructura de las comunidades está determinada, en gran medida, por una compleja interrelación de condiciones ambientales y biológicas, que varían en el espacio y en el tiempo (Menge & Sutherland, 1987; Pinnegar *et al.*, 2000). Actualmente se discute sobre la importancia de los procesos de regulación de cascada trófica, o “top-down effects” (ej: depredador-herbívoro-alga), frente a los procesos de cascada trófica inversa o “bottom-up effects” (ej: alga-herbívoro-depredador) en el control de la estructura de las comunidades (Hunter & Price, 1992; Power, 1992; Pinnegar *et al.*, 2000). Los procesos de regulación de cascada trófica o “top-down” se dan en ecosistemas donde la depredación es un factor importante, capaz de mantener en bajas densidades a las poblaciones de herbívoros, lo que permite el desarrollo de las comunidades de algas (Sala *et al.*, 1998b; Shears & Babcock, 2002). Por el contrario, los procesos de regulación por cascada trófica inversa o “bottom-up” aparecen cuando determinados factores azarosos afectan a la abundancia de algas o alimento, extendiendo sus efectos a los niveles tróficos superiores y determinando así la dinámica de las poblaciones de herbívoros y de sus depredadores (Hunter & Price, 1992). Probablemente, ambos procesos reguladores actúen de forma simultánea en las comunidades marinas (Hunter & Price, 1992), aunque en diferente medida dependiendo de la heterogeneidad y características ambientales de las mismas (Pinnegar *et al.*, 2000). Además, no podemos olvidar que los procesos de

asentamiento y reclutamiento (“supply-side ecology”) afectan en gran medida la distribución y abundancia de poblaciones de especies importantes ecológicamente, como es el caso de los erizos (Lewin, 1986; Underwood & Fairweather, 1989; Balch & Scheibling, 2001), y en ellos tiene una notable influencia las condiciones climáticas. Muchas veces, niveles altos de reclutamiento pueden enmascarar las evidencias de algún proceso ecológico subyacente (Fogarty *et al.*, 1991), como podría ser una tasa alta de depredación sobre los erizos. Algunos autores han propuesto que los patrones observados en la estructura de las comunidades son un resultado directo de los procesos de pre-asentamiento y post-asentamiento (Sale, 1991).

Por todo lo expuesto, es difícil hablar con seguridad un factor único que haya provocado el aumento desmesurado y la expansión de las poblaciones de estos macroinvertebrados. Sin embargo, en la mayoría de los trabajos consultados, realizados en diferentes regiones geográficas, encontramos que la sobrepesca es uno de los principales factores que favorecen la expansión de las poblaciones de erizos (McClanahan & Muthiga, 1988 y 1989; McClanahan & Shafir, 1990; Sala & Zabala, 1996; Sala, 1997; Sala *et al.*, 1998a; McClanahan, 2000; Knowlton, 2001 y 2004; Tuya *et al.*, 2004a;), ya que la desaparición o reducciones de depredadores importantes provoca la aparición de procesos de cascada trófica (Steneck, 1998; Pace *et al.*, 1999; Pinnegar *et al.*, 2000; Pinnegar & Polunin, 2004) o “keystone predation”, resultando favorecidas las presas o competidores (Menge, 1995). Estos efectos se ven acentuados cuando la disminución del nivel de depredación puede favorecer el aumento de las poblaciones de un herbívoro clave (Power, 1992), como es el caso de *Diadema aff. antillarum*, que influye enormemente en el desarrollo de las comunidades algales (Tuya *et al.*, 2004a y b).

En las islas Canarias, dada su situación subtropical y las características oceanográficas de tipo subtropical-templadas, debido al gradiente térmico generado por los afloramientos que se producen en la costa africana (Braun & Molina, 1984), aparecen unos ecosistemas con cadenas tróficas relativamente simples y de baja redundancia funcional, en el sentido de Duffy & Hay (2001), en comparación con zonas tropicales próximas. Así, por ejemplo, la riqueza de depredadores especializados en comer erizos es baja en relación con las islas de Cabo Verde (Reiner, 1996; Brito *et al.*, 1999; Falcón, datos no publicados.), situadas sólo a once grados de latitud al sur. Este bajo número de depredadores, por un lado, puede estar ejerciendo un control insuficiente y, por otro, puede que se trate de especies particularmente vulnerables a la sobrepesca u otras alteraciones (Hernández *et al.*, 2005a). En tales circunstancias ambientales y de conservación, el papel regulador de los depredadores que han sido mermados es difícilmente compensable y se favorecen los procesos de cascada trófica, con las consecuencias mencionadas. Por otro lado, no debemos olvidar que recientes estudios genéticos (Lessios *et al.*, 2001b; Garrido, 2003), realizados con las poblaciones de *Diadema* del Caribe y de las islas Canarias, han revelado la existencia de explosiones demográficas naturales hace unos 80.000 y 125.000 años, respectivamente. Esto parece indicar que el aumento de las poblaciones de este erizo en Canarias pudo comenzar hace muchos años atrás y que no han podido ser reducidas debido al escaso número de depredadores especializados. En las últimas décadas, la situación se habría agravado por la progresiva sobreexplotación pesquera que sufren las Islas. Esta hipótesis está en concordancia con el hecho de que es en la isla de El Hierro, la de fauna más cálida y con mayor presencia de depredadores especializados, además de la mejor conservada en cuanto a sus recursos, es donde se registran las menores densidades de erizos del Archipiélago, con notable diferencia (Hernández *et al.*, 2005b).

La respuesta a esta cuestión es uno de los debates más interesantes que existen actualmente en ecología marina y, en muchos casos, no es tarea fácil conocer los procesos ecológicos reales que pueden desencadenar estas explosiones demográficas. Sin duda, sólo podremos comprender bien dicho fenómeno cuando se alcance un conocimiento en profundidad del funcionamiento de los ecosistemas marinos. Entre los aspectos a estudiar son importantes los procesos reproductivos, de asentamiento y reclutamiento, que apenas han sido abordados con anterioridad en las costas Canarias y pueden aportar información imprescindible para conocer el origen de las altas densidades de erizos.

1.4. Estado de los conocimientos sobre la biología y ecología de *Diadema aff. antillarum*: listado cronológico comentado

A pesar del gran problema medioambiental que representa en Canarias y en las restantes isla de la Macaronesia central (Salvajes y Madeira) la plaga originada por el erizo *Diadema aff. antillarum*, son todavía pocos los trabajos de investigación donde se aborda el estudio de su biología, ecología y posibles formas de control. Sólo en los últimos cinco años ha comenzado a incrementarse el número de estudios relacionados con el problema. A continuación se comentan los principales resultados obtenidos, en todo el ámbito de su distribución, para saber en qué situación de conocimiento nos encontramos. Se citan en orden cronológico los trabajos publicados en libros, revistas de ámbito local e internacionales y tesis doctorales

donde la especie *D. aff. antillarum* aparece como parte importante del mismo, o bien donde se trate el problema de su explosión demográfica:

- 1984. A. Brito, T. Cruz, E. Moreno & J.M. Pérez. **Fauna Marina de las Islas Canarias**. Ponen en evidencia por primera vez el efecto del ramoneo de los erizos sobre la banda de algas fotófilas.
- 1987. J. J. Bacallado, A. Brito, T. Cruz, M. Carrillo & J. Barquín. **Proyecto Bentos II. Anexo: Estudio de la biología del Erizo de Lima (*Diadema antillarum*)**. Realizan una revisión de los trabajos llevados a cabo con *Diadema* en otras zonas del mundo y lo complementan con algunos estudios reproductivos (índices gonadales) y del biotipo en Canarias. Además, señalan a la sobrepesca como una de las causas principales del aumento de las densidades de erizos.
- 1990. A. Brito & J. M. Falcón. **Contribución al conocimiento de la distribución y ecología de *Chilomycterus atringa* (Pisces, Diodontidae)**. Destacan la importancia de *Diadema aff. antillarum* en la dieta de este pez en Canarias, encontrando que puede representar hasta un 80 % de la dieta del diodóntido.
- 1992. D. M. John, J. H. Price & G. W. Lawson. **Tropical east Atlantic and islands: plant-animal interactions on tropical shores free of biotic reefs**. Señalan a *Diadema aff. antillarum* como un hervívoro ramoneador importante en la costa tropical oeste africana y describe las áreas devastadas

por el erizo en las costas de Ghana, donde sólo crecen invertebrados sésiles y algas coralináceas.

- 1994. F. Aguilera, A. Brito, C. Castilla, A. Díaz, J. M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez, F. Sabaté & J. Sánchez. **Canarias: economía, ecología y medio ambiente**. Exposición del problema ecológico que representan los blanquiales, sospechando de la sobrepesca como causante, e incluso se proponen algunas medidas de control, como pueden ser las reservas marinas y otros espacios protegidos en el mar.
- 1996. J. M. Falcón, S. A. Bortone, A. Brito & C. M. Bundrick. **Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago**. Estudian la relación de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* con las poblaciones de peces litorales del Archipiélago y las características de la comunidad íctica.
- 1998. R. Herrera. **Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguín (Gran Canaria) y Lanzarote**. Pone de manifiesto la rápida colonización que sufren los arrecifes artificiales por parte de *Diadema* aff. *antillarum* y como éste transforma la comunidad existente en pocos meses, reduciendo la biodiversidad.
- 1998. A. Casañas, H. H. Larsen & R. Haroun. **Developmental stages of blanquizal to herbivory by the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi (Echinoidea: Diadematidae) in the Canary Islands**. Describen una serie de fases, atendiendo a la diversidad, cobertura algal y talla-densidad de

Diadema, por las que pasa una comunidad hasta llegar a un blanquizal maduro.

- 1999. M. Cabrera. & A. Sancho. **Proyecto de erradicación del Erizo de Lima**. Experimento de erradicación del erizo en zonas controladas, demostrando la gran capacidad que posee el medio para recuperarse una vez se han reducido las densidades de este equinoideo.
- 2000. R. Herrera, M. Garrido & L. Moro. **¿Pierde biodiversidad el medio marino canario? Los banquizales y el erizo *Diadema antillarum* (Parte I)**. Ofrecen una visión general sobre algunos aspectos de la biología de *Diadema* aff. *antillarum*. Además, apuntan a la sobreexplotación de los recursos pesqueros como desencadenante principal de la formación de los blanquizales. Por otro lado, muestran como se produce el descenso de la biodiversidad, con el aumento de la densidad de erizos, en arrecifes artificiales.
- 2000. M. J. Garrido, R. J. Haroun & H. A. Lessios. **Annual reproductive periodicity of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Canary Island**. Se establece una estacionalidad reproductiva de *Diadema* aff. *antillarum* en dos zonas de Gran Canaria, apareciendo en ambos lugares un pico de madurez gonadal en los meses de Abril y Mayo, relacionado con el comienzo del aumento de la temperatura del agua.
- 2001. H. A. Lessios, M. J. Garrido & B. D. Kessing. **Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs**. Mediante el estudio del ADN mitocondrial de ejemplares de *Diadema* de

ambas costas Atlánticas y de la especie del Pacífico americano, concluyen que la abundancia de estos erizos probablemente siempre ha sido alta, incluso antes de la intervención del hombre.

- 2001. H. A. Lessios, B. D. Kessing & J. S. Pearse. **Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema***. Demuestran que hay diferencias suficientes en el ADN mitocondrial entre los individuos de *Diadema antillarum* del Atlántico oeste y los del Atlántico este, considerando que se trata de dos especies distintas, aunque no presenten diferencias morfológicas macroscópicas evidentes.
- 2001. M. J. Garrido & R. J. Haroun. **Comparative study of the gonadal index of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) by two methods at Gran Canaria Island (Spain)**. Comparación de dos métodos de cálculo del índice gonadal, el método del peso seco de Lessios (1981) frente al del volumen de Illife and Pearse (1982), comprobando que por ambos métodos se obtienen los mismos resultados.
- 2001. F. Alves, L. M. Chícharo, E. Serrao & A. D. Abreu. **Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic)**. Demuestran que la turbulencia del agua es el factor más importante de los estudiados que limitan la abundancia de *Diadema* aff. *antillarum* en los fondos rocosos, además proponen un modelo de regresión no lineal para explicar la relación entre su abundancia y la cobertura algal.
- 2001. F. Tuya, J. A. Martín, G. M. Reuss & A. Luque. **Food preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria (Canary Islands,**

central-east Atlantic Ocean). Describen las preferencias alimenticias de *Diadema* aff. *antillarum* basándose en experimentos manipulativos en el medio, utilizando cajas. Obtienen tres grupos de preferencias alimenticias, en primer lugar estarían las algas de los géneros *Halopteris*, *Lobophora* y *Dyctiota*, luego vendría *Padina* y, por último, *Cystoseira*. Además, dan un valor de consumo de algas diario de 0,50-0,72 gr p.húmedo/ind⁻¹ · d⁻¹.

- 2003. F. Alves, L. M. Chícharo, E. Serrao & A. D. Abreu. **Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates**. Ratifican, mediante experimentos manipulativos de cajas *in situ*, que *Diadema* aff. *antillarum* produce una disminución de las coberturas algales en las costas de Madeira.
- 2003. M. Garrido. **Contribución al conocimiento de *Diadema antillarum* Philippi 1845, en Canarias**. Aborda el estudio de la maduración gonadal, la variabilidad y diversidad genética, el efecto sobre las comunidades de macroinvertebrados en arrecifes artificiales y el estado de desarrollo de los blanquiales en la isla de El Hierro.
- 2003. F. Tuya, J. A. Martín & A. Luque. **A novel technique for tagging the long-spined sea urchin *Diadema antillarum***. Describen una nueva técnica para el marcaje de *Diadema* aff. *antillarum*, mediante anzuelos de pesca y nylon.
- 2003. J.C. Hernández, G. González-Lorenzo, N. García & A. Brito. **Descripción de las primeras fases juveniles de la forma del Atlántico oriental del erizo *Diadema antillarum* Philippi, 1845 (Echinoidea:**

Diadematidae). Descripción de las formas juveniles de *Diadema* aff. *antillarum* recolectadas mediante superficies experimentales de asentamiento. Éste estudio morfológico pone de manifiesto la gran capacidad defensiva que muestran los juveniles desde corta edad.

- 2004. F. Tuya, J. A. Martín & A. Luque. **Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean)**. *Diadema* aff. *antillarum* presenta en las costas canarias un claro comportamiento de homing, desplazándose un rango de 1,0-5,1 m, a una velocidad de 5-110 cm h⁻¹.
- 2004. G. Herrera-López, A. Cruz-Reyes, J.C. Hernández, N. García, G. González-Lorenzo, M. C. Gil-Rodríguez, A. Brito & J. M. Falcón. **Alimentación y diversidad algal en la dieta del erizo *Diadema antillarum* en Tenerife, islas Canarias**. Estudio cualitativo de la dieta que sigue *Diadema* aff. *antillarum* en dos hábitat diferentes: un blanquizal y un algal. Se comprueba que existe una mayor diversidad algal en los estómagos de erizos de zonas algales que en los de aquellos de blanquizales, donde se ven obligados a recurrir a otros recursos como los invertebrados.
- 2004. A. Brito, J.C. Hernández, J.M. Falcón, N. García, G. González-Lorenzo, M.C. Gil-Rodríguez, A. Cruz-Reyes, G. Herrera, A. Sancho, S. Clemente, E. Cubero, D. Girard & J. Barquín. **El Erizo de lima (*Diadema antillarum*) una especie clave en los fondos rocosos litorales de Canarias**. Trabajo que trata globalmente el problema que suponen los blanquizales en las costas canarias,

el estado actual de las poblaciones de erizos, las posibles causas de la explosión demográfica y el planteamiento de posibles soluciones.

- 2004. F. Tuya, A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun. **Can one specie determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic.** Proponen a *Diadema* aff. *antillarum* como el herbívoro principal o clave en el control de las comunidades algales, por encima de los demás herbívoros que están presentes en las costas canarias, en base al consumo diario de macroalgas, la producción bentónica y las densidades actuales del erizo. Se considera que densidades de 10 indv/m² pueden acabar con la producción bentónica estimada para las costas canarias.
- 2004. F. Tuya, A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun. **Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago.** Detectan una relación positiva entre la ausencia de peces predadores de macroinvertebrados y la densidades altas de *Diadema* aff. *antillarum*, además de una disminución de las coberturas algales.
- 2005. F. Tuya, P. Sánchez-Jerez & R. Haroun. **Influence of fishing and functional group of algal communities in the eastern Atlantic.** Aparentemente, la comunidad de algas pardas llega a profundidades mayores en localidades protegidas de la pesca y con menor número de erizos. Por el contrario, los bandas mono-específicas de algas, formadas principalmente por fucoides, llegan a mayores profundidades, en

comparación con algas foliosas corticadas, en localidades pescadas o con mayor densidad de erizos.

- 2005. F. Tuya, R. Haroun, A. Boyra & P. Sánchez-Jerez. **Sea urchin *Diadema antillarum*: different functions in the structure and dynamics of reefs on both sides of the Atlantic.** Comparación de la función que ejerce en ambas costas del Atlántico el erizo *D. antillarum*. Se concluye que las distorsiones creadas por los humanos en las cadenas tróficas han favorecido unos efectos desproporcionados del herbívoro clave, en este caso *D. antillarum*, disminuyendo la resiliencia de los ecosistemas costeros, al provocar la caída de la diversidad en muchos de los grupos funcionales que habitan el océano Atlántico.
- 2005. J.C. Hernández, S. Clemente, A. Brito, J. M. Falcón, N. García & J. Barquín. **Estado de las poblaciones de *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diademataceae) y del recubrimiento de macroalgas en las Reservas Marinas de Canarias: patrones de distribución espacial.** Trabajo comparativo del estado de conservación de las tres reservas marinas de Canarias mediante el estudio de las poblaciones de erizos y macroalgas. Se establece un orden de conservación, donde la reserva marina de La Graciosa e islotes del norte de Lanzarote tendría el peor estado de conservación, luego vendría la de La Palma y, finalmente, con el máximo nivel de conservación, la del Mar de Las Calmas en El Hierro.
- 2005. J.C. Hernández, S. Clemente, J.M. Falcón, A. Brito, & J. Barquín. **Valoración de las Reservas Marinas de Canarias como herramienta de ordenación para el control de las poblaciones del erizo *Diadema***

antillarum (Echinoidea: Diadematidae). Se analiza el efecto de las reservas marinas de La Graciosa y del Mar de Las Calmas, después de diez años de su declaración, sobre las poblaciones del erizo, concluyendo que el Mar de Las Calmas mantiene su buen estado de conservación, con bajas densidades, mientras que en La Graciosa no sólo no se han revertido las altas densidades de erizos sino que se observa una tendencia al aumento.

- 2005. J.C. Hernández, K. Toledo, D. Girard, S. Clemente, E. Cubero & A. Brito. **Descripción de la post-larva y primeras fases juveniles de tres equinoideos presentes en las islas Canarias: *Diadema antillarum* Philippi, 1845, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) y *Arbaciella elegans* Mortensen, 1910.** Estudio descriptivo de las morfologías encontradas en las fases juveniles de tres especies de equinoideos presentes en las islas Canarias, corrigiendo algunos errores sobre la morfología del juvenil de *D. antillarum* cometidos en una descripción anterior.
- 2006. J.C. Hernández, A. Brito, E. Cubero, D. Girard, G. González-Lorenzo & J.M. Falcón. **Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands using an experimental larval collector.** Descripción de un nuevo método para el estudio del asentamiento larvario de equinoideos y análisis del patrón de asentamiento en el caso de *Diadema* aff. *antillarum*. Se establece una época de mayor asentamiento a finales de verano (agosto-octubre), relacionada con la época de desove ocurrida un mes antes, y otra menos importante en invierno (diciembre), no relacionada con un desove anterior sino con la supervivencia larvaria.

- 2006 -en prensa- J.C. Hernández, A. Brito, N. García, M^a. C. Gil-Rodríguez, G. Herrera, A. Cruz-Reyes & J. M. Falcón. **Spatial and seasonal variation of the gonad index of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands.** Se pone de manifiesto la existencia de una variación espacial de la periodicidad del índice gonadal de *Diadema* aff. *antillarum*, además de confirmar la estacionalidad del índice que otros autores habían registrado con anterioridad. Tanto las diferencias espaciales como las estacionales se atribuyen a la disponibilidad de alimento, si bien éstas están condicionadas también por la temperatura.

Además de estas publicaciones, existen otros trabajos, valorando las densidades del erizo en distintas zonas de las Islas y también con resultados obtenidos en acciones de erradicación, recogidos en diversos posters, ponencias a congresos e informes técnicos.

1.5. Importancia del tema de la tesis y objetivos

Después de lo anteriormente expuesto, parece claro que cualquier estudio que ayude a comprender mejor la biología y ecología de este “herbívoro clave” es importante. A pesar de que el número de publicaciones sobre la biología, la ecología y el efecto de la superpoblación de *Diadema* aff. *antillarum* ha aumentado recientemente de forma considerable, son muchos los aspectos de los que se conoce poco o nada y, en concreto, hay muchas lagunas respecto a cuestiones tan

trascendentales como la madurez sexual, el desove, el asentamiento y el reclutamiento, que definen la estrategia reproductiva de la especie.

La determinación de los factores ambientales y biológicos que rigen el ciclo de maduración gonadal, así como las tasas de asentamiento y reclutamiento a diversas escalas espaciales y temporales es, sin duda, fundamental y básico para conocer la dinámica poblacional de este erizo de tanta importancia ecológica. Igualmente, en el plano metodológico, es necesario valorar la validez, mediante comparación con los resultados obtenidos en estudios histológicos, de los métodos de cálculo de índices gonadales que se han venido utilizando en el estudio de la periodicidad de la maduración gonadal. Por todo ello, nos planteamos responder las siguientes preguntas en relación con los distintos aspectos de la investigación:

Maduración gonadal y desove:

- ¿Cuál es el ciclo de maduración gonadal y desove de *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias y cuál es su variación espacial y temporal?
- ¿Cuál es el ciclo gametogénico de *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias y cuál es su variación espacial?
- ¿Es posible valorar la maduración gonadal mediante el estudio de los índices gonadales?
- ¿Cuál es la influencia del hábitat en la maduración gonadal, sex ratio, producción gamética y desove?

- ¿Existe acoplamiento entre el ciclo de maduración gonadal y los factores que han sido considerados en la literatura como de influencia significativa sobre el mismo en otras especies: temperatura, duración del día, disponibilidad de alimento y producción primaria planctónica?

Asentamiento:

- ¿Cuál es el ciclo de asentamiento larvario de *Diadema aff. antillarum* en Canarias y cuál es su variación temporal y espacial?
- ¿Qué influencia tiene la profundidad en el asentamiento larvario?
- ¿Existe acoplamiento entre el asentamiento y los factores que han sido considerados en la literatura como de influencia significativa sobre el mismo: temperatura, época e intensidad del desove y disponibilidad de alimento para las larvas?

Reclutamiento:

- ¿Cuál es el ciclo de reclutamiento de *Diadema aff. antillarum* en Canarias y cuál es su variación temporal y espacial?
- ¿Qué influencia tiene la densidad poblacional de adultos y la complejidad del hábitat en el reclutamiento?

De estas preguntas se derivan los objetivos principales de la presente Tesis Doctoral, y con ellos tratamos fundamentalmente de establecer los parámetros que definen la estrategia reproductiva que sigue *Diadema aff. antillarum* en las aguas

canarias. En concreto los trabajos principales que se abordan en cada uno de los aspectos a tratar se recogen los siguientes puntos:

Maduración gonadal y desove:

1. Registrar durante varios años el ciclo de maduración y desove de *Diadema* aff. *antillarum* en diferentes localidades y hábitats, con el fin de determinar el patrón de variación.
2. Determinar el ciclo gametogénico en diferentes localidades y hábitats.
3. Explorar si los registros del ciclo de maduración mediante métodos indirectos se corresponden con los resultados del ciclo gametogénico.
4. Determinar como influye el hábitat en la maduración gonadal, *sex ratio*, producción gamética y desove.
5. Valorar la influencia de factores bióticos y abióticos en la maduración de las gónadas.

Asentamiento y reclutamiento:

6. Registrar durante varios años el ciclo de asentamiento larvario y reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum* en diferentes localidades con el fin de determinar su periodicidad y variaciones.
7. Determinar la influencia de la profundidad en el asentamiento.
8. Medir la influencia de la densidad poblacional y la microestructura del hábitat en el reclutamiento.
9. Valorar la influencia de factores bióticos y abióticos en el asentamiento larvario y reclutamiento.

Los resultados obtenidos nos permitirán establecer una discusión sobre la estrategia reproductiva que sigue *Diadema* aff. *antillarum* en las aguas de Canarias, en relación a determinar los factores que pueden estar controlando las diferentes fases del proceso, así como la incidencia que tienen en la superpoblación del erizo en las costas canarias. Consideramos que se trata de un paso fundamental para conocer bien este grave problema medioambiental que sufre el ecosistema litoral isleño, y necesario para el planteamiento de posibles soluciones.

Capítulo 2. Material y métodos



Capítulo 2

Material y métodos

2.1. Hábitats estudiados

Como hemos descrito en la introducción, en gran parte del litoral de Canarias existen densas poblaciones del erizo *Diadema* aff. *antillarum*, que es el principal herbívoro y controla las comunidades de macroalgas. De esta forma, y en función básicamente de la intensidad de ramoneo si bien influyen también otros factores ambientales, existe un gradiente de distintas biocenosis en los fondos rocosos someros, que va desde zonas algales en buen estado de conservación y con muy baja presión de ramoneo a zonas arrasadas por el erizo, denominadas blanquizales, donde las poblaciones de este macroinvertebrado crecen desorbitadamente impidiendo el desarrollo de la comunidad de macroalgas (Figura 4).

En el desarrollo de nuestro trabajo, a fin de facilitar la realización de los muestreos y el análisis de los resultados, creímos conveniente agrupar las distintas biocenosis. Por lo tanto, en función de las densidades del erizo clave y de las coberturas de macroalgas que aparecen en los fondos rocosos costeros (0-50 m), distinguimos tres tipos de ambientes o hábitats: algales, frentes de ramoneo o bordes y blanquizales (Figura 4). Por otro lado, al tratarse de un gradiente, no hemos querido

establecer valores exactos de densidad o coberturas algales que definan cada uno de los hábitats mencionados, puesto que, en cada una de las localidades (Tabla 2), existen multitud de particularidades bióticas y abióticas (complejidad del sustrato, proximidad de la arena, hidrodinamia, orientación, etc) que crean una notable variabilidad espacial en la estructura y composición de las comunidades.

El mismo criterio en la definición de los hábitats, en función de la densidad de erizos y macroalgas, se ha utilizado en trabajos realizados en las costas templadas de Australia, Canadá, California, Chile y Cataluña, donde se han llevado a cabo el mayor número de estudios con erizos. Algunos ejemplos que sigue la misma terminología o el mismo criterio de agrupación para estudios sobre la ecología, la reproducción, el asentamiento y el reclutamiento con diferentes especies de equinoideos son los siguientes: Vance (1979), Harrold & Reed (1985), Rowley (1989), John *et al.* (1992), Lozano *et al.* (1995), Byrne *et al.* (1998), Meidel & Scheibling (1998), Brewin *et al.* (2000), Balch & Scheibling (2000) y Hereu *et al.* (2004).

2.2. Caracterización de las localidades de muestreo y trabajos de investigación

La elección de las distintas localidades de muestreo no se realizó al azar sino en función de que, por su situación, permitían tanto el fácil acceso como el trabajo durante la mayor parte del año. Por ello, las encontramos situadas en las

orientaciones este, sureste, sur y suroeste, que son las menos azotadas por los temporales invernales que provienen del norte (Braun & Molina, 1984). En Tenerife los seguimientos y experimentos se llevaron a cabo en las siguientes localidades: Masca, La Tixera, Palm-Mar, La Jaquita, Punta Prieta, Abades, Punta del Poris y Boca Cangrejo (Figura 5). En Lanzarote el estudio se realizó sólo como control, para un aspecto concreto de la investigación, en la localidad de Mala (Figura 5). Las características de cada localidad y los trabajos de investigación realizados se registran en la tabla 2, así como la cronología de los mismos. La investigación se desarrolló entre enero de 2002 y marzo de 2006, si bien algunos seguimientos y experimentos se realizaron sólo en periodos concretos (se especifican en cada capítulo).

2.3. Maduración gonadal y desove

2.3.1. Cálculo del índice gonadal

Se extrajeron mensualmente entre 15 y 30 erizos en los distintos hábitats y localidades especificadas en la tabla 2. Los hábitats elegidos fueron el borde y el blanquizal, ya que en ellos aparecía la cantidad de erizos suficiente para llevar a cabo una recolecta mensual, durante varios años, sin riesgo de que la población se viese afectada. Para evitar el efecto de la variación de las gónadas con el ciclo lunar (Pearse, 1975; Lessios, 1981; Illife & Pearse, 1982), se recogieron los erizos en la misma fase lunar (creciente).

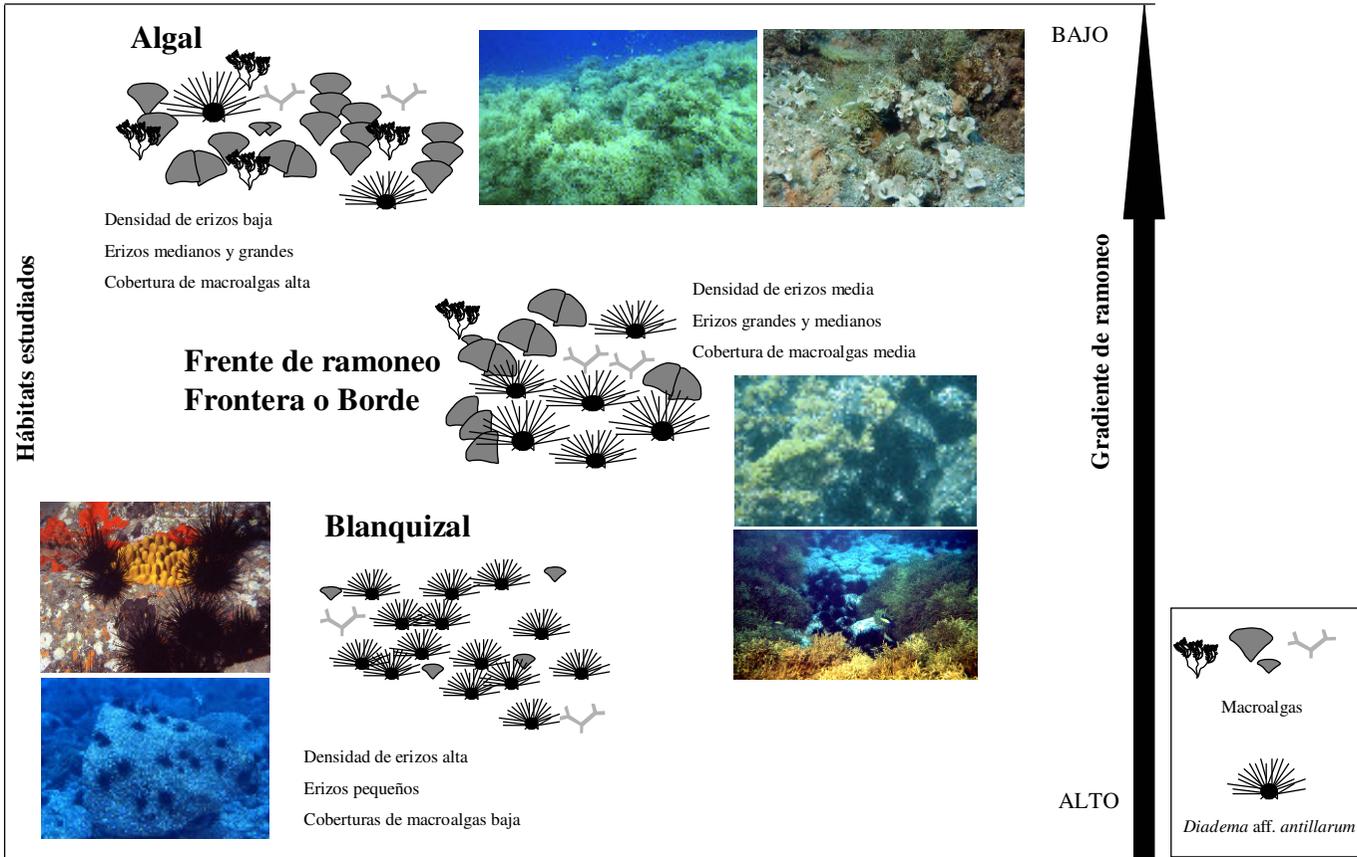


Figura 4. Diagrama donde se muestran los tres tipos principales de biocenosis presentes en la franja rocosa litoral iluminada (0-50 m) de Canarias y algunas de las diferentes comunidades que las integran. -página anterior-.

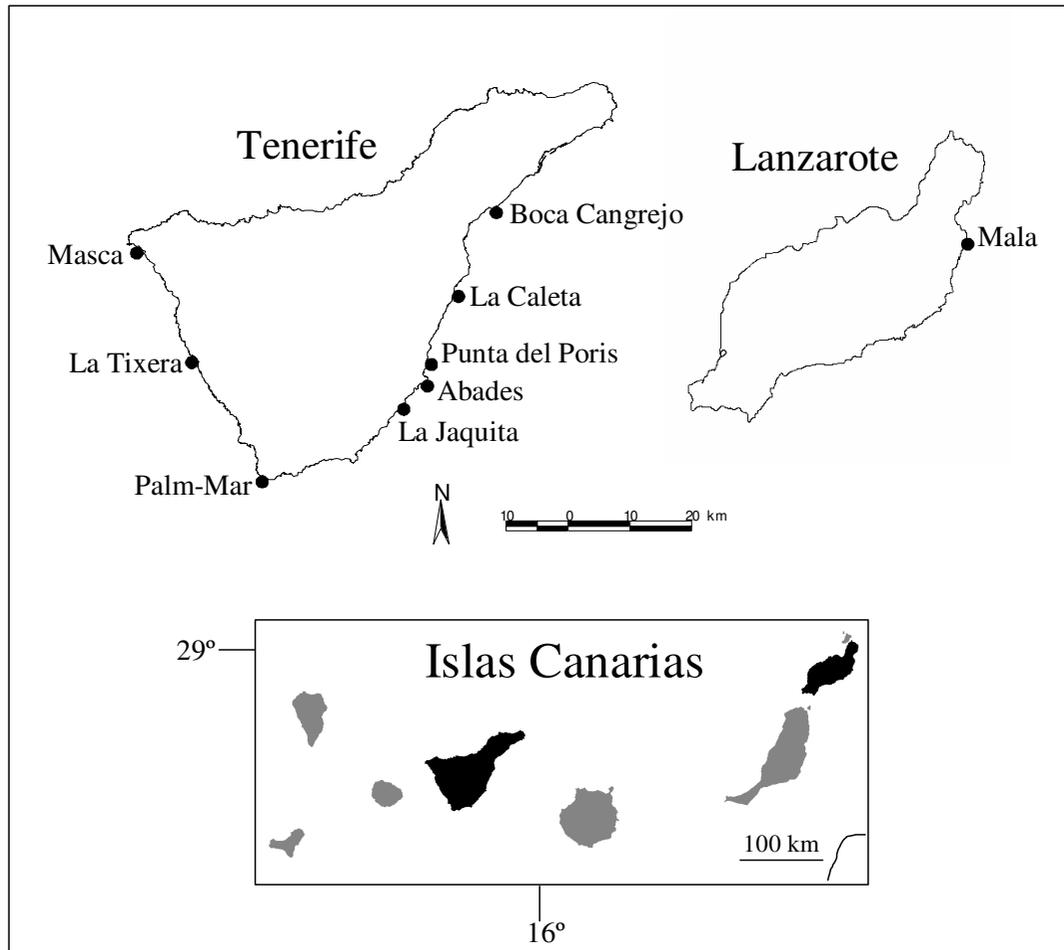


Figura 5. Situación de las localidades donde se han realizado los diferentes trabajos de investigación.

Tabla 2. Caracterización de las localidades de estudio, donde se registra el hábitat estudiado, la densidad de erizos, el diámetro del caparazón y la cobertura de macroalgas, especificándose en cada una de ellas los trabajos de investigación realizados (L= Lanzarote; T= Tenerife).

Localidad	Hábitat	Densidad de erizos (2002-2004)	Diámetro caparazón	Cobertura de macroalgas	Trabajos de investigación		Experimentos
					Seguimiento de variables ambientales	Seguimiento de variables de los erizos	
Mala (L)	Borde	5,7 ± 1,26 ind./m ²	55 ± 5 mm	30,5 ± 17,35 %		-Índices gonadales	
Boca Cangrejo (T)	Algal	0 ind/m ²	----	70 ± 41,07 %	-Temperatura - Coberturas algales - Producción fitoplanctónica		- Reclutamiento
	Borde	4,28 ± 2,79 ind/m ²	59,78 ± 6,47 mm	43,9 ± 29,69 %		- Índices gonadales - Gametogénesis	
	Blanquizal	7,15 ± 1,96 ind./m ²	39,6 ± 10,25 mm	2,3 ± 1,75%		- Índices gonadales - Gametogénesis - Asentamiento - Reclutamiento - Densidad de adultos	- Reclutamiento
La Caleta (T)	Blanquizal	4,35 ± 1,46 ind./m ²	37,90 ± 4,35 mm	3,1 ± 2,01%			- Asentamiento
El Poris (T)	Algal	0,05 ± 0,22 ind./m ²	----	58,90 ± 22,74%			- Reclutamiento
	Blanquizal	4,58 ± 1,39 ind./m ²	34,81 ± 11,07 mm	2,2 ± 2,09%			- Reclutamiento
Abades (T)	Algal	0,25 ± 0,64 indv/m ²	----	71,11 ± 32,93	-Temperatura - Coberturas algales - Producción fitoplanctónica		- Reclutamiento
	Borde	3,77 ± 2,62 ind/m ²	40,72 ± 6,81 mm	52,40 ± 29,64%		- Índices gonadales - Gametogénesis	
	Blanquizal	9,93 ± 2,41 ind./m ²	27,90 ± 7,80 mm	6,65 ± 3,29 %		- Índices gonadales - Gametogénesis - Asentamiento - Reclutamiento - Densidad de adultos	- Reclutamiento
La Jaquita (T)	Algal	0,25 ± 0,55 ind/m ²	----	44,40 ± 21,26 %			- Reclutamiento
	Blanquizal	11,18 ± 2,62 ind./m ²	29,66 ± 5,31 mm	2,55 ± 3,36 %			- Reclutamiento
El Palm-Mar (T)	Blanquizal	5,62 ± 1,39 ind./m ²	41,43 ± 5,72 mm	13,20 ± 9,6 %			- Asentamiento
La Tixera (T)	Blanquizal	5,79 ± 1,61 ind./m ²	34,45 ± 5,56 mm	1,95 ± 3,08 %			- Asentamiento
Masca (T)	Blanquizal	7,24 ± 3,24 ind./m ²	41,92 ± 4,03 mm	1,73 ± 1,70 %		- Asentamiento	

Una vez en el laboratorio, se diseccionaron los erizos y se extrajeron las gónadas (Figura 6) para calcular su volumen, mediante el volumen (ml) de agua desplazado en una probeta. Se obtuvo también el peso seco del cuerpo, secándolo durante 24 h a 110° C en una estufa (Garrido *et al.*, 2000).

El cálculo del índice gonadal (IG) se hizo siguiendo el método del peso seco de Lessios (1981), que se detalla a continuación:

- **IG-método del peso seco:** Volumen gonadal / Peso seco del cuerpo x 100.

El método del índice gonadal es uno de los más utilizados en erizos para estimar la actividad sexual y existen varios métodos para su cálculo. Entre dichos métodos podemos citar dos que han sido utilizados con la especie *Diadema antillarum* obteniéndose buenos resultados con el método de peso seco mencionado. El método volumétrico (Illife & Pearse, 1982) también se ha empleado con frecuencia y se formula como sigue: Volumen gonadal / (Volumen del cuerpo = $(4/3) \pi a^2 b$) x 100 (a = radio del ámbito y b = $1/2$ del eje oral-aboral). Se han realizado comparaciones de ambos métodos con *Diadema aff. antillarum*, donde se ha comprobado que se obtienen los mismos resultados (Garrido & Haroun, 2001), si bien esta igualdad entre métodos no es universal y pueden existir diferencias según la talla del individuo y el hábitat estudiado (Hernández, 2003), por lo cual hemos decidido utilizar el método del peso seco de Lessios (1981).



Figura 6. Disposición de las cinco gónadas maduras de *Diadema* aff. *antillarum*.

2.3.2. Estudio de la gametogénesis

Durante el último año de muestreo, desde junio de 2004 hasta mayo de 2005, diez de los individuos recolectados cada mes para el cálculo del índice gonadal fueron utilizados para el estudio de la gametogénesis. Se trabajó con individuos de los dos hábitats descritos anteriormente: borde y blanquizal. Un mínimo de ocho individuos fue estudiado por mes, localidad y hábitat.

2.3.2.1. Procedimientos histológicos

De cada uno de los ejemplares colectados, se extrajo una pequeña sección central de la gónada que fue preservada en Bouin durante 24 horas. Posteriormente,

las muestras fueron deshidratadas en alcohol, embebidas en parafina (Paraplast-plus) y cortadas en secciones de 7 μm . Con anterioridad, mediante un estudio piloto, averiguamos que la fase gamética era homogénea a lo largo de toda la gónada ($n = 15$ cortes) y entre gónadas del mismo individuo ($n = 5$). En base a este resultado y al obtenido por otros autores en diferentes erizos (Byrne, 1990; King *et al.*, 1994), escogimos la parte media de la gónada como zona apropiada para el estudio histológico en el caso de *Diadema aff. antillarum*. El siguiente paso fue la tinción de los cortes con hematoxilina-eosina (H/E).

El protocolo utilizado en el estudio de la histología fue optimizado mediante varios ensayos para ajustar los tiempos al tejido gonadal de *D. aff. antillarum*. A continuación detallamos los tiempos exactos, para cada uno de los pasos con los que se obtuvieron los mejores resultados:

I. Fijación del tejido gonadal:

1. Se introduce durante un máximo de 24 horas en fijador “bouin” (ácido pícrico, formol ácido acético glacial) la parte de la gónada destinada al corte.

II. Inclusión en parafina:

2. Alcohol 70°: mínimo durante 24 horas y haciendo varios cambios para lavar los restos del fijador.
3. Alcohol 96°: dos baños de 30 minutos cada uno.
4. Alcohol 100°: tres baños de 1 hora cada uno.
5. Toluol: un baño de 10 minutos y otro de 20 minutos.

6. Parafina en estufa a 56° C: un baño de 1 hora, otro de 4 horas y un tercero de 12 horas.

III. Cortes y montaje en porta:

7. Una vez formado el bloque de parafina, se realizaron los cortes en el microtomo a 7 μ m.
8. Se montan los cortes en el porta, con mezcla de celulosa, sobre mesa caliente para estirarlos.

IV. Desparafinado:

9. Xilol: tres baños de 10 minutos como mínimo cada uno.
10. Alcohol 100°: no más de 5 minutos.
11. Alcohol 96°: no más de 5 minutos.
12. Alcohol 70°: no más de 5 minutos.
13. Agua destilada: 5 minutos.

V. Tinción:

14. Hematoxilina de Harrys: 30 segundos y lavado abundante con agua destilada. Permite teñir núcleos y regiones ácidas del citoplasma (azul fuerte).
15. Eosina: 2 minutos y lavado abundante con agua destilada. Permite teñir regiones básicas del citoplasma (rosa, violeta claro).

VI. Deshidratación:

16. Alcohol 96°: paso rápido.

17. Alcohol 100°: 2 minutos.
18. Alcohol 100°: 2 minutos.
19. Xilol: 2 baños de 4 minutos cada uno.

VII. Montaje:

20. El montaje de los cubres se realizó con resina “Eukit”.

2.3.2.2. Análisis de los cortes

Las secciones histológicas obtenidas de cada individuo se examinaron al microscopio. De esta forma, los ejemplares fueron sexados y asignados a una de las seis fases gametogénicas descritas para machos y hembras de especies del género *Diadema* (Pearse, 1970; King *et al.*, 1994) y otros erizos (Fuji 1960 a y b; Nicotra & Serafino, 1988; Byrne, 1990; Meidel & Scheibling, 1998). Para todas las hembras de cada uno de los meses, localidades y hábitats se midió la sección mayor de los primeros 50 oocitos/óvulos con nucleolo/pronúcleo visible. De la misma forma, para cada una de las secciones gonadales de los machos se midieron 10 grosores de la capa de espermatogonias/espermatocitos relativos al acino. Las mediciones de cada uno de los individuos, de cada mes, localidad y hábitat fueron posteriormente promediadas. Así, se obtuvo la frecuencia de tallas oocitos/óvulos y el grosor de la capa de espermatogonias/espermatocitos para cada mes, localidad y hábitat, en un ciclo gamético completo. Adicionalmente, para machos y hembras se midieron 10 grosores de la capa de células nutricias relativas al acino, que fueron posteriormente promediados para cada mes, localidad y hábitat.

Todas las medidas se realizaron sobre fotografías digitales de cada uno de los cortes, mediante el uso de una mesa digital y el programa de análisis de imagen Image J (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

2.3.3. Inducción al desove

Mediante una inyección de una solución de ClK (0,5M) a través de la membrana peristomial, se provocó un choque osmótico en los tejidos gonadales que indujo al desove a aquellos erizos que estuvieran en disposición para hacerlo. El volumen inyectado varió entre 2 y 4 mililitros, dependiendo del tamaño del erizo (Tyler, 1949; Hinegardner, 1975; Lessios, 1991).

2.4. Asentamiento, reclutamiento y densidad de adultos

2.4.1. Definición de asentamiento y reclutamiento

Las definiciones de asentamiento y reclutamiento consideradas en la presente tesis (ver aclaraciones y discusiones al respecto en la introducción del capítulo 4) son las siguientes:

Asentamiento: conjunto de post-larvas y juveniles recientes que han sido recolectados tras un mes de permanencia de los colectores artificiales en el mar.

Reclutamiento: conjunto de juveniles superiores o iguales a 4 mm (talla mínima encontrada) e inferiores a 20 mm de diámetro de caparazón que aparecen en el hábitat de los adultos.

2.4.2. Método de muestreo del asentamiento

Se han utilizado colectores artificiales, ya que permiten cuantificar el asentamiento mediante muestreos periódicos y minimizar el efecto de la depredación y la migración (Harrold *et al.*, 1991; Keesing *et al.*, 1993; Ebert *et al.*, 1994; Harris *et al.*, 1994; Balch & Scheibling, 2000), además de facilitar la replicación espacio-temporal (Balch & Scheibling, 2001).

El uso de colectores artificiales es un método generalizado para el muestreo del asentamiento de equinodermos, si bien las estructuras utilizadas varían en los diferentes trabajos consultados. Podemos citar: conchas de ostras (Loosanoff, 1964), plásticos rígido (Tegner, 1989), trozos de sustrato natural (Rowley, 1989), planchas plásticas con agujeros-difusores de luz (Bak, 1985), tubos de PVC con una matriz plástica o de algas coralinas articuladas (Harrold *et al.*, 1991; Miller & Emler, 1997; Balch *et al.*, 1998; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001), hierba artificial (Ebert *et al.*, 1991; Lamare & Barker, 2001), biofiltros de pecera (Keesing *et al.*, 1993) y cepillos con diferentes tipos de cerdas (Ebert *et al.*, 1994; Schroeter *et al.*, 1996; Lamare & Barker, 2001; Tomas *et al.*, 2004; Hereu *et al.*, 2004).

Nosotros aplicamos, con ligeras variantes (Hernández *et al.*, 2006), la metodología utilizada en un estudio sobre la intensidad de asentamiento de equinodermos en arrecifes de coral australianos, llevado a cabo por Keesing *et al.* (1993). Este experimento se fundamenta en la colocación en la zona de estudio de unas estructuras plásticas denominadas “biobolas”, cuyo uso normal es el de filtros de pecera (biofiltros) (Figura 7-A). Dichas estructuras se caracterizan por presentar una elevada superficie (0.04 m²), gran parte de ella oscura, debido a su microrugosidad, lo cual favorece el asentamiento y la metamorfosis de las larvas, ya que buscan estos ambientes crípticos para su primer contacto con el sustrato (Hunte & Younglao, 1988).

Previamente a su instalación en el mar, se introdujeron 100 biobolas en un saco de malla, que se cerró bien con un cabo fino. Una vez situados en el lugar elegido, el saco se fijó al fondo con un cabo de nylon, separado del mismo 1.5 m. Gracias a una botella plástica llena de aire, atada en el extremo opuesto del saco, se mantiene la posición vertical y la separación del fondo.

La unidad de muestreo fue, por lo tanto, un saco de 100 biobolas (4 m²) al que denominaremos en adelante como “muestreador” (Figura 7-B). Los muestreadores quedan sumergidos durante un mes aproximadamente. La elección del tiempo de inmersión de los muestreadores no fue al azar, ya que el “fouling” que se va adhiriendo al sustrato artificial disminuye la efectividad del colector y afecta al número de juveniles asentados de *Diadema* (Bak, 1985). Este mismo autor registró el máximo de juveniles asentados en colectores artificiales entre las cuatro-seis semanas de funcionamiento, por lo que se ha elegido un mes de inmersión. Una vez terminado el mes de recolección de larvas, se retiran los muestreadores,

encerrándolos previamente en una bolsa para evitar perder juveniles, y se llevan al laboratorio para el posterior estudio del contenido en postlarvas y juveniles recién metamorfoseados. Dependiendo de si se trataba del seguimiento mensual o de experimentos concretos, se utilizaron 3 ó 5 réplicas del muestreador respectivamente.

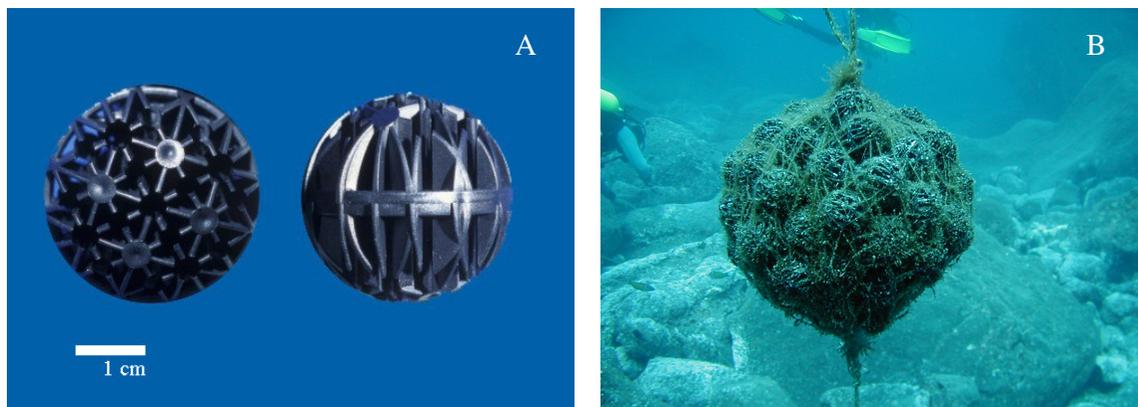


Figura 7. (A) Detalle de los colectores experimentales (biobolas). (B) Unidad de muestreo instalada en el área de estudio (muestreador).

La técnica utilizada en el laboratorio para separar las postlarvas y juveniles fue la del lavado individual, ya que es la que mejores resultados ha dado en la recolección de equinodermos en los arrecifes de coral australianos (Keesing *et al.*, 1993). Consiste en el lavado individualizado de cada una de las 100 biobolas de cada muestreador y su posterior revisión visual, comprobando que sólo quedan en la estructura los animales sésiles (generalmente briozoos, serpúlidos, esponjas o hidroideos).

Protocolo seguido:

1. Una vez las biobolas llegan al laboratorio, se meten las correspondientes a cada saco en un recipiente con 5 litros de agua dulce y 0,125 gr de benzocaína en 10 ml de alcohol. La benzocaína es un potente anestésico que ayuda a que la fauna presente se suelte de la estructura (Nash *et al.*, 1995; Keesing *et al.*, 1995). Se deja que actúe durante 2 horas.
2. Una vez la benzocaína ha hecho efecto, se procede a lavar individualmente las 100 biobolas y extraer los individuos que hayan quedado retenidos con ayuda de pinzas.
3. Después del lavado, se deja reposar 48 horas el volumen de agua obtenido con una cantidad variable de formol, para así fijar los organismos y conseguir que el sedimento se deposite en el fondo, facilitando el posterior filtrado.
4. Filtrado del volumen resultante del lavado a través de una malla de 200 μ m, con la cual se pueden retener las postlarvas de *D. aff. antillarum*, ya que suelen medir $515 \pm 17\mu$ m para *D. antillarum* (Eckert, 1998).
5. El filtrado se resuspende en alcohol al 70 %, hasta enrasar a 100 ml, para conservar el material obtenido.
6. Por último, se revisa bajo la lupa (a 20x) el total del filtrado, separando los pequeños equinoideos encontrados para su identificación.

Los colectores experimentales se limpian, para volver a usarlos, mediante su inclusión en ácido clorhídrico durante 24 horas, quedando libres de incrustaciones.

2.4.3. Estudio de las post-larvas y juveniles en el laboratorio

Las muestras se examinaron en el laboratorio con lupa para separar los ejemplares. Se estudiaron únicamente las fases morfológicas fácilmente distinguibles a la lupa y para ello se midieron las tallas del caparazón y púas, describiéndose los apéndices y estructuras encontradas en cada una. Se utilizó una lupa binocular, modelo LEYCA.ZOOM-2000, y el microscopio electrónico de barrido, modelo JEOL.JSM-6300, del servicio de microscopía de La Universidad de La Laguna. Se tomaron fotografías digitales de todas las fases de crecimiento encontradas (post-larvas y juveniles recientes), salvo de las post-larvas con el microscopio electrónico, debido a la baja consistencia que presentan y a la imposibilidad de aplicar el método “punto crítico” para endurecerlas y secarlas de forma correcta (Gosselin & Jangoux, 1998).

2.4.4. Método de muestreo del reclutamiento

Al igual que el asentamiento, el muestreo del reclutamiento se puede realizar de diferentes formas: utilizando cuadrículas (Tegner & Dayton, 1981; Rowley, 1989; Lozano *et al.*, 1995; López *et al.*, 1998; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001; Tomas *et al.*, 2004), transectos (Hunte & Younglao, 1988; Lessios, 1988b; Forcucci, 1994; Chiappone *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2003) y círculos (Pearse & Hines, 1987), fijos o no y de diferentes dimensiones.

Nosotros hemos utilizado cuadrículas de aluminio de 0,25 m², al igual que Tomas *et al.* (2004), que se disponían al alzar en las localidades de estudio (Figura 8-A). En dicha cuadrícula se contabilizaron los individuos superiores o iguales a 4 mm (talla mínima encontrada) e inferiores a 20 mm de diámetro de caparazón, los cuales se consideran como reclutas (ver capítulo 4) (Figura 8-B). Para la disposición al azar de las cuadrículas se marcaron dos transectos, uno a 5 m de profundidad y otro a 10 m, colocándose las cuadrículas cada 5 m de distancia para realizar los muestreos. Se colocaban diez cuadrículas por transecto, ya que fue 8 el número medio mínimo de réplicas calculado (Kingsford & Battershill, 1998) necesario para obtener una representación del reclutamiento en zonas de blanquizal.

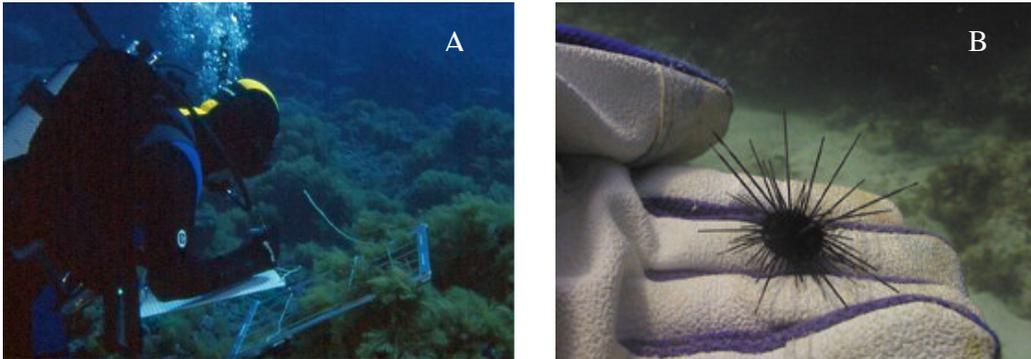


Figura 8. (A). Muestreo del reclutamiento y las coberturas algales mediante cuadrículas de 0,25 m². (B). Recluta de *Diadema* aff. *antillarum* de 15 mm de diámetro de caparazón.

2.4.5. Descriptores de la complejidad y heterogeneidad del hábitat

En el estudio del reclutamiento, para valorar la influencia de los distintos factores que caracterizan el hábitat rocoso diferenciamos los que definen la complejidad (componente vertical) de la heterogeneidad (componente horizontal) (McCoy & Bell, 1991; García-Charton, 1999).

-Descriptores de la complejidad: rugosidad, inclinación, número de agujeros inferiores a 3 cm y número de agujeros mayores de 3 cm.

-Descriptores de la heterogeneidad: porcentaje de macroalgas y densidad de individuos adultos de *Diadema aff. antillarum*.

En cada una de las cuadrículas de muestreo del reclutamiento se valoraron los descriptores elegidos de la siguiente forma:

- Rugosidad: mediante el método “rope-and-chain” (Luckhurst & Luckhurst, 1978), que consiste en la utilización de una cinta métrica para calcular el siguiente índice de rugosidad: longitud de la rugosidad medida en 50 cm / 50 cm. Varía entre 1, que sería un sustrato completamente llano, y la máxima rugosidad medida que fue 2,1.
- Inclinación: inclinación en grados medida con un clinómetro colocado en el centro de la cuadrícula.

- Número de agujeros <3cm (n°agujeros): contando el número de agujeros por cuadrícula.
- Número de agujeros >3cm (n°grietas): contando el número de grietas por cuadrícula.
- Porcentaje de macroalgas: estima de la cobertura de algas por cuadrícula de 0,25 m². Las distintas especies se incluyeron en varios grupos funcionales (Tabla 3) para facilitar el análisis y su posterior interpretación.
- Densidad de individuos adultos (n°adultos): se cuentan los individuos mayores de 20 mm que aparecen dentro de la cuadrícula.

2.4.6. Estudio de la estructura de tallas y el crecimiento de los reclutas

La estructura de tallas para los reclutas se obtuvo midiendo todos los juveniles encontrados en los muestreos de reclutamiento, que se llevaron a cabo mensualmente y por un periodo de dos años. De esta forma, se puede saber cual es el incremento mensual de las tallas de los juveniles en cada una de las localidades y años de estudio. Gracias a la representación de las tallas frente a los meses de muestreo, diferenciamos cohortes que posteriormente, mediante el programa informático FISAT II (Gayanilo *et al.*, 2002), nos sirvieron para estimar el crecimiento que experimentan los reclutas usando el modelo de von Bertalanffy (Zar, 1984) (ver aclaraciones y selección del modelo de crecimiento en el capítulo 4). Para ello, debíamos conocer de antemano la talla de las post-larvas recién asentadas o talla

de asentamiento (Hernández *et al.*, 2005c) y la edad que podíamos atribuirle a esa talla, la cual se calculó mediante la tasa de crecimiento de Randall *et al.* (1964) para reclutas de *Diadema antillarum*.

Modelo de crecimiento de von Bertalanffy:

$$D_t = D_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

D_t = diámetro total del caparazón.

D_∞ = diámetro total que puede alcanzar.

K = constante de crecimiento o pendiente de la curva.

t = tiempo

t_0 = tiempo de talla 0 - talla de asentamiento (post-larvas)

2.4.7. Método de muestreo de la densidad de adultos

La densidad de erizos se estimó mediante transectos lineales (Figura 9), técnica empleada en otros lugares para la evaluación de las poblaciones de erizos y otros invertebrados sésiles y sedentarios; por ejemplo, en el Mediterráneo se ha utilizado con éxito para la evaluación de las poblaciones de erizos como *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* (Harmelin, *et al.*, 1980; Turón *et al.*, 1995; Sala, 1996; Sala & Zabala, 1996; Sala *et al.*, 1998a; Tomas *et al.*, 2004). Dadas las peculiaridades del fondo y las comunidades marinas litorales canarias, más complejas y variadas en espacios cortos, se consideró apropiado utilizar transectos de 25 m de longitud por 2 m de ancho y realizar 8 réplicas en cada localidad de estudio,

procedimiento ya utilizado en las investigaciones llevadas a cabo en las reservas marinas de Canarias (Hernández *et al.*, 2005b).



Figura 9. Muestreo de las poblaciones de erizos adultos mediante transectos lineales de 25 x 2 m.

2.5. Estudio de las variables ambientales abióticas y bióticas

2.5.1. Temperatura

Las medidas de la temperatura se realizaron mediante un termómetro de mano, a un metro de profundidad, en las localidades de Abades y Boca Cangrejo. Además, para mostrar la tendencia general de las temperaturas en toda Canarias durante los

años de estudio, hemos utilizado los datos de temperatura superficial (SST) del área desde 1948 hasta 2005 calculados de los re-análisis de la NOAA (Kalnay *et al.*, 1996).

2.5.2. Duración del día

Se utilizaron los datos de horas de luz para la zona sur de Tenerife que encontramos en la página web: www.eurometeo.com/english/ephem.

2.5.3. Producción fitoplanctónica

Para la medida de la productividad primaria se utilizó el método de Steeman-Nielsen (1952). Los valores de producción primaria se obtuvieron a partir de incubaciones de alícuotas de 100 ml de agua de mar recogida en superficie, a las que se añadió 4 microcurios de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Al finalizar el periodo de incubación, con una duración de aproximadamente 4 horas, el agua de mar con el ^{14}C incorporado en el fitoplancton se filtró con un Millipore de 0.45 μm de poro. La lectura de la radioactividad del filtro Millipore se llevó a cabo en un contador de centelleo líquido (UNESCO, 1994). Los datos de cuentas por minuto y desintegraciones por minuto (CPM y DPM) obtenidos fueron transformados en valores de producción primaria utilizando la fórmula de Ian Baird (J.G. Braun, com. pers.), variación de la de Steeman-Nielsen (1952). La productividad primaria fue expresada en $\text{mg C/ m}^3/\text{ hora}$.

2.5.4. Coberturas algales

Para el estudio de las comunidades algales se realizaron muestreos con una cuadrícula de 0,25 m² (Dawes, 1998). En cada cuadrícula se anotó el porcentaje de cobertura que ocupaban las especies dominantes; a aquellas con coberturas mínimas, que no sobrepasaran el 1%, se les asignó una cobertura del 1%.

En los estudios en los que se han utilizado las coberturas de algas se consideró necesario agrupar las diferentes especies encontradas en los grupos funcionales definidos por Steneck & Dethier (1994) (Tabla 3), para así facilitar los análisis y la interpretación de los resultados.

Tabla 3. Listado de las especies de algas encontradas en los diferentes muestreos y organizadas por grupos funcionales (abreviatura del grupo entre paréntesis).

Microalgas (% micro)
Cianophytas
Diatomeas
Filamentosas (% fil)
Filamentos no identificados
<i>Lophocladia trichoclados</i> (C. Agardh) Schmitz
<i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (Zanardini) Børgesen
<i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne
Foliosas corticadas (% c.fol)
<i>D. pfaffii</i> Schnetter
<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A.P. de Candolle) J.V. Lamouroux

Dictyota spp.

Lobophora variegata (Lamouroux) Oliveira

Padina pavonica (Linnaeus) Thivy in Taylor

Styopodium zonale (Lamouroux) Papenfuss

Macrófitos corticados (% c.mac)

Asparagopsis taxiformis (Delile) Trevisan

Caulerpa webbiana Montagne

Codium intertextum F.S. Collins & Hervey

Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbès & Solier

Halopteris scoparia (Linnaeus) Sauvagen

Laurencia sp.

Macrófitos correosos (% l.mac)

Cystoseira abies-marina (Gmelin) C. Agardh

C. compressa (Esper) Gerloff et Nizamuddin

Sargassum desfontainesii (Turner) C. Agardh

Sargassum sp.

Articuladas calcáreas (% art)

Corallina elongata Ellis et Solander

Jania adhaerens Lamouroux

Costrosas (% cost)

Coralináceas costrosas no identificadas

Pardas costrosas (*L.variegata* y *Ralphia* sp.)

Pseudolithoderma adriaticum (HauK) Verlaque

2.6. Análisis de los datos

Para el análisis de los datos se emplearon diversos métodos: estudios descriptivos de las variables, análisis de diferencias de medias paramétricos (T-

Student y ANOVAs) y no paramétricos (Kruskall-Wallis), regresión lineal simple y múltiple, correlaciones y análisis multivariantes (PCA). El programa informático empleado para ANOVAs fue GMAV-5 (Underwood *et al.*, 2002), el CANOCO 4.5 (Ter Braak, 1995) se utilizó para el análisis multivariante y el SPSS-12 para los estudios descriptivos y análisis de medias (T-Student y Kruskall-Wallis). Por último, para realizar y validar los modelos propuestos de regresión lineal simple y múltiple utilizamos el programa STATISTICA 6.

En el caso de las regresiones, los supuestos paramétricos se comprobaron analizando los residuales (ver ejemplo en el capítulo 4).

Anteriormente a cada uno de las ANOVAs, se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos, mediante los test de Kolmogorov-Smirnov (SPSS-12) y Cochran (GMAV-4.5) respectivamente. Cuando las varianzas no fueron iguales se transformaron los datos mediante $\ln(x + 1)$ (GMAV-4.5), si aún así los datos continuaban siendo heterocedásticos se bajó el nivel de significación a $\alpha = 0,01$ (Underwood, 1981 y 1997).

Para ANOVAs, en todos los casos en los que se detectaron diferencias significativas en los factores principales de variación, realizamos comparaciones de medias mediante el test *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK) (GMAV-4.5).

Capítulo 3. Maduración gonadal y desove



Capítulo 3

Maduración gonadal y desove

3.1. Introducción

3.1.1. Periodicidad del índice gonadal

La biología reproductiva de *Diadema antillarum* ha sido muy estudiada en el Caribe, debido a la gran importancia que tiene dicha especie en los ecosistemas de arrecifes de coral del Atlántico occidental. Sin embargo, como vimos con anterioridad, son escasos los trabajos que abordan este aspecto en la forma genéticamente distinta del Atlántico oriental, a la que hemos denominado provisionalmente *Diadema aff. antillarum*.

Los erizos del género *Diadema* son dioicos, con fecundación externa y larva equinopluteus planctófoga. Al igual que en otras especies de invertebrados marinos, la maduración gonadal presenta una sincronización con el ciclo lunar, aunque es variable en cuanto a la época del año según el área geográfica. Por ejemplo, en Bermudas se ha observado que los oocitos crecen en su mayoría entre el primer cuarto lunar y luna nueva, desovando cerca de luna nueva en Bermuda, Florida, Panama e islas Virginia (Illife & Pearse, 1982; Lessios, 1984; Levitan, 1988a). En esta sincronización lunar parece existir una “feromona de desove” (Illife & Pearse,

1982) y una agregación de los individuos (Bauer, 1976 a y b) que maximiza el proceso de fertilización y aumenta la cantidad de larvas. Este fenómeno de agregación también se ha observado en Canarias (Bacallado *et al.*, 1987). La fertilización es un proceso crítico para multitud de invertebrados marinos, y en el caso de *Diadema antillarum* se han registrado datos del 50 % de fertilización para 20 machos/m² y del 10% para 5 machos/m² (Levitan, 1995). La probabilidad de éxito es baja y estos comportamientos de agregación y acoplamiento con el ciclo lunar juegan un papel importante para maximizar la producción larvaria.

En Canarias se ha visto que la época de mayor índice gonadal ocurre entre junio y julio en Tenerife (Bacallado *et al.*, 1987; Hernández *et al.*, en prensa) y durante abril y mayo en Gran Canaria (Garrido *et al.*, 2000). Estos últimos autores plantean que los picos de reproducción tienen una relación directa con la temperatura del agua, pero también consideran que puede haber otros factores, como la estacionalidad de la productividad, que influyan en la reproducción. Sin embargo, en la forma del Atlántico occidental existe una alta variabilidad en cuanto a las épocas de máximos gonadales, como se deduce de los periodos de desove de la tabla 4. En algunos lugares podemos encontrar una estacionalidad marcada, como ocurre en nuestro caso, pero existen zonas donde ésta no se produce y no aparecen máximos claros. La estacionalidad está ligada a la variación existente en el ambiente, de forma que en zonas tropicales como el Caribe, donde apenas hay cambios ambientales a lo largo del año, cabe esperar que el erizo tenga una estacionalidad menos pronunciada (Lessios, 1981). Por el contrario, en aquellos lugares con una variación clara en las variables ambientales la maduración tendrá picos estacionales marcados. En estudios comparativos de periodicidad reproductiva con poblaciones coespecíficas de equinoideos en diferentes latitudes, se encontró que la sincronización de la maduración con condiciones ambientales marcadas (picos de producción, elevación

de las temperaturas, etc.) aumentaba desde el ecuador a los polos (Pearse, 1969 a y b, 1970 y 1974; Pearse & Cameron, 1991). En el caso de Canarias, la existencia de estos picos de maduración gonadal es evidente y ahora se trata de averiguar con qué fenómenos ambientales se sincronizan, así como si experimentan variaciones espaciales entre localidades y hábitats.

Tabla 4. Periodos de desove para las especies *Diadema antillarum* y *D. aff. antillarum* en diferentes áreas geográficas (datos de *D. antillarum* adaptados de Pearse & Cameron, 1991). Los periodos de desove para *D. aff. antillarum* se han estimado mediante los índices gonadales publicados, una vez estudiada la gametogénesis de dicha especie (presente tesis).

Especie y Localidad	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Referencia
<i>Diadema antillarum</i>													
Sur de Florida							---	---	---	---	---	---	Bauer, 1976a
Bermudas				---	---	---	---	---	---	---			Illife & Pearse, 1982
Islas Virginias	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	Randal <i>et al.</i> , 1964
Barbados	---	---	---	---									Lewis, 1966
Curaçao	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	Randall <i>et al.</i> , 1964
Panamá (Caribe)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	Lessios, 1981
<i>Diadema aff. antillarum</i>													
Canarias (Tenerife)							---	---	---				Bacallado <i>et al.</i> , 1987
Canarias (Gran Canaria)						---	---	---					Garrido <i>et al.</i> , 2000
Canarias (Tenerife)							---	---	---				Hernández <i>et al.</i> , 2006

Sin duda, la temperatura juega un papel fundamental en el desarrollo de las gónadas de los equinoideos (Pearse & Cameron, 1991). En el caso de Canarias, también se ha señalado a la temperatura como el factor principal (Bacallado *et al.*, 1987; Garrido *et al.*, 2000). Sin embargo, otros factores como la disponibilidad de alimento, ligada a su vez a los cambios en la temperatura y producción primaria de

las aguas, también parecen tener importancia en la existencia de periodicidad (Hernández *et al.*, 2006). Además, nunca se han realizado correlaciones entre la periodicidad gonadal y las variables ambientales que parecen controlarla. En cualquier caso, es necesario comprobar histológicamente la periodicidad gonadal, con el fin de poder conocer en profundidad la gametogénesis, ya que se obtiene una interpretación más precisa del fenómeno.

3.1.2. Gametogénesis

El estudio de la reproducción exclusivamente mediante los índices gonadales puede llevarnos a cometer fallos en la interpretación de los resultados, ya que éstos sólo indican el tamaño o volumen relativo de la gónada y dichos parámetros no están necesariamente relacionados con el proceso gametogénico interno; habría que considerar qué población celular domina en cada instante (somática o germinal) (Marsh & Watts, 2001). Por este motivo, creemos que es fundamental el estudio específico de la gametogénesis para comprender el proceso citológico que subyace a los cambios observados en el índice gonadal anual de *Diadema aff. antillarum*.

El ciclo gametogénico de los erizos comprende una serie de cambios estructurales en las gónadas, que pueden ser descritos centrándonos principalmente en dos poblaciones de células: células sexuales (oocitos y espermatozoides) y células somáticas (células nutricias) (Walker *et al.*, 1998; Walker *et al.*, 2001). El estudio de estas poblaciones de células se puede hacer mediante el seguimiento mensual de la frecuencia de tallas de los oocitos/óvulos, junto a los grosores de la capa de células nutricias, para las hembras. En el caso de los machos se examinan los grosores de la capa de espermatozoides/espermatozoides y de la de células nutricias. Actualmente, un

método válido y utilizado por muchos autores es el estudio de las fases gametogénicas descrito por Fuji (1960 a, b). Este método se basa en la identificación de seis fases, que a grandes rasgos serían: I. Fase de recuperación gonadal; II. Fase de crecimiento de las células nutricias por almacén de nutrientes; III. Fase de crecimiento de las células sexuales o pre-maduración; IV. Fase de maduración; V. Fase de inicio del desove; y VI. Fase postdesove o de agotamiento gonadal. Como hemos señalado anteriormente, cada una de estas fases estaría definida por las características de ambas poblaciones celulares. Otros autores han definido también diferentes fases atendiendo igualmente al grado de desarrollo de las poblaciones celulares y a los procesos que definen la gametogénesis (Walker *et al.*, 2001), diferenciando cuatro: **a.** Intergametogénesis y fagocitosis por parte de las células nutricias; **b.** Pregametogenesis y renovación de las células nutricias; **c.** Gametogénesis y utilización de las células nutricias; **d.** Final de la gametogénesis, gasto de las células nutricias y desove. Esta última propuesta sería la más ajustada desde un punto de vista citológico y molecular, sin embargo, para nuestros objetivos puramente biológicos y ecológicos, hemos decidido utilizar las seis fases de Fuji, ya que en la mayoría de los trabajos estudiados éste es el método elegido y nos permite realizar comparaciones.

3.1.3. *Sex ratio* y hermafroditismo

De acuerdo con Pearse & Cameron (1991), para la gran mayoría de las especies de erizos en los que se ha calculado el *sex ratio*, éste no se desvía de 1:1. Sin embargo, existen registros de que el equilibrio 1:1 no es universal entre los equinodermos (Lawrence, 1987). Además, las variaciones de este equilibrio 1:1, debidas al exceso de un sexo frente al otro, se conocen incluso en diferentes

poblaciones de la misma especie (Pearse 1968, 1969 a y b; Pearse & Phillips, 1968; Dix, 1970; Gonor, 1973). Estas posibles desviaciones pueden ser debidas a condiciones ambientales particulares que determinan el sexo (Pearse & Cameron, 1991); por ejemplo, Boolootian (1960) sugirió que variaciones pronunciadas de la temperatura pueden influir en esta diferenciación sexual. Por otro lado, se ha sugerido que el estado de equilibrio 1:1 puede verse afectado por la competencia intraespecífica y los recursos (Ghiselin, 1987).

La mayoría de los equinoideos exhiben un gonocorismo estable y el hermafroditismo raramente ocurre, por lo general, la frecuencia en una población es menor de uno o dos casos por mil individuos (Lawrence, 1987; Pearse & Cameron, 1991). Varios tipos de erizos hermafroditas han sido colectados: con cinco gónadas hermafroditas; con una gónada de un sexo y el resto del sexo opuesto; alternativamente, una o más de las gónadas pueden ser una mezcla macho-hembra. Cuando la mayor parte de la gónada es ovario, el animal es conocido como “hembra hermafrodita”; mientras que cuando el tejido testicular es predominante el animal es conocido como “macho hermafrodita” (Pearse & Cameron, 1991).

La observación de cromosomas sexuales en ciertas especies de erizos (Harvey, 1956; Lipani *et al.*, 1996) lleva a pensar que el sexo está determinado genéticamente en este grupo de animales, pero la existencia un gonocorismo lábil puede significar que la determinación genética del sexo es un mecanismo en el que hay implicados múltiples autosomas (Bacci, 1954). De esta forma, en algunos casos, los factores ambientales pueden ser importantes (Gonor, 1973). Las características del ciclo de vida están controladas fenotípicamente por un conjunto de interacciones complejas entre el genotipo y el ambiente, conocido como genotype x environment interaction-effect. Las circunstancias que causan el hermafroditismo no son conocidas, pero

Pearse & Cameron (1991) han sugerido que condiciones ambientales adversas durante las etapas tempranas de los juveniles pueden estar provocando la aparición de estos casos.

Según lo anteriormente expuesto, las desviaciones del *sex ratio* 1:1 o la aparición de casos de hermafroditismo pueden ofrecernos información sobre los factores ambientales (bióticos o abióticos) que pueden estar controlando o afectando a la determinación sexual. En este sentido, pensamos que, los diferentes habitats en los cuales *Diadema* aff. *antillarum* aparece en las islas Canarias constituyen un marco interesante para testear la variación del *sex ratio* y las apariciones de hermafroditas en diferentes situaciones de densidad poblacional, que a su vez implican diferencias en el estrés alimenticio.

3.2. Diseño de los estudios y análisis de los datos

3.2.1. Cálculo del comienzo de la madurez sexual

Durante la época de madurez sexual (Bacallado *et al.*, 1987; Garrido *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2006) se recolectaron 260 erizos en blanquiales y 214 en bordes, de todas las tallas presentes en cada una de las localidades. En cada caso, los erizos se midieron y se registró la presencia o ausencia de gónadas bien desarrolladas. Esta forma de calcular el comienzo de la madurez sexual puede llevarnos a cometer un error de sobreestima, ya que la presencia de gónadas no indica que el erizo haya llegado a la madurez sexual, pero la ausencia de gónadas sí nos asegura que se trata de individuos inmaduros. Por tanto, este método nos permite determinar a qué talla

empiezan a aparecer las gónadas y hacer comparaciones entre hábitats y localidades. En el mismo estudio, se les inyectó a los individuos KCl con el objeto de comprobar a partir de qué tallas comenzaban a desovar.

3.2.2. Efecto de la talla en los índices gonadales

Para comprobar el efecto de la talla sobre el índice gonadal se realizaron regresiones simples entre las tallas de los individuos y su índice gonadal. Este análisis se llevó a cabo para cada uno de los hábitats por separado, con individuos por encima de los 25 mm en el blanquizal y por encima de los 35 mm en el borde, y para cada uno de los meses de estudio.

3.2.3. Variación espacial y temporal del índice gonadal e influencia del hábitat

Se realizó un seguimiento mensual del índice gonadal en dos hábitats de dos localidades de Tenerife y en un hábitat en una localidad de Lanzarote, con una duración diferente en cada caso. Los seguimientos en el hábitat blanquizal se realizaron en Abades y Boca Cangrejo (Tenerife). En la primera localidad el estudio se extendió desde febrero de 2002 hasta mayo de 2005, mientras que en la segunda se empezó en septiembre de 2003 y se concluyó igualmente en mayo de 2005. Por otro lado, se estudió el hábitat de borde con el seguimiento de tres localidades, las dos mencionadas de Tenerife y una de Lanzarote (Mala), con una duración diferente en cada caso. La localidad con un mayor número de registros fue Boca Cangrejo (desde marzo de 2002 hasta mayo de 2005), en Mala el seguimiento comenzó en

marzo de 2003 y concluyó en marzo de 2004 y en Abades se extendió desde junio de 2004 hasta mayo de 2005.

A la hora de realizar los análisis estadísticos para valorar la variación del índice gonadal entre las localidades, para cada hábitat por separado, se utilizó la comparación de medias paramétrica t-Student para muestras relacionadas, aplicando en cada una de las comparaciones la corrección de Bonferroni (Miller, 1980; Lessios, 1992) para ajustar el nivel de significación; al realizar más de un test estadístico podemos cometer un error tipo I, ya que por probabilidad puede que la t-Student de significativa cuando no lo es. Todos los valores de los índices gonadales fueron transformados logarítmicamente para conseguir la homogeneidad de varianzas.

En el caso de la variación estacional, se elaboraron las gráficas de medias para localizar y definir los picos en cada uno de los hábitats y localidades por separado. Para las localidades de Abades-blanquizal y Boca Cangrejo-borde, se calculó la diferencia de medias entre los picos detectados en cada año mediante una ANOVA de una vía.

Por último, se unieron los datos de los índices gonadales de las distintas localidades, para aquellos meses y años en los que hubieran varias localidades estudiadas, y se compararon los valores mensuales entre el blanquizal y la zona de borde mediante una t-Student.

3.2.4. Estudio de la gametogénesis: fases e influencia del hábitat

Se llevó a cabo durante el periodo de un año (de junio de 2004 hasta mayo de 2005) en los hábitats blanquizal y borde de las localidades de Abades y Boca Cangrejo. En cada uno de los hábitats se colectaron mensualmente 10 erizos, durante la fase de luna creciente, a los cuales se le extraía una porción de la gónada para llevar a cabo el proceso histológico y obtener una sección de tejido. El estudio de la histología siguió el procedimiento estándar para este tipo de trabajos, que se describe con detalle en el capítulo de material y métodos (capítulo 2).

El estudio de la gametogénesis, tanto para hembras (ovogénesis) como para machos (espermatogénesis), se realizó examinando los dos tipos principales de células que aparecen en las gónadas de los equinoideos: células germinales (cls. sexuales) y células somáticas (cls. nutricias) (Walker *et al.*, 2001). Para ello, se utilizó toda la serie de cortes de que disponíamos y se comparó con los procesos celulares encontrados por otros autores para el género *Diadema* (Pearse, 1970; King *et al.*, 1994).

Una vez conocido el proceso gametogénico general, se procedió a medir los diámetros de los oocitos y la capa de células nutricias, en las hembras, y la capa de espermatoцитos y la de células nutricias, en los machos, durante el periodo de estudio, obteniéndose finalmente medias por mes para ambos sexos en cada uno de los hábitats y localidades (ver capítulo 2). Posteriormente, se le adjudicó a cada erizo una fase gametogénica del I al VI, como vimos anteriormente. Esta metodología ha sido ampliamente utilizada para equinoideos (Fuji 1960 a y b; Nicotra & Serafino, 1988; Byrne, 1990; Laegdsgaard *et al.*, 1991; King *et al.*, 1994; Meidel & Scheibling, 1998; Lamare *et al.*, 2002; Williamson & Steinberg, 2002; Muthiga & Jaccarini,

2005) y se aplica de la siguiente forma: para cada mes estudiado se representa el porcentaje de individuos que se encuentran en una determinada fase gametogénica lo que nos ofrece una visión clara de cuál es la fase predominante de la gametogénesis en cada momento para las distintas localidades, hábitats y sexos.

3.2.5. Influencia del hábitat en el desove

Durante la época de caída del índice gonadal (Hernández *et al.*, 2006), se llevó a cabo un experimento con inyecciones de KCl a 300 erizos colectados en blanquizales y zonas de borde de tres localidades de la misma orientación (Abades, Boca Cangrejo y La Jaquita). En este caso se testearon las diferencias entre hábitats, en la proporción de erizos que desovaban frente a los que no desovaban, mediante un test de chi-cuadrado (χ^2).

3.2.6. Variación en la magnitud del desove y estima de la producción gamética por año, localidad y hábitat

El cálculo de la producción gamética por localidad y hábitat se realizó, una vez conocido el periodo de desove mediante el estudio de la gametogénesis, tomando el valor del índice gonadal anterior y posterior al periodo de desove. De esta forma, se obtiene la “magnitud de desove”, que sería: $((IG_{Predesove} - IG_{Postdesove}) / (IG_{Predesove}) \times 100)$, y la estima de la “producción gamética anual”: $(IG_{Predesove} - IG_{Postdesove}) / 100$ (Brewin *et al.*, 2000; Lamare *et al.*, 2002). La producción gamética anual vendría expresada, en nuestro caso, como (volumen de gametos (ml) / gramos de erizo (peso seco) x año). Para estos cálculos se han utilizado los índices

gonadales obtenidos mediante la formula: volumen de la gónada (ml)/ peso seco del cuerpo (gr) x 100 (Lessios, 1981).

3.2.7. Valoración del método del índice gonadal para evaluar la periodicidad reproductiva

Se realizaron correlaciones de Pearson entre las variaciones de las poblaciones de células sexuales y somáticas, estudiadas a partir de los cortes histológicos, y los índices gonadales mensuales para la totalidad de localidades y hábitats. De esta forma, podemos observar si los picos del índice gonadal se corresponden con el cambio en las tallas o grosores de las capas de células sexuales y somáticas.

3.2.8. Sex ratio

El *sex ratio* de las poblaciones de erizos fue examinado mediante un test de chi-cuadrado (χ^2) para determinar si se desviaba de la proporción 1:1 (Lessios, 1979; King *et al.*, 1994). Al haber realizado más de un análisis, hemos ajustado el nivel de significación mediante la técnica de Bonferroni (Miller, 1980).

3.3. Resultados

3.3.1. Talla de primera madurez

El porcentaje de erizos de menores tallas con gónadas aumenta en los blanquizales, un 10 % en la clase de tallas de 16-20 mm y un 100 % en la clase de tallas 21-25mm. Sin embargo, para el habitat de borde no aparecen erizos con gónadas hasta las tallas de 21-25mm, representados por un 40 % de los ejemplares examinados, el 100 % de los erizos con gónadas no aparece hasta la clase de talla 26-30 mm (Figura 10). En cualquier caso, los erizos no están capacitados para desovar hasta tallas superiores a las de aparición de las gónadas. En el blanquizal comienzan a desovar en las tallas 26-30 mm y en el borde no lo consiguen hasta las tallas 36-40mm. El 100 % de desove se alcanza en las mayores tallas en ambos hábitats, 51-55 mm en el blanquizal y a partir de 66-70 en el borde (Figura 11).

Gracias a este estudio preliminar se estableció la talla mínima de recolección de erizos, para estudios de reproducción, por encima de los 25 mm en el blanquizal y por encima de los 35 mm en el borde.

3.3.2. Efecto de la talla en los índices gonadales

Ninguna de las correlaciones simples fue significativa, para los distintos meses y hábitats estudiados, entre la talla de los erizos y su índice gonadal. Podemos concluir que, para individuos superiores a 25 mm en el blanquizal y 35 mm en el borde, el índice gonadal es independiente de la talla (Figura 12).

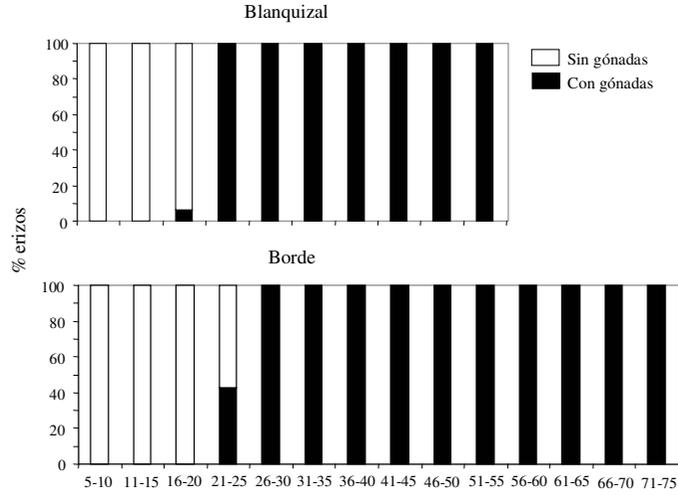


Figura 10. Porcentaje de erizos con gónadas para las distintas clases de tallas (mm) encontradas en blanquiazal y borde durante la época de madurez sexual.

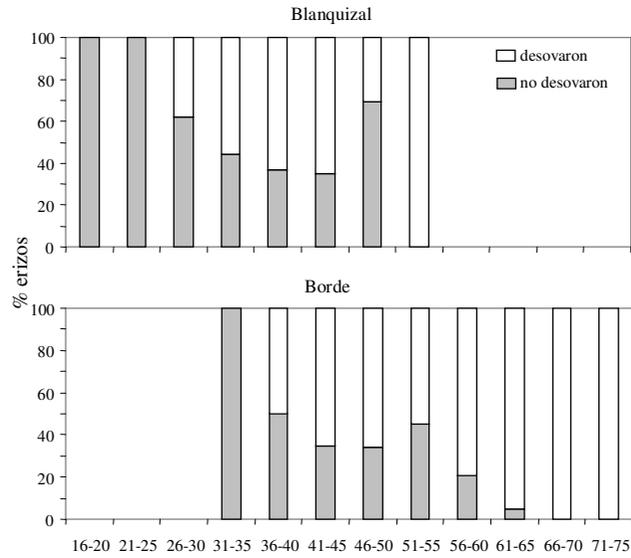


Figura 11. Porcentaje de erizos que desovaron para las distintas clases de tallas (mm) encontradas en blanquiazal y borde durante la época de madurez sexual.

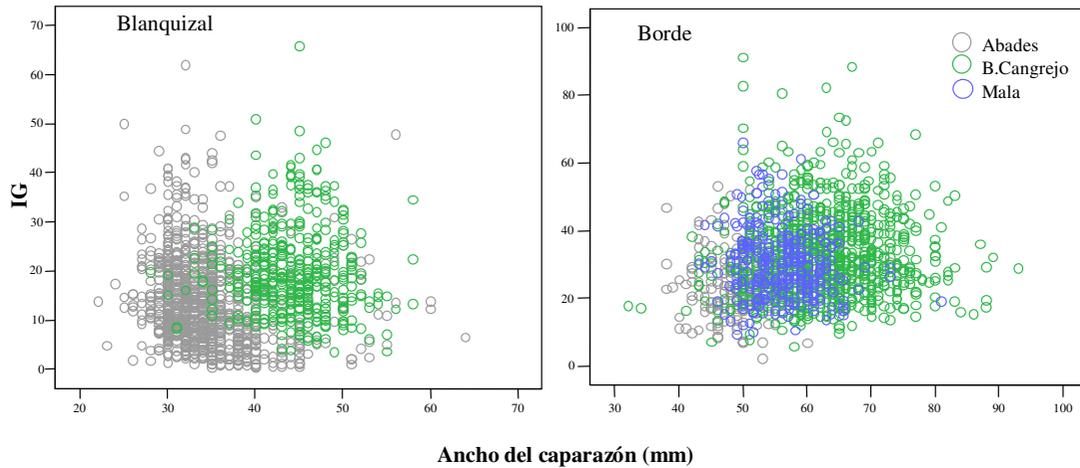


Figura 12. Dispersión de los valores de IG (índice gonadal) frente al ancho del caparazón de los erizos en blanquizal y borde para todos los meses estudiados.

3.3.3. Variación temporal y espacial del índice gonadal

Se observa una evolución marcada durante el ciclo anual (Figura 13), donde las medias mensuales del IG experimentan un aumento desde el mes de abril hasta junio o julio para todas las localidades y hábitats estudiados. Después de llegar a este máximo en verano, la media desciende paulatinamente hasta los meses de principios de otoño (septiembre y octubre), donde se registra el mínimo. Esta estacionalidad parece ser un patrón común para los diferentes hábitats y localidades estudiadas, con pequeñas diferencias debidas a la duración de los picos y la magnitud de los mismos entre hábitats, localidades y años de estudio.

Se han detectado diferencias entre blanquiales para algunos meses, como febrero, abril y mayo del 2004 y febrero del 2005, sin embargo, en la mayoría de los meses no existieron diferencias significativas entre los índices gonadales de ambas localidades (Tabla 5). En el caso de los bordes ocurrió lo mismo, apareciendo diferencias significativas sólo en los meses de febrero y abril de 2005 entre las localidades de Boca Cangrejo y Abades (Tabla 6); entre Boca Cangrejo y Mala las diferencias se observaron en abril, mayo, julio y octubre de 2003 (Tabla 7).

Tabla 5. Comparaciones mensuales del índice gonadal entre los blanquiales de las localidades de Abades y Boca Cangrejo. (Bonferroni: $\alpha = 0,002$; * = significativo: $p < 0,002$; NS = no significativo).

	sep-03	oct	nov	dic	ene-04	feb	mar	abr	may	jun	Jul
t	1,336	-1,520	-1,127	-2,909	0,013	-4,515	-3,001	-5,337	-3,830	-2,170	-0,854
p	0,187	0,134	0,264	0,005	0,990	0,000	0,004	0,000	0,000	0,009	0,401
Sig.	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	*	*	NS	NS

	ago-04	sep	oct	nov	dic	ene-05	feb	mar	abr	may
T	-2,787	-3,009	-1,711	-0,696	-1,139	3,767	0,018	-0,353	-2,740	-1,329
P	0,009	0,005	0,098	0,492	0,264	0,001	0,986	0,727	0,011	0,195
Sig.	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS

Tabla 6. Comparaciones mensuales del índice gonadal entre los bordes de las localidades de Boca Cangrejo y Abades. (Bonferroni: $\alpha = 0,004$; * = significativo: $p < 0,004$; NS = no significativo).

	Jun-04	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene-05	feb	mar	abr	may
t	1,853	-0,294	1,587	1,733	1,429	0,867	2,982	2,750	-5,094	2,155	3,256	2,366
p	0,074	0,771	0,124	0,094	0,164	0,393	0,006	0,010	0,000	0,040	0,003	0,025
Sig.	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	*	NS

Tabla 7. Comparaciones mensuales del índice gonadal entre los bordes de las localidades de Boca Cangrejo y Mala. (Bonferroni: $\alpha = 0,004$; * = significativo: $p < 0,004$; NS = no significativo).

	mar-03	abr	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb
t	1,629	3,682	4,029	1,140	5,517	-0,279	1,680	3,608	0,724	-0,151	1,357	0,951
p	0,109	0,001	0,000	0,259	0,000	0,781	0,098	0,001	0,472	0,881	0,175	0,346
Sig.	NS	*	*	NS	*	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS

En cuanto la magnitud de los máximos gonadales, existen diferencias significativas interanuales en el hábitat blanquizal de la localidad de Abades, siendo los picos de julio de 2003 y junio de 2004 superiores al de julio de 2002 ($F = 33,894$; $p < 0,001$; SNK 2002<2003=2004, $p < 0,05$) (Figura 13). En el caso del borde de Boca Cangrejo, no existen diferencias significativas entre los picos gonadales detectados en jun-2002, jul-2003 y jul-2004 ($F = 0,643$; $p > 0,05$), el máximo del índice gonadal parece haberse mantenido constante entre los años de estudio (Figura 13).

Las diferencias en la magnitud del desarrollo gonadal entre el blanquizal y el borde parecen, en general, mantenerse durante todos los años estudiados, aunque los incrementos gonadales (Figura 14) disminuyen durante la segunda mitad de 2003, el año 2004 y principios del 2005, registrándose incluso algunos meses donde no existieron diferencias entre los hábitats (Figura 14).

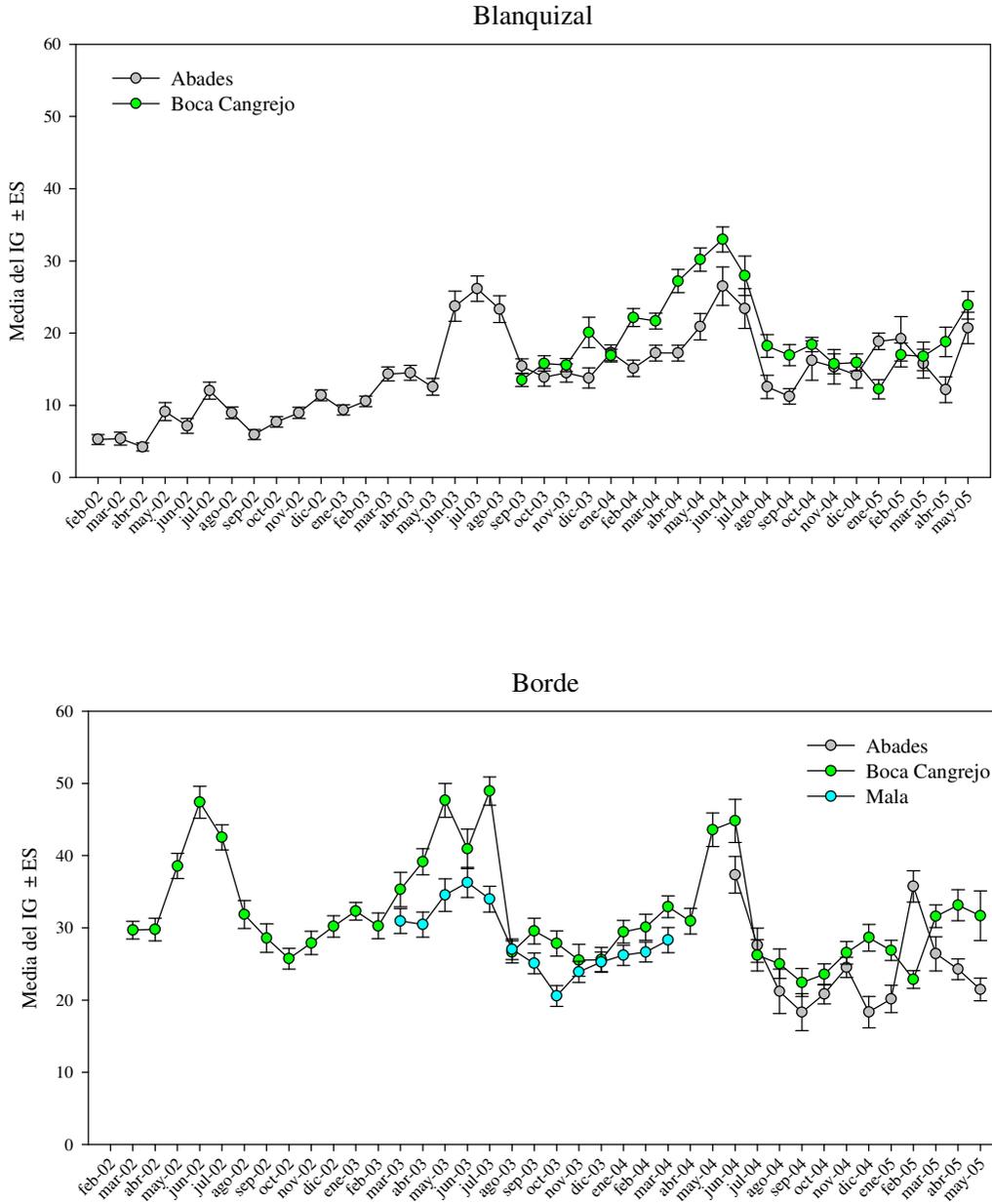


Figura 13. Índices gonadales del blanquiazal y el borde para las poblaciones de erizos de Abades, Boca Cangrejo y Mala.

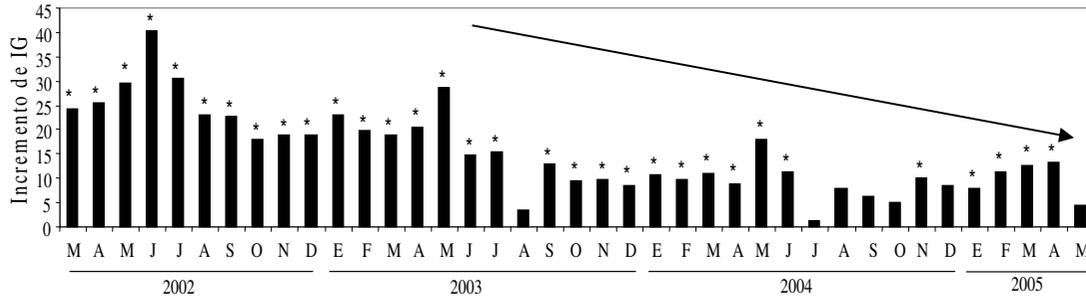


Figura 14. Incremento del índice gonadal (IG) entre las poblaciones de erizos de los blanquizontales y los bordes. Los asteriscos señalan los incrementos estadísticamente significativos entre los hábitats [aplicando la corrección de Bonferroni: * = $p < 0,001$]. La flecha marca el periodo de tendencia decreciente.

3.3.4. Estudio de la gametogénesis: oogénesis y espermatogénesis

Después del desove, unos pocos gametos permanecen en el lumen de las gónadas y el epitelio germinal se reviste con una fina capa de células nutricias, muy globuladas, y con aspecto de malla vacía. La mayor parte de los glóbulos dentro de las células nutricias son fuertemente hematoxilinoafílicos, indicativo de la reciente fagocitosis de gametos ricos en ácidos nucleicos que se tiñen de azul fuerte (hematoxilina) (Figura 15 y 16-VI). Posteriormente van apareciendo en la base del epitelio germinal pequeños oocitos o espermatogonias y espermatocitos apilados (Figura 15 y 16-I). Particularmente evidentes, después del desove, son las bandas de musculatura lisa en la cara interior de los acinos genitales. Las células nutricias se incrementan progresivamente hasta llenar el lumen y continúan siendo muy

globuladas pero eosinofílicas (rosadas-rojas). Oocitos apilados o células espermatogénicas están siempre presentes en el epitelio germinal. Muchos de los oocitos, sin embargo, están desintegrados y siendo fagocitados por las células nutricias en el lumen de los acinos.

La gametogénesis se inicia después de que las gónadas estén llenas de células nutricias. En la base del epitelio germinal comienza a formarse una capa continua de oocitos pequeños y medianos en los ovarios o bien un grupo de células espermatogénicas en los testículos (Figura 15 y 16-II). Posteriormente, los oocitos comienzan a agrandarse y a madurar hasta constituir los óvulos y terminan por llenar el lumen del ovario (Figura 15-III). De la misma manera, el grupo de espermatoцитos que observábamos en el epitelio germinal se unen en línea y se dividen hacia el centro del acino del testículo, llenando en algunos casos el lumen de espermatozoides (Figura 16-III). En este proceso de crecimiento de los oocitos, cada uno de ellos es encerrado por un fino folículo y aparece un anillo denso de material eosinofílico en la superficie exterior. La capa de células nutricias comienza progresivamente a hacerse más fina y los glóbulos que contienen aparecen en menor número.

Por último, aparece un lumen completo de oocitos y algunos óvulos o bien espermatozoides (Figura 15 y 16-IV). La capa de células nutricias es extremadamente delgada y sin glóbulos internos, lo que sugiere que los nutrientes disponibles para la gametogénesis han sido utilizados. Una vez ocurre el desove de los gametos, quedan oocitos maduros, que son fagocitados por las células nutricias, y también paquetes de espermatoцитos. Esta desintegración y reutilización marca el final de la gametogénesis.

3.3.4.1. Fases gametogénicas: tallas de oocitos/óvulos, grosor de la capa de espermatoцитos/espermatozoides y células nutricias

Oogénesis

Fase I. Renovación de las células nutricias: recuperación y renovación de las células nutricias que llenan el lumen de los acinos, donde pocas oogonias u oocitos pequeños aparecen pegados a la pared. Los ovarios están caracterizados por presentar oocitos previtelogénicos aislados y teñidos de azul oscuro (hematoxilínofílicos) (diámetro <10 μm) a lo largo de las paredes de los acinos. También están presentes grupos de oogonias. Las células nutricias, conteniendo gotitas eosinofílicas, llenan el lumen gonadal en una densa malla a lo largo del acino (grosor <160 μm) (Figura 15-I).

Fase II. Crecimiento de los oocitos: crecimiento de los ovarios con el crecimiento de las células nutricias y de los oocitos, que se van acumulando a lo largo de las paredes del acino. El comienzo de la vitelogénesis aparece en esta fase. Los oocitos tempranos eosinofílicos se incrementan en talla (diámetro de 10-20 μm) y forman una capa continua de células a lo largo de las paredes del acino; algunos oocitos previtelogénicos también pueden aparecer. Las células nutricias continúan recluidas en el lumen y llenas de gotitas eosinofílicas (grosor 140-150 μm). Los oocitos se separan de las paredes gradualmente y van reemplazando a las células nutricias en el lumen (Figura 15-II).

Fase III. Premaduración: en los ovarios premaduros los oocitos comienzan a acumularse en el lumen del acino y la capa de células nutricias inicia su reducción en grosor. Durante esta fase la vitelogénesis continúa y los oocitos siguen creciendo (20-30 μm) y separándose de las paredes del acino, acumulándose y madurando en el

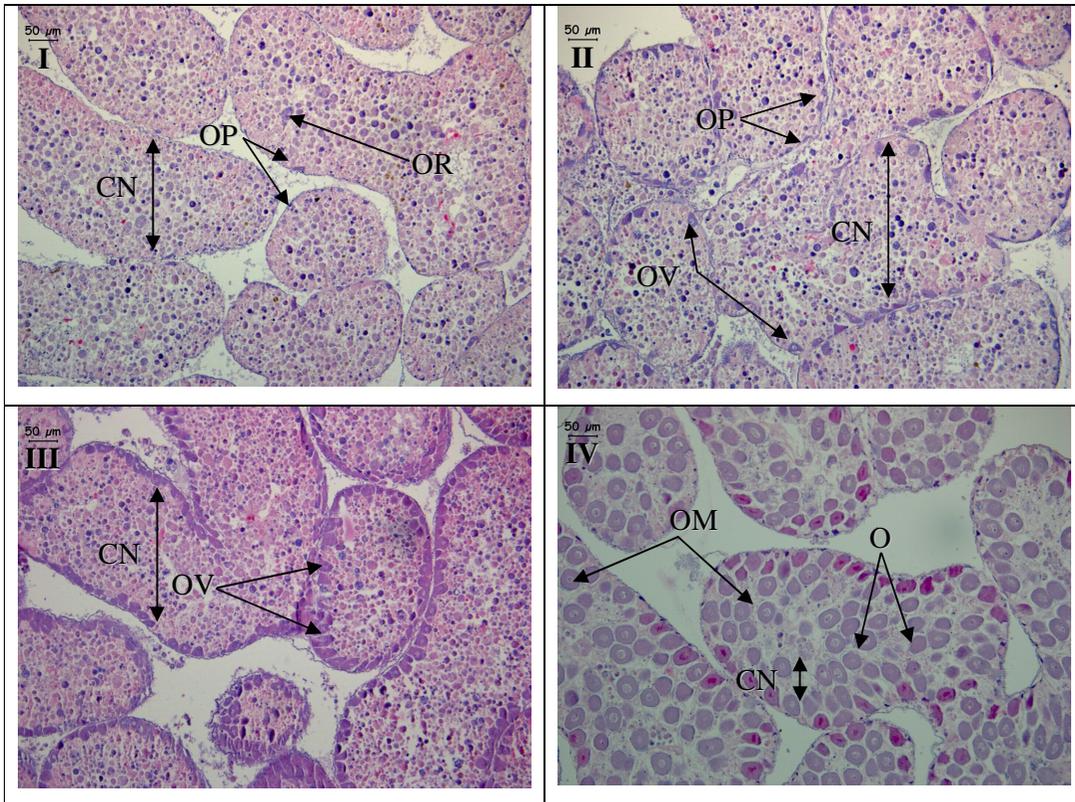
lumen, que ya empieza a carecer de material nutritivo (grosor 80-140 μ m). Ningún oocito previtelogénico permanece en el ovario y el tejido nutricional que rodea a los oocitos vitelogénicos (eosinofílicos) está muy reducido. Los primeros oocitos maduros y óvulos se ven en esta etapa, indicando la finalización de la vitelogénesis. A lo largo de esta fase los óvulos se van acumulando en el lumen (Figura 15-III).

Fase IV. Maduración: ovarios llenos de oocitos maduros (diámetros >30 μ m) y algunos óvulos; las células nutricias quedan reducidas a una fina capa a lo largo de la pared del acino (grosor 30-80 μ m). Los oocitos son todos maduros y ningún oocito primario permanece en la capa germinal. Las células nutricias están presentes en forma de una pequeña capa en la periferia y carecen de material eosinofílico (Figura 15-IV).

Fase V. Parcialmente desovado: los ovarios presentan espacios vacíos en el lumen, aunque quedan algunos óvulos sin desovar y oocitos maduros (diámetro >30 μ m); los acinos presentan unas morfologías más aplastadas de lo normal, posiblemente debido a la contracción muscular que produce el desove. Son ovarios parcialmente desovados, los óvulos no están empaquetados y quedan espacios libres entre ellos. Las paredes de los acinos son finas y con la capa de células nutricias ausentes o muy reducidas (grosor \leq 30 μ m) (Figura 15-V).

Fase VI. Desovado: ovarios con el lumen vacío, salvo algunos óvulos que no fueron liberados; aparecen algunos oocitos nuevos en las paredes del acino (diámetro \leq 10 μ m). No hay evidencias de proliferación de oogonias en esta fase. Las células nutricias ocupan generalmente una fina capa cerca de las paredes del acino, pero en algunos ejemplares se agrandan ocupando espacio en el lumen. Tanto en esta fase

como en la siguiente, aparecen todavía óvulos u oocitos que están siendo reabsorbidos por las células nutricias; la capa formada por éstas se incrementa en talla y densidad, acumulando gotas hematoxilínicas y eosinofílicas que se convertirán en reservas para la siguiente oogénesis (grosor $\leq 30 \mu\text{m}$) (Figura 15-VI).



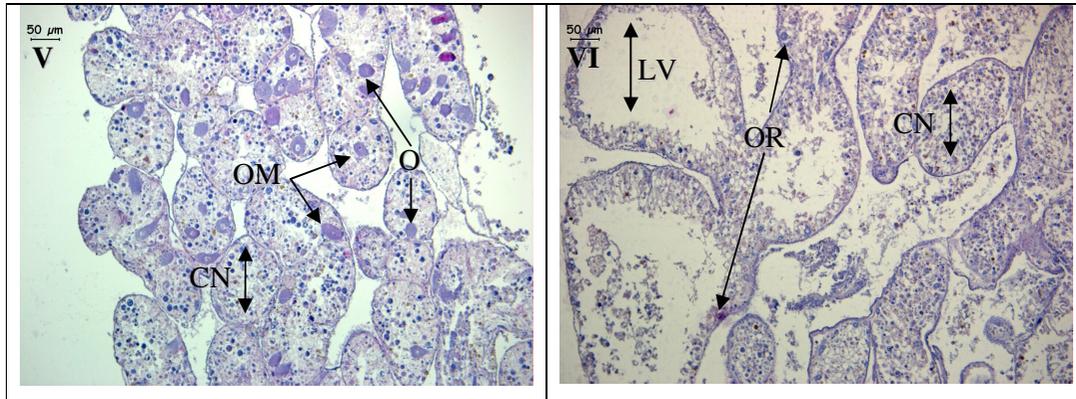


Figura 15. Histología de los ovarios mostrando las fases de la oogénesis de *Diadema* aff. *antillarum*. **Fase I:** ovarios en recuperación con las células nutricias llenando el lumen (CN) y oocitos previtelogénicos a lo largo de las paredes del acino (OP), aparece algún óvulo relíctico (OR). **Fase II:** ovario en crecimiento con oocitos vitelogénicos tempranos y avanzados (OV) formando una capa continua en la periferia. **Fase III:** la capa de oocitos vitelogénicos se engrosa y ocupa toda la periferia de los acinos, comenzando a moverse algunos oocitos maduros hacia el lumen, desplazando a las células nutricias y reduciendo así la capa de éstas. **Fase IV:** ovarios maduros llenos de oocitos maduros (OM) y algunos óvulos (O), las células nutricias han sido reducidas a una fina capa en las paredes del acino. **Fase V:** Ovario parcialmente desovado, aparecen espacios vacíos en el lumen; se encuentran oocitos maduros y algunos óvulos relíctico esparcidos por el lumen de los ovarios (OR) y la capa de células nutricias es delgada. **Fase VI:** Los ovarios completamente desovados presentan muchos espacios vacíos en el lumen (LV). Aparecen óvulos residuales (OR) en el lumen que están siendo reabsorbidos por las células nutricias; éstas aparecen como una malla de tejido vacía que crece desde las paredes del acino.

Espermatogénesis

Fase I. Recuperación de las células nutricias: testículos con el lumen lleno de células nutricias y una fina capa de espermatozoides a lo largo de la pared del acino (grosor

<10 μ m). Las paredes del acino son finas y basofílicas por la presencia de algunas espermatogonias y espermatoцитos primarios; la proliferación de las espermatogonias es evidente a lo largo de las paredes de los acinos. Las células nutricias llenan completamente el lumen y contienen gotitas eosinofílicas (rojas-rosadas) (grosor <130 μ m) (Figura 16-I).

Fase II. Crecimiento de los espermatoцитos: la capa de espermatoцитos empieza a crecer en grosor (10-30 μ m) desde las paredes del acino hacia el lumen, el cual está lleno de células nutricias. Las columnas de espermatoцитos proliferan hacia el lumen y forman una capa fuertemente basofílica (azul) (grosor 80-120 μ m) paralela a la pared del acino. Un incremento del grosor de la capa de espermatoцитos es característica de los testículos en esta fase. Las células nutricias forman una densa malla eosinofílica en el lumen (Figura 16-II).

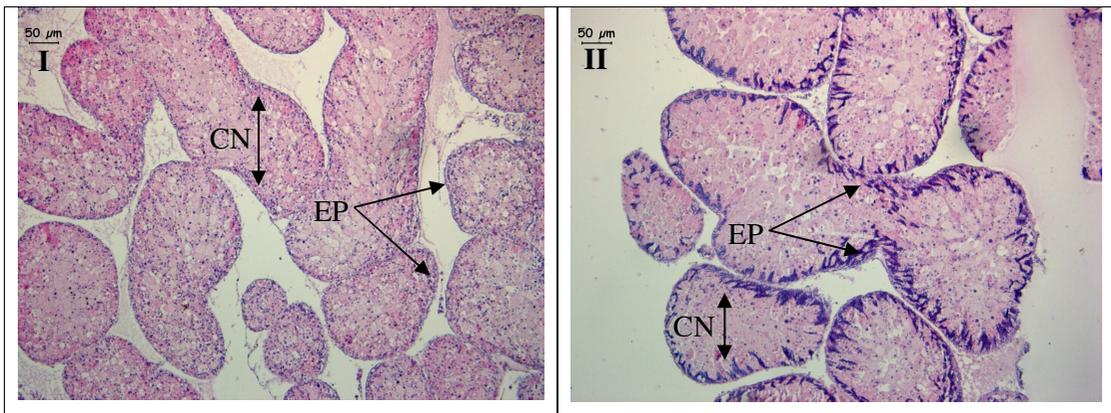
Fase III. Premaduración: los espermatoцитos han crecido en línea hacia el lumen del testículo, llenando casi por completo el acino (grosor 30-60 μ m) y apareciendo espermatozoides en el centro del mismo. El grosor de la capa de células nutricias se reduce (30-80 μ m) y ocupa los espacios comprendidos entre los espermatozoides y los espermatoцитos. Los espermatozoides se despegan de la punta de los espermatoцитos y se acumulan en el lumen. Una fina capa de células nutricias rodea las columnas y se reduce la capa de células nutricias en profundidad, a favor de los espermatozoides despegados (Figura 16-III).

Fase IV. Maduración: testículos llenos de espermatozoides y espermatoцитos (grosor 60-80 μ m), con las células nutricias ocupando una fina capa en las paredes del acino. Los testículos maduros aparecen llenos por una densa masa, levemente

hematoxilínofílica (azul claro), de espermatozoides empaquetados. Las células nutricias están reducidas a una capa periférica (grosor 10-30 μm) (Figura 16-IV).

Fase V. Parcialmente desovado: testículos huecos en el lumen debido al espacio que dejan los espermatozoides que han sido liberados. Las células nutricias ocupan una ligera capa en las paredes del acino. La masa de espermatozoides está menos concentrada (grosor 10-60 μm). La capa de células nutricias es un poco más densa que en los testículos maduros y empieza a acumular material eosinofílico (grosor <10 μm) (Figura 16-V).

Fase VI. Desovado: las células nutricias llena casi por completo el lumen y los espermatozoides se encuentran apilados en la pared del acino (grosor $\leq 10\mu\text{m}$). Los testículos de los erizos desovados están vacíos de contenido; algunos espermatozoides pueden estar presentes como aglutinaciones o grandes masas hematoxilínofílicas. Una pálida malla de células nutricias aparece en la periferia después del desove (grosor $\leq 30\mu\text{m}$). Los espermatozoides residuales son reabsorbidos en esta fase y en la siguiente (fase I) (Figura 16-VI).



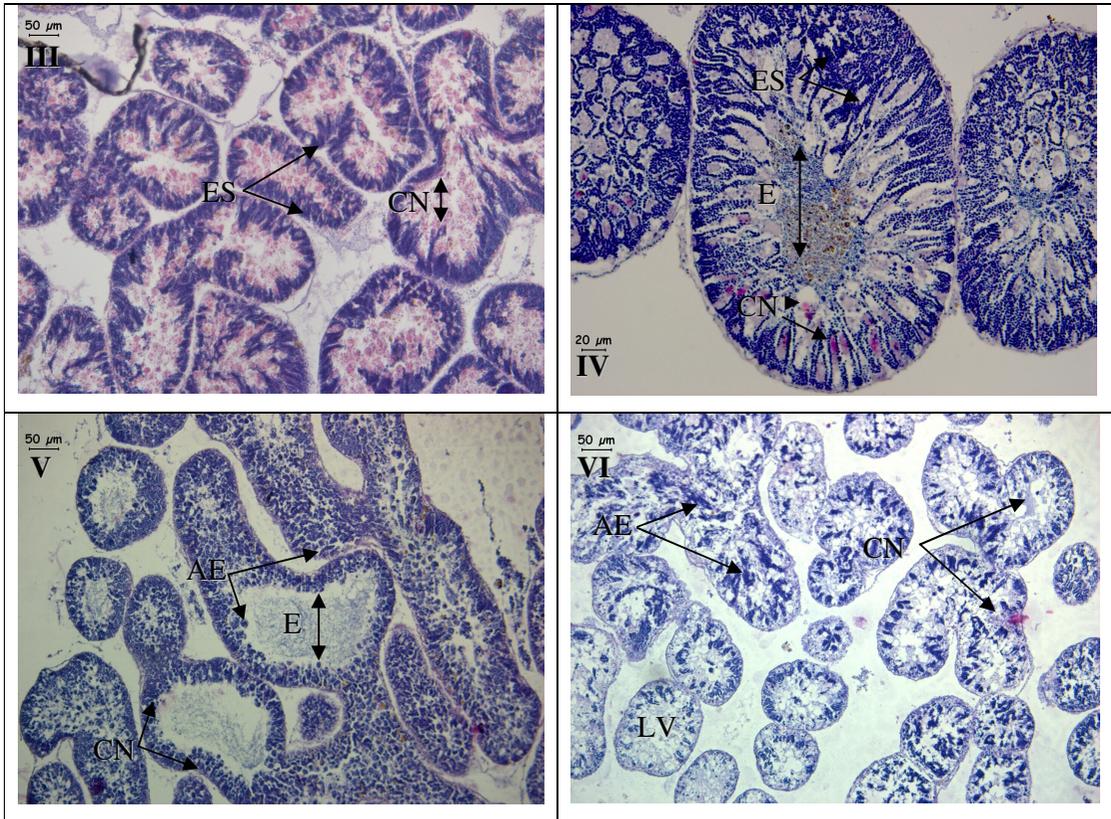


Figura 16. Histología de los testículos mostrando las fases de la espermatogénesis en *Diadema* aff. *antillarum*. **Fase I:** Testículos en recuperación, completamente llenos de células nutricias (CN) y con espermatocitos primarios (EP) presentes a lo largo de las paredes del acino. **Fase II:** Testículos en crecimiento con columnas de espermatocitos (ES) desarrollándose hacia el lumen de los acinos. **Fase III:** Testículos premaduros mostrando las columnas de espermatocitos, que ocupan la mayor parte de los acinos, y la capa de células nutricias reducida en grosor. **Fase IV:** Testículos maduros, llenos de espermatocitos en columnas desde las paredes del acino y con el lumen repleto de espermatozoides (E); la capa de células nutricias se ha reducido mucho y ocupa los espacios entre las columnas de espermatocitos. **Fase V:** Testículos parcialmente desovados con espacios vacíos en el lumen; la capa de células nutricias comienza a crecer desde las paredes de los acinos, formando una malla de espacios vacíos y rellenos por acúmulos de espermatocitos (AE). **Fase VI:** Testículos desovados totalmente, con gran número de espacios vacíos en el lumen (LV); aumenta el grosor de las células

nutricias, que comienzan a digerir a los espermatozoides y espermatoцитos residuales (ER) presentes en forma de aglutinaciones fuertemente basofílicas (AE).

Tabla 8. Tallas de los oocitos/óvulos y grosor de la capa de células nutricias y de los espermatoцитos/espermatozoides para cada fase de la gametogénesis.

Fases	Oogénesis		Espermatogénesis	
	Talla oocitos/óvulos	Grosor capa cls. nutricias	Grosor capa espermatoцитos/espermatozoides	Grosor capa cls. nutricias
I. Recuperación	<10 μm	<160 μm	<10 μm	<130 μm
II. Crecimiento	10-20 μm	140-150 μm	10-30 μm	80-120 μm
III. Premadura	20-30 μm	80-140 μm	30-60 μm	30-80 μm
	Muy pocos óvulos		bastante esperma	
IV. Madura	>30 μm algunos óvulos	30-80 μm	60-80 μm mucho esperma	10-30 μm
V. Parcialmente desovada	>30 μm algunos óvulos	≤ 30 μm	10-60 μm	<10 μm
VI. Desovada	≤ 10 μm / óvulos residuales	≤ 30 μm	≤ 10 μm	≤ 30 μm

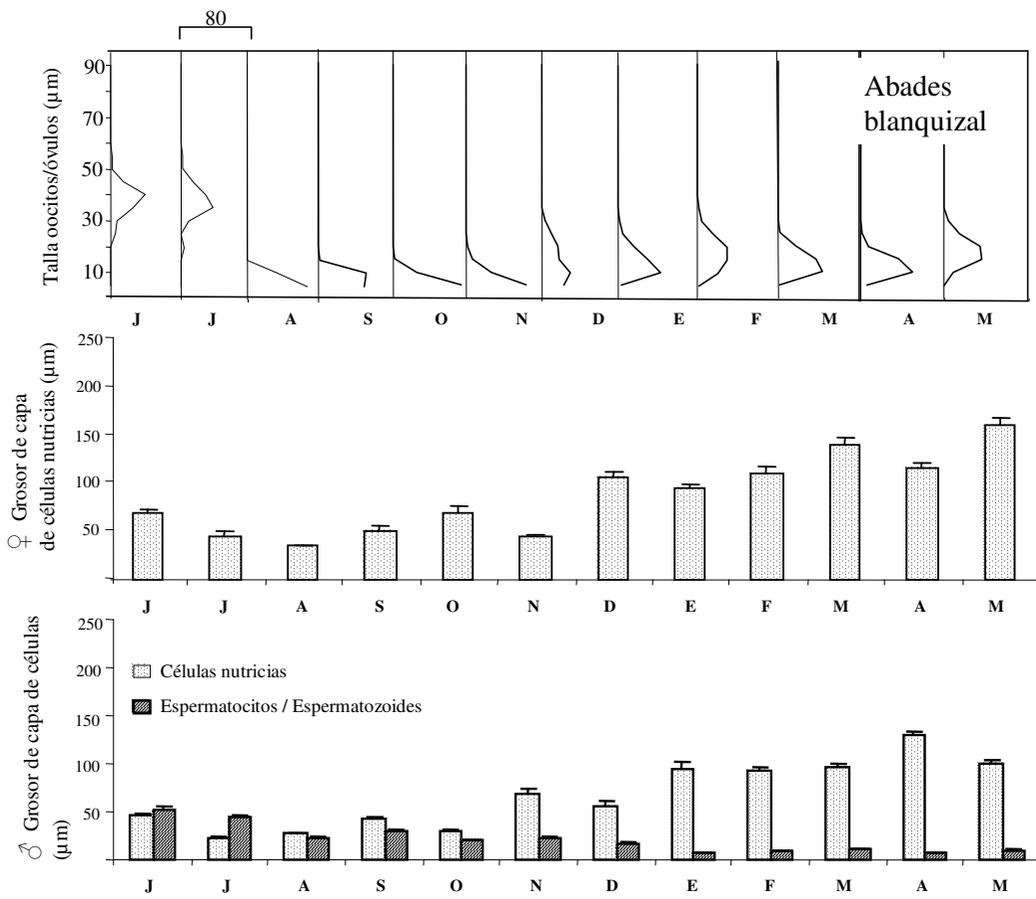
3.3.4.2. Periodicidad del ciclo gametogénico e influencia del hábitat

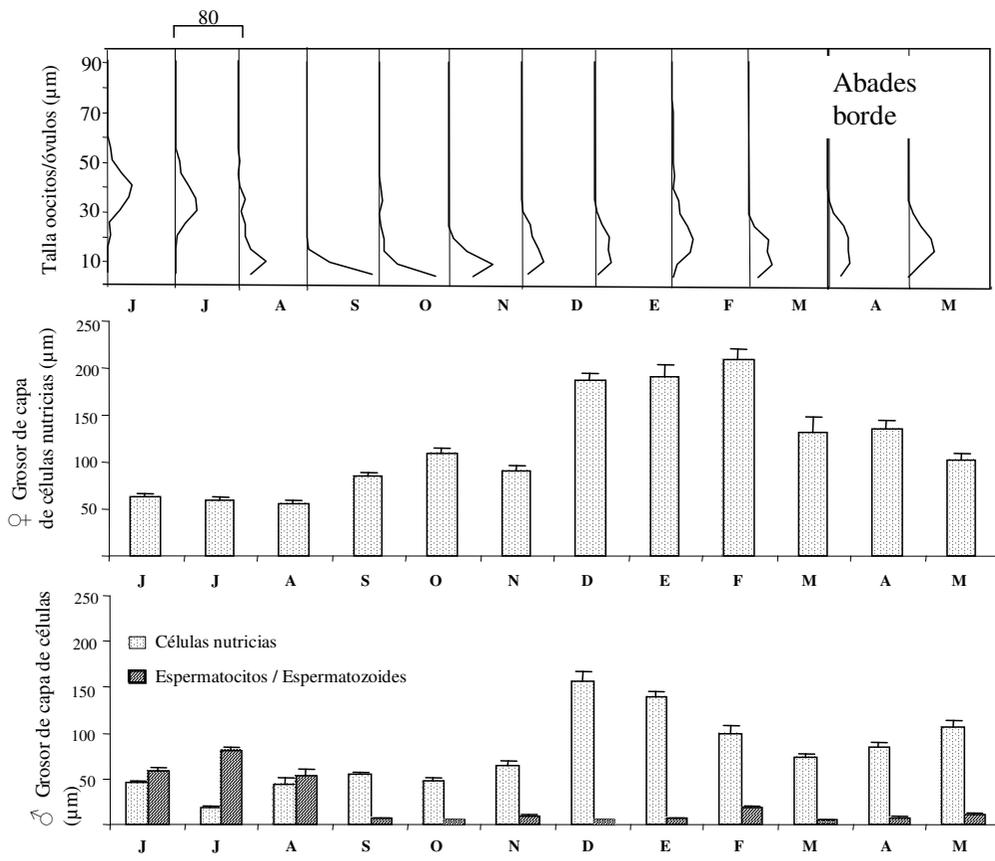
Durante los meses de junio y julio, para ambos hábitats y localidades, aparecen los oocitos con su mayor tamaño y la capa de espermatoцитos presenta su mayor grosor, mientras que la capa de células nutricias tiene poco desarrollo (Figura 17). Posteriormente, durante los meses de agosto, septiembre y octubre, tanto la talla de

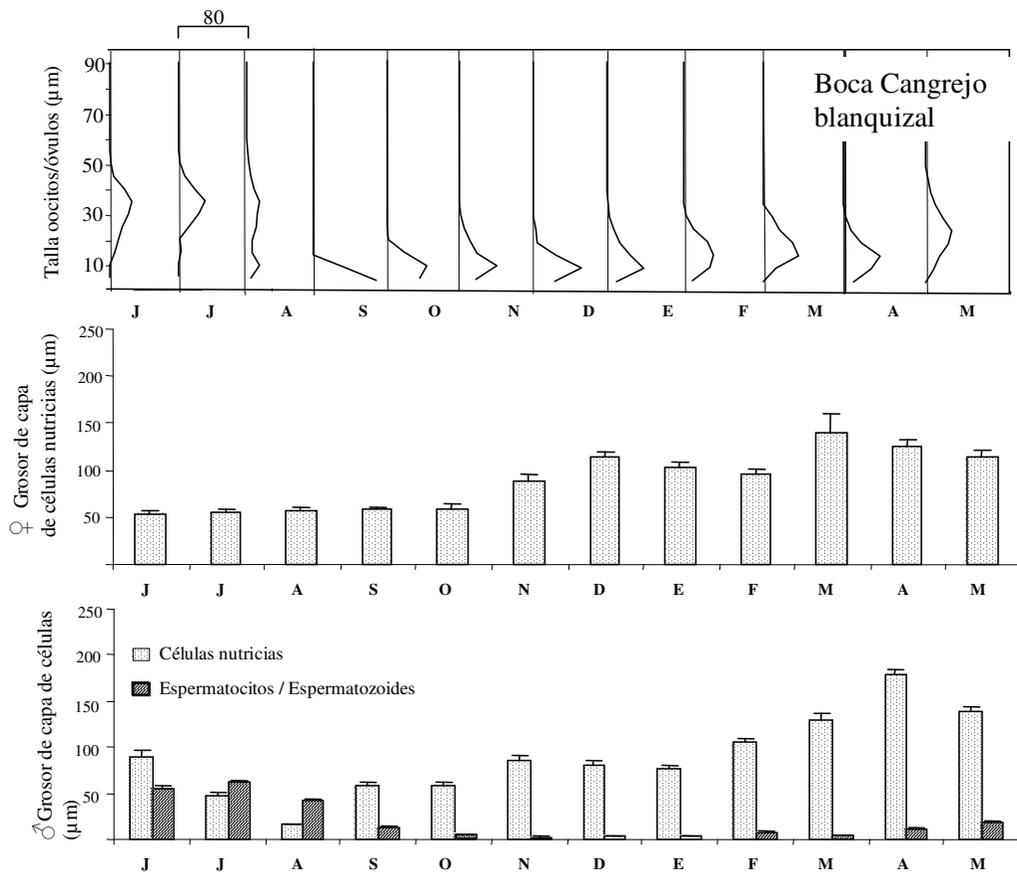
los oocitos como las capas de espermatocitos y de células nutricias disminuyen progresivamente, lo que indica que el desove principal se produce en todos los casos entre el mes de junio y agosto, con pequeñas diferencias entre las localidades. Después de esta fase de desove, las tallas de oocitos y el grosor de la capa de espermatocitos se mantiene en sus valores más bajos, mientras el grosor de la capa de células nutricias comienza a incrementarse desde el mes de noviembre, alcanzando su máximo desarrollo durante los meses de mayo y abril. En algunos casos, como en el hábitat de borde de Abades y Boca Cangrejo, los elevados grosores de células nutricias aparecen bastante antes, en diciembre, enero y febrero, manteniéndose altos durante los meses siguientes para luego disminuir progresivamente desde mayo (Figura 17).

La talla de los oocitos comienza a incrementarse progresivamente desde el mes de diciembre, alcanzando su máximo durante los meses de junio y julio, como hemos señalado anteriormente. Este incremento de las tallas de oocitos estaría indicando el comienzo de la gametogénesis. Por otro lado, para los machos, el grosor de la capa de espermatocitos se mantiene bajo durante la mayor parte del ciclo y sólo empieza a incrementarse de forma considerable durante el mes de mayo, alcanzando su máximo grosor durante junio y julio; se acopla perfectamente con las mayores tallas de oocitos, sincronizándose de esta forma la madurez sexual de ambos sexos (Figura 17).

En la figura 18 se muestran los resultados de las frecuencias de las distintas fases gaméticas a lo largo del año. Durante los meses de junio y julio, en todas las combinaciones posibles entre hábitats y localidades, encontramos un mayor porcentaje de erizos en la fase maduros, aunque también aparecen individuos en la fase de parcialmente desovados.







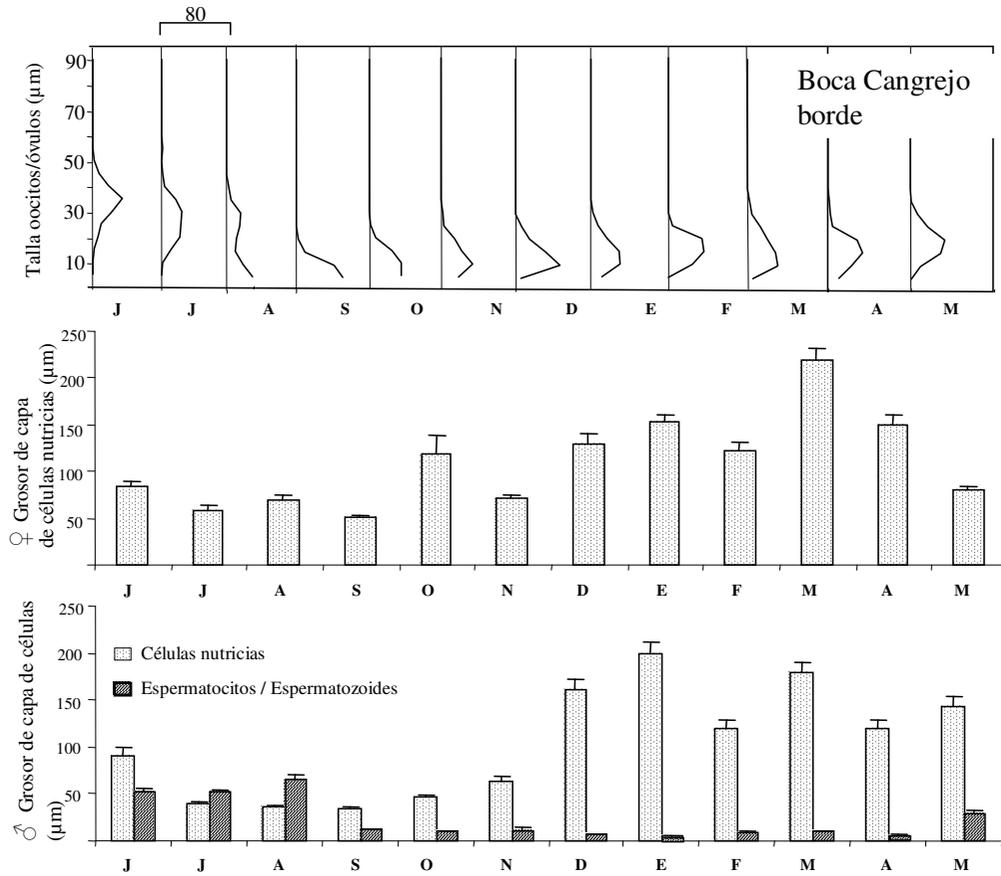


Figura 17. Secuencias de los cambios celulares en las gónadas de las hembras y machos de *Diadema* aff. *antillarum*, para las localidades de Abades y Boca Cangrejo en los hábitats blanquiazal y borde, medidos como la variación en la frecuencia de tallas mensuales de los oocitos (µm) (n = 50 medidas en 10 erizos/mes) y las medias del grosor de la capa de espermatocitos y de células nutricias (n = 10 medidas en 10 erizos/ mes).

En los machos se registra además un porcentaje de individuos en fase de premaduros, lo que indica que retrasan en algunos casos (localidad de Abades) su maduración o no pueden alcanzarla la totalidad de los individuos.

En todos los casos, durante el mes de agosto comienza a registrarse un porcentaje alto de individuos en fase de parcialmente desovados y desovados. Se observa también que sigue apareciendo un porcentaje de individuos en fase desovados durante los meses siguientes, lo que indicaría que ha ocurrido el desove recientemente o está ocurriendo, y el periodo se extiende hasta octubre e incluso noviembre en algunos casos (Figura 17). A partir del mes de agosto también se encuentra un porcentaje de individuos en fase de recuperación de las células nutricias. Los valores mayores en esta fase ocurren durante los meses de septiembre, octubre y noviembre en las hembras, mientras que los machos parecen aguantar en esta fase un periodo más amplio, llegando incluso hasta abril y mayo, justo antes de la época de maduración que tiene lugar en junio y julio (Figura 17). De esta forma, el incremento en el porcentaje de individuos en la fase de crecimiento y de premaduros aparece previamente en las hembras, durante noviembre y diciembre. Hay que destacar que las hembras de las zonas de borde aparecen en un mayor porcentaje en fase de premaduras para una misma época, si las comparamos con las del hábitat blanquizal (Figura 17). Para los machos, el mayor porcentaje de individuos en fase de crecimiento o premaduración se retrasa hasta los meses de abril y mayo, justo antes de la fase de maduración de las gónadas.

Se registraron algunos casos anómalos dentro del ciclo gamético, como es por ejemplo la aparición de individuos machos maduros durante el mes de febrero en el hábitat de borde de Abades, indicativo de un proceso de maduración rápido de una parte de la población masculina.

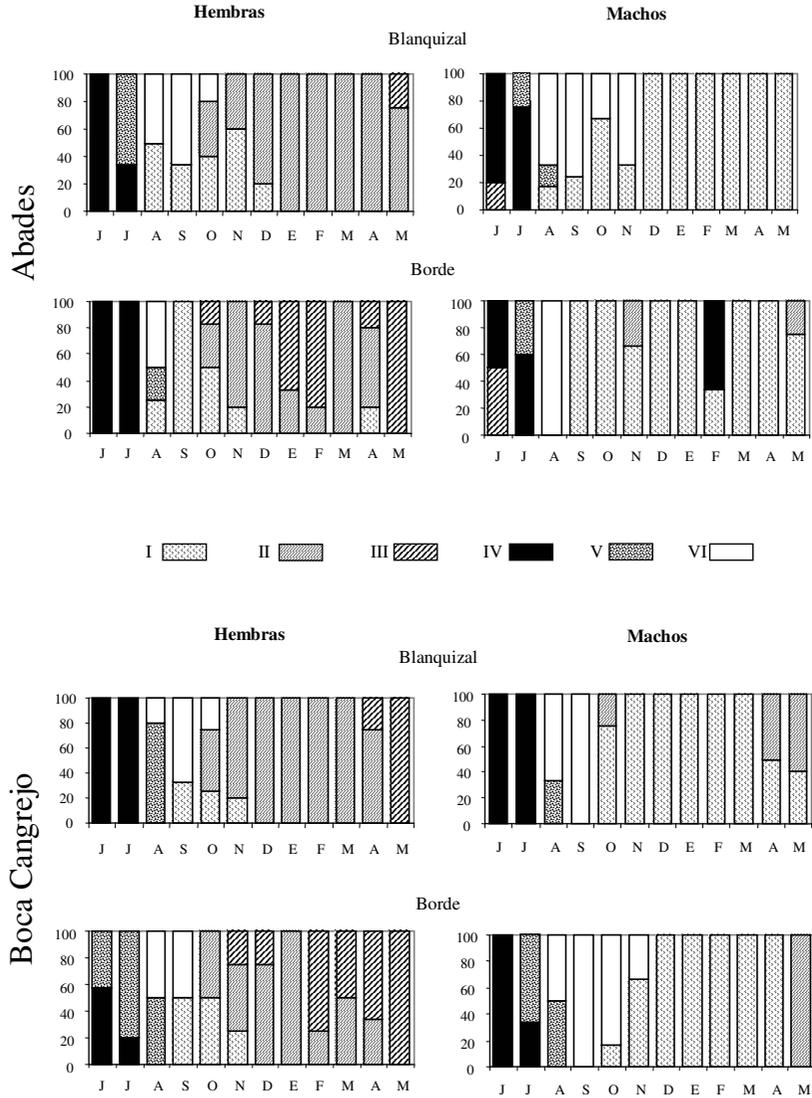


Figura 18. Frecuencia de las fases gametogénicas de hembras y machos para los hábitats blanquizar y borde en las localidades de Abades y Boca Cangrejo. I: Fase de recuperación de las células nutricias; II: Fase de crecimiento de las células sexuales; III: Fase de premaduración; IV: Fase de maduración; V: Fase de parcialmente desovados; VI: Fase de desovados).-página anterior-.

3.3.5. Influencia del hábitat en el desove

La proporción de los individuos que desovan es diferente entre ambos hábitats ($\chi^2 = 12, 572$; $p < 0,001$). Desovan más en los bordes en comparación con los blanquizales (Figura 19).

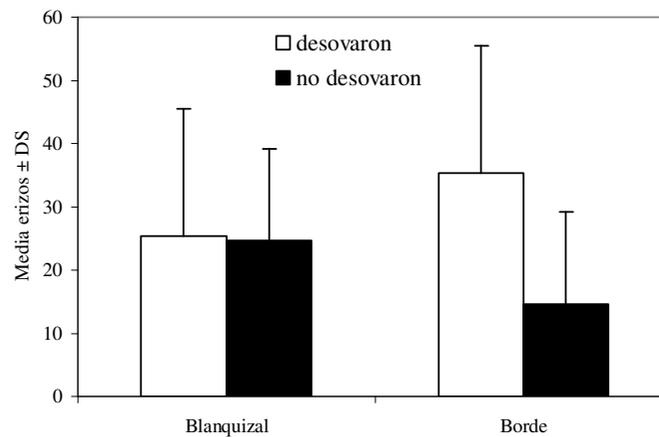


Figura 19. Número medio de erizos que desovaron o no desovaron (+ desviación estándar (DS)) en los hábitats blanquizal y borde.

3.3.6. Variación temporal y espacial de la magnitud del desove y la producción gamética

La magnitud del desove parece mantenerse constante en cada hábitat, siendo ligeramente superior en el blanquizal (Tabla 9). Sin embargo, la producción gamética de los individuos del borde es superior a la de los del blanquizal, ya que presentan

mayores volúmenes gonadales. En cuanto a la variación anual de la producción gamética, se observa claramente como va aumentando en el blanquizal desde el año 2002 hasta el 2004, mientras en el borde se mantiene constante (Tabla 9; Figura 20). Existen diferencias entre las localidades para un mismo hábitat, de manera que los bordes de Abades y Mala son menos productivos que el borde de Boca Cangrejo. De igual forma, el blanquizal de Boca Cangrejo es más productivo que el blanquizal de Abades para el mismo año de estudio (Tabla 9; Figura 20).

Tabla 9. Sumario de los periodos de desove, medias de los índices gonadales predesove y postdesove, magnitud del desove y producción gamética anual (volumen de gametos (volumen gonadal)/gr. erizo (peso seco) x año) para *Diadema* aff. *antillarum* en los hábitats blanquizal y borde de las localidades de Abades, Boca Cangrejo y Mala.

Localidad Hábitat/año	Periodo de desove	IG predesove	IG postdesove	Magnitud del desove	Producción gamética anual
Abades					
Blanquizal					
2002	jul-sep	12,04	5,94	50,66	0,061
2003	jul-oct	26,14	13,88	46,90	0,123
2004	jun-sep	26,49	11,24	57,57	0,153
Borde					
2004	jun-sep	37,35	18,32	50,95	0,190
B. Cangrejo					
Blanquizal					
2004	jun-sep	32,97	16,93	48,65	0,160
Borde					
2002	jun-oct	47,39	25,74	45,68	0,217
2003	jul-oct	48,94	27,83	43,13	0,211
2004	jun-sep	44,81	22,43	49,94	0,224

Mala					
Borde					
2003	jun-oct	36,29	20,56	43,35	0,157

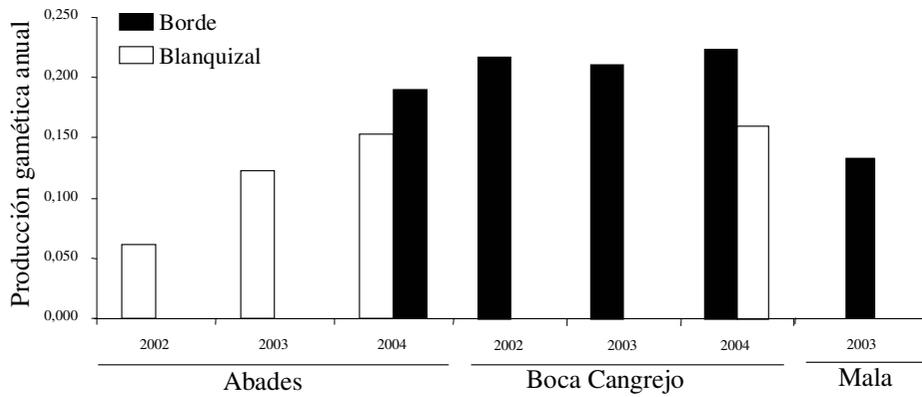


Figura 20. Producción gamética anual para los hábitats blanquizal y borde en las localidades de Abades, Boca Cangrejo y Mala durante los años de estudio.

3.3.7. Valoración del método del índice gonadal para evaluar la maduración de las gónadas

La variación mensual del índice gonadal (IG) está correlacionada positivamente con la variación de la talla de los oocitos y el grosor de la capa de espermatozoides (Tabla 10; Figura 21). Sin embargo, la correlación entre el IG y el grosor de la capa de células nutricias de machos y hembras no es significativa. Con

estos resultados, parece validarse el método del índice gonadal para dar una idea aceptable de la maduración de las gónadas.

Por otro lado, existe una correlación negativa de las tallas de oocitos y el grosor de la capa de espermatocitos con el grosor de las capas de células nutricias respectivas, aunque sólo es significativa en el caso de los machos.

Tabla 10. Correlaciones bivariadas entre las variables que definen la madurez sexual en machos y hembras; se han realizado con las medias mensuales del índice gonadal y las medidas referentes a las poblaciones de células, con la totalidad de los datos de los distintos hábitats y localidades estudiadas.

	IG	Talla oocitos	Grosor cls.nutricias	Grosor Espermatocitos	Grosor cls.nutricias
IG	1				
Oocitos	0,611**	1			
Cls.nutricias	0,138	-0,127	1		
Espermatocitos	0,435**	0,728**	-0,543**	1	
Cls.nutricias	0,142	-0,122	0,729**	-0,495**	1

3.3.8. *Sex ratio* y hermafroditismo

Un “macho hermafrodita” (Pearse & Cameron, 1991) de *Diadema* aff. *antillarum*, de un total de 375 erizos examinados, se encontró en el blanquizar de Abades. La gónada cortada consistía en un mosaico predominantemente macho con un acino enteramente de hembra (Figura 22). El estado del resto de las hojas

gonadales no fue determinado histologicamente. La frecuencia del hermafroditismo fue de 0.0035% en el blanquizal (n=188) y cero en el borde (n=187).

No se encontraron desviaciones significativas del *sex ratio* 1:1 en ninguno de los hábitats (blanquizal: $\chi^2 = 16.450$, $p < 0.124$, $n = 284$; o borde: $\chi^2 = 17.628$, $p < 0.090$, $n = 288$; Tabla 11). En algunos casos apareció un exceso de hembras, aunque no fueron estadísticamente significativos.

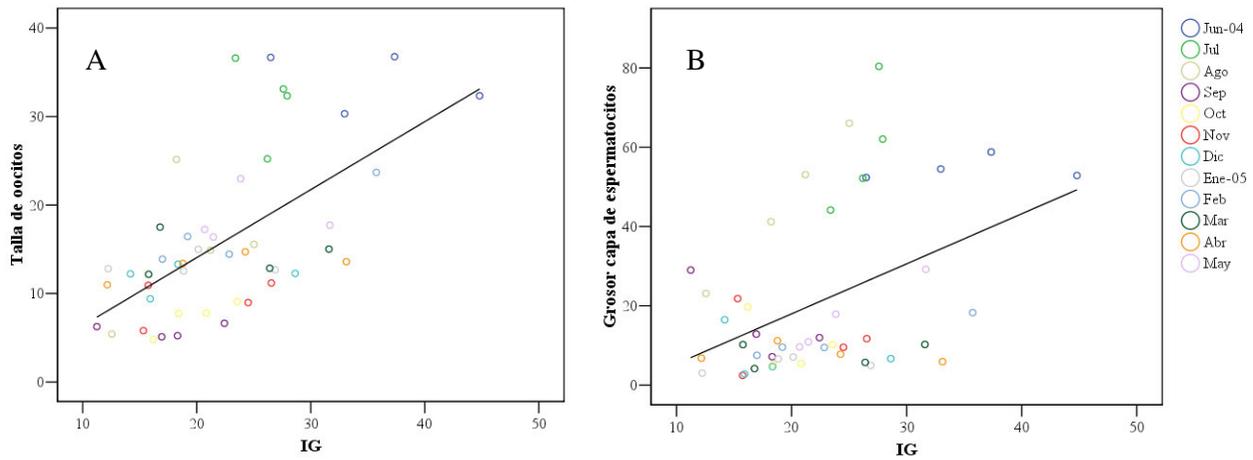


Figura 21. Diagramas de dispersión donde se enfrentan el índice gonadal y la talla de los oocitos (µm) (A) y el índice gonadal frente al grosor de la capa de espermatoцитos (µm) (B); se han utilizado los valores medios mensuales de las distintas localidades y hábitats.

Tabla 11. Sex ratio mensual de *Diadema* aff. *antillarum* en cada uno de los hábitats y resultados del test de chi-cuadrado; NS = no significativo; aplicando la corrección de Bonferroni los test son estadísticamente significativos si $p < 0,004$.

Meses	Blanquizal				Borde			
	♀	♂	χ^2	Sig.	♀	♂	χ^2	Sig.
Jun-04	9	7	0.571	NS	11	5	7.200	NS
Jul	6	10	1.600	NS	8	8	0	NS
Aug	7	9	0.444	NS	8	8	0	NS
Sep	6	9	1	NS	8	8	0	NS
Oct	9	7	0.571	NS	8	8	0	NS
Nov	10	6	2.666	NS	9	6	1.500	NS
Dic	9	6	1.500	NS	10	5	5	NS
Ene-05	10	6	2.660	NS	9	7	0.570	NS
Feb	9	6	1.500	NS	9	7	0.570	NS
Mar	5	11	3.273	NS	5	10	2.500	NS
Abr	9	7	0.571	NS	8	7	0.140	NS
May	7	8	0.125	NS	8	7	0.140	NS
Total	96	92	16.490	NS	101	86	17.628	NS

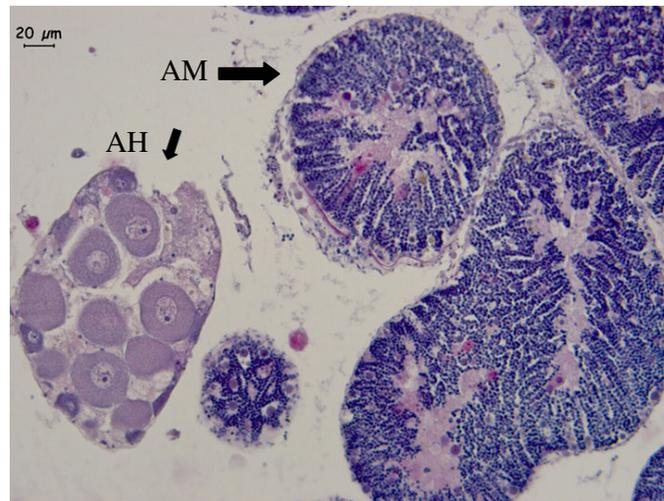


Figura 22. Macho hermafrodita, según la terminología de Pearse & Cameron (1991), encontrado en el blanquizal de Abades (acino hembra = AH; acino macho = AM). Gónada en fase de premaduración.

3.4. Discusión

3.4.1. El índice gonadal como método para la estima del ciclo reproductivo

El índice gonadal es el método más utilizado para estimar la actividad sexual en la reproducción de los erizos. Sin embargo, una de las mayores limitaciones que tiene es que únicamente nos indica el volumen o peso de las gónadas en relación al cuerpo, lo cual dice poco acerca de qué puede estar ocurriendo internamente en las gónadas. Es bien conocido que los aumentos y disminuciones del volumen de las gónadas pueden deberse exclusivamente a variaciones internas en las tallas de las células nutricias, sin un correspondiente aumento o disminución de las células sexuales (Pearse, 1969 a y b). Éste es el caso de la población de machos del borde de Abades, donde se observó un claro pico en el índice gonadal durante el mes de febrero de 2005 y el posterior estudio de la gametogénesis mostró que dicho aumento del volumen de las gónadas fue debido, principalmente, a un crecimiento de la capa de células nutricias y no se correspondía con un incremento en el número o talla de las células sexuales. Por ello, es conveniente conocer cuándo y cómo se producen los cambios en las poblaciones de células. No obstante, una vez conocida la gametogénesis, los resultados ponen de manifiesto que el cálculo de los índices gonadales es útil a la hora de estudiar un gran número de individuos y realizar comparaciones entre localidades, hábitats y años, como se demuestra con la correlación positiva encontrada entre la variación del índice gonadal y los cambios en las tallas de las células sexuales de hembras (oocitos) y machos (espermatozoides). Este resultado ratifica su utilidad a la hora de estimar la actividad reproductiva, al menos en especies con periodos de reproducción marcados como es el caso de *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias, aunque es conveniente conocer la

gametogénesis de la especie en cuestión para descartar posibles fallos en la interpretación de los índices gonadales.

3.4.2. Influencia del hábitat en la talla de primera madurez

Para los equinoideos, en general, la talla a la que se alcanza la madurez sexual varía según las especies (Lawrence, 1987). En nuestro caso, encontramos que la talla a la cual los erizos son capaces de reproducirse es diferente entre hábitats. Los erizos de blanquizal necesitan alcanzar una talla de 26-30 mm para desovar, aunque las gónadas aparecen desde los 16-20 mm; en cambio, en los de borde las gónadas aparecen en las tallas 21-25 mm y el desove se observa a los 36-40 mm, un centímetro más de diámetro que para los erizos de blanquizal. La disponibilidad de alimento en el borde permite que la madurez sexual se retrase, mientras que los erizos de blanquizal son capaces de desovar desde tallas más pequeñas en un hábitat con un estrés alimenticio superior. Esta capacidad de adaptación le ayuda a cumplir sus funciones vitales en diferentes niveles de estrés nutricional, lo que permite aumentar la supervivencia de la especie. En el caso de *Diadema antillarum*, Levitan (1988b y 1989) demostró que es capaz de modificar su talla corporal en respuesta a la disponibilidad de alimento, relacionando la reducción de la talla del caparazón con la conservación de energía para la reproducción. Los erizos de hábitats con poca disponibilidad de alimento, como es el caso de los blanquizales, invierten menos energía en el crecimiento, maximizando de esta forma su aportación a la reproducción (Levitan, 1989).

3.4.3. Influencia del hábitat en la gametogénesis

La gametogénesis de *Diadema aff. antillarum* sigue el proceso típico descrito para otras especies de equinoideos. La evolución celular durante la gametogénesis y las diferencias entre los individuos, en cuanto a la fase en la que se encuentran, sobre todo durante la época de desove, son similares a lo registrado para otras especies de erizos de aguas templadas con procesos gametogénicos anuales (Dix, 1970; Walker, 1982; Byrne, 1990; Pearse & Cameron, 1991; King *et al.*, 1994; Lozano *et al.*, 1995; McShane *et al.*, 1996; Meidel & Scheibling, 1998; Brewin *et al.*, 2000; Lamare *et al.*, 2002).

Diadema aff. antillarum exhibe un ciclo reproductivo claramente anual con un periodo de desove que se extiende durante el verano. Este ciclo reproductivo es relativamente sincrónico entre las distintas localidades y hábitats, aunque difieran en la cantidad de alimento disponible. En el caso del hábitat de borde, con mayor disponibilidad de alimento, durante todo el periodo de estudio las hembras alcanzan un nivel de desarrollo mayor de las gónadas varios meses antes que las de blanquial. Existe acoplamiento entre machos y hembras a la hora del desove, pero las hembras necesitan mucho más tiempo para desarrollar sus gónadas para dicho evento, lo que está relacionado directamente con la mayor cantidad de energía que necesitan los ovarios en su proceso de maduración (Lawrence & Lane, 1982; Lawrence, 1987). Por ello, durante los meses de crecimiento gonadal y almacén de nutrientes, los aumentos en la cobertura algal pueden favorecer el desarrollo y suponen un impulso que acelera la maduración (Walker & Lesser, 1998). Las células nutricias son

abundantes durante el comienzo del ciclo reproductivo, en los meses de otoño e invierno. Posteriormente son reemplazadas en el lumen gonadal por las células sexuales, que se incrementan en número y tamaño a medida que pasa el tiempo, alcanzando el máximo durante los meses de primavera y comienzos del verano. La estructura gonadal es cualitativamente similar entre los hábitats, sin embargo las gónadas de los erizos de borde presentan una capa de mayor grosor de células nutricias. En cuanto al diámetro de los oocitos y el grosor de la capa de espermatocitos relativas al acino, no existen diferencias entre los hábitats.

La sincronía entre las diferentes localidades y hábitats sugiere que el ciclo reproductivo anual no está controlado fundamentalmente por la disponibilidad de nutrientes, con las excepciones menores mencionadas anteriormente, y pueden ser otros factores ambientales como la temperatura y el fotoperiodo los más trascendentales en el control del ciclo reproductivo (Pearse & Cameron, 1991; Meidel & Scheibling, 1998).

3.4.4. El ritmo reproductivo: influencia de la localidad, hábitat y año de estudio

Diadema aff. *antillarum* presenta un ritmo reproductivo claramente anual en las diferentes islas, localidades, hábitats y años estudiados, coincidiendo con los ritmos registrados anteriormente por Bacallado *et al.* (1987) en Tenerife (Las Caletillas) y Garrido *et al.* (2000) para dos localidades en Gran Canaria (Puerto Rico y Sardina del Norte). Sin embargo, existen ligeras diferencias en cuanto a los meses

en el que ocurre el máximo del índice gonadal, debidas probablemente a cambios en las características ambientales entre los años y localidades estudiadas. Dicho máximo ocurre a finales de primavera y comienzos del verano, entre los meses de mayo y junio, en todos los casos. Este resultado coincide con la época detectada mediante los estudios histológicos, donde encontramos el mayor porcentaje de los individuos con las gónadas en fase de premaduración y maduras (III-IV) en el mismo periodo.

La existencia de esta clara estacionalidad del IG en las islas Canarias no se corresponde con la mayoría de los trabajos sobre periodicidad gonadal de la forma caribeña. Para *Diadema antillarum* la estacionalidad es poco marcada en áreas como Fort Randolph (Panamá) (Lessios, 1981), o no existe en María Chiquita (Panamá) (Lessios, 1981), Islas Virginias (Randall *et al.*, 1964), Barbados (Lewis, 1966) y Bermudas (Illife & Pearse, 1982). Sólo en las áreas situadas más al norte, como Florida, se encuentra una estacionalidad clara (Bauer, 1976a). En términos oceanográficos, el área de Florida es la más parecida a las islas Canarias en cuanto a las características de cambio estacional en las condiciones ambientales, aunque en épocas diferentes, lo que favorece la presencia de estacionalidad en la reproducción. De la misma forma, para una especie afín como *Diadema mexicanum* (Agassiz), en la costa pacífica de Panamá (Isla Culebra y Wraba) aparece también una clara estacionalidad en el índice gonadal. En este caso, Lessios (1981) sugirió que las diferencias entre las costas de Panamá y el Caribe eran debidas a las distintas condiciones ambientales de cada área. Las localidades de la costa del Pacífico presentaban una estacionalidad en las características oceanográficas de sus aguas que se reflejaba en la marcada estacionalidad de los índices gonadales, mientras que la estabilidad de las aguas caribeñas explicaba la ausencia de estacionalidad en la reproducción de los erizos.

En el caso de las aguas de Canarias, existe una clara estacionalidad de las variables oceanográficas. El pico de producción planctónica aparece en los meses de febrero-marzo (a finales de invierno), simultáneo con el mínimo de temperatura de las aguas (Braun, 1980), mientras que en el verano las aguas son más cálidas y están claramente estratificadas, alcanzándose el máximo de temperaturas y estratificación al inicio del otoño. Los valores de temperaturas y cambios estacionales de las aguas de las Canarias, que se encuentran en una franja latitudinal subtropical, les confiere en cierto grado unas características oceanográficas de zonas templadas, aunque con grandes diferencias en cuanto a la magnitud de la producción primaria (Braun & Molina, 1984). La estacionalidad de las aguas de zonas templadas y subtropicales se traduce en una estacionalidad en el índice gonadal de las distintas especies de erizos en las costas de todo el mundo (Dix, 1970; Walker, 1982; Byrne, 1990; Pearse & Cameron, 1991; King *et al.*, 1994; Lozano *et al.*, 1995; McShane *et al.*, 1996; Meidel & Scheibling, 1998, Brewin *et al.*, 2000; Garrido *et al.*, 2001; Lamare *et al.*, 2002; Hernández *et al.*, 2006). De este modo, aparecen diversas estrategias reproductivas con el objetivo de aprovechar las épocas ambientalmente favorables del año para la reproducción. Así, los incrementos en el índice gonadal de las especies de zonas tropicales estables generalmente son inconspicuos y se extienden durante la mayor parte del año, ya que no existe una clara estacionalidad en las variables ambientales (Pearse & Cameron, 1991). Incluso, cuando se ha estudiado la misma especie de erizos a lo largo de un rango latitudinal, el aumento en estacionalidad ocurre desde el ecuador hacia los polos, conjuntamente con la estacionalidad de las aguas (Pearse, 1968; 1969 a y b; 1970). En el caso de Canarias, las especies de erizos de origen septentrional, como *Paracentrotus lividus* (de Lamarck, 1816) o *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) presentan su máximo de reproducción en invierno (datos propios

sin publicar), acopladas al pico de productividad, mientras que *Diadema* aff. *antillarum*, de origen tropical, lo tiene en verano.

La variación entre las diferentes localidades para un mismo hábitat es pequeña. Sin embargo, cuando estudiamos diferentes hábitats estas diferencias se acentúan. Los índices gonadales de *Diadema* aff. *antillarum* son generalmente mayores en el borde que en los blanquizontales. Esta variación entre hábitat con diferente disponibilidad de alimento se ha detectado anteriormente para la misma especie (Hernández *et al.*, 2006) y para otras de zonas templadas y frías, como en las costas del Mediterráneo (Lozano *et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 2001; Tomas *et al.*, 2005), Portugal (Gago *et al.*, 2001), Irlanda (Byrne, 1990), Canadá (Lang & Mann, 1976; Keats *et al.*, 1984; Scheibling & Stephenson, 1984; Meidel & Scheibling, 1998), California (Gonor 1973; Pearse & Cameron, 1991), Australia (Byrne *et al.*, 1998), Nueva Zelanda (Dix, 1970), Gran Bretaña (Moore, 1935 a y b) y la Antártida (Pearse & Giese, 1966). La disponibilidad de cantidad y diversidad algal para el alimentarse ha sido señalada como el factor primordial causante de las diferencias en el índice gonadal entre hábitats.

Durante el año 2002, la población del blanquizonte de Abades tuvo unos índices gonadales extremadamente bajos y sin picos claramente diferenciables, en comparación con la población del borde de Boca Cangrejo (Hernández *et al.*, 2006). Esta diferencia se atribuye a la disponibilidad de alimento en cada uno de los hábitats, pues mientras los individuos de borde disponen de una gran cantidad y variedad de alimento algal, los erizos de blanquizonte se ven obligados a recurrir a todos los escasos recursos disponibles (algas e invertebrados) (Hernández *et al.*, en revisión). De esta forma, los individuos de borde mantienen unos índices gonadales muy superiores

durante todo el periodo estudiado. En el hábitat blanquizal, al no disponer los erizos de la cantidad de recursos adecuado para su crecimiento y reproducción, incluso adaptándose a esas condiciones de escaso alimento, los años de peores condiciones tróficas el índice disminuye notablemente. En los años siguientes la tendencia fue mejor y el índice en el blanquizal de Abades creció progresivamente, aunque manteniéndose siempre lejos de los valores del hábitat de borde.

La variación en los índices gonadales anuales se refleja en la producción gamética de las diferentes localidades, hábitats y años estudiados. Mientras las poblaciones de borde de Abades, Boca Cangrejo y Mala mantienen una producción gamética elevada, las de blanquizal de Abades y Boca Cangrejo presentaron valores inferiores en todos los años. En el caso particular de la población del blanquizal de Abades, su producción gamética se incrementó desde valores mínimos durante el 2002 hasta los máximos en el año 2004. Sin embargo, la población del borde de Boca Cangrejo no varió sustancialmente su producción gamética en los tres años estudiados (de 2002 a 2004). Queda claro que los erizos del hábitat de borde producen más gametos por volumen gonadal que los del blanquizal, lo que también ha sido comprobado anteriormente para otras poblaciones de erizos con diferentes disponibilidad de alimento (Lamare *et al.*, 2002). No obstante, debemos tener en cuenta que el éxito reproductivo de *Diadema antillarum* depende de la densidad (Levitan, 1989 y 1991); los hábitats con altas densidades de erizos incrementan el éxito en la fertilización y pueden compensar la reducción en la producción gamética debida a la disponibilidad de alimento. De esta forma, la producción larvaria global en ambos hábitats puede no ser diferente, aunque sin duda, futuros estudios deben comprobar esta hipótesis.

3.4.5. Influencia del hábitat en el desove

Como hemos señalado anteriormente, Levitan (1988b y 1989) demostró la plasticidad que posee *Diadema antillarum* para adaptarse a diferentes regímenes alimenticios modificando su tamaño corporal. La reducción del tamaño de los erizos en zonas con baja disponibilidad de alimento es una forma de conservar la energía para maximizar la supervivencia y la reproducción. Sin embargo, los resultados que hemos obtenido para *Diadema* aff. *antillarum* indican que existe una mayor proporción de individuos que desovan en el hábitat de borde frente a los que lo hacen en blanquizal, además de que producen una mayor cantidad de gametos. No obstante, como se comentó anteriormente, es posible que estas diferencias no se traduzcan realmente en la producción larvaria.

3.4.6. Sex ratio y hermafroditismo

En las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* que hemos estudiado el *sex ratio* no se desvió significativamente de la proporción 1:1. Este mismo resultado fue obtenido con anterioridad por King *et al.* (1994) en dos poblaciones de blanquizal de Australia (Nueva Gales del Sur) y por Meidel & Scheibling (1998) en otras dos poblaciones de blanquizal de Canadá (Nueva Escocia). Sin embargo, las desviaciones en el *sex ratio* de los erizos no son raras (Lawrence, 1987). Las diferencias en la proporción de machos y hembras pueden deberse a diferencias en las tasas de crecimiento y mortalidad entre ambos sexos (McPherson, 1965). Otra

explicación a estos casos de desviación entre la proporción de sexos ha sido propuesta por Bernard (1977), quien señala que la agregación de individuos del mismo sexo es diferente entre hábitats. En base a estos resultados, parece realista pensar que los distintos requerimientos nutricionales de ambos sexos (Lawrence, 1987) puedan causar un desequilibrio de los sexos entre hábitats con desigual disponibilidad de alimento. Cabe esperar un mayor número de hembras en hábitats con mayor disponibilidad de alimento, puesto que sus requerimientos energéticos para la reproducción son más altos que en los machos (Lawrence, 1987). En este sentido, al igual que Lessios (1979) para *Diadema antillarum*, hemos encontrado una mayor proporción de hembras en las zonas de borde estudiadas, si bien en nuestro caso las diferencias no fueron significativas. De forma parecida, tanto Gladfelter (1978) en *Cassidulus caribbearum* como McPherson (1965) en *Tripneustes ventricosus* encuentran una mayor proporción de hembras en las clases de talla mayores.

El único registro de individuos hermafroditas de *Diadema antillarum* se debe a Bak *et al.* (1984) en una población del Caribe. Analizando homogeneizados gonadales, estos autores encontraron en dos erizos la presencia de blástulas y lo atribuyeron inicialmente a un proceso asexual de partenogénesis. Sin embargo, posteriormente Pearse & Cameron (1991) sugirieron que podría tratarse de blástulas originadas por una fertilización intragonadal en una gónada hermafrodita, aunque no se habían detectado casos de hermafroditismo para dicha especie. En el presente estudio hemos encontrado un individuo hermafrodita maduro, lo que apoya la hipótesis de Pearse & Cameron (1991). A favor de esta hipótesis, Boolootian & Moore (1956) han descrito individuos hermafroditas de *Strongylocentrotus purpuratus* que producen larvas pluteus viables mediante la fertilización natural de sus gametos.

Los dos extraños individuos encontrados por Bak *et al.* (1984) en el Caribe aparecieron después del evento de mortalidad masiva ocurrido durante 1982-1984 y en una población de baja densidad de erizos, lo que llevó a los autores a sugerir que estos erizos partenogenéticos eran una consecuencia del fenómeno de mortalidad. Sin embargo, nuestro ejemplar hermafrodita pertenece a una población que presenta una alta densidad de erizos (blanquizal). Al tratarse de un único caso, no es posible atribuir la aparición de individuos hermafroditas al estrés nutricional que ocurre en estos ambientes, pero existen registros aislados de casos de hermafroditismo en zonas de blanquizal. King *et al.* (1994) lo encontraron en tres individuos del diademático *Centrostephanus rodgersii*, de 327 individuos estudiados en las costas de Nueva Gales del sur (Australia). Por otro lado, Meidel & Scheibling (1998) registraron tres individuos hermafroditas, de un total de 1968 erizos diseccionados, uno en zonas de kelp, otro en borde y el último en un blanquizal.

Booolotian (1960) encontró hermafroditas de *Stroglyocentrotus droebachiensis* en zonas donde las fluctuaciones de las temperaturas eran extremas y nunca en aguas donde estas presentaban un rango de variación moderado. Moore *et al.* (1963 a, b) también registraron la ocurrencia de casos de hermafroditismo en poblaciones de *Lytechinus variegatus* y *Tripneustes ventricosus*, achacándolos a unos inviernos anormalmente fríos ocurridos en 1957 y 1958. Estos autores no incluyeron en sus trabajos una descripción de los hábitats, aunque sugirieron que el estrés ambiental de esas bajas temperaturas o variaciones extremas podrían facilitar la ocurrencia de los casos de hermafroditismo.

A la vista de nuestros resultados y de los casos citados, así como de otros recogidos en Lawrence (1987), concluimos que las condiciones del hábitat y las

fluctuaciones en los parámetros ambientales parecen irrelevantes en la presencia de individuos hermafroditas; su aparición depende en gran medida del número de individuos examinados, por lo que puede ser debido a mutaciones genéticas. Sin duda, es necesaria más información y registros más precisos para poder establecer algún efecto causal de la ocurrencia de hermafroditismo.

Capítulo 4. Asentamiento y reclutamiento



Capítulo 4

Asentamiento y reclutamiento

4.1. Introducción

4.1.1. Definición de asentamiento y reclutamiento

El asentamiento y el reclutamiento de los invertebrados marinos son procesos determinantes en la estructura de sus poblaciones y en la dinámica de las mismas, por lo que tienen una importancia vital para entender las variaciones espaciales y temporales. Es importante diferenciar claramente ambos términos, ya que existe una gran discusión científica con respecto a las definiciones de ambos procesos biológicos, particularmente referida al asentamiento (Keough & Downes, 1982; Coon *et al.*, 1985, 1990 a y b; Davis, 1987 y 1988; Keough, 1989; Bonar *et al.*, 1990; Harrold *et al.*, 1991; Rodríguez *et al.*, 1993; Booth & Brosnan, 1995; Caley *et al.*, 1996; Balch & Scheibling, 2001; Fraschetti *et al.*, 2003).

En los invertebrados bentónicos con larvas pelágicas, como es el caso de los equinoideos, el término asentamiento se usa básicamente para referirse al paso de la vida pelágica a la vida bentónica, incluyendo el conjunto de eventos y cambios morfogénéticos que permiten a la larva recién asentada adquirir las características apropiadas para su nueva vida bentónica. El asentamiento incluiría la búsqueda del

sustrato adecuado, tanto para la fijación como para la residencia permanente en él (Rodríguez *et al.*, 1993). A la hora de estudiar el asentamiento se suelen utilizar los sustratos artificiales (ver revisión en Balch & Scheibling, 2001), por ello muchos autores (e.g. Kessing *et al.*, 1993; Gosselin & Jangoux, 1998; Lamare & Baker, 2001; Tomas *et al.*, 2004) han definido el asentamiento de equinoideos, de forma práctica, como la llegada de nuevos individuos a los colectores artificiales, donde aparecerían post-larvas y juveniles recientes. En estos trabajos la temporalidad de muestreo varió desde unas semanas a varios meses (ver revisión en Balch & Scheibling, 2001).

El reclutamiento implica un lapso de tiempo posterior al asentamiento. En una de las primeras definiciones de reclutamiento, Keough & Downes (1982) consideran reclutas a los individuos recientemente asentados que han sobrevivido hasta alcanzar una talla específica después de asentarse. Posteriormente, Ebert (1983) definió el reclutamiento de equinoideos como el conjunto de individuos que son lo suficientemente grandes para ser recolectados o muestreados en proporción a su verdadera abundancia. Caley *et al.* (1996) plantean que el reclutamiento debería ser definido operacionalmente como la detección de la llegada inicial de juveniles al hábitat adulto. Quizás estas dos últimas definiciones sean las más razonables para explicar el reclutamiento, pues son útiles a la hora de realizar muestreos en el mar. Sin embargo, existen otras definiciones interesantes que conviene citar, ya que aportan información y especifican los límites de lo que debemos considerar como recluta. Por un lado, Balch & Scheibling (2001) manifiestan que el paso a recluta ocurre cuando un primer fenómeno de mortalidad (natural o por depredación) o migración ha ocurrido. Por otro lado, Booth & Brosnan (1995) y Fraschetti *et al.* (2003) definen el reclutamiento como la entrada a la población adulta de individuos que han sobrevivido a una talla específica después de asentarse, la cual varía según la especie, sin llegar a ser todavía adultos.

Por lo expuesto anteriormente y con el interés de buscar un método factible de identificar los reclutas en el trabajo en el mar, Balch & Scheibling (2000) definen un reclutamiento operacional basado en las tasas de crecimiento calculadas en laboratorio, el cual estaría incluyendo a los juveniles de hasta un año de edad, que serían individuos inferiores o iguales a 8 mm para la especie de equinoideo estudiada por ellos. De la misma forma, Lamare & Barker (2001) definen el reclutamiento de los equinoideos como la aparición de individuos menores de 20mm de diámetro del caparazón, que pueden tener incluso dos años de edad. También Tomas *et al.* (2004) consideran como reclutas, en su caso, a los individuos mayores o iguales a 5 mm de diámetro de caparazón y menores de 16 mm; dichas tallas se corresponderían igualmente con juveniles inferiores a un año de edad.

En el caso de *Diadema antillarum*, los índices de crecimiento estudiados en mar y en laboratorio, para diferentes clases de tallas y regímenes alimenticios, varían entre un mínimo de 0.045 mm/ día y un máximo de 0.22 mm/día (Randall *et al.*, 1964; Lewis, 1966; Bauer, 1976 a y b; Hawkins & Lewis, 1982; Bak, 1985; Idrisi *et al.*, 2003). De esta forma, un individuo con una talla de 20 mm tendría menos de un año de edad con cualquiera de los índices de crecimiento conocidos. En el caso de *Diadema aff. antillarum*, después de calcular la curva de crecimiento de las post-larvas y juveniles recientes, hemos elegido un diámetro de caparazón inferior a 20 mm para considerar a los juveniles muestreados como reclutas. La talla más pequeña detectada en los muestreos en el mar es de 4 mm (ver resultados de este capítulo), por lo tanto, si contamos individuos entre 4 y 20 mm, estaríamos hablando de juveniles que se han asentado hace menos de un año. Con anterioridad, Lessios (1988b) había considerado como reclutas a individuos inferiores a 15 mm en el caso de *Diadema antillarum*.

En nuestro planteamiento hemos querido evitar que las definiciones estrictas de asentamiento y reclutamiento nos llevaran a un “dilema operacional”. Parece claro que si el reclutamiento es definido como el proceso posterior a que ocurra la primera mortalidad, o fenómeno de migración, habría una parte de los reclutas que no podríamos realmente contar, por lo tanto sería mejor definir un reclutamiento factible para trabajos en el mar y que permitiera comparar resultados. De la misma forma, una interpretación estricta del asentamiento larvario nos llevaría a realizar muestreos diarios con superficies artificiales, lo que supondría un aumento considerable del esfuerzo y el tiempo empleados en su estudio. Una definición operacional del asentamiento sería también un muestreo mediante superficies artificiales, pero con periodos de recolección más largos (semanas o un mes).

4.1.2. Asentamiento y reclutamiento en los equinoideos

El asentamiento y el reclutamiento son quizás los factores más importantes en la estructuración de las comunidades bentónicas, junto con la depredación. Ésto ha sido postulado y contrastado en una gran variedad de hábitats y a los estudios que engloban ambos procesos se les conoce como “supply side-ecology” (Lewin, 1986; Underwood & Fairweather, 1989; Caley *et al.*, 1996). Aunque el papel de estos procesos en el control de la organización de las comunidades es conocido desde hace tiempo, su estudio e interés entre los ecólogos marinos ha resurgido con fuerza en nuestros días (Butman, 1987; Underwood & Fairweather, 1989; Ólafsson *et al.*, 1994).

Los procesos de asentamiento y reclutamiento juegan un papel fundamental en la dinámica de poblaciones de los erizos (Ebert, 1983; Watanabe & Harrold, 1991;

Balch & Scheibling, 2001). Sin embargo, en las islas Canarias no se han llevado a cabo hasta ahora estudios que permitan conocer la influencia que tienen en la expansión descontrolada de las poblaciones de estos equinodermos. Por ello, nos hemos planteado el objetivo de realizar un seguimiento de la variabilidad espacial y temporal del asentamiento y el reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum*, a fin de comprobar la importancia que tienen en la dinámica de sus poblaciones.

Es bien conocido que, para los invertebrados marinos con larvas planctónicas, en el asentamiento y posterior reclutamiento influyen factores como la producción larvaria (desove), la disponibilidad de alimento, la mortalidad larvaria (mortalidad natural, depredación), las condiciones oceanográficas (temperatura, corrientes, etc), los inductores químicos segregados por congéneres, algas o film bacteriano y la depredación postasentamiento. Esta gran variedad de factores y procesos actúan a su vez a diferentes escalas espaciales y temporales (Ebert, 1983; Rodríguez *et al.* 1993; Harrold *et al.*, 1991; Balch & Scheibling, 2001), lo que dificulta su estudio y la posterior interpretación de los patrones observados. De este modo, la variación espacial y temporal del asentamiento y reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum* estaría definida por un conjunto de variables bióticas y abióticas, si bien, al tratarse de un género de origen tropical y de una especie que se encuentra cerca de su borde septentrional de distribución, cabe pensar que, al igual que en el caso de la maduración gonadal, la supervivencia larvaria pueda estar condicionada por la temperatura. Dicho parámetro afecta a gran escala a los procesos oceanográficos y biológicos generales, jugando un papel fundamental en el asentamiento y reclutamiento en muchas especies (ver revisión en Balch & Scheibling, 2001). Es sabido que la temperatura y la disponibilidad de alimento para las larvas tienen un papel clave, puesto que son variables que facilitan el desarrollo larvario reduciendo el periodo planctónico y con ello la mortalidad por depredación (Thorson, 1950).

En un trabajo que publicamos recientemente sobre el asentamiento larvario de *Diadema aff. antillarum* y su relación con la época de desove (Hernández *et al.*, 2006), se detectó un periodo máximo de asentamiento a finales de verano y principios de octubre, justo después de la caída del índice gonadal y cuando se alcanzan las máximas temperaturas, además de otro pequeño pico de asentamiento durante la época de máxima producción fitoplanctónica de Canarias (febrero-marzo), posiblemente relacionado con un proceso tardío de supervivencia larvaria. Pero este trabajo se correspondía con un solo año de muestreos y en este tipo de estudios, como hemos visto anteriormente, las series largas son fundamentales para poder registrar la variación existente (Underwood & Fairweather, 1989) y poder relacionarla con factores bióticos y abióticos. Por ello, planteamos un estudio con continuidad que abarcara más de un periodo anual y con registro de diversas variables ambientales.

En concreto, los aspectos estudiados relativos al asentamiento y reclutamiento son los siguientes:

1. Evolución durante varios años del ciclo de asentamiento larvario y reclutamiento de *Diadema aff. antillarum* en diferentes localidades con el fin de determinar su periodicidad y las variaciones cuantitativas.
2. Determinación de la influencia de la profundidad en el asentamiento y el reclutamiento.
3. Valoración de la influencia de la densidad poblacional de adultos y la complejidad y heterogeneidad del hábitat en el reclutamiento.

4. Análisis de las relaciones entre el asentamiento y reclutamiento.
5. Estudio de la variación de las densidades de adultos a lo largo varios años en las diferentes localidades donde se ha controlado el proceso de asentamiento y reclutamiento.

4.2. Diseño de los estudios y análisis de los datos

4.2.1. Variaciones temporales, espaciales y entre niveles de profundidad del asentamiento

Los seguimientos mensuales del asentamiento se realizaron mediante colectores artificiales (ver capítulo 2) en tres localidades de la isla de Tenerife (Masca, Abades y Boca Cangrejo) (ver Figura 5), con una duración diferente en cada uno de los casos. En Abades se realizó el trabajo más extenso, entre abril de 2002 y abril de 2005. En Masca se muestreó un ciclo anual completo, de mayo de 2002 hasta abril de 2003. Por último, el seguimiento en Boca Cangrejo fue desde diciembre de 2003 hasta abril de 2005.

Para la comparación temporal y espacial del asentamiento se aplicó un ANOVA con dos factores de variación: el mes como factor fijo y la localidad como aleatorio. Este diseño se utilizó para comparar el asentamiento de un año entre las localidades de Abades y Masca (desde abril de 2002 hasta abril de 2003) (Hernández *et al.*, 2006) y dos años entre las localidades de Abades y Boca Cangrejo (desde abril

de 2003 hasta abril de 2005). Por otro lado, mediante un ANOVA de tres vías, se comparó el asentamiento de tres años consecutivos en la localidad de Abades con los siguientes factores de variación: año como fijo con tres niveles, estación con cuatro niveles (invierno, primavera, verano y otoño) anidado en año y mes anidado en estación y año. Posteriormente, se aplicó un análisis de Kruskal-Wallis para comparar los periodos en los que se detectó asentamiento, entre los tres años consecutivos muestreados, en la localidad de Abades.

La comparación entre niveles de profundidad se realizó mediante un experimento específico, que consistió en la colocación de 5 muestreadores (ver capítulo 2) a 5 m de profundidad y otros 5 a 10 m de profundidad en tres localidades diferentes (Palm-Mar, La Caleta y La Tixera). Los muestreos se llevaron a cabo durante el periodo de asentamiento que se había detectado para años anteriores utilizando el mismo método. Las diferencias entre los dos niveles de profundidad se testearon mediante un ANOVA con dos factores de variación: profundidad como factor fijo con dos niveles (5 m y 10 m) y localidad como factor aleatorio.

4.2.2. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del reclutamiento

El seguimiento mensual del reclutamiento se realizó en tres localidades de la isla de Tenerife (Abades, Masca y Boca Cangrejo) (ver Figura 5). En dos de ellas (Abades y Boca Cangrejo) el estudio se realizó también en dos niveles de profundidad (nivel 1 = 4-6 m y nivel 2 = 10-12 m), durante la época de máximo reclutamiento conocida previamente. En la localidad de Abades se muestreo desde junio de 2002 hasta junio de 2005. En Masca, el estudio se llevó a cabo desde junio

de 2002 hasta marzo de 2003. Por último, en Boca Cangrejo los muestreos comenzaron en julio de 2003 y finalizaron en julio de 2005.

Por un lado, se comparó la variación espacial y temporal del reclutamiento en las localidades de Abades y Masca desde julio de 2002 hasta marzo de 2003. Este análisis se realizó mediante un ANOVA con dos fuentes de variación: mes como factor fijo y localidad como aleatorio. Por otro lado, se aplicó un ANOVA de tres vías para comparar el reclutamiento entre Abades y Boca Cangrejo, desde julio de 2003 hasta abril de 2005. Las fuentes de variación para este análisis fueron: año como factor fijo, mes anidado en año y localidad como factor aleatorio.

4.2.3. Estudio de la estructura de tallas y selección del modelo de crecimiento de los juveniles

El estudio de las tallas de los reclutas se llevó a cabo en las localidades de Abades y Boca Cangrejo durante los dos años de muestreos comparativos (desde julio de 2003 hasta julio de 2005). Se utilizó la primera cohorte que se desarrolla, desde diciembre de 2003 hasta octubre de 2004 en la localidad de Abades, para calcular la curva de crecimiento mediante el modelo de von Bertalanffy, cuyos términos son:

$$D_t = D_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

D = diámetro del caparazón.

D_t = diámetro total del caparazón.

D_{∞} = talla asintótica.

K = constante de crecimiento o pendiente de la curva.

t = tiempo.

t_0 = edad teórica a la que el individuo tendría un $D = 0,718$ mm.

Para el estudio del crecimiento desde las tallas medias de asentamiento ($718 \pm 54 \mu\text{m}$) hasta los 20 mm, se escogió el modelo de von Bertalanffy para mediciones lineales por ser el que mejor se ajustó a los datos. Además, se buscó aplicar un modelo de crecimiento que hubiera sido utilizado con anterioridad para especies similares, a fin de poder realizar comparaciones (Turon *et al.*, 1995), y von Bertalanffy había sido aplicado para estudiar el crecimiento desde post-larvas de *Diadema antillarum* (Ebert, 1975) y otros diademátidos (Ebert, 1981). El modelo de von Bertalanffy es el más usado en los equinodermos, como se pone de manifiesto en la discusión sobre los distintos modelos de crecimiento utilizados para erizos en Grosjean (2001). Sin embargo, si se utilizan tallas mayores junto con tallas juveniles, posiblemente debería aplicarse un modelo de crecimiento que incluya puntos de inflexión, ya que la relación entre el incremento de la talla y el tiempo no es lineal (Ebert, 2001; Grosjean, 2001). En este caso, el crecimiento de los individuos se ajustaría mejor a una forma sigmoideal (Gage & Tyler, 1985; Grosjean, 2001) y serían más apropiados otros modelos de crecimiento, como los de Richards, Gompertz y las curvas logísticas (Gage & Tyler, 1986; Gage, 1987; Turon *et al.*, 1995; Ebert, 1999; Grosjean, 2001).

4.2.4. Influencia de la estructura del hábitat en el reclutamiento

Durante la época de máximo reclutamiento de 2004 se llevaron a cabo 160 muestreos en cuatro localidades de la costa sureste de Tenerife (Boca Cangrejo,

Punta del Poris, Abades y La Jaquita) (ver figura 5). Los muestreos se realizaron en el mismo rango de profundidades (5-10 m), pero se dividieron en dos grupos en cada localidad, 20 localizados en blanquizar y 20 en zonas de algal o con recubrimientos superiores a 40 % de macroalgas. En cada una de las cuadrículas de muestreo de los reclutas se estudiaron además las variables descriptoras del hábitat rocoso (ver capítulo 2).

Con los valores de los parámetros ambientales medidos se realizó un análisis de ordenación PCA (Principal Component Analysis), al objeto de plasmar en un plano la matriz de datos multivariantes que forman las variables descriptoras de la complejidad y heterogeneidad del hábitat rocoso. En ella, se distribuyeron posteriormente los muestreos de reclutamiento en las diferentes localidades y hábitats estudiados, proporcionándonos una imagen de cómo el gradiente de características del hábitat influyen en las densidades de reclutas. Finalmente, se correlacionó la densidad de reclutas con cada uno de los ejes del PCA.

A continuación se planteó un modelo de regresión múltiple con el número de reclutas como variable dependiente y los descriptores del hábitat como variables regresoras. Con ello se intentó ver en qué medida los descriptores de complejidad y heterogeneidad del hábitat afectan al reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum*. El modelo de regresión lineal múltiple planteado fue el siguiente:

$$[\text{Reclutas} = \beta_0 + \beta_1 n^\circ \text{ adultos} + \beta_2 \text{ inclinación} + \beta_3 \text{ rugosidad} + \beta_4 \% \text{ microalgas} + \beta_5 \% \text{ filamentosas} + \beta_6 \% \text{ corticadas foliosas} + \beta_7 \% \text{ macrófitos corticados} + \beta_8 \% \text{ macrófitos correosos} + \beta_9 \% \text{ articuladas} + \beta_{10} \% \text{ costrosas} + \varepsilon.]$$

Se utilizó el proceso conocido como “forward stepwise” o paso a paso hacia delante para ir incluyendo las variables en el modelo de regresión, seguido del proceso “stepwise backward elimination” o eliminación hacia atrás de las variables para prevenir la posible pérdida de significación estadística de alguna en el modelo, como consecuencia de la incorporación posterior de nuevas variables.

Para valorar las hipótesis asociadas al modelo y validarlo se utilizaron los siguientes test:

- 1ª. Ausencia de multicolinealidad entre variables: se analizó la “tolerancia” de cada variable, cuya definición es $1 - R^2$, siendo R el coeficiente de correlación múltiple entre una de las variables regresoras y el resto. Para que no haya multicolinealidad el valor de tolerancia ha de ser cercano a 1.

- 2ª. Linealidad y homocedasticidad: se utilizó un gráfico de valores predichos frente a residuales para ver si el mejor ajuste a la nube de puntos es una recta o si, por el contrario, es cualquier otra función no lineal. Para que ambas hipótesis se verifiquen, la nube de puntos ha de estar en una banda horizontal, lo más estrecha posible; cuanto más estrecha mayor será la bondad del ajuste.

- 3ª. Independencia de los errores: se utilizó el estadístico de Durbin-Watson y la correlación seriada de los residuos para validar esta hipótesis. El valor de la correlación serial debe ser próximo a cero para que exista independencia de los errores; si, por el contrario, es cercano a 1 o -1 existirá una correlación entre los errores.

- 4ª. Normalidad de los errores: el histograma de residuales y el gráfico de probabilidad normal sirvieron para validar la hipótesis, extrayendo las conclusiones de ambas gráficas de forma conjunta. El histograma ha de ajustarse a una curva Gaussiana o normal y la nube de puntos ha de parecerse lo más posible a una recta en el gráfico de probabilidad normal.

Por otro lado, se valoró la influencia de las observaciones en el modelo. Existen tres tipos de observaciones conflictivas:

1. Outliers: tienen valor muy alto de residual (positivo o negativo).
2. Altos potenciales: se alejan considerablemente del resto en una o varias variables regresoras. Utilizando la distancia de Mahalanobi, los valores altos de la misma nos indicarían la presencia de observaciones que son altos potenciales.
3. Observaciones influyentes: las detectamos estudiando la distancia de Cook. Al omitirlas del modelo de regresión éste cambiará considerablemente.

En una primera aproximación al cálculo del modelo de regresión, se eliminaron algunas observaciones que eran outliers y altos potenciales no influyentes, obteniéndose un modelo de regresión con una mayor significación y más ajustado.

4.2.5. Relación entre el asentamiento y el reclutamiento

Se usó un análisis de regresión simple para examinar la relación existente entre la media del pico de asentamiento y su correspondiente pico de reclutamiento, para las combinaciones existentes en cada localidad (Masca, Abades, Boca Cangrejo) y años de estudio (2002-2005). La correspondencia entre los picos de asentamiento y reclutamiento se realizó una vez conocíamos la curva de crecimiento y el tiempo en meses que tardaba el erizo recién asentado en alcanzar los cuatro milímetros del recluta. Cuando los picos estaban compuestos por varios meses, se calculó la media de dichos periodos para correlacionar los valores de asentamiento con los de reclutamiento.

Con este análisis intentamos conocer si podemos predecir el reclutamiento mediante el asentamiento. Además, gracias a esta regresión podemos observar la tendencia de las diferentes localidades durante los años estudiados.

4.2.6. Variación temporal y espacial de la densidad de adultos

Para el seguimiento de las densidades de adultos se muestrearon tres zonas de blanquizaral en Tenerife. Abades fue la localidad con un mayor registro, un total de tres años de muestreos mensuales desde febrero de 2002 hasta febrero de 2005, además de dos muestreos aislados en los años 2005 y 2006. En Masca se realizó un seguimiento mensual desde febrero 2002 hasta marzo de 2003. Por último, en Boca Cangrejo se muestreo de forma continua desde enero de 2004 hasta febrero de 2005, aunque se dispone de muestreos aislados durante noviembre de 2002, julio de 2005 y marzo de 2006.

Por un lado, se comparó la variación espacial y temporal de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* entre las localidades de Abades y Masca, desde febrero de 2002 hasta marzo de 2003, mediante un ANOVA con dos fuentes de variación: mes como factor fijo y localidad como aleatorio. Por otro lado y de la misma manera, se compararon también las densidades de Abades frente a las de Boca Cangrejo desde enero de 2004 hasta febrero de 2005.

4.3. Resultados

4.3.1. Morfología de las post-larvas y juveniles capturados en los colectores

Las postlarvas encontradas (Figura 23-1) tienen un tamaño medio de 718 ± 54 μm , superior al encontrado por Eckert (1998) para postlarvas en cultivo de la forma del Atlántico occidental, que fue de 515 ± 17 μm . Poseen cinco podios primarios o pies cuya función principal es sensitiva y de adhesión al sustrato, como se ha comprobado en *Paracentrotus lividus* (Gosselin & Jangoux, 1998). No presentan pedicelarios ni púas rígidas, aunque aparecen unos filamentos rudimentarios que posiblemente darán origen a las mismas. La coloración es amarilla clara, con manchas rojas y rosado pálido en la superficie del caparazón.

Juvenil fase 1 (Figura 23-2): tienen una talla media del caparazón de 680 ± 42 μm . Con respecto a la postlarva, se ha reducido el tamaño corporal debido al uso de las reservas acumuladas durante la fase planctónica en la creación de nuevas

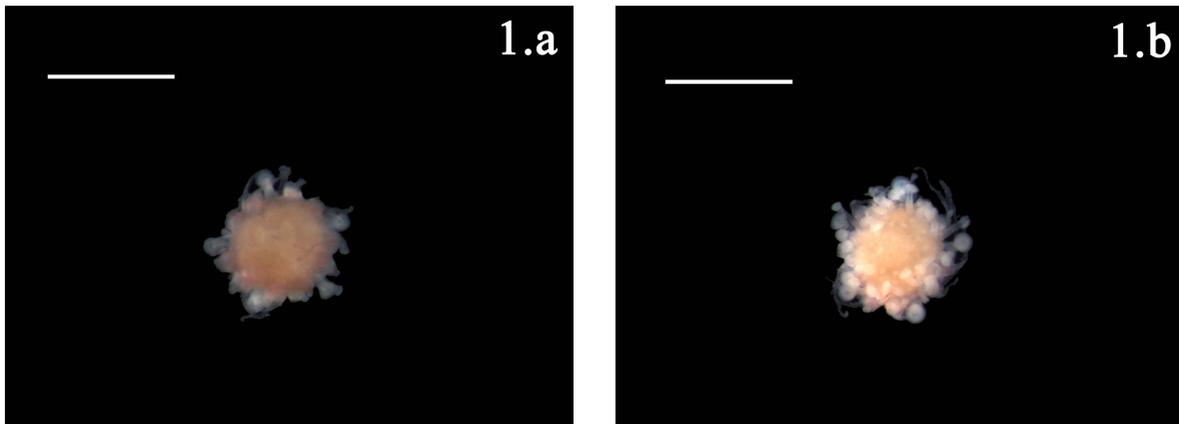
estructuras. Sigue presentando los cinco podios primarios de la postlarva. Aparecen por primera vez las púas, con un tamaño medio de $383 \pm 53 \mu\text{m}$, aproximadamente la mitad de la talla del caparazón; son móviles, aserradas y se distribuyen en la periferia de éste. Además, encontramos pedicelarios, con un pedúnculo corto, en la parte superior del caparazón. No tienen abertura anal ni oral (Figuras 23-2 y 24-1). La coloración continúa siendo amarilla clara, con manchas rojas en la parte superior del caparazón, más intensas hacia la periferia, y las púas hialinas.

Juvenil fase 2 (Figura 23-3): talla media de $780 \pm 57 \mu\text{m}$, con púas móviles aserradas ($568 \pm 92 \mu\text{m}$ de longitud) y localizadas en la periferia del caparazón. El número de pies ambulacrales ha aumentado y se sitúan en la periferia de la cara oral. Los pedicelarios presentan un pedúnculo largo y rodean el ano. Las aberturas anal y oral son evidentes, con un claro desarrollo de la linterna de Aristóteles (Figuras 23-3 y 24-2). Aparece una coloración roja en toda la superficie anal del caparazón, excepto en la membrana que es de color amarillo intenso. El color rojo de la cara anal se extiende por la base de las púas, que siguen siendo hialinas en su extremo más distal. La cara oral del caparazón presenta un color amarillo pálido. En algunos casos, aparecen cinco manchas violetas llamativas, de posible función fotorreceptora, situadas sobre las placas ocelares.

Juvenil fase 3 (Figura 23-4): talla media del caparazón de $1580 \pm 99 \mu\text{m}$, con púas aserradas que sobrepasan el tamaño de éste ($1836 \pm 404 \mu\text{m}$ de longitud) y localizadas en su periferia. Los pies ambulacrales, situadas en la zona oral, poseen unas bases grandes que les ayudan a agarrarse fuertemente al sustrato. Los pedicelarios tienen un pedúnculo largo y se encuentran únicamente en la periferia del caparazón. La abertura anal ya es mayor y los dientes asoman por la abertura oral (Figuras 23-4 y 24-3). El caparazón presenta un tono rojo oscuro, con matices

violáceos más acordes con la coloración de los adultos. Las púas muestran un bandeo donde se intercala zonas de color rojo oscuro con otras hialinas. Los pedicelarios son tridentados y sus valvas tienen los bordes marcadamente aserrados y una superficie cubierta de pequeños dientes; además, presentan una hendidura característica en la base de cada valva (Figura 24-4).

Como hemos podido comprobar, las estructuras defensivas de los adultos ya están presentes en las primeras fases juveniles, lo que nos lleva a pensar que no son presa fácil para los depredadores durante esta etapa de su vida; esta circunstancia favorece la supervivencia y un reclutamiento exitoso. Además, desde la fase 2 presentan abertura anal y oral, lo que indica el comienzo del periodo exotrófico (Gosselin & Jangoux, 1998).



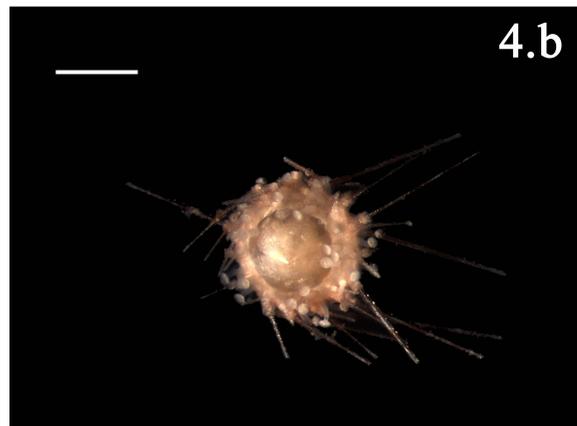
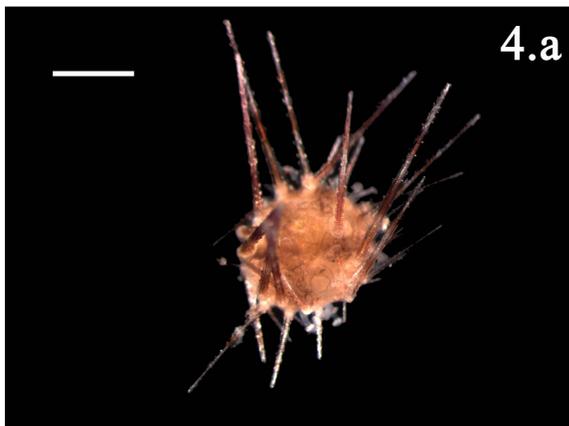
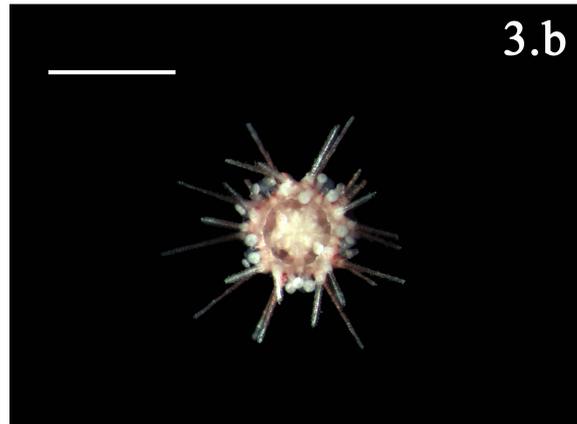
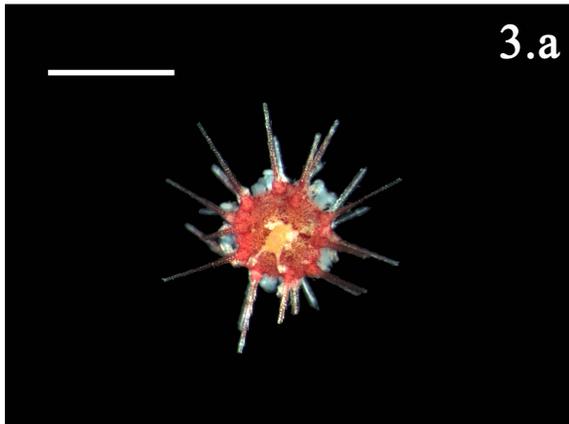
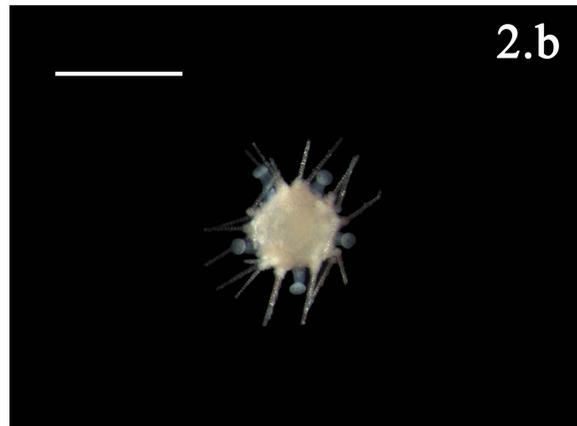
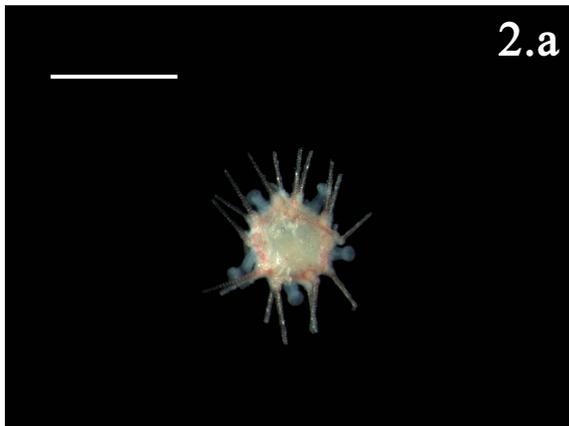
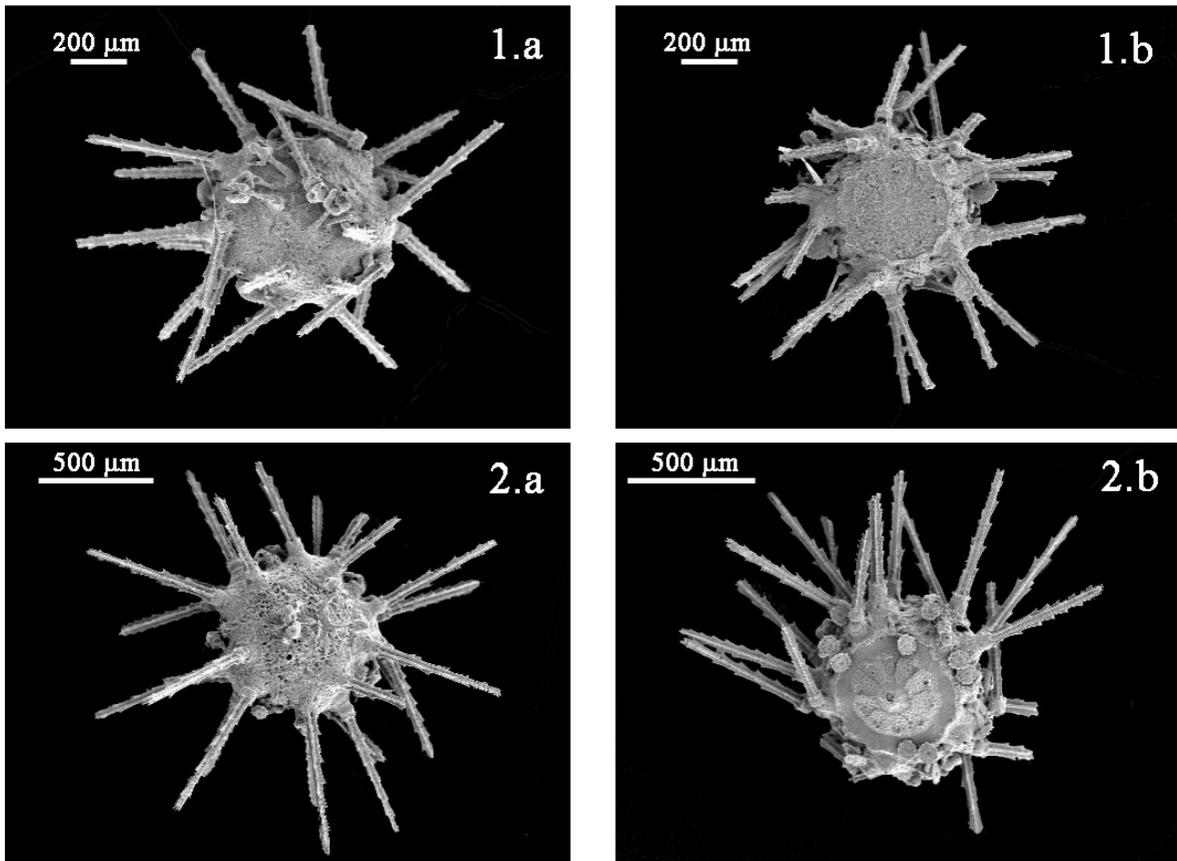


Figura 23. Imágenes a la lupa de la post-larva (1) y de las tres fases juveniles (2,3 y 4) de *Diadema* aff. *antillarum* capturadas en los colectores; (a) vista aboral y (b) vista oral. Escala 1000 μm . –página anterior–.



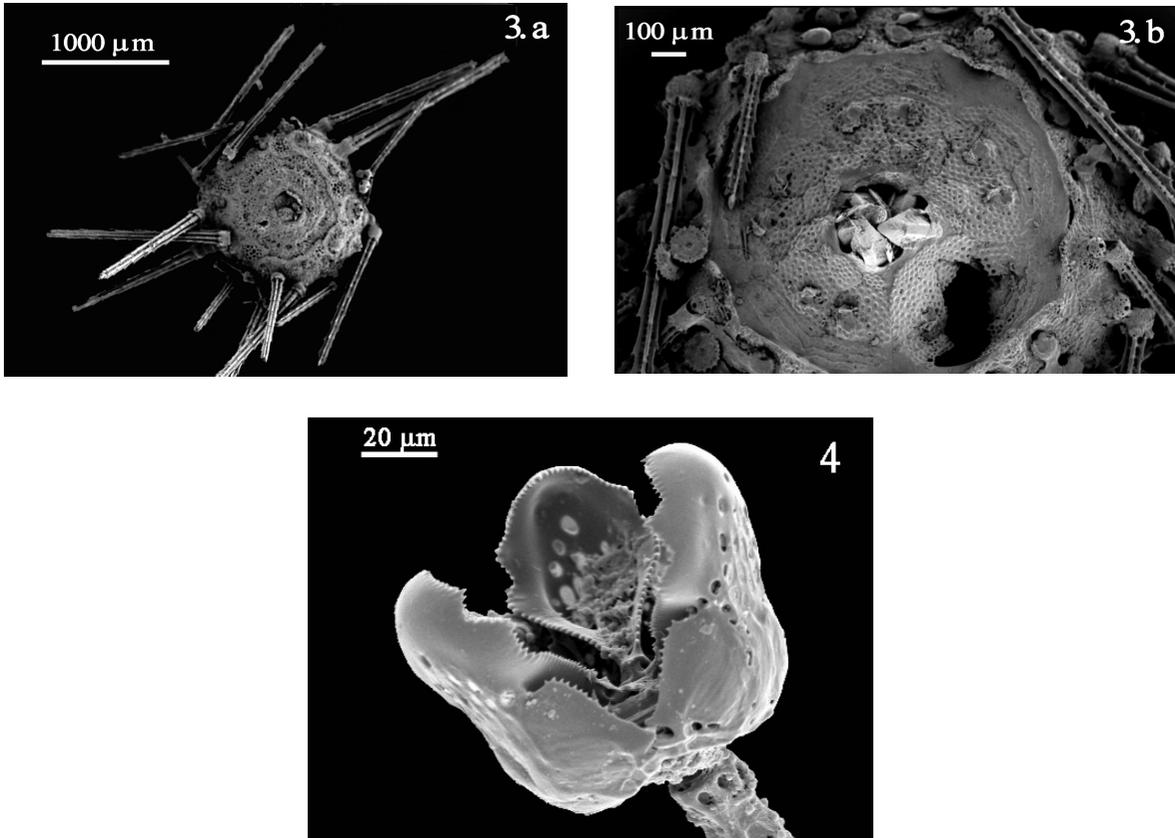


Figure 24. Imágenes de microscopio electrónico de las tres fases juveniles (1, 2 y 3) de *Diadema* aff. *antillarum* capturadas en los colectores y detalle de un pedicelario (4); (a) vista aboral y (b) vista oral.

4.3.2. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del asentamiento

Aunque el periodo de máximo asentamiento tiene lugar en la misma época (entre agosto, septiembre y octubre) en todas las localidades (Figura 25), existen

variaciones temporales y espaciales, que quedan reflejadas en la Tabla 12 para las localidades de Abades y Masca. De la misma forma, para Abades y Boca Cangrejo la interacción mes x localidad fue significativa (Tabla 13 y Figura 25), lo que indica que la variación mensual entre ambas localidades fue diferente.

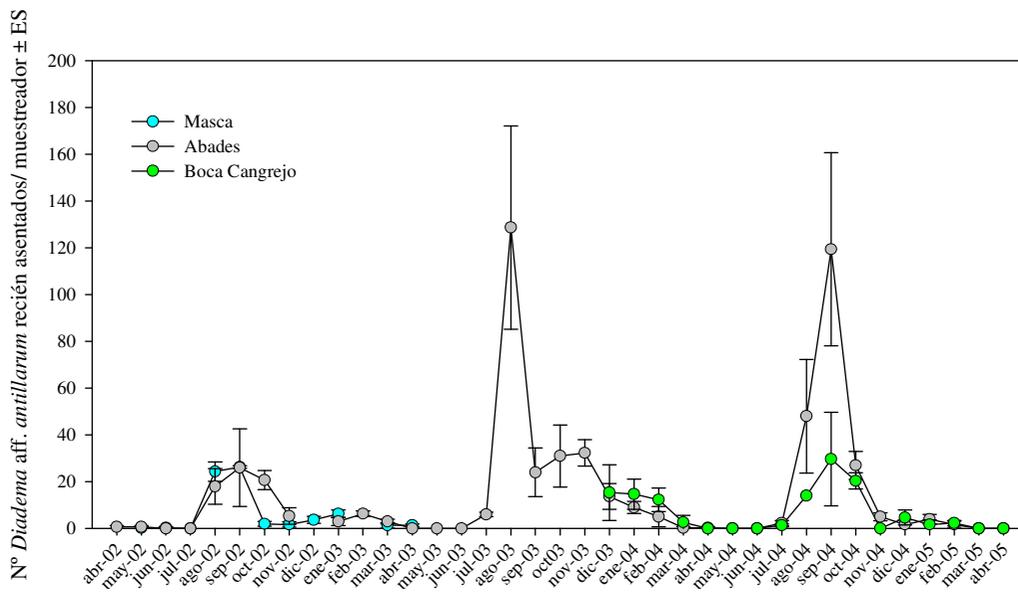


Figura 25. Valor medio del asentamiento (\pm error estándar, ES) para las tres localidades estudiadas.

Tabla 12. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del mes y la localidad en el asentamiento para Abades y Masca. Los datos de abundancias de individuos recién asentados fueron transformados mediante $\ln(x + 1)$ para conseguir la igualdad de varianzas.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Mes	31,887	9	3,543	0,66	0,731
Localidad	0,056	1	0,056	0,30	0,589
M x L	48,665	40	5,407	28,66	0,000
Residual	7,547	59	0,189		
Total	88,156				

Tabla 13. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del mes y la localidad en el asentamiento para Abades y Boca Cangrejo. Los datos de abundancias de individuos recién asentados fueron transformados mediante $\ln(x + 1)$ para conseguir la igualdad de varianzas.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Mes	144,832	16	9,052	4,45	0,002
Localidad	1,101	1	1,101	5,76	0,019
M x L	32,514	16	2,032	10,63	0,000
Residual	13,002	68	0,191		
Total	191,450	101			

En el caso de la localidad de Abades existe una diferencia claramente significativa entre los meses (Tabla 14 y Figura 25), que a su vez están anidados en la estación del año y en el año de estudio.

Tabla 14. ANOVA de tres vías donde se analiza la influencia del año, estación del año y mes en el asentamiento para la localidad de Abades. Los datos de abundancias de individuos recién asentados fueron transformados mediante $\ln(x + 1)$ para conseguir la igualdad de varianzas.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Año	2,233	1	2,233	0,12	0,741
Estaciones (A)	112,279	6	18,713	5,74	0,002
Mes (E(A))	52,171	16	3,261	26,24	0,000
Residual	5,965	48	0,124		
Total	172,648	71			

Al comparar los periodos de mayor asentamiento (medias del asentamiento de agosto-septiembre-octubre) entre los años estudiados, para la localidad de Abades, vemos que existen diferencias significativas ($X^2 = 8,453$; $p < 0,05$), siendo el año 2002 el de menor intensidad, mientras que en 2003 y 2004 la media del asentamiento fue el doble que la de 2002 (Tabla 14 y Figura 25).

El número de individuos recién asentados varía significativamente con el nivel de profundidad y con la localidad (Tabla 15 y Figura 26); observamos un mayor número en los colectores del nivel de profundidad 2 (>5 m). El SNK nos indica que La Caleta es la localidad con mayor asentamiento seguida de La Tixera y Palm-Mar.

Tabla 15. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del nivel de profundidad y la localidad en el asentamiento. Los datos de abundancias de individuos recién asentados fueron transformados mediante $\ln(x + 1)$ para conseguir la igualdad de varianzas.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Nivel de profundidad	4,973	1	4,971	26,26	0,036
Localidad	2,081	2	1,040	6,17	0,007

P x L	0,379	2	0,189	1,12	0,342
Residual	4,048	24	0,169		
Total	11,480	24			

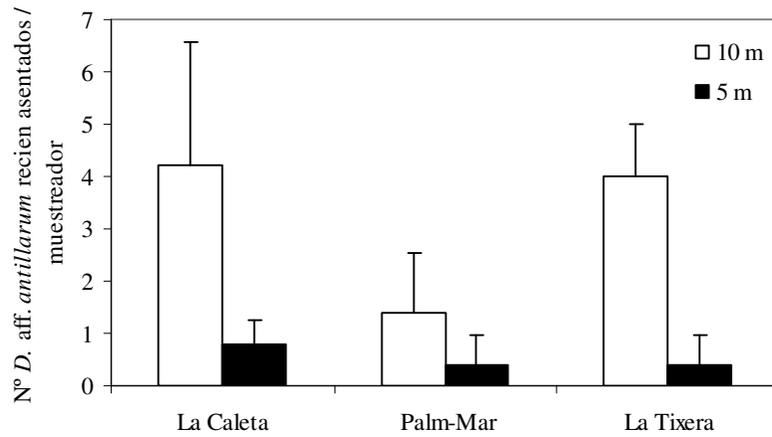


Figura 26. Densidades medias (+ desviación estándar, DS) de erizos recién asentados en los muestreadores (n = 5) en diferentes localidades y niveles de profundidad.

4.3.3. Variación temporal, espacial y entre niveles de profundidad del reclutamiento

Entre las localidades de Abades y Masca no existieron diferencias en el reclutamiento (Figura 27 y Tabla 16) para el periodo comparado del año 2002 e inicios del 2003. En cambio, sí existieron en la comparación entre Abades y Boca Cangrejo en la interacción año x localidad, es decir, el reclutamiento anual entre las localidades varió de forma diferente (Tabla 17 y Figura 27). Al principio de la serie

los valores son bajos y similares, pero posteriormente, durante los años 2003 y 2004, aumentan considerablemente en ambas localidades, si bien en Abades el reclutamiento es superior durante todo el periodo comparable.

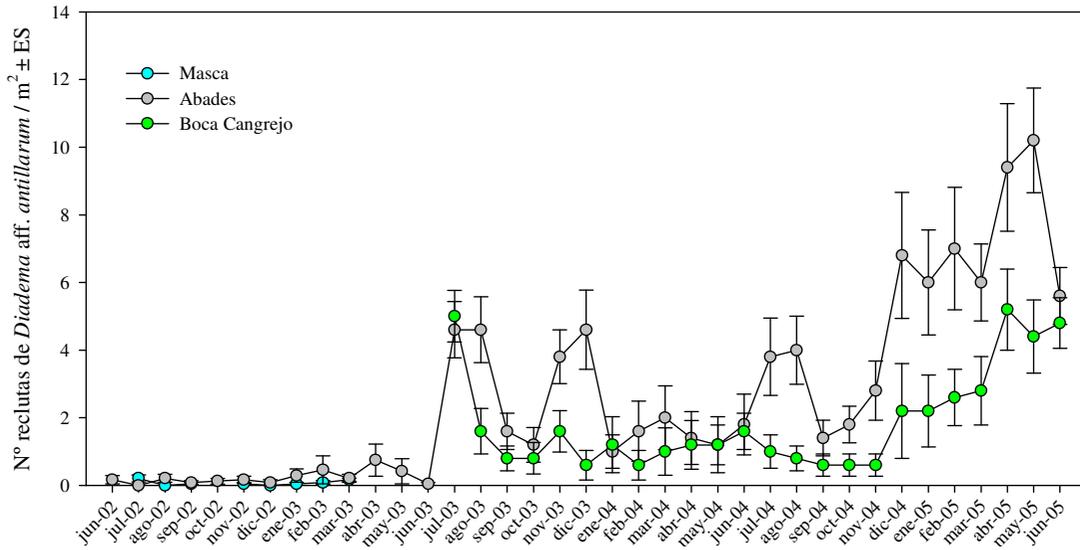


Figura 27. Valor medio del reclutamiento (± error estándar, ES) para las tres localidades estudiadas.

Tabla 16. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del mes y la localidad en el reclutamiento para las localidades de Abades y Masca.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Mes	0,289	7	0,041	1,09	0,455
Localidad	0,020	1	0,020	0,51	0,475
M x L	0,264	7	0,038	0,97	0,460
Residual	3,118	80	0,039		
Total	3,691	95			

Tabla 17. ANOVA de tres vías donde se analiza la influencia del año, mes y localidad en el reclutamiento para Abades y Boca Cangrejo.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Año	43,192	1	43,191	0,00	0,000
Mes (A)	145,330	22	6,606	6,45	0,000
Localidad	48,473	1	48,473	47,35	0,000
A x L	8,985	1	8,985	8,78	0,007
L x M(A)	22,521	22	1,024	1,27	0,182
Residual	735,321	912	0,813		
Total	1003,821	952			

La profundidad no parece jugar un papel importante en el control del reclutamiento, si bien aparecen diferencias claras entre las localidades estudiadas (Tabla 18; Figura 28), aunque es necesario un diseño con un mayor replicación espacial para poder demostrarlo.

Tabla 18. Resultado del ANOVA para comparar la variación entre niveles de profundidad (1 = 4-6m; 2 = 10-12m) y localidad, en la época de reclutamiento, entre Abades y Boca Cangrejo.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Profundidad	22,5	1	22,5	9	0,205
Localidad	372,10	1	372,10	12,19	0,001
P x L	2,5	1	2,5	0,08	0,775
Residual	4762	156	30,526		
Total	5159	156			

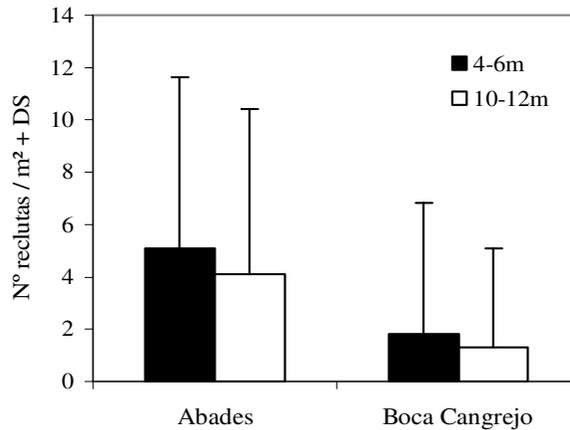


Figura 28. Densidades media de reclutas en el periodo del reclutamiento (+ desviación estándar, DS) para dos localidades y niveles de profundidad.

4.3.4. Estudio de la estructura de tallas y crecimiento de los juveniles

Las figuras 29 y 30 muestran las frecuencias de tallas de los reclutas para las localidades de Abades y Boca Cangrejo, respectivamente. En ellas podemos ver como aparece una nueva cohorte de individuos de 4 mm en el hábitat adulto durante los meses de noviembre y diciembre, en los dos años en los que se llevó a cabo el seguimiento. En abril y mayo de 2005, en ambas localidades, hay también una pequeña cantidad de individuos de 4 mm registrados, que podrían estar indicando otro periodo de asentamiento en meses anteriores. En todo caso, el periodo principal de reclutamiento sería noviembre-diciembre.

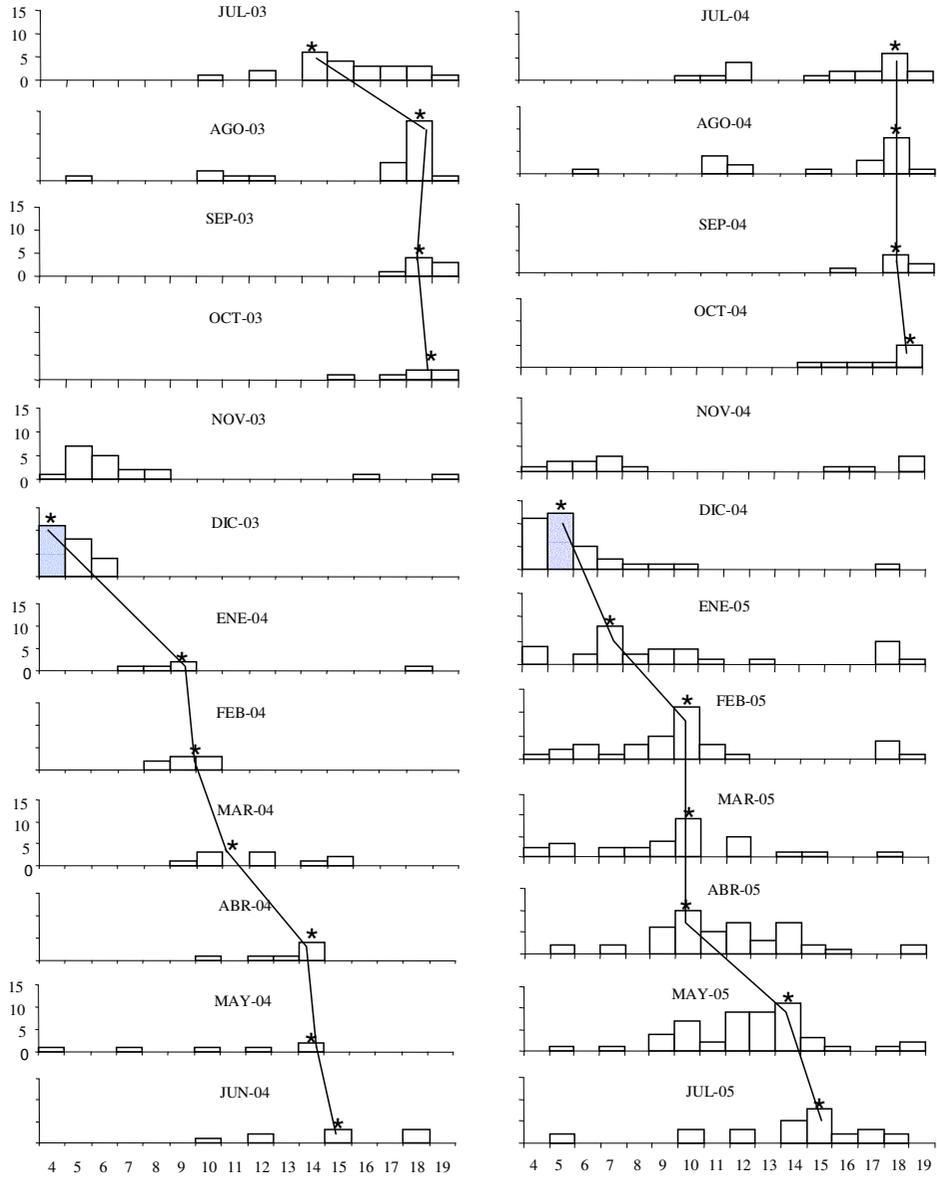


Figura 29. Frecuencias de tallas (mm) de los reclutas en la localidad de Abades durante el periodo estudiado (desde julio de 2003 hasta julio de 2005).

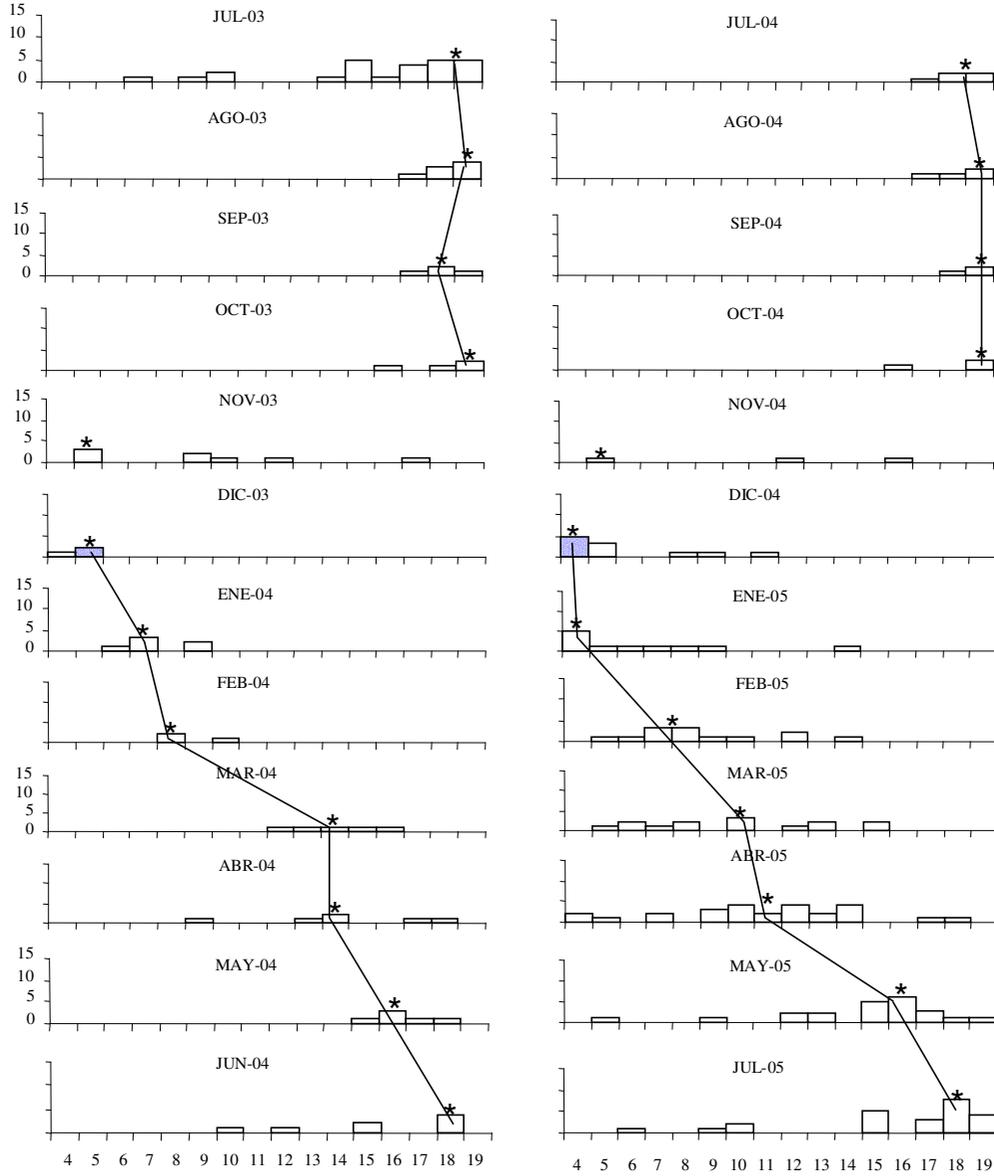


Figura 30. Frecuencias de tallas (mm) de los reclutas en la localidad de Boca Cangrejo durante el periodo estudiado (desde julio de 2003 hasta julio de 2005).

El crecimiento desde las tallas de asentamiento de las post-larvas ($718 \pm 54 \mu\text{m}$) hasta los juveniles de 20 mm se ajusta bien al modelo de von Bertalanffy (Figura 30).

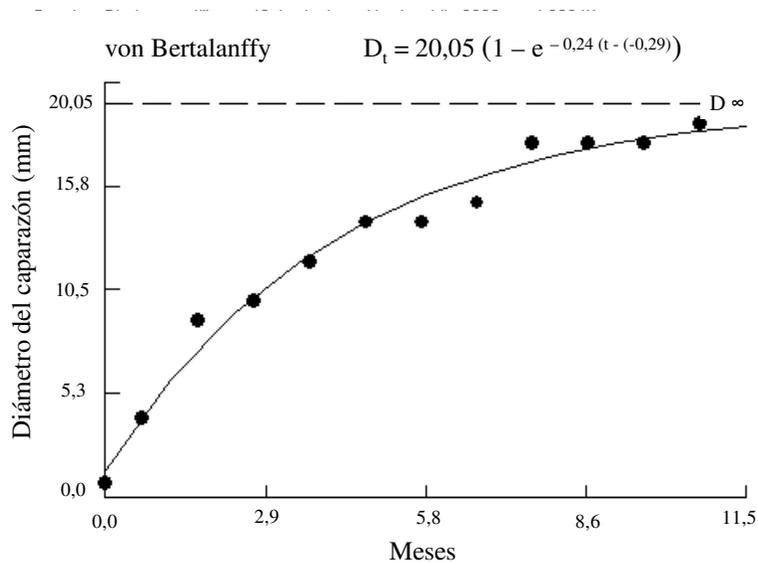


Figura 31. Modelo de crecimiento desde las tallas de asentamiento hasta 20 mm de diámetro del caparazón.

4.3.5. Influencia de la estructura del hábitat en el reclutamiento

4.3.5.1. Estructura del hábitat

En la Tabla 19 se representan los valores medios de los descriptores del hábitat para las cuatro zonas rocosas muestreadas en el sur y este de Tenerife. Como podemos observar, la presencia media de erizos es elevada y el porcentaje de cobertura de algas costrosas también. Por el contrario, las coberturas de las algas

filamentosas y foliosas son bajas. Otro descriptor a destacar puede ser la inclinación media del sustrato, que tiene valores altos. Los valores medios de cobertura de algas están influidos claramente por las altas densidades de erizos presentes en las localidades muestreadas.

Tabla 19. Valores medios, error típico (ET) y rango de las variables descriptoras de la estructura del hábitat consideradas en este estudio. Las siglas para los diferentes grupos de algas son: microalgas (micro), filamentosas (fil), corticadas foliosas (c.fol), macrófitos corticados (c.mac), macrófitos correosos (l.mac), articuladas (art), cotrosas (cost).

Descriptor del hábitat	Media	ET	N	mín.	máx.
n° adultos	2,84	0,30	160	0	17
inclinación	47,77	2,11	160	0	125
rugosidad	1,43	0,02	160	1	2,1
n° agujeros	2,23	0,20	160	0	20
n° grietas	1,86	0,14	160	0	12
% micro	0,77	0,23	160	0	30
% fil	1,22	0,24	160	0	20
% c.fol	6,12	1,10	160	0	80
% c.mac	7,50	1,16	160	0	80
% l.mac	4,20	0,80	160	0	50
% art	6,14	1,29	160	0	80
% cost	21,24	1,78	160	0	81

En la Tabla 20 se muestran las correlaciones bivariadas entre los descriptores del hábitat. Por un lado, las mayores correlaciones positivas son las que presentan las microalgas con las algas foliosas corticadas, la rugosidad del sustrato con la inclinación y por último la rugosidad del sustrato y el número de grietas. La

inclinación, rugosidad y nº grietas del sustrato definen la complejidad del hábitat. Por otro lado, las correlaciones negativas aparecen entre el número de erizos adultos y las coberturas de algas de los grupos funcionales no costrosos, como son: las filamentosas, las corticadas foliosas y los macrófitos corticados y correosos; la excepción son las articuladas, con las que presenta una correlación positiva, al igual que con las costrosas.

Tabla 20. Correlaciones de Pearson entre variables descriptoras del hábitat, indicándose en negrita aquellos valores significativos estadísticamente ($p < 0,05$).

	n°adult	incl	ruogo	n°aguj	n°griet	%micr	%fil	%c.fol	%c.ma	%l.ma	%art	%cost
n°adultos	1											
inclinación	0,015	1										
rugosidad	0,178	0,404	1									
n°agujeros	0,046	-0,018	0,129	1								
n°grietas	0,020	0,246	0,345	-0,222	1							
%micro	0,056	0,033	0,133	0,003	0,039	1						
%fil	-0,222	0,156	-0,074	0,010	-0,068	0,123	1					
%c.fol	-0,294	0,055	-0,138	0,002	-0,100	-0,106	0,584	1				
%c.mac	-0,360	0,090	0,031	-0,132	0,077	-0,100	0,077	0,127	1			
%l.mac	-0,301	-0,004	-0,068	-0,002	-0,002	-0,098	0,023	-0,008	0,378	1		
%art	0,413	0,046	-0,035	-0,033	0,102	-0,074	-0,113	-0,137	-0,118	-0,068	1	
%cost	0,280	-0,039	0,173	0,041	0,049	0,224	-0,180	-0,333	-0,304	-0,314	0,146	1

4.3.5.2. Análisis de ordenación (PCA)

Con los dos primeros ejes de la ordenación obtenemos un 64,4 % de variación explicada para la complejidad y heterogeneidad del hábitat (Tabla 21 y Figura 32).

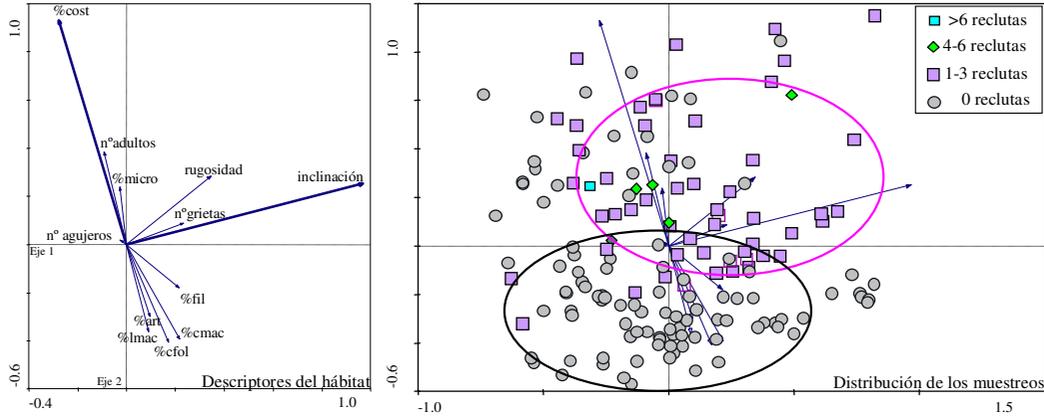


Figura 32. Diagramas de ordenación (PCA) donde se observan a la izquierda los descriptores de complejidad y heterogeneidad que definen los ejes de variación (eje 1 y eje 2) y a la derecha la ordenación de los muestreos dispuestos en dos grupos: presencia (elipse rosada) o ausencia (elipse negra) de reclutas en los muestreos. Las elipses engloban el 85% de los muestreos en cada caso.

Tabla 21. Porcentaje de variación explicada por cada uno de los ejes del análisis de ordenación.

Ejes	1	2	3	4	Variación total
Autovalores	0,356	0,288	0,138	0,092	1
% Variación explicada	35,6	64,4	78,2	87,4	100

Los ejes son combinación lineal de las variables. A continuación se presenta la influencia de cada una de las variables descriptoras del hábitat en los ejes de variación principales (1 y 2).

Eje 1: (0,9675) inclinación + (0,3449) rugosidad + (- 0,2769) % cost + (0,2331) n°grietas + (0,2147) % fil + (0,2174) % c.mac + (0,1724) % c.fol + (0,0958) art + (-0,0915) n°adultos + (0,0906) l.mac + (-0,0269) % micro + (-0,0264) n°agujeros.

Eje 2: (0,9303) % cost + (-0,4066) % c.fol + (-0,3935) % c.mac + (0,3834) n°adultos + (-0,3615) % l.mac + (-0,2984) % art + (0,2847) rugosidad + (0,2514) inclinación + (0,2379) % micro + (-0,1801) %fil + (0,0885) n°grietas + (0,0176) n°agujeros.

Al calcular la correlación entre el número de reclutas y los ejes se observa una correlación positiva y significativa con el eje 2 ($R = 0,382$; $p < 0,01$), pero no significativa con el eje 1 ($R = 0,114$; NS). Es decir, existe una relación clara entre la presencia de algas costrosas y los reclutas, o lo que es lo mismo entre las altas densidades de adultos y la escasa cobertura de macroalgas foliosas y de macrófitos corticados y correosos. Como se puede observar en la figura 31, los muestreos con presencia de reclutas parecen separarse claramente de la mayoría de los muestreos donde no aparecen reclutas; esta separación de los muestreos tiene lugar tanto en el eje 1 como en el eje 2. Por tanto, la presencia de reclutas parece estar relacionada con la de los adultos o altos porcentajes de algas costrosas (eje 1) y con una mayor inclinación y complejidad del sustrato (eje 2).

4.3.5.3. Análisis de regresión múltiple

El análisis de regresión múltiple es significativo y muestra que el número de reclutas está determinado positivamente por la densidad de adultos (n°adultos), positivamente por la inclinación del sustrato, negativamente con el porcentaje de macrófitos corticados y positivamente con el número de agujeros (Tabla 22).

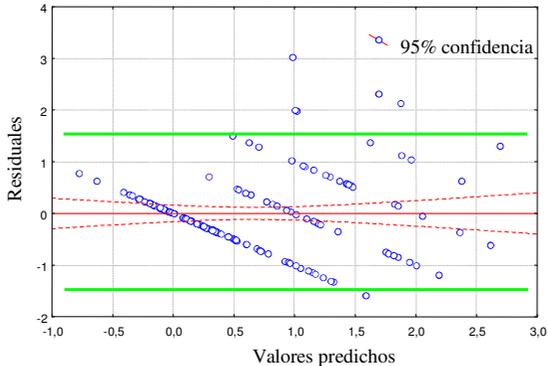
Tabla 22. Resultados del análisis de regresión múltiple de la abundancia de reclutas sobre las variables descriptoras del hábitat.

Variables	Coefficientes	ET	R² parcial	P	Tolerancia
Constante	-3,9926	0,1594			
n° adultos	0,1527	0,0183	0,5702	0,000	0,6815
inclinación	0,0106	0,0023	0,3609	0,000	0,9212
% c.mac	-0,0094	0,0047	0,1634	0,048	0,8182
n° agujeros	0,0996	0,0461	0,1766	0,032	0,8385
F (7,145); p<0,001, R ² aj. = 0,5075					

El diagnóstico de las hipótesis asociadas al modelo queda de la siguiente forma:

1. Linealidad y homocedasticidad: al representar los valores predichos frente a los residuales se observa que la dispersión de los puntos sigue dos líneas paralelas, por lo que son lineales y homocedásticos (Figura 33).
2. Errores independientes: el test de Durbin-Watson es igual a 1,977 y la correlación serial es de 0,004, por lo que podemos concluir que los errores son independientes.
3. Normalidad: podemos ver en la gráfica (Figura 33) como la distribución de los residuos sigue una normal o curva de Gauss; además, las observaciones se ajustan a una recta.

Linealidad y homocedasticidad



Normalidad

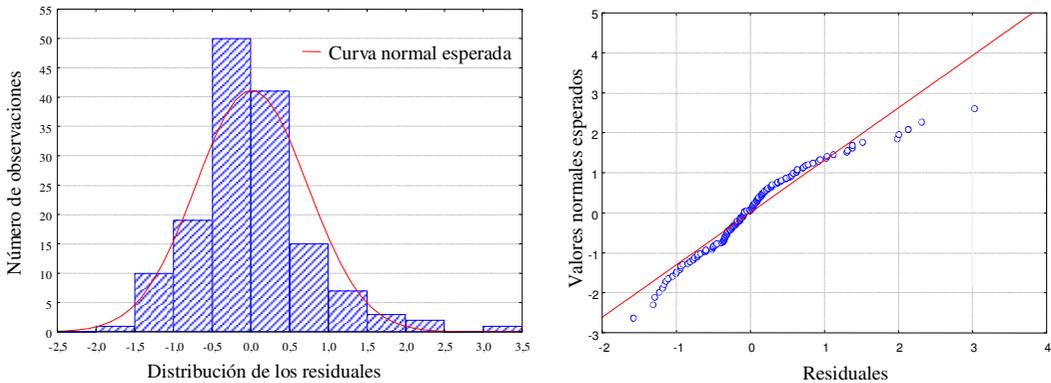


Figura 33. Diagnóstico de las hipótesis asociadas al modelo: linealidad, homocedasticidad y normalidad.

4.3.6. Relación entre el asentamiento y el reclutamiento

El asentamiento de *Diadema aff. antillarum*, para los tres años de estudio y las diferentes localidades, puede ser correlacionado positivamente con los subsiguientes cambios en la abundancia de los reclutas en las poblaciones adyacentes (Figura 34). En la localidad de Abades se observa un aumento claro y progresivo del asentamiento y el posterior reclutamiento entre el año 2002 y el 2004.

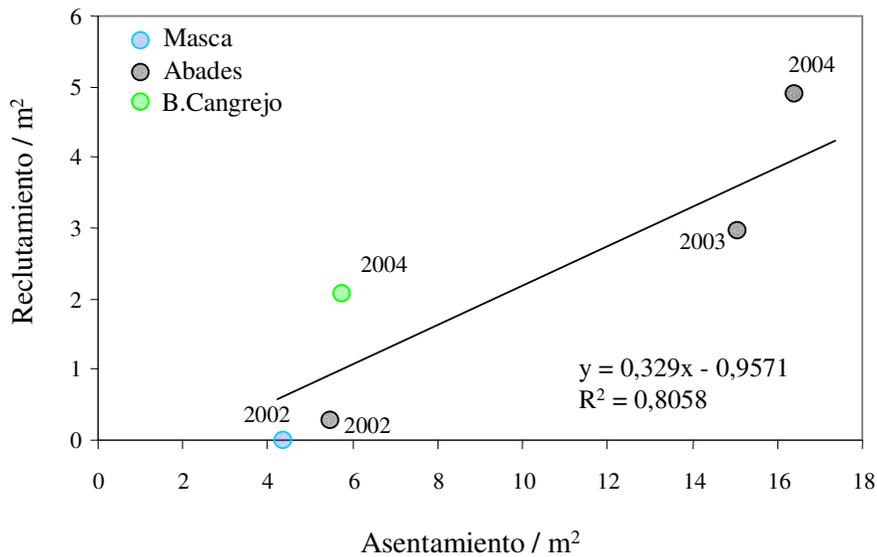


Figura 34. Relación entre los asentamientos y reclutamientos anuales de *Diadema aff. antillarum* para las localidades de Masca, Abades y Boca Cangrejo. El asentamiento se expresa como el número medio de erizos recientemente asentados en los colectores artificiales en los periodos principales de asentamiento. El reclutamiento se expresa como el número medio de erizos (4-5 mm) para el periodo de post-asentamiento correspondientes. Este periodo se calculó utilizando la curva de crecimiento de los reclutas, los patrones gráficos de reclutamiento y las frecuencias de tallas de los reclutas.

El porcentaje de supervivencia es bajo para todas las localidades y periodos, aunque se observa un aumento del mismo con los años (Tabla 23).

Tabla 23. Valores medios de asentamiento y reclutamiento para cada combinación de localidad y año, junto al porcentaje de supervivencia en cada caso.

Localidad	año	Asentamiento/m ²	Reclutamiento/m ²	%supervivencia
Abades	2002	5,39	0,2	3,34
	2003	15,31	3,14	20,51
	2004	16,2	5,2	32,10
Masca	2002	4,38	0,03	0,69
Boca Cangrejo	2004	5,33	2	37,52

4.3.7. Variación temporal y espacial de la densidad de adultos

Para las localidades de Abades y Masca la densidad de individuos adultos varió mensualmente de forma diferente (Figura 35 y Tabla 24). Lo mismo ocurrió entre Abades y Boca Cangrejo, apareciendo diferencias significativas en la interacción mes x localidad (Tabla 25 y Figura 35).

Como era previsible a la vista de la figura 35, al compararr las medias anuales para la localidad de Abades se observa que existen diferencias significativas entre los años ($F = 22,945$; $p < 0,001$). El test *a posteriori* (SNK: $p < 0,05$) muestra que los años 2002, 2003 y 2004 no presentan diferencias en cuanto a las densidades

medias anuales, pero son notablemente menores que los dos valores aislados obtenidos en 2005 y 2006. Para la localidad de Boca Cangrejo ocurrió lo mismo, existiendo diferencias significativas entre los diferentes años ($F = 16,298$; $p < 0,001$). El test *a posteriori* (SNK: $p < 0,05$) muestra que los años 2002 y 2004 tuvieron densidades medias menores que los valores aislados medidos en 2005 y 2006 (Figura 35).

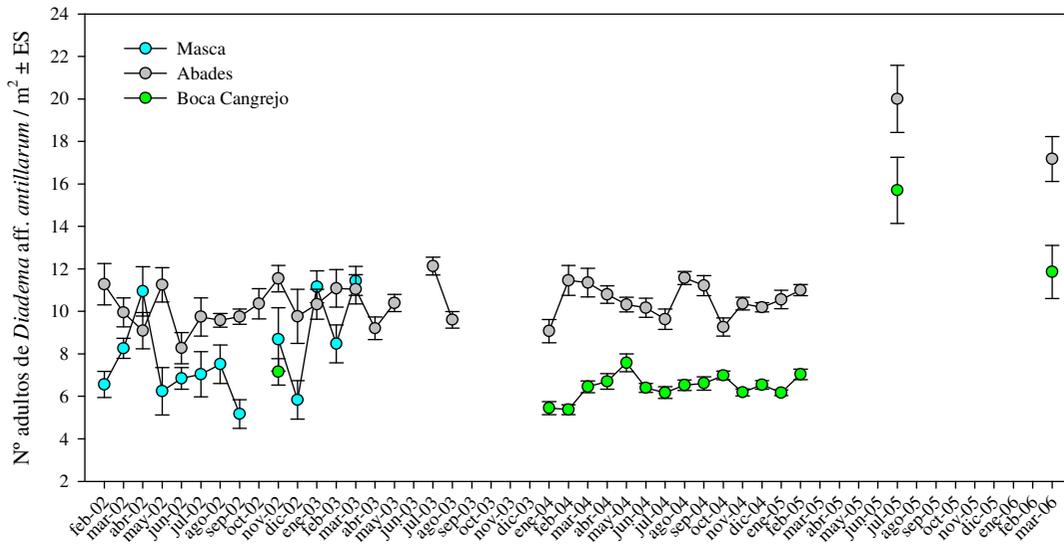


Figura 35. Densidad media de adultos (\pm error estándar, ES) para las tres localidades y los periodos estudiados.

Tabla 24. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del mes y la localidad en la densidad de erizos adultos para Abades y Masca.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Mes	347,85	12	28,988	1,22	0,366

Localidad	311,86	1	311,856	43,11	0,000
M x L	284,147	12	23,679	3,27	0,000
Residual	1692,83	234	7,234		
Total	2636,69				

Tabla 25. ANOVA de dos vías donde se analiza la influencia del mes y la localidad en la densidad de erizos adultos para Abades y Boca Cangrejo.

Fuente de variación	SC	GL	MC	F	P
Mes	0,647	13	0,050	1,25	0,344
Localidad	10,592	1	10,592	930,09	0,000
M x L	0,516	13	0,040	3,48	0,000
Residual	2,232	196	0,011		
Total	13,987	223			

4.4. Discusión

4.4.1. Asentamiento

Durante el estudio del asentamiento en las diferentes localidades y años, los colectores artificiales recogieron postlarvas y juveniles recientes, pero no aparecieron larvas ni postlarvas con rudimentos larvarios. Este hecho nos hace suponer que, al igual que ocurre en otras especies de equinoideos, el paso de larva a postlarva es muy rápido y apenas unos minutos son necesarios para la metamorfosis (Chia & Burke,

1978; Gosselin & Jangoux, 1998; McEdward & Miner, 2001). Ya desde las primeras fases juveniles aparecen las estructuras defensivas de los adultos, púas y pedicelarios móviles, que pueden estar ayudando a reducir la depredación en esta primera etapa de vida bentónica (Hernández *et al.*, 2005c). Una vez alcanzan un diámetro medio de caparazón de $680 \pm 42 \mu\text{m}$, es evidente por primera vez la abertura anal y oral, iniciándose a la fase exotrófica de los juveniles.

En cuanto a la periodicidad en el asentamiento de *Didema* aff. *antillarum*, existe una clara variación temporal y espacial. Esta parece ser la tónica general para el asentamiento de equinoideos, obtenido mediante superficies artificiales, y son diversos los trabajos que así lo constatan (Rowley, 1989; Harrold *et al.*, 1991; Ebert *et al.*, 1994; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001; Hereu *et al.*, 2004; Tomas *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2006). En el caso de *D.* aff. *antillarum* existe un periodo de asentamiento que se repite para las diferentes localidades y años de estudio. El asentamiento es unimodal, aunque aparecen post-larvas y juveniles recientes durante la mayor parte del año, excepto en los meses de primavera (abril-mayo-junio), cuando llega a ser nulo. El periodo principal se reparte entre los últimos meses de verano y principios de otoño (agosto, septiembre y octubre). En el Mediterraneo se repite este tipo de asentamiento unimodal para la especie *Paracentrotus lividus*, incluso durante series relativamente largas de estudio (Hereu *et al.*, 2004; Tomas *et al.*, 2004). De la misma manera, para *Strongylocentrotus purpuratus* y *S. franciscanus* en la costa de California se observa también un modelo unimodal, donde el periodo se repite con los años, aunque el asentamiento varía en magnitud y duración (Rowley, 1989; Harrold *et al.*, 1991; Ebert *et al.*, 1994).

En nuestro caso, el pico principal de asentamiento se repite independientemente de la localidad y el año de estudio, pero la magnitud del pico es

diferente para cada combinación. El periodo común de asentamiento se relaciona directamente con el periodo de desove registrado para los meses de junio y julio en varias localidades y hábitats (ver resultados del capítulo 3), como había sido propuesto anteriormente (Hernández *et al.*, 2006). La fase planctónica de la larva coincide con las 4 a 6 semanas propuestas por Hunte & Younglao (1988) y los 36 días obtenidos por Eckert (1998) en laboratorio para la especie hermana *Diadema antillarum*. Sin embargo, se ha comprobado en otros equinoideos que este periodo planctónico se puede modificar con la variación de factores como la temperatura, la disponibilidad de alimento y la presencia de un sustrato adecuado para asentarse (Strathmann, 1978; Palmer & Strathmann, 1981; Bosh *et al.*, 1989). Así, en función de dichos factores, las larvas pueden permanecer un tiempo variable en el plancton antes de asentarse (Strathmann, 1978; Cameron & Schroeter, 1980; Scheltema, 1986; Rowley, 1989). Tal vez este comportamiento explique la diferente amplitud que encontramos entre los periodos de asentamiento de las tres localidades estudiadas. Para la localidad de Abades, y comparando los años de 2002 a 2004, se registró un periodo de asentamiento más extendido durante 2003, registrándose además un mayor número de post-larvas y juveniles recientes.

La tendencia general de la intensidad del asentamiento en las tres localidades se corresponde con bajos niveles durante 2002, aumentando en los años posteriores (2003 y 2004). En Abades, este aumento en la abundancia de individuos durante los periodos de asentamiento de 2003 y 2004 llega a ser tres veces superior a la obtenida en 2002. Sospechamos que estas diferencias anuales pueden ser debidas, en gran medida, a un aumento de la temperatura (ver capítulo 5), que incrementa la tasa de crecimiento (Strathman, 1987) y favorece el desarrollo de las larvas, disminuyendo la exposición de las mismas a los predadores planctónicos (Thorson, 1950). La temperatura se ha señalado en varias ocasiones como un factor clave para explicar las

variaciones del asentamiento durante diferentes periodos anuales en *Strongylocentrotus droebachiensis*, favoreciendo el asentamiento y provocando una explosión demográfica de los erizos (Hart & Scheibling, 1988; Scheibling, 1996). Sin embargo, existen otros trabajos que no correlacionan positivamente la temperatura con el aumento del asentamiento (Foreman, 1977; Himmelman, 1986), infiriéndose que otros factores influyen también en el asentamiento de los equinoideos. En cualquier caso, para un análisis más riguroso sería necesario tener en cuenta el nivel de los incrementos térmicos y las exigencias particulares de cada especie.

En la fase de dispersión larvaria, la depredación es un factor importante que modifica la cantidad de asentamiento (Thorson, 1950). La larva equinopluteus de *Diadema antillarum* posee unas características bastante peculiares, pues se trata de una larva grande (hasta 4,5 mm de longitud de los brazos), mayor que otras larvas de equinoideos y con una movilidad de los brazos de hasta 90°, lo que le permite incrementar su flotabilidad. Estas características la sitúan en una posición ventajosa frente a las demás larvas, siendo menos vulnerable a sus posibles predadores planctónicos (Eckert, 1998). En el caso de *D. aff. antillarum* suponemos que la larva posee unas características similares, que contribuyen a reducir la mortalidad planctónica. Por otro lado, la presencia en el plancton de las larvas de *D. aff. antillarum* coincide con el periodo de máxima estratificación de las aguas y mínima producción fitoplactónica en Canarias (Braun, 1980), cuando el número de posibles depredadores en el zooplancton es menor (Fernández de Puellas, 1987), lo que podría facilitar la supervivencia larvaria. Sin embargo, se sabe que en los equinodermos la larva planctotrófica gasta rápidamente el vitelo y debe alimentarse para crecer y afrontar con éxito su posterior metamorfosis, ya que el desarrollo de los rudimentos del juvenil implica un gasto energético muy alto (McEdward, 1984; Fenaux *et al.*,

1985). De esta forma, la disponibilidad de alimento es también un factor a considerar en la mortalidad larvaria, aunque en otros equinoideos se ha comprobado que es menos importante que la predación (Pearse & Cameron, 1991). Cabe pensar que la presencia de las larvas en la época de menor producción fitoplactónica y predación puede ser una ventaja para *D. aff. antillarum*.

La larva equinopluteus es capaz de variar de morfología corporal en respuesta a la disponibilidad de comida (Boidron-Metairon, 1995; Strathmann *et al.*, 1992). En sus brazos existen unas bandas ciliadas que atrapan el alimento y lo dirigen con movimientos ciliares hacia la abertura bucal. Cuando la comida es menos abundante, la larva puede aumentar el tamaño de sus brazos, incrementando así la cantidad de alimento que atrapa (Strathmann, 1975). Este tipo de adaptación a la baja concentración de alimento en la columna de agua reduce considerablemente la mortalidad planctónica por inanición. Se puede deducir que el gran tamaño de los brazos de *Diadema* facilita la captura de alimento, aumentando sus posibilidades de supervivencia frente a otros equinoideos en esta época de “escaso alimento”. Por lo general, las larvas de equinoideos se alimentan de partículas no superiores a 50µm (Rassoulzadegan & Fenaux, 1979), es decir, que comen principalmente picoplancton (< 2µm), nanoplancton (2 a 20µm) y microplancton (20-200µm). Además, se conoce que utilizan también la materia orgánica disuelta (MOD), como se ha comprobado en las primeras etapas larvarias de *Strongylocentrus purpuratus*, donde supone un 79% de los requerimientos alimenticios (Manahan *et al.*, 1983). En el caso de *Diadema antillarum*, los escasos conocimientos existentes derivan de experiencias de cultivo en las que las larvas se alimentaron con fitoflagelados como *Isochrysis* y cianobacterias como *Pseudomonas lens* (Ecker, 1998); nada se sabe sobre el uso de materia orgánica disuelta (MOD). Sin embargo, no podemos descartar que el MOD sea una fuente de alimento importante durante la estancia de las larvas de *Diadema*

aff. *antillarum* en el plancton. De la misma manera, la fuente de alimento microbiano ha de ser considerada en futuros estudios (Azam & Worden, 2004).

En Canarias se ha demostrado que hasta el 94% de la biomasa del fitoplancton corresponde a la fracción inferior a 20 μm y que la aportación del picoplancton (bacterias y cianobacterias) a la producción primaria llega a ser del 50 al 90% (Braun *et al.*, 1985; Montero, 1993; Basterretxea, 1994). Es decir que, aunque las aguas canarias poseen una producción primaria baja, típica de zonas oligotróficas, dicho proceso está basado en organismos que entran en el rango explotado por la larva de *Diadema* aff. *antillarum*. Por otra parte, la producción primaria presenta una estacionalidad marcada con un máximo en la época fría, que suele situarse entorno al mes de febrero; un segundo pico menor aparece hacia mayo-junio y los valores mínimos ocurren en los meses de mayor temperatura y estratificación de las aguas (agosto-octubre) (Braun, 1980). Por consiguiente, no parece que *D.* aff. *antillarum* sincronice el periodo desove con la mayor época de producción fitoplanctónica como se ha observado para *Strongylocentrotus droebachiensis* (Himmelman, 1981; Starr *et al.*, 1990; Starr *et al.*, 1991) y se registra en Canarias para *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* (datos propios no publicados). Sin embargo, la abundancia de comida durante este periodo puede favorecer a la supervivencia larvaria dando lugar a pequeños pulsos de asentamiento tardío como ocurrió en febrero-marzo de 2002 (Hernández *et al.*, 2006).

A modo de resumen, en relación con la alimentación, podemos señalar que el gran tamaño de las larvas del género *Diadema* parece ser una adaptación ventajosa en zonas tropicales y subtropicales con baja producción fitoplanctónica, facilitándoles la supervivencia durante la fase pelágica del ciclo biológico en lugares con escasos recursos alimenticios. Por otro lado, dicho tamaño les hace también no

ser presas fáciles y pueden escapar de un amplio rango de predadores planctónicos. Además, la presencia de las larvas durante la época de crecimiento rápido de las temperaturas facilita y acelera su desarrollo. Por todo ello, creemos que las condiciones oceanográficas de Canarias le son ventajosas y han favorecido su expansión, a pesar de no existir acoplamiento entre el desove y la producción pelágica.

La variación espacial en el asentamiento entre localidades está influenciada en gran medida por la presencia y distribución de las larvas, las cuales tienen poco control sobre su desplazamiento horizontal (Young & Chia, 1987), siendo arrastradas pasivamente por las corrientes principales. De esta forma, y a gran escala, los procesos oceanográficos físicos tienen gran importancia para explicar el movimiento de las larvas y comprender la variación espacial en el asentamiento (Tegner, 1989; Pedrotti & Fenaux, 1992; Ebert *et al.*, 1994; Miller & Emllet, 1997; Balch *et al.*, 1999; Hereu *et al.*, 2004). Sin embargo, en una escala más reducida, se sabe que el asentamiento de los equinoideos es inducido muchas veces en respuesta a la película microbiana o algal en el sustrato natural (Cameron & Hinegardner, 1974; Cameron & Schroeter, 1980; Rowley, 1989; Pearce & Scheibling, 1990; Swanson *et al.*, 2006), como ocurre, por ejemplo, con la presencia de algas coralíneas (Pearce & Scheibling, 1990; Harrold *et al.*, 1991; Grosjean *et al.*, 1996). Otro factor inductor del asentamiento es la presencia de adultos (Tegner & Dayton, 1977; Highsmith, 1982; Cellario & Fenaux, 1990; Gosselin & Jangoux, 1996).

Después de lo expuesto anteriormente, cabe esperar un mayor asentamiento en zonas de blanquiazal, donde existen altas densidades de erizos y elevadas coberturas de algas coralíneas costosas. Sin embargo, todas las localidades donde se muestreó el asentamiento fueron blanquiazales, por lo que no se puede valorar su

influencia. En Abades, donde las densidades de erizos son mayores que en las otras dos localidades se registró un mayor asentamiento durante todos los años estudiados, deduciéndose en una primera impresión que la mayor densidad de erizos puede estar jugando un efecto atrayente sobre las larvas. Pero, por otro lado, este mayor asentamiento puede ser debido al efecto de la corriente de Canarias y los vientos alisios, que avanzan en dirección suroeste con mayor intensidad en los meses de verano (Braun & Molina, 1984). De esta forma, parte de la producción larvaria generada en las localidades de la cara este de Tenerife se acumularía en las situadas más al sur. La presencia de una orografía costera adecuada, como bahías o entrantes donde se remansen las aguas, favorecería el acumulo larvario.

Las corrientes de marea interactúan en Canarias de forma marcada y seguramente tienen mucho que decir en la variación del asentamiento larvario de las especies costeras, provocando muchas veces la retención o acumulo de la producción larvaria en zonas concretas de las islas. Lo que sí parece estar claro es que las larvas de *Diadema* aff. *antillarum* permanecen cerca de la costa, puesto que no se han encontrado larvas, incluso en la época de máxima presencia, en los estudios de larvas planctónicas en estaciones litorales y oceánicas (J.M. Landeira, com. pers.). Esto puede dar lugar a poblaciones cerradas o semi-cerradas, como ocurre en los fiordos de Nueva Zelanda (Lamare & Barker, 2001), y nos haría replantearnos el término “open population” o poblaciones abiertas (Roughgarden *et al.*, 1986; Menge & Sutherland, 1987), como se ha puesto de manifiesto en los peces (Cowen *et al.*, 2000). Por otra parte, se sabe que las larvas presentan una tendencia a agregarse en zonas con alimento (Metaxas & Young, 1998; Starr *et al.*, 1990), de forma que cabe esperar una mayor concentración en sectores con procesos locales de afloramiento, desembocaduras de barrancos, emisarios, jaulas de cultivo de peces, etc.,

favoreciendo la existencia de importantes poblaciones adultas en áreas rocosas cercanas.

Dentro de la misma localidad, el asentamiento de los equinodermos parece estar influido por la profundidad (Harris *et al.*, 1994; Tomas *et al.*, 2004) y el sustrato o hábitat (Harrold *et al.*, 1991; Balch *et al.*, 1998; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001; Hereu *et al.*, 2004; Tomas *et al.*, 2004), aunque se conocen algunos casos donde ninguno de estos factores parece influir (Wing *et al.*, 1995; Schroeter *et al.*, 1996). En nuestro caso, las profundidades inferiores a 5 m afectan negativamente al asentamiento en los colectores artificiales, observándose un mayor número de individuos recién asentados a profundidades mayores de 10 m. Este resultado podría ser debido a la mayor hidrodinamia del nivel menos profundo, que parece afectar al asentamiento en los colectores artificiales. La respuesta del asentamiento a la hidrodinamia y la turbulencia de las aguas, depende fuertemente de la especie (Mullineaux & Garland, 1993; McEdward & Miner, 2001).

En este punto, parece interesante destacar que la variación espacial en el asentamiento puede ser debida a variaciones en la película microbiana o algal en el sustrato natural (Cameron & Hinegardner, 1974; Cameron & Schroeter, 1980; Rowley, 1989; Pearce & Scheibling, 1990), como ocurre, por ejemplo, con la presencia de algas coralináceas rojas (Pearce & Scheibling, 1990; Harrold *et al.*, 1991; Grosjean *et al.*, 1996). Esta selección de hábitat estaría controlada mediante estímulos naturales que inducen la metamorfosis larvaria (Chia, 1978; Pawlik & Hadfield, 1990). Las larvas equinopluteus, que poseen rudimentos de adulto, son capaces de detectar señales exógenas (Burke, 1980). La naturaleza de los estímulos es diferente y depende de las especies y su hábitat. Entre las sustancias estimulantes podemos citar varios compuestos químicos como pueden ser el ácido aminobutírico

(GABA) (Morse *et al.*, 1979), las catecolaminas (Burke, 1984), el ácido glutámico (Naidenko, 1996) y la histamina (Swanson *et al.*, 2006). En este sentido, es posible que las larvas de *Diadema* aff. *antillarum* sean atraídas hacia el hábitat adulto mediante secreciones químicas producidas por los adultos (feromonas), como ocurre con el dólar de arena *Dendrastes excentricus* (Highsmith, 1982), o por sustancias de naturaleza química segregadas por otros componentes de la comunidad. En este caso, podrían ser algas rojas costrosas calcáreas, que están relacionadas con zonas altamente ramoneadas y son secretoras de GABA (Morse *et al.*, 1979).

Como hemos podido comprobar, no es fácil dar una explicación clara a la variación espacial en el asentamiento de *Diadema* aff. *antillarum*, puesto que entran en juego multitud de factores que influyen a distintas escalas. Serán necesarios estudios genéticos o de asentamiento con una mayor replicación espacial para llegar a entender claramente la influencia de la oceanografía física, orografía y otras variables ambientales en el proceso. Los experimentos con cultivo de larvas permitirán también estudiar la influencia de las temperaturas, la alimentación, las sustancias secretadas por los adultos, los depredadores, etc. en el desarrollo y supervivencia larvaria.

4.4.2. Reclutamiento

Al igual que en el asentamiento, *Diadema* aff. *antillarum* presenta una clara variación temporal y espacial en el reclutamiento. En los organismos marinos, ésta parece ser la generalidad (Ebert, 1983; Pearse & Hines, 1987) y factores como la presencia de larvas, el tipo de sustrato para la metamorfosis, la presencia de adultos, la mortalidad juvenil (predación, competencia) y las migraciones los que influyen de

manera conjunta en los patrones de reclutamiento (Tegner & Dayton, 1977; Cameron & Schroeter, 1980; Ebert, 1983; Underwood & Fairweather, 1989; Harrold *et al.*, 1991). Sin embargo, no parece estar clara la importancia de cada uno de ellos (Ebert, 1983; Underwood & Fairweather, 1989), además de depender de la especie en cuestión (Balch & Scheibling, 2000).

Tanto en Abades como en Boca Cangrejo, para los años 2003 y 2004, comienzan a observarse individuos entre 4 y 6 mm de talla en los meses de noviembre y diciembre. Este periodo de reclutamiento se corresponde con el asentamiento registrado en agosto-septiembre-octubre para los mismos años y localidades. Sin embargo, el periodo de asentamiento observado durante agosto-septiembre-octubre de 2002 no se corresponde con un reclutamiento evidente en las localidad de Abades y Masca. En este sentido, es necesario señalar que el asentamiento observado durante dicho año fue muy inferior al registrado durante 2003 y 2004, lo que provocó el escaso reclutamiento observado en meses posteriores. La variación interanual del reclutamiento es también normal entre los equinoideos (Ebert, 1983). El bajo reclutamiento durante 2002 podría estar relacionado con la disminución de las temperaturas generales observada durante ese año (ver capítulo 5), que influyó en el asentamiento larvario y posteriormente en el reclutamiento, como se ha detectado para otros erizos (Ebert, 1983; Hart & Scheibling, 1988).

En el área comprendida entre el Caribe y los cayos de Florida, existe varios trabajos sobre el reclutamiento de *Diadema antillarum*, pero en su mayoría los bajos reclutamientos registrados son consecuencia de la mortalidad masiva de erizos ocurrida durante el inicio de los años 80 (Lessios, 1988a), por lo que no parecen ser comparables con los resultados obtenidos en Canarias. Sin embargo, los datos son interesantes y conviene comentar algunos de ellos. En Curaçao, Bak (1985) estudió

el reclutamiento mediante colectores artificiales (gradillas plásticas - difusores de luz) y en este caso se muestrearon erizos entre 1 y 6 mm. Bak obtuvo una colecta continua de juveniles con picos en primavera y otoño, siendo similar el patrón entre años pero diferente entre las localidades estudiadas. En Panamá, Lessios (1988b) encontró juveniles recientes poco tiempo después de la mortalidad masiva, aunque posteriormente el reclutamiento cesó casi totalmente y hoy en día no han llegado a recuperarse las poblaciones del erizo (Lessios, 2005). Los mismos resultados se obtuvieron en los cayos de Florida (Forcucci, 1994; Chiappone *et al.*, 2002). Por su parte, el trabajo realizado por Hunte & Younglao (1988) en Barbados, además de aportar datos que mostraban una rápida recuperación de las poblaciones de *D. antillarum* después de la mortalidad masiva, registra un acoplamiento entre desove, asentamiento y reclutamiento comparable al que nosotros hemos encontrado para *Diadema* aff. *antillarum* en Canarias. En Jamaica, Edmunds & Carpenter (2001) también han comprobado un aumento reciente de las densidades de *D. antillarum*, lo que ha provocado una disminución de las coberturas algales y un aumento de la abundancia de juveniles de corales. En Santa Cruz (Puerto Rico), Miller *et al.* (2003) registran también un aumento del reclutamiento 17 años después de la mortalidad masiva lo que podría indicar el inicio de la recuperación de las poblaciones. En estos dos últimos trabajos, el reclutamiento se ha evaluado de forma indirecta, mediante el estudio de la frecuencia de tallas, por lo que no parece adecuado realizar comparaciones con nuestros resultados.

El periodo que transcurre entre la aparición de las postlarvas-juveniles recién asentados ($680 \pm 42 \mu\text{m}$) y los reclutas que se pueden observar directamente en el hábitat adulto (4 mm) es de aproximadamente un mes y medio, según el modelo de crecimiento calculado para esas tallas. Estos datos coinciden con los cálculos realizados por Hunte & Younglao (1988) para la especie hermana *Diadema*

antillarum. Durante el periodo de post-asentamiento el porcentaje de supervivencia varió con los años, aumentando claramente durante 2003 y 2004. En todos los casos, la cantidad de reclutas fue inferior al asentamiento registrado, por lo que es obvio que en el periodo de post-asentamiento ocurren fenómenos de depredación, competición y migración que dan lugar a esa reducción en el número de erizos. El índice *per capita* de mortalidad estimado por Karlson & Levitan (1990) para *D. antillarum* fue muy alto, del orden de 0,27-0,47 muertes/año, y la variación registrada entre localidades se le achacó a la depredación por peces (Karlson & Levitan, 1990). En nuestro caso, la relación entre el asentamiento y el posterior reclutamiento de los erizos parece estar clara y coincide con lo encontrado para otras especies, como *Strongylocentrotus droebachiensis* (Balch & Scheibling, 2000), *Evechinus chloroticus* (Lamare & Barker, 2001) y *Paracentrotus lividus* (Tomas *et al.*, 2004).

Como en muchos otros trabajos, si no en todos los relativos al reclutamiento, existe una importante variación espacial (Ebert, 1983). Además de los factores vistos anteriormente, a nivel local tiene una gran importancia la estructura del hábitat. Durante el periodo de reclutamiento observamos que la presencia de reclutas estaba ligada a diferentes factores que definían el hábitat, entre ellos el más importante fue la presencia de adultos, seguido de la inclinación, la presencia de agujeros inferiores a 3 cm y la ausencia del grupo algal de las corticadas. En relación a la complejidad del sustrato rocoso, tanto la inclinación como el número de agujeros favorecen el reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum*. Por un lado, una mayor inclinación del sustrato ofrece una mayor superficie de choque con la masa de agua que transporta las larvas, lo cual, junto a un mayor número de agujeros, parece favorecer el asentamiento y el posterior reclutamiento de esta especie. Los juveniles de *Diadema*

antillarum poseen hábitos crípticos (Hunte & Younglao, 1988), por lo que cabe pensar que un mayor número de agujeros favorece un mayor reclutamiento.

La variable principal del hábitat que definió un mayor reclutamiento fue la presencia de adultos, lo cual ya se había observado para erizos regulares, como *Diadema antillarum* (Bak 1985; Hunte & Younglao, 1988) y *Strongyocentrotus franciscanus* (Tegner & Dayton, 1977; Breen *et al.*, 1985), e irregulares como *Dendrastes excentricus* (Highsmith, 1982). Bak (1985) y Hunte & Younglao (1988) sugieren que los reclutas de *Diadema antillarum* buscan la protección de los adultos en esta fase del ciclo de vida. En nuestro caso, los juveniles se encontraban también mayoritariamente en el hábitat de los adultos, pero en pequeños agujeros o grietas inferiores a 3 cm, nunca debajo de los adultos. Este resultado nos permite especular con varias explicaciones. Por un lado, Bak (1985) sugiere que las superficies limpias de macroalgas son preferidas por las larvas de *D. antillarum* y, por otro, nosotros hemos obtenido que la presencia de algas del grupo funcional corticadas macrofitas como pueden ser las del tipo de los *Codium*, *Laurencia* y *Halopteris*, no son favorables para la presencia de reclutas, lo que parece apoyar la hipótesis de Bak. Estas algas están ligadas a las zonas de mayor hidrodinamia, lo que puede resultar desfavorable para el asentamiento de las larvas, como hemos podido comprobar (experimento de la influencia de la profundidad en el asentamiento) y se ha demostrado de igual forma para *Paracentrotus lividus* (Tomas *et al.*, 2004). Puede ocurrir que en estas zonas algales haya una mayor mortalidad de las larvas debido a que la hidrodinamia les impide sujetarse bien al sustrato (McEdward & Miner, 2001), como ocurre con los adultos (Alves *et al.*, 2001). Aunque, por otro lado y como habían sugerido Hunte & Younglao (1988), el bajo nivel de depredadores de los hábitats ramonados puede haber ayudado a que evolutivamente las larvas hayan seleccionado los hábitats con un elevado número de erizos. La depredación sobre los

reclutas determina de forma importante la presencia de los erizos (Tegner & Dayton, 1981; Keough & Downes, 1982; Ebert, 1983) y el comportamiento críptico que presentan las diferentes especies de equinoideos probablemente es una forma de escape frente a los depredadores (Carpenter, 1984; Verlaque, 1984; Hunte & Younglao, 1988; Levitan & Genovese, 1989; Sala & Zabala, 1996; Tomas *et al.*, 2004).

La depredación es un factor importante en la variación espacial y en nuestro caso puede estar influyendo en el reclutamiento diferente entre hábitats, aunque debemos señalar que la abundancia de depredadores específicos en islas como Tenerife es muy baja, casi insignificante (Tuya *et al.*, 2004a). Por otro lado, los últimos trabajos que se están realizando al respecto dan una tasa de depredación muy baja en la isla de Tenerife, incluso sobre los reclutas (Clemente *et al.*, en revisión). No obstante, está por demostrar la influencia que ejercen algunos peces como *Thalassoma pavo* sobre las tallas de post-asentamiento, puesto que este microcarnívoros es muy abundantes en las localidades estudiadas (Falcón *et al.*, en revisión). Es posible que la depredación por parte de invertebrados o peces pequeños, como el citado anteriormente, pueda jugar un papel importante en el reclutamiento. Mientras este tema se resuelve, por el momento y con los datos de que disponemos, parece que la variación espacial en el reclutamiento está definida en gran medida por la presencia de los adultos, en primer lugar, y por variables que caracterizan la complejidad del hábitat rocoso, como la inclinación y el número de agujeros.

Por último, en el contexto de la variación espacial, la migración de los juveniles de equinoideos es generalmente desechada, dadas las grandes distancias que deberían recorrer entre hábitats y las bajas tasas de movimiento detectadas en los juveniles (Rowley, 1989), o bien por la presencia de barreras físicas (Watanabe &

Harrold, 1991). En este sentido, debemos apuntar que durante los años de estudio nunca se observó un movimiento de reclutas de *Diadema* aff. *antillarum*, incluso en muestreos nocturnos, cuando presentan su mayor actividad de ramoneo (Tuya *et al.*, 2001). Debido al pequeño tamaño, en estos movimientos fuera de sus refugios serían vulnerables, incluso a depredadores que normalmente no se alimentan de esta especie. Por ello creemos que la migración en estas tallas no juega un papel importante en la variación espacial que hemos detectado.

4.4.3. ¿Se puede predecir el reclutamiento conociendo el asentamiento?

Como hemos visto anteriormente, existen multitud de factores que afectan al periodo de post-asentamiento e influyen en gran medida en el número de reclutas que se incorporan al hábitat de los adultos. Por un lado, la depredación ha sido señalada como factor fundamental en el control del reclutamiento en otros erizos (Tegner & Dayton, 1981; Keough & Downes, 1982; Ebert, 1983; Sala & Zabala, 1996), aunque en la situación actual parece ser baja, tanto en zonas del Caribe para *Diadema antillarum* (Bak, 1985) como en Canarias para *Diadema* aff. *antillarum* en zonas de blanquizal (Clemente *et al.*, en revisión). Por otro lado, la migración parece que debe ser de escasos centímetros en esta fase de reclutas, pues incluso los adultos presentan un rango medio de desplazamiento de 1,0-5,1 m (Tuya *et al.*, 2004c). Por lo tanto, en el presente caso de estudio, la variación espacial en el asentamiento parece controlar en gran medida las densidades de reclutas, por encima de otros factores como la depredación o la migración. Existe una alta correlación entre el asentamiento y el reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum*, fenómeno que ha sido puesto también de manifiesto por otros autores anteriormente, como Balch & Scheibling (2000) para *Strongylocentrotus droebachiensis* ($r^2=0,838$) y Lamare & Barker (2001) para

Evechinus chloroticus ($r^2=0,903$). En estos casos, eventos puntuales que influyan en el asentamiento tienen una gran importancia en las densidades de reclutas (Ebert, 1983).

4.4.4. Tendencia de las densidades de adultos: ¿explosión demográfica provocada por la falta de depredadores o por una combinación de factores?

Los resultados obtenidos sugieren que los procesos de reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum* están gobernados en gran medida por el asentamiento. Todo parece indicar que el aumento del asentamiento y reclutamiento observado en los últimos años está influyendo notablemente en las densidades poblacionales de los adultos. Es bien conocido que muchas poblaciones marinas están caracterizadas por pulsos ocasionales de reclutamientos masivos (Burkenroad, 1946; Ebert, 1983; Underwood & Fairweather, 1989). Sin embargo, creemos necesario completar los muestreos durante 2006, en diferentes localidades de las que disponemos de datos desde el año 2002, para poder afirmar estadísticamente que esta explosión observada en el reclutamiento ha influido en las densidades generales de adultos y extrapolar el fenómeno a la isla de Tenerife e incluso a toda Canarias.

Este hecho nos haría replantearnos las hipótesis que se han venido barajando a la hora de explicar la explosión de este herbívoro clave en la Macaronesia. Es posible que la disminución de sus depredadores potenciales no sea la única causa, sino que los pulsos relacionados con condiciones ambientales favorables pueden tener gran importancia. Esta nueva concepción plantearía, sin dudas, nuevas formas de actuación para la recuperación de algunas zonas altamente influenciadas por el ramoneo.

La presencia de una gran variación en el asentamiento y el reclutamiento hace necesario registrar una serie larga de datos para llegar a conocer que puede estar sucediendo, aunque todo parece indicar que el incremento de las temperaturas está favoreciendo el aumento de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* en los costas de Canarias, como veremos en el capítulo siguiente.

Capítulo 5. Las variables ambientales y la estrategia reproductiva de *Diadema* aff. *antillarum*



Capítulo 5

Las variables ambientales y la estrategia reproductiva de *Diadema aff. antillarum*

5.1. Introducción

Como se ha ido mencionando y discutido en los capítulos anteriores, son diversas las variables ambientales que se consideran influyentes en las diferentes fases del proceso reproductivo de los erizos (maduración, desove, asentamiento y reclutamiento). Por ello, en este capítulo, y sin preámbulos, abordaremos el estudio del desarrollo de dichas fases, en el caso *Diadema aff. antillarum* en Canarias en relación a la evolución de parámetros que han sido considerados como importantes en el control del ciclo reproductivo, como son la temperatura, duración del día, producción fitoplanctónica y producción del fitobentos (coberturas algales) (ver revisión en Pearse & Cameron, 1991; Balch & Scheibling, 2001). Además, se discutirá cómo han podido influir los cambios observados en la temperatura de las aguas canarias, desde 1948 hasta 2005, y los fenómenos paleoclimáticos en la expansión de las poblaciones del erizo.

5.2. Diseño de los muestreos y análisis de los datos

Durante aproximadamente dos años se han muestreado o medido mensualmente en dos localidades de Tenerife (Abades y Boca Cangrejo) las siguientes variables: índice gonadal (blanquizal y borde), asentamiento, reclutamiento, temperatura, duración del día, producción fitoplanctónica y coberturas algales (blanquizal).

Con el objetivo de valorar la influencia de las variables ambientales sobre la variación del índice gonadal, asentamiento y reclutamiento, se realizaron análisis de regresión múltiple (GLM) con los datos obtenidos en ambas localidades en conjunto. Se llevaron a cabo tres modelos de regresión múltiple, uno para cada variable dependiente mencionada. Las variables independientes elegidas para el caso del índice gonadal fueron: temperatura, duración del día, producción fitoplanctónica y cobertura algal. En el caso del asentamiento se eligieron las siguientes variables independientes: temperatura, duración del día, producción fitoplanctónica, cobertura algal e índice gonadal. Por último, para el reclutamiento se utilizaron las variables temperatura, duración del día, producción fitoplanctónica, cobertura algal, índice gonadal y asentamiento; como medida del reclutamiento se seleccionaron los individuos entre 4 y 6 mm, ya que son los primeros que se detectan en el hábitat adulto.

En el cálculo de las regresiones múltiples, para cada uno de los modelos se incluyeron los términos cuadráticos y cúbicos de las variables independientes, además de las columnas de datos con el desfase de un mes y dos meses, que se corresponden con los valores de las variables independientes un mes o dos antes de

la media del índice gonadal, del asentamiento y del reclutamiento; con ello, intentamos buscar la existencia de acoplamiento entre los ciclos de las variables dependientes y las independientes.

5.3. Resultados

Las temperaturas experimentan un incremento después de los meses de invierno (febrero-marzo) hasta alcanzar su máximo durante septiembre y octubre, que se sitúa entre los 24° y 25 °C, si bien el de 2004 fue superior al de 2003 en ambas localidades (Figuras 36 y 37).

En nuestra latitud la duración del día tiene un ciclo de días cortos durante los meses de noviembre, diciembre y enero, aumentando las horas de luz progresivamente hasta el mes de junio, donde alcanzan su máximo (Figuras 36 y 37).

El fitoplancton presenta un ciclo con periodos de producción mínima durante los meses de septiembre-octubre, aunque en ambas localidades el valor de este mínimo es superior durante el año 2004. Los máximos de producción primaria dependen de la localidad, en Abades aparece un pico claro en marzo de 2004 y otro menor en el mes de noviembre de 2003; posteriormente, se alcanza un incremento considerable durante el mes de marzo de 2005. Por otro lado, en la localidad de Boca Cangrejo aparecen dos picos durante el primer año de estudio, uno en el mes de noviembre de 2003 de menor intensidad y otro superior durante febrero de 2004; sin embargo, en el segundo año de estudio apareció un pico que superó a los anteriores

durante el mes de julio de 2004, así como otros dos altos durante enero de 2005 y abril de 2005 (Figuras 36 y 37).

En cuanto a las coberturas de algas bentónicas, existe un máximo claro en cada uno de los dos años estudiados durante el mes de abril para ambas localidades (Figuras 36 y 37).

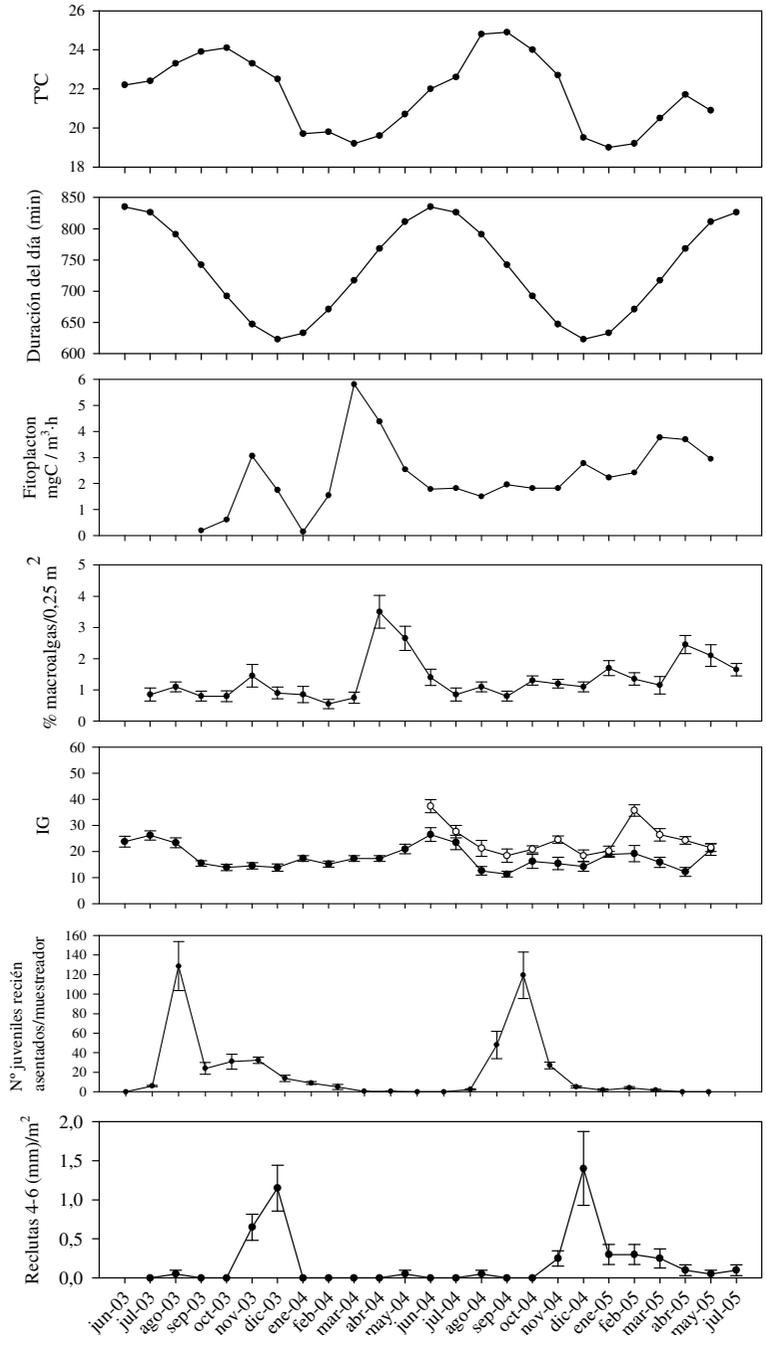
El patrón de variación del índice gonadal y el asentamiento (Figuras 36 y 37) ya fue descrito en los capítulos anteriores. En el caso de los reclutas entre 4 y 6 mm, se observa un pico claro durante los meses de noviembre-diciembre-enero en los dos años para ambas localidades.

La variación en el índice gonadal en el blanquizal está determinada por la duración del día elevada al cuadrado y al cubo, así como por la cobertura de macroalgas elevada al cubo con un desfase de dos meses (Tabla 26; Figura 38). Para el índice gonadal de borde se esperarían los mismos resultados, puesto que su correlación con el de blanquizal es alta (Figura 38).

Tabla 26. Resultados de la regresión lineal múltiple del índice gonadal sobre las variables independientes consideradas. Los coeficientes ² y ³ indican que la variable está elevada al cuadrado o al cubo respectivamente; -2 indica que la variable tiene dos meses de desfase.

Variables ind.	Coefficientes	ET	Coef. Std	P	Tolerancia
Constante	66,991	25,650	0,000	0,013	
Duración día ²	0,1527	0,000	-6,851	0,031	0,001
Duración día ³	0,0106	0,000	7,310	0,023	0,001
Macroalgas³-2	-0,0094	0,060	0,293	0,035	0,654

Modelo: F = 15,713; p<0,001, R²aj. = 0,518



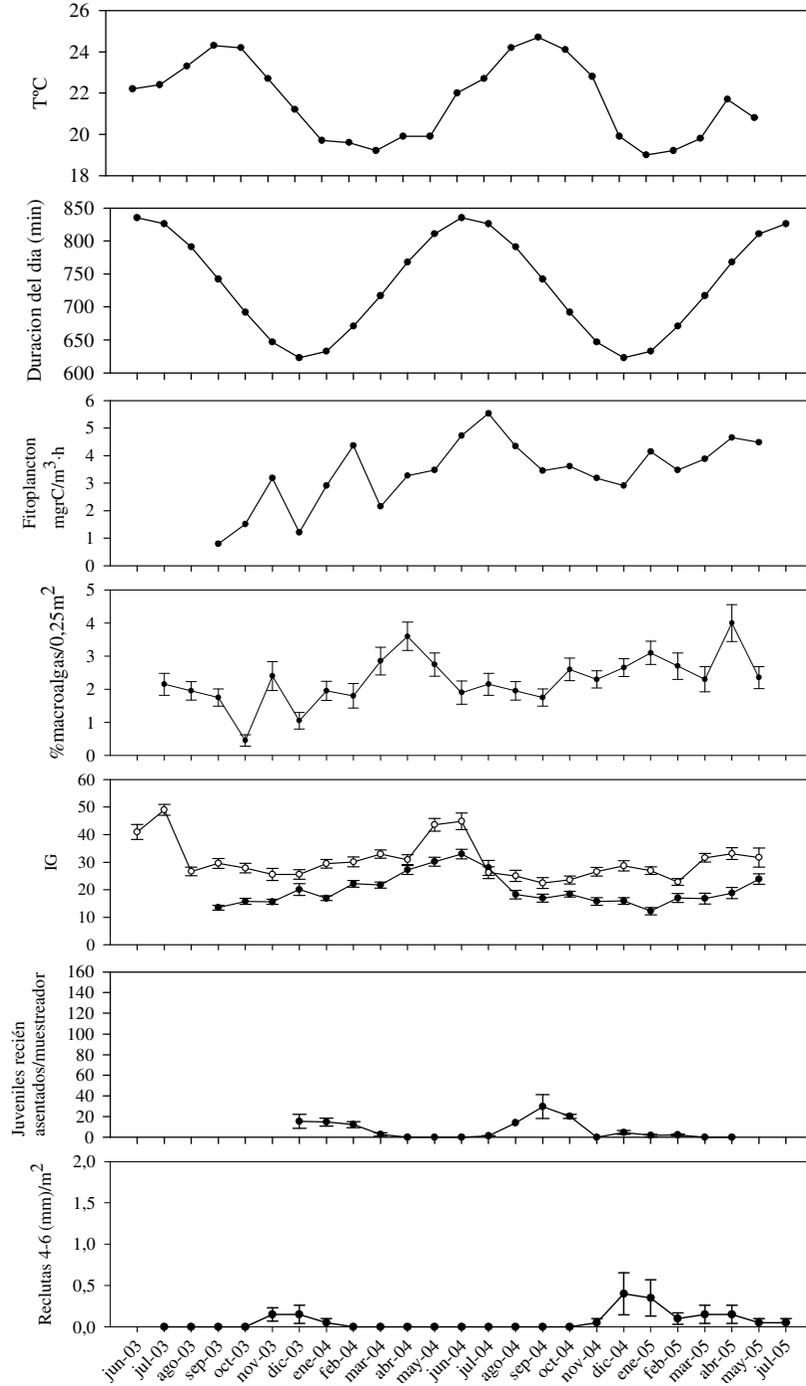


Figura 36. Evolución de las variables estudiadas en la localidad de Abades desde junio de 2003 hasta julio de 2005. En la gráfica de IG los círculos negros indican el hábitat blanquizal y los blancos el borde. (p. 174)

Figura 37. Evolución de las variables estudiadas en la localidad de Boca Cangrejo desde junio de 2003 hasta julio de 2005. En la gráfica de IG los círculos negros indican el hábitat blanquizal y los blancos el borde. (p. 175)

La variación en el asentamiento depende de la temperatura lineal sin desfase y también se ajusta con la temperatura elevada al cuadrado y al cubo. Al mismo tiempo, está relacionada negativamente con el fitoplancton con un desfase de dos meses (Tabla 27; Figura 38).

Tabla 27. Resultados de la regresión lineal múltiple del asentamiento sobre las variables independientes consideradas. Los coeficientes ² y ³ indican que la variable está elevada al cuadrado o al cubo respectivamente; -2 indica que la variable tiene dos meses de desfase.

VARIABLES IND.	COEFICIENTES	ET	COEF. STD	P	TOLERANCIA
Constante	-15539,897	4544,026	0,000	0,002	
Temperatura	2223,837	626,180	196,504	0,001	0,000
Temperatura ²	-105,800	28,651	-406,949	0,001	0,000
Temperatura ³	1,674	0,435	211,415	0,001	0,000
Fitoplancton-2	-0,821	0,198	-0,373	0,000	0,839

Modelo: F = 29,265; p<0,001, R²aj. = 0,769

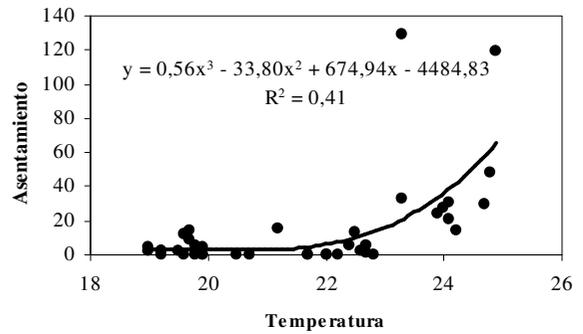
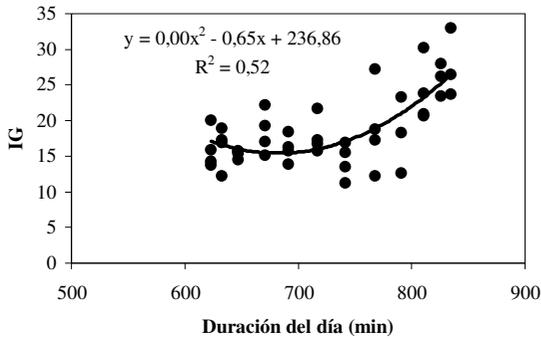
La variación en el ciclo del reclutamiento aparece relacionada negativamente con la duración del día, positivamente con las macroalgas con un mes de desfase y

negativamente con el fitoplancton con dos meses de desfase, aunque en estos últimos caso la relación es marginal (Tabla 28; Figura 38).

Tabla 28. Resultados de la regresión lineal múltiple del reclutamiento sobre las variables independientes consideradas. El coeficiente ³ indica que la variable está elevada al cubo y el -1 que la variable tiene un mes de desfase.

Variab. ind.	Coefficientes	ET	R ² parcial	P	Tolerancia
Constante	2,483	0,905		0,019	
Duración del día	-0,003	0,001	0,234	0,032	0,766
Macroalgas-1	0,431	0,205	0,659	2,104	0,340
Fitoplancton-2	-0,192	0,113	0,682	-1,704	0,318

Modelo: F =4,029; p<0,05, R²aj. =0,394



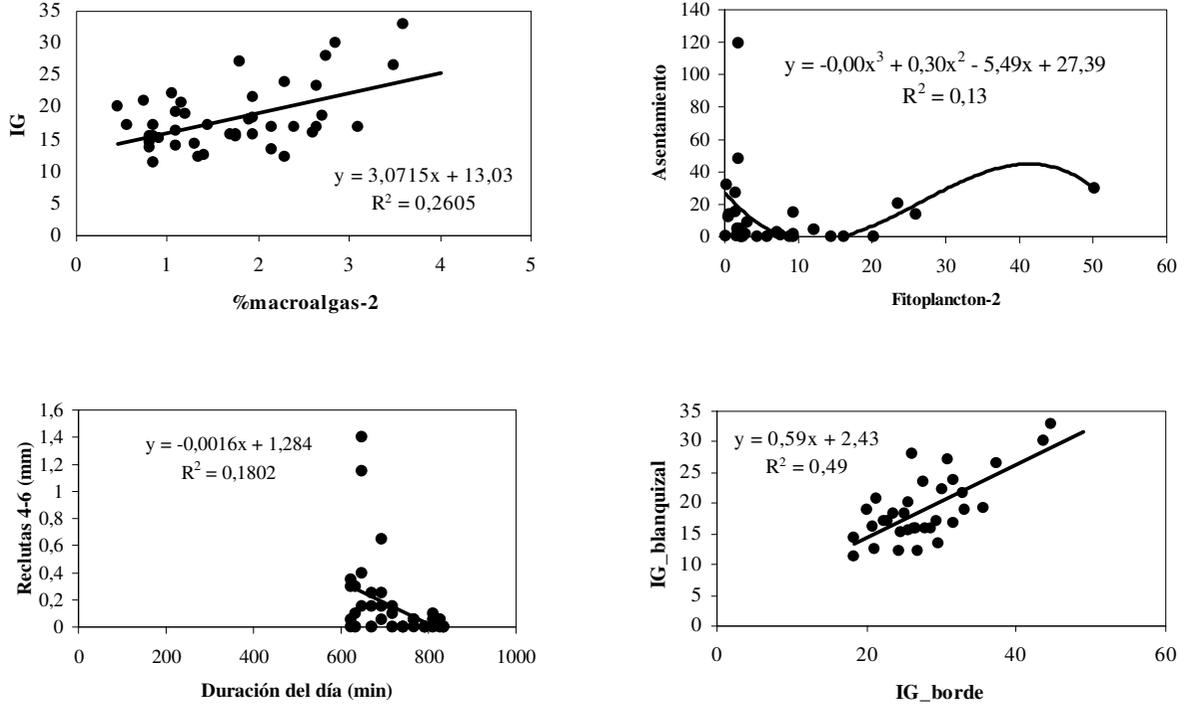


Figura 38. Gráficos de las regresiones parciales de las distintas variables dependientes sobre las independientes para los casos que presentaron una mayor sincronización.

La relación del IG de los erizos de blanquizar con la duración del día es exponencial, observándose que a partir de los 740-750 minutos de luz el índice gonadal crece rápidamente. Con el porcentaje de macroalgas de dos meses atrás la relación es lineal y positiva, es decir, cuanto mayor es el porcentaje de macroalgas mayor será el índice gonadal de los erizos dos meses después (Figura 38). Cabe esperar los mismos resultados para los índices gonadales de los erizos del borde, pues ambos presentan una relación lineal positiva (Figura 38).

El asentamiento está relacionado exponencialmente con la temperatura, y se puede observar como a partir de los 23° C aumenta rápidamente. La relación que guarda con el fitoplancton de dos meses atrás es negativa, aunque existen algunos datos que se escapan de la tendencia general (Figura 38). Por último, cabría esperar que el reclutamiento estuviera relacionado positivamente con el asentamiento (Figura 36 y 37), como hemos detectado en el capítulo 4 (Figuras 34), sin embargo los resultados de la regresión indican que está controlado por la duración del día, con la que presenta una relación negativa; los reclutas aparecen en un periodo donde las horas de luz alcanzan valores entre 600 y 700 min y posteriormente su presencia disminuye de forma rápida (Figuras 36, 37 y 38). A este respecto, conviene señalar que la falta de acoplamiento entre el ciclo del asentamiento y el reclutamiento, cuyos valores guardaban relación (ver capítulo 4), se debe a la propia naturaleza de los datos sometidos a regresión, ya que no se pudo registrar el asentamiento durante una parte del año 2003 (ago-sep-oct) en la localidad de Boca Cangrejo, donde seguramente tuvo lugar un pico de asentamiento, según los patrones obtenidos en la presente tesis (ver capítulo 4).

5.4. Discusión

5.4.1. Fases del ciclo biológico y variables ambientales

Los resultados muestran que el ciclo del índice gonadal, y por ende el de la gametogénesis (ver capítulo 3), mantiene un acople casi perfecto con la duración del día. El comienzo de la gametogénesis, que ocurre según los estudios histológicos

durante los meses de noviembre y diciembre en todas las localidades y hábitats estudiados, con ligeras diferencias, coincide con los días con menos horas de luz. El comienzo de los días cortos ha sido considerado con anterioridad como un estímulo de iniciación de la gametogénesis y utilización de las células nutricias en varias especies de erizos en zonas templadas (Pearse *et al.*, 1986; Walker & Lesser, 1998). Para *Diadema aff. antillarum* ocurre de diferente forma dependiendo del sexo, pues mientras que las hembras presentan división y crecimiento de las células nutricias y de los oocitos desde noviembre y diciembre, coincidiendo con los días cortos, los machos parecen retrasar el comienzo de la gametogénesis hasta los meses anteriores a la madurez sexual. Esta diferencia entre sexos se puede deber en gran medida a los mayores requerimientos energéticos de las hembras para el desarrollo y maduración de las gónadas (Lawrence & Lane, 1982).

Otras variables que se mostraron influyentes en alguna fase del ciclo reproductivo son la temperatura y la productividad de las aguas. El patrón general de las temperaturas superficiales en aguas de Canarias se repite anualmente, aunque con variaciones entre islas, localidades y con los años en cuanto a los máximos y mínimos. Durante los meses de invierno se produce una caída de las temperaturas del mar, que alcanzan su mínimo en febrero-marzo. El descenso de la temperatura provocan la rotura de la termoclina, establecida en los meses de verano y otoño, y facilita el ascenso de los nutrientes a las capas fóticas, desencadenando el aumento de la producción primaria pelágica durante los meses de febrero-marzo; este proceso tiene posteriormente un reflejo menor en mayo-junio, debido a la excreta del zooplancton (Braun, 1980; Braun & Molina, 1984). En nuestro caso, en aguas costeras, hemos detectado de igual forma los picos invernales de producción primaria, aunque aparece en algún caso (Boca Cangrejo) un pico mayor en el mes de julio de 2003. Es conveniente señalar que en las estaciones coteras los procesos

oceanográficos pueden alterarse con frecuencia con respecto a los patrones considerados normales, influyendo mucho circunstancias como la crecida de los barrancos con su aporte de nutrientes o los temporales que resuspenden los sedimentos.

El aumento de la producción fitoplanctónica primaveral se corresponde con la variación de las coberturas de macroalgas bentónicas, acoplándose bien, aunque con un ligero desfase, ya que los picos de cobertura algal se registran en marzo-abril en ambas localidades y en los años estudiados. La entrada de nutrientes en la columna de agua, como consecuencia de la rotura de la termoclina, favorece a un posterior desarrollo de las algas bentónicas. Este aumento anual de las coberturas algales representa una inyección de alimento en el ecosistema, que ocurre en pleno proceso gametogénico de los erizos, lo que supone una importante fuente de energía para el crecimiento de las gónadas. Durante los meses de abril-mayo-junio existe un alto porcentaje de erizos de ambos sexos en fase premadura y madura. El pulso observado en la disponibilidad de alimento bentónico favorece un crecimiento sustancial de las gónadas y de las células sexuales, como se había sugerido con anterioridad para Canarias (Hernández *et al.*, en prensa) y comprobado para otros equinoideos en otras partes del mundo (Lawrence *et al.*, 1997; Walker & Lesser, 1998).

El mayor porcentaje de individuos maduros para todas las localidades y hábitats se detectó en los meses de junio-julio. En este periodo los erizos se encuentran en disposición de desovar y en algunos casos ya lo han hecho. El bajo número de individuos encontrados con los acinos completamente llenos de óvulos o espermatozoides, tal como se ha detectado en otras especies de la familia Diadematidae (Pearse, 1970), nos hace intuir que el proceso final de maduración de

los óvulos y espermatozoides es relativamente rápido y está acoplado al ciclo lunar. En este sentido, el hecho de que hayamos recolectado los erizos en la fase creciente, parece haber influido, ya que en la especie caribeña se conoce que desova cerca de luna nueva (Illife & Pearse, 1982; Lessios 1984; Levitan, 1988a). Estos meses coinciden con los días más largos y el inicio del proceso de acortamiento de las horas de luz, lo que podría estar relacionado de igual forma con la expulsión de los gametos; en estudios realizados en condiciones de laboratorio, controlando el fotoperiodo y la temperatura, se consigue una producción continua de huevos viables con fotoperiodos de 780 min de luz para *Diadema antillarum* (Capo *et al.*, 2001). En nuestro caso, el desove se produce en rangos de fotoperiodo que van de 750 a 840 minutos de luz. La mayor parte de los individuos ha desovado por completo cuando se llega a los meses de finales de verano, agosto y septiembre. Estos datos parecen reforzar la hipótesis de que el fotoperiodo regula la maduración y el desove en *Diadema aff. antillarum*.

En el periodo de desove, que dura varios meses, tienen lugar la fertilización y desarrollo de las larvas en el plancton, fase coincidente con las máximas temperaturas registradas y que aceleran el desarrollo larvario (McEdward & Miner, 2001). Según Eckert (1998), el periodo larvario es 36 días para *Diadema antillarum*, aunque se puede extender dependiendo de las condiciones de disponibilidad de alimento y temperatura para su desarrollo (ver capítulo 4).

En el caso del erizo *Stroglyocentrotus droebachiensis* y otros invertebrados marinos se ha detectado que el desove se produce en respuesta a metabolitos secundarios generados por los “blooms” de fitoplancton, acoplándose así el periodo larvario a los máximos en la disponibilidad de alimento (Himmelman 1981; Starr *et al.*, 1990, 1991 y 1993). Por el contrario, en Canarias, *Diadema aff. antillarum* no

acopla su época de desove con el máximo de fitoplancton en la columna de agua, que tiene lugar algunos meses antes del desove.

Generalmente, el periodo larvario de *Diadema* aff. *antillarum* coincide con la época de temperaturas altas y estratificación de las aguas, que se corresponden con el nivel más bajo de nutrientes y de producción fitoplanctónica, aunque en el caso de Boca Cangrejo apareció un pico principal de fitoplancton justo en el periodo en el que las larvas se encontraban en el plancton. De todas formas, este fenómeno particular no parece haber influido en un incremento en el asentamiento posterior, si lo comparamos con la localidad de Abades donde no se registró ningún pico de fitoplancton en la misma época.

Los máximos de temperaturas, con los que se acopla perfectamente el asentamiento de *Diadema* aff. *antillarum*, parecen favorecer un rápido desarrollo de las larvas, que finaliza con la metamorfosis y asentamiento de las mismas. Es conocido que el aumento en las temperaturas favorece el desarrollo larvario de los equinoideos (Thorson, 1950; Himmelman, 1986; McEdward & Miner, 2001), y cabe esperar que en el caso de una especie de origen tropical como ésta, en una zona muy próxima a su límite de distribución septentrional, se vea favorecida por las temperaturas altas. Así, como pudimos comprobar, los máximos asentamientos se registraron en los años más cálidos de los estudiados (2003 y 2004 según los reanálisis de la NOAA ver Figura 40).

Otro factor importante a tener en cuenta durante la fase larvaria es la depredación, que reduce el número de individuos asentados (Thorson, 1950). Sin embargo, este periodo planctónico en Canarias coincide con una baja abundancia de los posibles predadores (Fernández de Puellas, 1987), lo que puede estar

favoreciendo la supervivencia; según la mencionada autora, en verano se obtienen los valores más bajos de biomasa del zooplancton. En contrapartida, la escasa disponibilidad de alimento para las larvas supone una desventaja para su desarrollo, si bien, en este periodo de estratificación de las aguas, la materia orgánica disuelta (DOM) y el “loop- microbiano” pueden estar jugando un papel importante. El gran tamaño que presenta la larva de *Diadema antillarum* unos 4,5 mm cada brazo (Eckert, 1998) supone una ventaja a la hora de capturar el alimento y se ha comprobado también que este hecho favorece la supervivencia en otras larvas de equinoideos (Olson & Olson, 1989; Strathmann, 1985; Herrera *et al.*, 1996).

A modo de conclusión (Figura 39), se puede señalar que la maduración y el asentamiento de *Diadema aff. antillarum* en Canarias están acoplados a los ciclos que siguen el fotoperiodo y la temperatura del agua; el ajuste con la temperatura es la norma general en muchos invertebrados marinos y se conoce como la “regla de Orton” (Thorson, 1950; Pearse & Cameron, 1991). Del mismo modo, el acople con el fotoperiodo no es extraño en zonas templadas y subtropicales, pues su variación está bien marcada y es consistente con los años en una misma latitud. Por lo que respecta al asentamiento, las temperaturas superiores a los 23°C desencadenan un aumento exponencial del mismo, lo que nos hace pensar que pulsos cálidos ocurridos en el pasado, con altas temperaturas veraniegas, han favorecido la aparición de tasas elevadas de asentamiento y aumentos consecuentes en el reclutamiento, que como ya vimos guardaban una clara correlación. En este sentido, Ebert (1983) indica que la abundancia de los equinoideos está determinada en último término por la ocurrencia de años buenos y años malos en el reclutamiento.

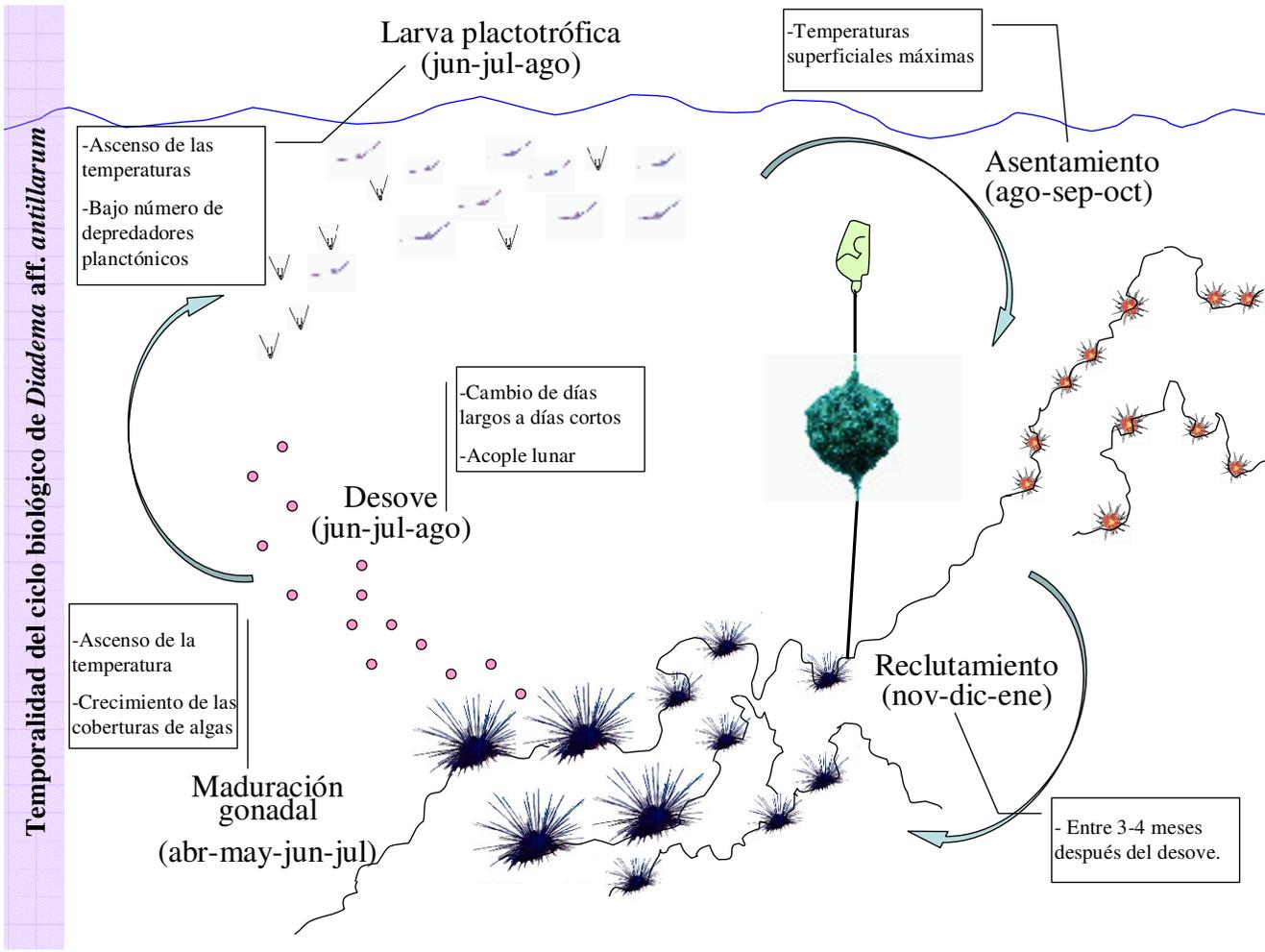


Figura 39. Esquema que recoge la temporalidad del ciclo biológico de *Diadema* aff. *antillarum* y los factores que puede estar controlando cada fase.-página anterior-.

5.4.2. Los cambios climáticos y su relación con las explosiones demográficas de *Diadema* aff. *antillarum*

Es bien conocido que los cambios en los parámetros oceanográficos afectan a gran escala a la expansión o reducción de las poblaciones de muchos organismos, controlando en último término su distribución y abundancia en los ecosistemas marinos. Sin embargo, la variación en el tiempo de estos parámetros puede ser generalmente pequeña y gradual, en comparación con los cambios en factores que afectan a nivel local, y por ende su influencia es difícilmente detectable en estudios de corta duración. De esta forma, procesos importantes que ocurren a gran escala pueden quedar enmascarados por fenómenos locales fácilmente detectables (Fogarty *et al.*, 1991; Underwood & Fairweather, 1989).

Un caso interesante de estudio son las especies del género *Diadema* (Lessios *et al.*, 2001a). Remontándonos en el tiempo, la primera expansión de *Diadema* aff. *antillarum* –especie a la que se le atribuye una separación de la caribeña datada genéticamente a finales del plioceno (aproximadamente 2 millones de años)- en las islas Canarias ocurrió hace unos 80.000-120.000 años (Garrido, 2003); en el Caribe tal fenómeno tuvo lugar hace no menos de 100.000 años para las poblaciones de *Diadema antillarum* e incluso puede ser anterior a la expansión en Canarias (Lessios *et al.*, 2001b). Por lo tanto, estos estudios genéticos demuestran que las expansiones principales de dichas especies han ocurrido antes de la influencia antrópica en los ecosistemas marinos. De la misma forma, es destacable la regresión que sufrió

Diadema antillarum debido a una mortalidad masiva que afectó a la mayor parte de la población del Caribe a principios de los años 80, de la cual no ha llegado a recuperarse 20 años después en áreas de Panamá (Lessios, 1988; Lessios, 2005), aunque sí muestra un ligero ascenso en otras zonas del Caribe (Chiappone *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2003). Tales hechos ponen de manifiesto que los cambios ambientales pueden afectar a gran escala a la abundancia y distribución de las especies, y conocer estos procesos nos permite acercarnos a una interpretación más correcta de los cambios a escala local.

En Canarias, el periodo de expansión citado con anterioridad coincide con el estadio isotópico 5e, que corresponde al último periodo interglaciar, la época del pleistoceno con el clima más parecido al actual, si bien la temperatura fue aún más alta que en nuestros días (Carracedo *et al.*, 2005). Durante este periodo el nivel del mar era unos cinco metros más alto que el actual y la corriente fría de Canarias cesó, produciéndose la llegada de fauna cálida (senegalesa) procedente de los trópicos (Meco *et al.*, 1997). Esta etapa paleoclimática ha sido denominada como “transgresión Jandiense”, por los yacimientos encontrados en la costa de Jandía (Fuerteventura), que contienen moluscos del género *Strombus* y corales del género *Siderastrea* actualmente distribuidos desde las islas de Cabo Verde hacia el sur. Estos yacimientos han sido datados en unos 125.000 años (Meco *et al.*, 1997), lo que parece coincidir con la edad que detecta Garrido (2003), mediante estudios genéticos, para la expansión de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*. Sin duda, los periodos cálidos favorecen la llegada y expansión de las especies tropicales en las zonas de frontera con otras regiones bioclimáticas, como está ocurriendo actualmente en Canarias (Brito *et al.*, 2005).

Los registros continuos de la temperatura superficial del mar desde el año 1948 hasta 2005 ponen de manifiesto una tendencia ascendente en el área de Canarias, con un aumento superior al medio grado en las temperaturas medias del verano (Figura 40). Este incremento coincide con los datos de tendencia general de la temperaturas de el resto del mundo (Sharp, 2004) y se puede observar como en los últimos años se alcanzan los valores máximos conocidos; la media del verano supera a menudo la frontera de los 23° C (Figura 40). Aunque no existen datos sobre el asentamiento y reclutamiento de *Diadema* aff. *antillarum* para periodos largos, podemos suponer, a la vista de los resultados obtenidos en esta tesis, que cuando se superó dicha frontera el asentamiento se incrementó notablemente. Esta hipótesis se apoya generalmente con registros de asentamiento en la localidad de Abades, ya que durante el año 2002, cuando las temperaturas veraniegas estuvieron por debajo de los 23° C (Figura 40), la media del asentamiento y posterior reclutamiento de *D.* aff. *antillarum* fue de 5,39 juveniles recientes /m² y 0,18 reclutas/m². Sin embargo, en 2003 y 2004, cuando las temperaturas veraniegas superaron claramente los 23° C, estos valores pasaron a ser de 15,31 juveniles recientes /m² y 3,14 reclutas/m² y de 16,2 juveniles recientes /m² y 5,2 reclutas/m², respectivamente; el aumento en el asentamiento y reclutamiento entre estos dos años se corresponde, de igual forma, con un incremento de las temperaturas (Figura 40). De manera coincidente con el aumento del asentamiento, también el porcentaje de supervivencia de los juveniles se incrementa con los años, pasando de un 3,34% durante 2002 a 32,10% en el año 2004.

El acople de la biología reproductiva de *Diadema* aff. *antillarum* con el patrón de temperaturas de Canarias, así como los resultados expuestos anteriormente, nos hacen pensar que los pulsos pasados de valores altos de la temperatura veraniega han podido favorecer una alta supervivencia larvaria en la fase crítica de vida

planctónica, contribuyendo directamente a crear pulsos en el reclutamiento y en la densidad de adultos posterior. En este sentido, los cambios que experimentaron las temperaturas del mar en el pasado y que provocaron la expansión del erizo en el Atlántico oriental parece que se están reproduciendo, y dando lugar a un incremento notable de las poblaciones. El aumento reciente de las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* es un hecho constatado (entre otras referencias, Brito *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2004a; Hernández *et al.*, 2005a) y parece deberse a una sinergia de factores antropogénicos y ambientales, jugando estos últimos un papel preponderante y a mayor escala que los primeros como hemos podido demostrar, si bien localmente las propias características de los ecosistemas pueden tener una incidencia importante, como ocurre en la isla de El Hierro.

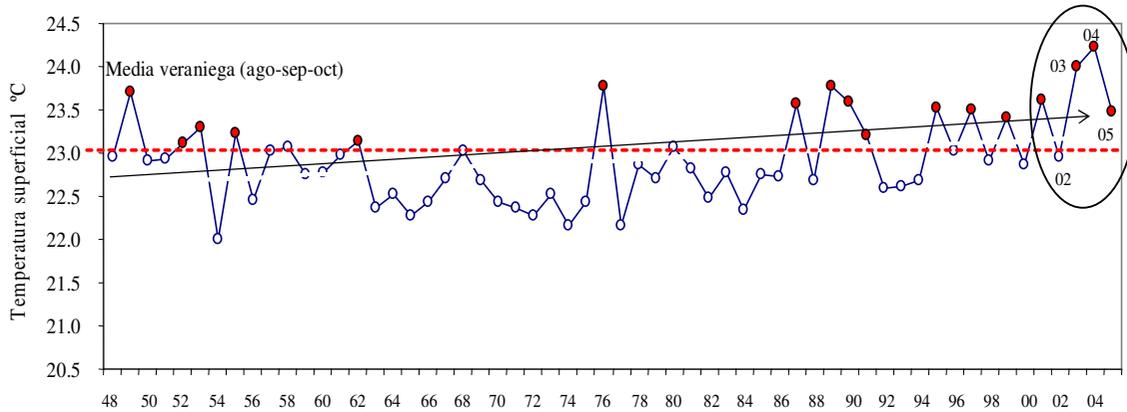


Figura 40. Temperatura superficial (SST) del mar en Canarias para los meses más cálidos (media para agosto-septiembre-octubre) en el periodo comprendido entre 1948 y 2005. La flecha negra marca la tendencia y la línea roja discontinua la frontera de los 23°C; los datos fueron calculados de los reanálisis de la NOAA (Kalnay *et al.*, 1996). Círculo negro = engloba los años de estudio de esta tesis.

En la situación actual, con la tendencia al incremento de la temperatura, de la sobrepesca y la contaminación, teniendo en cuenta las altas poblaciones del erizo existentes en muchas localidades de las Islas, la gran capacidad adaptativa de este macroinvertebrado y la baja redundancia trófica en general de los ecosistemas litorales canarios, las perspectivas son poco favorables. Se hace necesario un plan urgente de recuperación de los fondos que aborde diferentes posibilidades e involucre a la sociedad canaria.

Conclusiones



Conclusiones

- 1^a. Los estudios del índice gonadal ponen de manifiesto una clara estacionalidad en el desarrollo de las gónadas, con un máximo marcado en junio-julio y mínimos durante los meses de septiembre-octubre. El patrón se cumple para todas las localidades y años estudiados, si bien existe una clara variación en los valores del índice gonadal entre los erizos de blanquizal y el de los de borde, siendo muy superiores en estos últimos. Estas diferencias entre los hábitats disminuyen paulatinamente desde el año 2002 hasta 2005.
- 2^a. La gametogénesis sigue también un claro ciclo anual de variación, aunque presenta diferencias dependiendo del sexo. En las hembras comienza durante los meses de octubre-noviembre, hasta alcanzar la maduración en junio y julio, mientras que los machos retrasan el inicio de la gametogénesis hasta los meses anteriores a la maduración, si bien se alcanza en el mismo periodo que para las hembras. La época de desove está localizada entre los meses de junio, julio y agosto, ya que el mayor porcentaje de erizos desovados para ambos sexos aparece durante agosto, septiembre y octubre. Posteriormente comienza una fase de recuperación de las gónadas que finaliza en los meses de octubre y noviembre, cuando vuelve a empezar la gametogénesis.
- 3^a. No aparecen diferencias en la gametogénesis debidas al hábitat, aunque el grosor de la capa de células nutricias en los ejemplares de borde es superior a la de los erizos de blanquizal, debido a la mayor disponibilidad de alimento, lo que les permite aumentar el crecimiento de las gónadas.
- 4^a. Los estudios de inducción al desove muestran que existe un mayor porcentaje de erizos que desovan en el hábitat de borde en comparación con los de blanquizal.
- 5^a. En cuanto a la magnitud del desove y producción gamética, son los erizos de las zonas de borde quienes aportan una mayor cantidad de gametos *per capita* al stock general. Mientras que en los erizos de borde la

producción gamética se mantuvo siempre alta con los años, en el caso de los de blanquizal aumentó progresivamente desde el año 2002 hasta 2004.

- 6^a. El índice gonadal resulta ser un buen método para valorar la maduración de las gónadas, una vez conocemos el proceso gametogénico, puesto que presenta una correlación positiva con las tallas de oocitos y el grosor de la capa de espermatocitos.
- 7^a. El *sex ratio* no varió significativamente entre hábitats, si bien se observó un mayor número de hembras en el borde, y el hermafroditismo apareció como un fenómeno excepcional de muy baja frecuencia.
- 8^a. El asentamiento presenta una variación temporal y espacial clara, aunque el patrón de los máximos se repite entre las localidades y los años de estudio. Es un proceso básicamente unimodal, con un pico claro durante los meses de agosto, septiembre y octubre. En la localidad de Abades se detectó un incremento claro en el nivel de asentamiento con los años a lo largo del periodo estudiado.
- 9^a. Los experimentos de asentamiento por niveles de profundidad muestran que éste es mayor a profundidades superiores a 5 m, lo cual parece relacionarse con la menor hidrodinamia.
- 10^a. El reclutamiento presenta una gran variación temporal y espacial, si bien la aparición de los individuos más pequeños detectables (entre 4 y 6 mm) se produce en las diferentes localidades y años durante los meses de noviembre, diciembre y enero.
- 11^a. La presencia y abundancia de reclutas en una zona concreta está determinada positivamente por la presencia de adultos, la inclinación del sustrato y el número de agujeros, y negativamente por la cobertura de macrófitos corticados.
- 12^a. El asentamiento y el reclutamiento mantienen una correlación positiva alta, por lo que las variaciones en el asentamiento influyen directamente en el reclutamiento de los juveniles que incorporan al hábitat adulto.
- 13^a. Se observa una clara tendencia de aumento del asentamiento y reclutamiento entre el año 2002 y 2004 en la localidad de Abades. De igual

forma, el porcentaje de supervivencia aumenta en este periodo de tiempo, aunque se mantiene en valores bajos.

- 14^a. La densidad de adultos en las localidades estudiadas presentó una variación temporal y espacial grande, registrándose un aumento claro para los años 2005 y 2006 en las localidades de Abades y Boca Cangrejo.
- 15^a. El incremento del índice gonadal y la gametogénesis están determinados por la duración del día y la cobertura de macroalgas de dos meses antes. Los fotoperiodos cortos parecen desencadenar el inicio de la gametogénesis durante octubre y noviembre y, posteriormente, la mayor disponibilidad algal primavera acelera la maduración.
- 16^a. El asentamiento está determinado por las temperaturas máximas, cuando éstas superan el límite de los 23°C se desencadena un aumento exponencial del número de post-larvas y juveniles recientes asentados.
- 17^a. El reclutamiento está definido por los picos de asentamiento anteriores, si bien y con los datos estudiados su ciclo no muestra relaciones claras con otras variables.
- 18^a. Conociendo la estrategia reproductiva de *Diadema aff. antillarum*, parece claro que el aumento de las temperaturas que han experimentado las aguas superficiales de las islas Canarias favorece a la expansión de este herbívoro clave. Las medias veraniegas superiores a 23° C son especialmente influyentes en el asentamiento de las larvas y por consiguiente en el reclutamiento posterior. Estos pulsos generados en los veranos muy cálidos contribuyen a mantener altas las densidades poblacionales, si bien localmente otros factores pueden tener gran influencia.

Bibliografía



Bibliografía

- Abreu, A.D., R. Araújo, M.J. Biscoito, M.A. Malaquias & P.N. Gomes (1995) Fauna marinha da Madeira. *Jornal da Madeira Magazine, Funchal*, 200 pp.
- Aguilera, F., A. Brito, C. Castilla, A. Díaz, J.M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez, F. Sabaté & J. Sánchez (1994) *Canarias: economía, ecología y medio ambiente*. Ed. Francisco Lemus. La Laguna, 361 pp.
- Alves, F., L.M. Chícharo, E. Serrao & A.D. Abreu (2001) Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). *Sci. Mar.*, 65: 383-392.
- Alves, F., L.M. Chícharo, E. Serrao & A.D. Abreu (2003) Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Sci. Mar.*, 67: 307-311.
- Andrew, N.L. (1993) Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*, 74: 292-302.
- Azam, F. & A.Z. Worden (2004) Microbes, molecules, and marine ecosystems. *Science*, 303: 1622-1624.

- Bacallado, J.J., A Brito, T. Cruz, M. Carrillo & J. Barquín (1987) *Proyecto Bentos II. Anexo: Estudio de la biología del Erizo de Lima (Diadema antillarum)*. Informes de la Consejería de Agricultura y Pesca del Gobierno de Canarias.
- Bacci, G. (1954) Alcuni casi di inversione sessuale nei ricci di mare. *B. Zool.*, 21: 45-49.
- Bak, R.P.M. (1985) Recruitment patterns and mass mortalities in the sea urchin *Diadema antillarum*. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, 5: 267-272.
- Bak, R.P.M., M.J.E. Carpay & Van Steveninck Ruyter (1984) Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curaçao. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 105-108.
- Balch, T. & R.E. Scheibling (2000) Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 205: 139-154.
- Balch, T. & R.E. Scheibling (2001) Larval supply, settlement and recruitment in echinoderms. En: M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.) *Echinoderm Studies*. 6. A. A. Balkema. Róterdam, pp. 1-83.
- Balch, T., B.G. Hatcher & R.E. Scheibling (1999) A major settlement event associated with minor meteorologic and oceanographic fluctuations. *Can. J. Zool.*, 77: 1657-1662.

-
- Balch T., R.E. Scheibling, L.G. Harris, C.M. Chester & S.M.C. Robinson (1998) Variation in settlement of *Strongylocentrotus droebachiensis* in the northwest Atlantic: Effect of spatial scale and sampling method. En: Mooi & Telford (eds) *Echinoderms*. Balkema, Rotterdam.
- Barnes, H. & H.T. Powell (1950) The Development, General Morphology and Subsequent Elimination of Barnacle Populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, After a Heavy Initial Settlement. *J. Animal. Ecol.*, 19: 175-179.
- Basterretxea, G. (1994) *Influencia de las estructuras oceanográficas mesoescales sobre la producción primaria en la región Canaria*. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 113 pp.
- Bauer, J.C. (1976a) Growth, aggregation and maturation in the echinoid *Diadema antillarum*. *Bull. Mar. Sci.*, 26(2): 273-277.
- Bauer, J.C. (1976b) On the growth of a laboratory-reared sea urchin, *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea). *Bull. Mar. Sci.*, 32(2): 643-645.
- Behrens, M.D. & K.D. Lafferty (2004) Effects of marine reserves and urchin disease on southern Californian rocky reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 279: 129-139.
- Bernard, F.R. (1977) Fisheries and reproductive cycle of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, in British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 604-610.
-

- Boidron-Metairon, I.F. (1995) Larval nutrition. En: L. McEdward (ed.) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press Marine Science Series. Florida, pp. 223-248.
- Bonar, D.B., S.L. Coon, M. Walch, R.M. Weiner & W. Fitt (1990) Control of oyster settlement and metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues. *Bull. Mar. Sci.*, 46: 484-498.
- Booolotian, R.A. (1960) Reproductive Physiology. En: R.A. Booolotian (ed.) *Physiology of Echinodermata*. Interscience Publishers, New York, pp. 561-614.
- Booolotian, R.A. & A.R. Moore (1956) Hermaphroditism in echinoids. *Biol. Bull.*, 111: 328-335.
- Booth, D.J. & D.M. Brosnan (1995) The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Ad. Ecol. Res.*, 34: 309-385.
- Bosh, I., R.B. Rivkin & S.P. Alexander (1989) Asexual reproduction by oceanic planktotrophic echinoderm larvae. *Nature*, 337: 169-170.
- Braun, J.G. (1980). Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5(285): 147-154.
- Braun, J.G. & R. Molina (1984) El Mar. El Atlántico en el área de Canarias. En: *Geografía de Canarias: geografía física*. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife, pp. 18-28.

- Braun, J.G., I. Orzaiz, J.D. De Armas & F. Real. (1985) Productividad y biomasa del ultraplankton, nanoplankton y fitoplankton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.*, 2(1): 192-204.
- Breen, P.A., W. Carolsfield & L. Yamanaka (1985) Social behaviour of juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus fransiscanus* (Agassiz). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 92: 45-61.
- Brewin, P.E., M.D. Lamare, J.A. Keogh & P.V. Maladenov (2000) Reproductive variability over a four year period in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from differing habitats in New Zealand. *Mar. Biol.*, 137: 543-557.
- Brito, A. & J.M. Falcón (1990) Contribución al conocimiento de la distribución y ecología de *Chilomycterus atringa* (Pisces, Diodontidae). *Vieraea*, 19: 271-275.
- Brito, A., T. Cruz, E. Moreno & J.M. Pérez (1984) Fauna Marina de las Islas Canarias. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*. Ed. Edirca. Las Palmas de G.C., pp. 42-65.
- Brito, A., R. Herrera, J.M. Falcón, J.A. García-Charton, J. Barquín & A. Pérez-Ruzafa (1999) Contribución al conocimiento de la ictiofauna de las islas de Cabo Verde. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 11: 27-41.

- Brito, A., J.M. Falcón, J.G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández (2001) *Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquizal en la reserva marina de La Graciosa*. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias, 36 pp.
- Brito, A., J.C. Hernández, J.M. Falcón, N. García, G. González-Lorenzo, M.C. Gil-Rodríguez, A. Cruz-Reyes, G. Herrera, A. Sancho, S. Clemente, E. Cubero, D. Girard & J. Barquín (2004) El Erizo de lima (*Diadema antillarum*) una especie clave en los fondos rocosos litorales de Canarias. *Makaronesia*, 6: 68-86.
- Brito, A., J.M. Falcón & R. Herrera (2005) Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con lo cambios ambientales y actividades antrópicas. *Vieraea*, 33: 515-525.
- Burke, R.D. (1980) Podial sensory receptors and the induction of metamorphosis in echinoids. *J. Exp. Mar. Ecol. Biol.*, 47: 223-234.
- Burke, R.D. (1984) Pheromonal control of metamorphosis in the Pacific sand dollar, *Dendraster excentricus*. *Science*, 255: 442-443.
- Burkenroad, M.D. (1946) Fluctuations in abundance of marine animals. *Science*, 103: 684-686.
- Butman, C.A. (1987) Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 25: 113-165.

- Byrne, M. (1990) Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered habitat on the west coast of Ireland. *Mar. Biol.*, 104: 275-289.
- Byrne, M., N.L. Andrew, D.G. Worthington & P.A. Brett (1998) Reproduction in the diadematoid sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. *Mar. Biol.*, 132: 305-318.
- Cabrera, M. & A. Sancho (1999) Proyecto de erradicación del Erizo de Lima. *Medio Ambiente Canarias*, 12: 12-14.
- Caley M.J., M.H. Carr, M.A. Hixon, T.P. Hughes, G.P. Jones & B.A. Menge (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 477-500.
- Cameron, R.A. & R.T. Hinegardner (1974) Initiation of metamorphosis in laboratory cultured sea urchins. *Biol. Bull.*, 146: 335-342.
- Cameron, R.A. & S.C. Schroeter (1980) Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 2: 243-247.
- Capo, T.R., A. Boyd, J.C. Bauer, D. Cole, M. Miller & A. Szmant (2001) Spontaneous spawning of *Diadema antillarum* under photo-thermal control: an essential step for year-round laboratory culture. Presented at Marine Ornamentals – Collection, Culture, and Conservation (abstract), Nov. 26.

- Carpenter, R.C. (1984) Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Mar. Biol.*, 82: 101-108.
- Carpenter, R.C. (1986) Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol. Monogr.*, 56: 345-363.
- Carracedo, J.C., F.J. Pérez & J. Meco (2005) La gea: análisis de una isla en estado post-erosivo de desarrollo. En: O. Rodríguez (ed.), *Patrimonio natural de la isla de Fuerteventura*. Cabildo de Fuerteventura-Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias-Centro de la Cultura Popular Canaria. Santa Cruz de Tenerife, pp. 27-44.
- Casañas, A., H.H. Larsen & R. Haroun (1998) Developmental stages of blanquizar to herbivory by the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi (Echinoidea: Diadematidae) in the Canary islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 5: 139-146.
- Cellario, C. & L. Fenaux (1990) *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in culture (larval and benthic phases): Parameters of growth observed during two years following metamorphosis. *Aquaculture*, 84: 173-188.
- Chia, F.S. (1978) Perspectives: settlement and metamorphosis of marine invertebrates larvae. En: F.S. Chia & M.E. Rice (eds.) *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. Elsevier, New York, pp. 283-285.

- Chia, F.S. & R.B. Burke (1978) Echinoderm metamorphosis: fate of larval structures. En: F.S. Chia & M.E. Rice (eds.) *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*, ed. Elsevier, New York, pp. 219-234.
- Chiappone M., D.W. Swanson, S.L. Miller & S.G. Smith (2002) Large-scale surveys on the Florida Reef Tract indicate poor recovery of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Coral Reefs*, 21: 155-159.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito (en revision) Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* at barrens grounds of the Canary Islands: A manipulative experiment.
- Coon, S.L., D.B. Bonar, R.M. Weiner (1985) Induction of settlement and metamorphosis of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), by L-DOPA and catecholamines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 94: 211-221.
- Coon, S.L., W. Fitt & D.B. Bonar (1990a) Competence and delay of metamorphosis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Biol.*, 106: 379-387.
- Coon, S.L., M. Walch, W. Fitt, R.M. Weiner & D.B. Bonar (1990b) Ammonia induce settlement behaviour in oyster larvae. *Biol. Bull.*, 179: 297-303.
- Cowen R.K., K.M.M. Lwiza, S. Sponaugle, C.B. Paris & D.B. Olson (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857-859.

- Davic, R.D. (2000) Ecological dominants vs. keystone species: A call for reason. *Conservation Ecology*, 4(1): r2. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/resp2>.
- Davic, R.D. (2002) Herbivores as keystone predators. *Conservation Ecology*, 6(2): r8. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/resp8>.
- Davic, R.D. (2003) Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology*, 7(1): r11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11>
- Davis A.R. (1987) Variation in recruitment of the subtidal colonial ascidian *Podoclavella cylindrical* (Quoy & Gaimard): the role of substratum choice and early survival. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 106: 57-71.
- Davis A.R. (1988) Effects of variation in initial settlement on distribution and abundance of *Podoclavella moluccensis* Sluiter. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 117: 157-167.
- Dawes, C.J. (1998) *Marine Botany*. Ed. J. Wiley & Sons, Inc. New York, 480 pp.
- Dayton, P.K. (1975) Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algae community. *Ecol. Monogr.*, 45:137-159.

-
- Dayton, P.K., R.J. Rosenthal, L.C. Mahan & T. Antezana (1977) Population structure and foraging biology of the predaceous Chilean asteroid *Mellenaster gelatinosus* and the scape biology of its prey. *Mar. Biol.*, 39: 361-370.
- De Leo, G.A. & S. Levin (1997). The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* 1(1): 3. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3>.
- Dix, T.G. (1970) Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. 2. Movement. *NZ. J. Mar. Fresh.*, 4: 267-77.
- Duffy, J.E. & M.E. Hay (2001) The ecology and evolution of marine Consumer-Prey interactions. En: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (eds) *Marine community ecology*. Sunderland, Mass, Sinauer, pp. 131-157.
- Duggins, D.O. (1989) Kelp beds and sea urchins: an experimental approach. *Ecology*, 61: 447-453.
- Ebert, T.A. (1975). Growth and mortality of post-larval echinoids. *Amer. Zool.*, 15: 755-775.
- Ebert, T.A. (1981) Estimating mortality from growth parameters and a size distribution when recruitment is periodic. *Limnol. Oceanogr.*, 26(4): 764-769.
- Ebert, T.A., (1983) Recruitment in echinoderms. En: M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.) *Echinoderm studies*, vol. 1. Balkema, Rotterdam, pp. 169-203.

- Ebert, T.A. (1999) *Plant and animal populations. Methods in demography*. Academic Press, San Diego.
- Ebert, T.A. (2001) Growth and survival of post-settlement sea urchins. En: J.M. Lawrence (ed.) *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands, pp. 79-102.
- Ebert, T.A., S.C. Schroeter & J.D. Dixon (1991) *Studies of the feasibility of the sea urchin enhancement in California*. En: Final Tech Rep FG9310. California Department of Fish and Game, Sacramento, California, pp. 1-21.
- Ebert, T.A., S.C. Schroeter, J.D. Dixon & P. Kalvass (1994) Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 41-52.
- Eckert, G.L. (1998) Larval development, growth and morphology of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Bull. Mar. Sci.*, 63(2): 443-451.
- Edmunds P.J. & R.C. Carpenter (2001) Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *PNAS* 98: 5067–5071.
- Estes J.A. & J.F. Palmisiano (1974) Sea otters: their role in structuring near shore communities. *Science*, 185: 1058-1060.

Estes, J.A., M.T. Tinker, T.M. Williams & D.F. Doak (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282: 473–6.

Falcón, J.M., S.A. Bortone, A. Brito & C.M. Bundrick (1996) Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Mar. Biol.*, 125: 215-231.

Falcón J.M., J.C. Hernández, N. García, S. Clemente & A. Brito (en revisión) Relationships between the population abundance of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* and algae cover and with the littoral rock-substrate fish communities, with special attention to the herbivorous fishes in the Canary Islands.

Fenaux, L., C. Cellario & M. Etienne (1985) Croissance de la larve de l'oursin *Paracentrotus lividus*. *Mar. Biol.*, 86: 151-157.

Fernández de Puellas, M.L. (1987) Evolución anual del microzooplancton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 4(2): 79-90.

Fogarty, M.J., M.P. Sissenwine & E.B. Cohen (1991) Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends Ecol. Evol.*, 6(8): 241-246.

Forcucci, D. (1994) Population density, recruitment and 1991 mortality event of *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 54: 917-928.

- Foreman, R.E. (1977) Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Helgoland. Wiss. Meer.*, 30: 468-484.
- Frantzis A., J.F. Berthon & F. Maggiore (1988) Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoïdea regularia) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la baie de Port Cros (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros. Natl. Park.*, 14: 81-140.
- Fraschetti, S., A. Giangrande, A. Terlizzi & F. Boero (2003) Pre and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanol. Acta*, 25: 285-295.
- Fuji, A. (1960a) Studies on the biology of the sea urchin I. Superficial and histological changes in gametogenic process of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 11: 1-14.
- Fuji, A. (1960b) Studies on the biology of the sea urchin II. Reproductive cycle of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 11: 49-57.
- Gage, J.D. (1987) Growth of the deep-sea irregular sea urchins *Echinosigra phiale* and *Hemiaster expergitus* in the Rockall Trough (N.E. Atlantic Ocean). *Mar. Biol.*, 96: 19-30.
- Gage, J.D. & P.A. Tyler (1985) Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus affinis*. *Mar. Biol.*, 90: 41-53.

- Gago, J., P. Range & O. Luís (2001) Growth, reproductive biology and habitat selection of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the coastal waters of Cascais, Portugal. En: Féral & David (eds.) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam, pp. 269-276.
- Gayanilo, J.R., F.C.P. Sparre & D.P. Pauly (2002) FAO-ICLARM Stock Assessment Tools, FISAT. FAO, Roma, 1.2.0 version.
- García-Charton (1999) *Estructura espacial, dinámica temporal y hábitat del poblamiento de peces litorales mediterráneos*. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Murcia, 343 pp.
- Garrido, M. (2003) *Contribución al conocimiento de Diadema antillarum Philippi 1845, en Canarias*. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 107 pp.
- Garrido, M.J. & R.J. Haroun (2001) Comparative study of the gonadal index of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) by two methods at Gran Canaria Island (Spain). *Arquipélago. Life and Marine Science*. Supplement 2 (Part B): 77-81.
- Garrido, M.J., R.J. Haroun & H.A. Lessios (2000) Annual reproductive periodicity of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Canary Island. *Bull. Mar. Sci.*, 67(3): 989-996.

- Ghiselin, M.T. (1987) Evolutionary aspects of marine invertebrate reproduction. En: A.C. Giese, J.S. Pearse & V.B. Pearse (eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates* Vol. IX *General aspect: seeking unity in diversity*, The Boxwood Press, California, pp. 609-665.
- Gladfelter, W.B. (1978) General ecology of the cassiduloid urchin *Cassidulus caribbearum*. *Mar. Biol.*, 47: 149-160.
- Gonor, J.J. (1973) Sex ratio and hermafroditism in Oregon intertidal populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mar. Biol.*, 19: 278-280.
- Gosselin, P. & M. Jangoux (1996) Induction of metamorphosis in *Paracentrotus lividus* larvae (Echinodermata, Echinoidea). *Oceano. Acta*, 19(3-4): 293-296.
- Gosselin, P. & M. Jangoux (1998) From competent larva to exotrophic juvenile: a morphofunctional study of the perimetamorphic period of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea). *Zoomorphology*, 118: 31-43.
- Grabowsky, J.H. (2004) Habitat complexity disrupts predator prey interactions but not the trophic cascade on oyster reefs. *Ecology*, 85: 995-1004.
- Graham, M.H. (2004) Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems*, 7: 341-357.
- Grosjean, P. (2001) *Growth model of the reared sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816)*. Tesis doctoral (no publicada). Universite Libre De Bruxelles, 271 pp.

- Grosjean P., C. Spirlet & M. Jangoux (1996) Experimental study of growth in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Echinodermata). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 201: 173-184.
- Harmelin J.G., C. Bouchon, C. Duval & J.S. Hong (1980) Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). Eléments pour un inventaire quantitatif. *Trav. Sci. Parc. Nation. Port-Cros*, 6: 25-38.
- Harris L.G., B. Rice & E.C. Nestler (1994) Settlement, early survival and growth in a southern Gulf of Maine population of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller). En: B. David, A. Guille, J.P. Féral & M. Roux (eds.) *Echinoderms through Time*, A.A. Balkema, Rotterdam.
- Harrold, C. & D.C. Reed (1985) Food Availability, Sea Urchin Grazing, and Kelp Forest Community Structure. *Ecology*, 66: 1160-1169.
- Harrold, C., S. Lisin, K.H. Light & S. Tudor (1991) Isolating settlement from recruitment of sea urchins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 147: 81-94.
- Hart, M.W. & R.E. Scheibling (1988) Heat waves, baby booms, and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol.*, 99(2): 167-176.
- Harvey, E.B. (1956) Sex in sea urchins. *Pubbl. Sta. Zool. Napoli.*, 28: 127-135.

- Hawkins C.M. & J.B. Lewis (1982) Ecological energetics of the tropical sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in Barbados, West Indies. *Estuarine Coast. Shelf. Sci.*, 15: 645-669.
- Hay, M.E. (1984) Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology*, 65: 446-454.
- Hereu, B., M. Zabala, C. Linares & E. Sala (2004) Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Mar. Biol.*, 144: 1011-1018.
- Hernández, J.C. (2003) *Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo Diadema antillarum Philippi, 1845 (Echinoidea: Diadematidae)*. Tesis de Licenciatura (no publicada). Universidad de La Laguna, 49 pp.
- Hernández, J.C., G. González-Lorenzo, N. García & A. Brito (2003) Descripción de las primeras fases juveniles de la forma del Atlántico oriental del erizo *Diadema antillarum* Philippi, 1845 (Echinoidea: Diadematidae). *Vieraea*, 31: 39-44.
- Hernández, J.C., S. Clemente, J.M. Falcón, A. Brito, & J. Barquín (2005a) Valoración de las Reservas Marinas de Canarias como herramienta de ordenación para el control de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae). *Vieraea*, 33: 399-418.
- Hernández, J.C., S. Clemente, A. Brito, J.M. Falcón, N. García & J. Barquín (2005b) Estado de las poblaciones de *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae)

y del recubrimiento de macroalgas en las Reservas Marinas de Canarias: patrones de distribución espacial. *Vieraea*, 33: 367-383.

Hernández, J.C., K. Toledo, D. Girard, S. Clemente, E. Cubero & A. Brito (2005c) Descripción de la post-larva y primeras fases juveniles de tres equinoideos presentes en las islas Canarias: *Diadema antillarum* Philippi, 1845, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) y *Arbaciella elegans* Mortensen, 1910. *Vieraea*, 33: 385-397

Hernández, J.C., A. Brito, E. Cubero, D. Girard, G. González-Lorenzo & J.M. Falcón (2006) Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands using an experimental larval collector. *Bull. Mar. Sci.*, 78(2): 271–279.

Hernández, J.C., A. Brito, N. García, M^a.C. Gil-Rodríguez, G. Herrera, A. Cruz-Reyes & J. M. Falcón (en prensa) Spatial and seasonal variation of the gonad index of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands. *Sci. Mar.*

Herrera, J.C., S.K. McWeeney & L.R. McEdward (1996) Diversity of energetic strategies among echinoid larvae and the transition from feeding to nonfeeding development. *Oceanol. Acta*, 19: 313-321.

Herrera, R. (1998) *Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguín (Gran Canaria) y Lanzarote*. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 309 pp.

Herrera, R., M. Garrido & L. Moro (2000) ¿Pierde biodiversidad el medio marino canario? Los banquizales y el erizo *Diadema antillarum* (Parte I). *Medio Ambiente Canarias*, 17, [online] <http://www.gobcan.es/medioambiente/revista/2000/17/234/>.

Herrera-López, G., A. Cruz-Reyes, J.C. Hernández, N. García, G. González-Lorenzo, M.C. Gil-Rodríguez, A. Brito & J.M. Falcón (2004) Alimentación y diversidad algal en la dieta del erizo *Diadema antillarum* en Tenerife, islas Canarias. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, 15: 129-141.

Higdon, J.W. (2002) Functionally dominant herbivores as keystone species. *Conservation Ecology* 6(2): r4. [online] URL: [http://www.consecol.org/vol6/iss2/ resp4](http://www.consecol.org/vol6/iss2/resp4).

Highsmith, R.C. (1982) Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adult and sand dollar beds. *Ecology*, 63: 329-337.

Himmelman, J.H. (1981) Synchronization of spawning in marine invertebrates by phytoplankton. En: W.H. Clark & T.S. Adams (eds.) *Advances in invertebrate reproduction*. Vol. II. Elsevier, North Holland, pp. 3-19.

Himmelman, J.H. (1986) Population biology of green sea urchins on rocky barrens. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 33: 295-306.

- Himmelman, J.H. & Y. Lavergne (1985) Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence estuary. *Nat. Can.*, 112: 143–154.
- Hinegardner, R. (1975) Care and handling of sea urchin eggs, embryos, and adults (principally North American species). En: G. Czihak (ed.) *The sea urchin embryo-Biochemistry and morphogenesis*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 10-25.
- Hunte, W. & D. Younglao (1988) Recruitment and population recovery of *Diadema antillarum* (Echinodermata, Echinoidea) in Barbados. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45: 109-119.
- Hunter, M.D. & P.W. Price (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73: 724-732.
- Idrisi, N., T.R. Capo & J.E. Serafy (2003) Postmetamorphic growth and metabolism of the long-spined black sea urchin (*Diadema antillarum*) reared in the laboratory. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.*, 36: 87-95.
- Illife, T.M. & J.S. Pearse (1982) Annual and lunar reproductive rhythms of the sea urchin, *Diadema antillarum* (Philippi) in Bermudas. *Int. J. Inver. Rep. Dev.*, 5: 139-148.
- Jonh, D.M., J.H. Price & G.W. Lawson (1992) Tropical east Atlantic and islands: plant-animal interaction on shore free of biotic reefs. En: D.M. Jonh, S.J.

-
- Hawking & J.H. Price (eds.) *Plant Animal Interactions in the Marine Benthos*. Claredon Press, Oxford. pp. 87-100.
- Kalnay, E., M. Kanamitsu, R. Kistler, W. Collins, D. Deaven, L. Gandin, M. Iredell, S. Saha, G. White, J. Woollen, Y. Zhu, A. Leetmaa & R. Reynolds (1996) The NCEP/NCAR Reanalysis 40-years Project. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*: 77, 437-471. [on line] -<http://www.cdc.noaa.gov/>.
- Karlson, R.H. & D.R. Levitan (1990) Recruitment limitation in open population of *Diadema antillarum* an evaluation. *Oecologia*, 82: 40-44.
- Keats, D.W., D.H. Steele & G.R. South (1984) Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Muller), in relation to the nature and availability of food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80: 77-91.
- Keesing J.K., C.M. Cartwright & K.C. Hall (1993) Measuring settlement intensity of echinoderms on coral reef. *Mar. Biol.*, 117: 399-407.
- Keesing, J.K., R. Grove-Jones & P. Tagg (1995) Measuring settlement intensity of abalone: result of a pilot studie. En: S.A. Shepherd, R.W. Day & A.J. Butler (eds.) *Progress in Abalone Fisheries Research*. Mar. Freshwater Res. CSIRO, Australia, 46, pp. 531-538.
- Keough, M.J. (1989) Dispersal of the bryozoan *Bugula neritina* and effects of adults on newly settled juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 63-171.

- Keough, M.J. & B.J. Downes (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larvae choices and early mortality. *Oecologia*, 54: 348-352.
- Khanina, L. (1998). Determining keystone species. *Conservation Ecology* 2 (2): r2. [online] URL: <http://www.consecol.org/Journal/vol2/iss2/resp2>.
- King, C.K., O. Hoegh-Guldberg & M. Byrne (1994) Reproductive cycle of *Centrostephanus rodgersii* (Echinoidea), with recommendations for the establishment of a sea urchin fishery in New South Wales. *Mar. Biol.*, 120: 95-106.
- Kingsford, M.J. & C.N. Battershill (1998) Subtidal habitats and benthic organisms of rocky reefs. En: M. Kingsford & C. Battershill (eds) *Studying temperate marine environments. A handbook for ecologists*. Canterbury University Press, New Zealand, pp. 83-114.
- Knowlton, N. (2001) Sea urchin recovery from mass mortality: new hope for Caribbean Coral reefs? *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98, 4822-4824.
- Knowlton, N. (2004) Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, 60: 387-396.
- Laegdsgaard P., M. Byrne & D.T. Anderson (1991) Reproduction of sympatric populations of *Heliocidaris erythrogramma* and *H. tuberculata* (Echinoidea) in New South Wales. *Mar. Biol.*, 110: 359-374.

- Lamare, M.D. & M.F. Barker (2001) Settlement and recruitment of the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 218: 153-166.
- Lamare, M.D., P.E. Brewin, M.F. Barker & S.R. Wings (2002) Reproduction of the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echidermata: Echinoidea) in a New Zealand fiord. *New. Zeal. J. Mar. Fresh. Res.*, 36: 716-732.
- Lang, C. & K.H. Mann (1976) Changes in sea urchin populations after the destruction of kelp beds. *Mar. Biol.*, 36: 321-326.
- Lawrence, J.M. (1975) On the relationships between marine plants and sea urchins. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 13: 213-286.
- Lawrence, J.M. (1987) *A functional biology of echinoderms*. J Hopkins University Press (ed.), Baltimore, 331 pp.
- Lawrence, J.M & J.M. Lane (1982) The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. En: M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.) *Echinoderm nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 331-371.
- Lawrence, J.M & P.W. Sammarco (1982) Effects of feeding on the environment: Echinoidea. En: M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.). *Echinoderm Nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 499-635.

-
- Lawrence, J.M., S. Olave, R. Otaiza, A.L. Lawrence & E. Bustos (1997) Enhancement of gonad production in the sea urchin *Loxechinus albus* in Chile fed extruded feeds. *J. World. Aqua. Soc.*, 28: 91-96.
- Lessios, H.A. (1979) *Molecular, morphological and ecological divergence of shallow water sea urchins separated by Isthmus of Panama*. PhD thesis, Yale University, New Haven, USA, 300 pp.
- Lessios, H.A. (1981) Reproductive periodicity of the echinoid *Diadema* and *Echinometra* on two coast of Panamá. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80: 47-61.
- Lessios, H.A. (1984) Possible prezygotic reproductive isolation in sea urchins separated by the isthmus of Panama. *Evolution*, 38(5): 1144-1148.
- Lessios, H.A. (1988a) Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 371-393.
- Lessios, H.A. (1988b) Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panama. *Mar. Biol.*, 95: 515-526.
- Lessios, H.A. (1991) Presence and absence of monthly reproductive rhythms among eight Caribbean echinoids off the coast of Panama. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 153: 27-47.
- Lessios, H.A. (1992) Testing electrophoretic data for agreement with Hardy-Weinberg expectations. *Mar. Biol.*, 112: 517-523.

- Lessios, H.A. (1994) Status of *Diadema* populations ten years after mass mortality. En: B. David, A. Guille, J-P. Féral & M. Roux. (eds), *Echinoderms through Time*. Balkema, Rotterdam, pp. 788-789.
- Lessios, H.A (2005) *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs*, 24: 125–127.
- Lessios, H.A., D.R. Robertson & J.D. Cubit. (1984) Spread of *Diadema* mass mortality through The Caribbean. *Science*, 226: 335-337.
- Lessios, H.A., B.D. Kessing & J.S. Pearse (2001a) Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, 55(5): 955-975.
- Lessios, H.A., M.J. Garrido & B.D. Kessing (2001b) Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 268: 1-7.
- Levitan, D.R. (1988a) Asynchronous spawning and aggregative behaviour in the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi). En: Burke et al. (eds.) *Echinoderm Biology*, Balkema, Rotterdam, pp. 181-186.
- Levitan, D.R. (1988b) Density-dependent size regulation and negative growth in the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Oecologia*, 76: 627-629.
- Levitan, D.R. (1989) Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology*, 70: 1414-1424.

- Levitan, D. R. (1991) Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Mar. Biol.*, 111: 431-435.
- Levitan, D.R. (1995) The ecology of fertilization in free-spawning invertebrates. En: L. McEdward (ed.) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. Florida., pp. 123-156.
- Levitan, D.R. & S.J. Genovese (1989) Substratum-dependent predator-prey dynamics: patch reefs as refuges from gastropod predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 130: 111-118.
- Lewin, R. (1986) Supply-side ecology. *Science*, 234: 25-27.
- Lewis, J.B (1966) Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Bull. Mar. Sci.*, 16(1): 151-158.
- Lipani, C., R. Vitturi, G. Sconzo & G. Barbata (1996) Karyotype analysis of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata): evidence for a heteromorphic chromosome sex mechanism. *Mar. Biol.*, 127: 67-72.
- Loosanoff, V.L. (1964) Variation in time and intensity of setting of the starfish, *Asterias forbesi*, in Long Island Sound during a twenty-five years period. *Biol. Bull.*, 126: 423-439.

- López, S., X. Turón, E. Montero, C. Palacín, C.M. Duarte & I. Tarajuelo (1998) Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172: 239-251.
- Lozano, J., J. Galera, S. Lopez, X. Turón, C. Palacín & G. Morera (1995) Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 179-191.
- Lubchenco, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Amer. Nat.*, 112: 23-39.
- Luckens, P.A. (1974) Removal of intertidal algae by herbivores in experimental frames and shores near Auckland. *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 8: 637-654.
- Luckhurst B.E. & K. Luckhurst (1978) Analysis of the influence of substratum variables on coral reef communities. *Mar. Biol.*, 49: 317-323.
- Manahan, D.T., J.P. Davis & G.C. Stephens (1983) Bacteria-free sea urchin larvae: selective uptake of neutral amino acids from seawater. *Science*, 220: 204-206.

- Mann, K.H. (1982) Kelp, sea urchins and predators: a review of strong interactions in rocky subtidal systems of eastern Canada, 1970-1980. *Neth. J. Sea. Res.*, 16: 414-423.
- Marsh A.G. & S.A. Watts (2001) Energy metabolism and gonad development. En: J.M. Lawrence (ed.) *Edible sea urchins: Biology and Ecology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp. 27-42.
- Martínez I., F.J. García, A.I. Sánchez, J.L. Daza & F. del Castillo (2001) Biometric parameters and reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in three habitats of Southern Spain. En: Féral & David (eds.) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam, pp. 281-287.
- McClanahan, T.R. (2000) Coral reef use and conservation. En: T.R. McClanahan, C.R.C. Sheppard & D.O. Obura (eds.) *Coral reef of the Indian Ocean. Their ecology and conservation*. Oxford University Press, New York, pp. 39-80.
- McClanahan T.R. & N.A. Muthiga (1988) Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, 166: 269-276.
- McClanahan T.R. & N.A. Muthiga (1989) Patterns of predation on a sea urchin, *Echinometra mathaei* (de Blainville), on Kenyan coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 126: 77-94.

- McClanahan T.R. & S.H. Shafir (1990) Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362-370.
- McCoy, E.D. & S.S. Bell (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. En: S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky (eds.) *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman y Hall, New York, pp. 3-27.
- McEdward, L.R. (1984) Morphometric and metabolic analysis of the growth and form of an echinopluteus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 82: 259-287.
- McEdward, L.R. & B.G. Miner (2001) Echinoid larval ecology. En: J.M. Lawrence (ed.) *Edible sea urchins: Biology and Ecology*. Elsevier, The Netherlands, pp. 59-78.
- McPherson, B.F. (1965) Contribution to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Bull. Mar. Sci.*, 15: 228-244.
- McShane, P.E. & J.R. Naylor (1991) A survey of Kina populations (*Evechinus chloroticus*) in Dusky Sound and Chalky Inlet, southwestern. *N. Z. Fish. Assmt. Res. Doc.*, 91: 17-21.
- McShane, P.E., P.K. Gerring, O.A. Anderson & R.A. Stewart (1996) Population differences in the reproductive biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 30: 333-339.

- Meco, J., N. Petit-Maire, M. Fontugne, G. Shimmield & J. Ramos (1997) The quaternary deposits in Lanzarote and Fuerteventura (Eastern Canary Islands, Spain): an overview. En: J. Meco & N. Petit-Maire (eds.) *Climates of the past*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, pp. 123-136.
- Meidel, S.K. & R.E. Scheibling (1998) Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, 131: 461-478.
- Menge, B.A. (1995) Indirect effects in marine intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol. Monogr.*, 65: 21-74.
- Menge, B.A. & J.P. Sutherland (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Amer. Nat.*, 130: 730-757.
- Metaxas A. & C.M. Young (1998) Responses of echinoid larvae to food patches of different algal densities. *Mar. Biol.*, 130: 433-445.
- Miller, B.A. & R.B. Emlet (1997) Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 148: 83-94.
- Miller, R.G. (1980) *Simultaneous statistical inference.*: Springer Verlag, New York.

- Miller, R.J. (1985) Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, 84: 275-286.
- Miller R.J., A.J. Adams, N.B. Ogden, J.C. Ogden & J.P. Ebersole (2003) *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs*, 22: 181–187.
- Montero, M.F. (1993) *Respiración y actividad ETS en microplancton marino. Variabilidad del ETS en aguas de Canarias*. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 194 pp.
- Moore, H.B. (1935a) A case of hermaphroditism and viviparity in *Echinocardium cordatum*. *J. Mar. Biol. Asss. U.K.*, 20: 103-107.
- Moore, H.B. (1935b) A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part II. *J. Mar. Biol. Asss. U.K.*, 20: 109-128.
- Moore, H.B. (1966) Ecology of echinoids. En: R.A. Boolootian (ed.) *Physiology of Echinodermata*. Interscience Publications, New York, pp. 73-85.
- Moore, H.B., T. Jutare, J.C. Bauer & J.A. Jones (1963a) A comparison of *Echinus esculentus* in different habitats. Part 3. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 21: 711-720.
- Moore, H.B., T. Jutare, J.A. Jones, B.F. McPherson, & C.F.E. Roper (1963b) A contribution of the biology of *Tripneustes esculentus*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 13: 267-281.

-
- Moreno, E., H. Fernández-Palacios & J.J. Bacallado (1980) Estudio morfológico de las púas de ocho especies de equinoideos de las Islas Canarias. *Vieraea*, 10: 39-52.
- Morri, C., R. Cattaeno-Viatti, G. Sartoni & C. Nike (2000) Shallow epibenthic communities of ilha do Sal (Cape Verde Archipelago, eastern Atlantic). *Archipelago. Life and Marine Science*, Supplement 2 (Part A): 157-165.
- Morse D.E., H. Hooker, H. Duncan & L. Jensen (1979) γ -aminobutyric acid, a neurotransmitter, induce planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, 204: 407-410.
- Mortensen, T. (1940) A monograph of the *Echinoidea*. Vol III. *Aulodonta*. C. A. Reitzel, Copenhagen.
- Mullineaux, L.S. & E.D. Garland (1993) Larval recruitment in response to manipulated field flows. *Mar. Biol.*, 116: 667-683.
- Muthiga N.A. & V. Jaccarini (2005) Effects of seasonality and population density on the reproduction of the Indo-Pacific echinoid *Echinometra mathaei* in Kenyan coral reef lagoons. *Mar. Biol.*, 146: 445-453.
- Nash, M.J., J.C. Sanderson, J. Bridley, S. Dickson & B. Hislop (1995) Post-larval recruitment of blackkilip abalone (*Haliotis rubra*) on artificial collectors in southern Tasmania. En: S.A. Shepherd, R.W. Day & A.J. Butler (eds) *Progress in Abalone Fisheries Research*. Mar. Freshwater Res. CSIRO, Australia, pp. 531-538

- Naidenko, T.K. (1996) Induction to metamorphosis of two species of sea urchin from Sea of Japan. *Mar. Biol.*, 126: 685-692.
- Nicotra, N. & A. Serafino (1988) Ultrastructural observations of the interstitial cells of the testis of *Paracentrotus lividus*. *Int. J. Invert. Repro. Develop.*, 13: 239-250.
- Ogden, J.C., R.A. Brown & N. Salesky (1973) Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: Formation of halos around West Indian path reefs. *Science*, 182: 715-717.
- Ólafsson, E.B., C.H. Peterson & W.G. Ambrose Jr. (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre-and-post-settlement processes. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 32: 65-109.
- Olson, R.R. & M.H. Olson (1989) Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 225-247.
- Pace, M.L., J.E. Cole, S.R. Carpenter & J.F. Kitchell (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14: 483-488.

- Paine, R.T. & R.L. Vadas (1964). The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus spp.*, on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography*, 14: 710-19.
- Palmer, A.R. & R.R. Strathmann (1981) Scale of dispersal in varying environments and its implications for life histories of marine invertebrates. *Oecologia*, 48: 308-318.
- Pawlik, J.R. & M.G. Hadfield (1990) A symposium on chemical factors that influence the settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae: introduction and perspective. *Bull. Mar. Sci.*, 48(2): 450-454.
- Pearce, C. M. & R.E. Scheibling (1990) Induction of settlement and metamorphosis of larvae of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by coralline red algae. *Biol. Bull.*, 179: 304-311.
- Pearse, J.S. (1968) Patterns of reproductive periodicities in four species of Indo-Pacific echinoderms. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 68: 247-279.
- Pearse, J.S. (1969a) Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. I. The echinoids *Prionocidaris baculosa* (Lamarck) and *Lovenia elongata* (Gray). *Bull. Mar. Sci.*, 19(2): 323-350.
- Pearse, J.S. (1969b) Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II. The echinoids *Echinometra mathaei* (De Blainville). *Bull. Mar. Sci.*, 19(3): 580-613.

- Pearse, J.S. (1970) Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. III. The echinoid *Diadema setosum* (Leske). *Bull. Mar. Sci.*, 1: 697-720.
- Pearse, J.S. (1974) Reproductive patterns of tropical reef animals: three species of sea urchin. *Proceedings 2nd International Symposium on Coral Reefs*, 1: 235-240.
- Pearse, J.S. (1975) Lunar Reproductive rhythms in Sea Urchins. A review. *J. interdiscipl. Cycle Res.*, 6(1): 47-52.
- Pearse, J.S. & A.C. Giese (1966) Food, reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri* (Meissner). *Biol. Bull.*, 130: 387-401.
- Pearse, J.S. & B.F. Phillips (1968) Continuous reproduction in the Indo-Pacific sea urchin *Echinometra mathaei* at Rottneest Island, Western Australia. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, 19: 161-172.
- Pearse, J.S. & A.H. Hines (1979) Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of sea urchin. *Mar. Biol.*, 51: 83-91.
- Pearse, J.S. & A.H. Hines (1987) Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: rare recruitment and rapid decline. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 275-283.

-
- Pearse, J.S. & R.A. Cameron (1991) Echinodermata: Echinoidea. En: A.C. Giese, J.S. Pearse & V.B. Pearse (eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates* Vol. VI *Echinoderms and Lophophorates*, The Boxwood Press, California, pp. 513-662.
- Pearse, J.S., V.B. Pearse & K.K. Davis (1986) Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *J. Exp. Zool.*, 237: 107-118.
- Pedrotti, M.L. & L. Fenaux (1992) Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by up-welling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 217-227.
- Philippi, M. (1845) Beschreibung einiger neuen Echinodermen. *Arch. F. Naturgesch.*, 1: 344-359.
- Pinnegar J.K & N.V.C. Polunin (2004) Predicting indirect effects of fishing in Mediterranean rocky littoral communities using a dynamic simulation model. *Ecol. Model.*, 172: 249-267.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Polunin, P. Francour, F. Badalamenti, R. Chemello, M.L. Harmelin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environ. Conserv.*, 27: 179-200.

- Piraino, S. & G. Fanelli (1999) Keystone species: what are we talking about? *Conservation Ecology* 3(1): r4. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/resp4>.
- Polis, G. A., A. L. W. Sears, G. R. Huxel, D. R. Strong & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* 15: 473-475.
- Power, M.E. (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology*, 73: 733-746.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder & W.A. Starck (1964) Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribb. J. Sci.*, 4 (2-3): 421-433.
- Rassoulzadegan, F. & L. Fenaux (1979) Grazing of echinoderm larvae (*Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*) on naturally occurring particulate matter. *J. Plankton Res.*, 1: 215-223.
- Reiner, F. (1996) *Catálogo dos Peixes do Arquipélago de Cabo Verde*. IPIMAR, Lisboa. 337 pp.
- Rodríguez, S.R., F.P. Ojeda & N.C. Inestrosa (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 97: 193-207.
- Roughgarden, J., S.D. Gaines & S.W. Pacala (1986) Supply side ecology: the role of physical transport processes. En: J.H.R. Gee & P.S. Giller (eds.) *Organization of Communities: past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 491- 519.

- Rowley, R.J. (1989) Settlement and recruitment of sea urchin (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes? *Mar. Biol.*, 100: 485-494.
- Sala, E. (1996) *The role of fishes in the organization of a Mediterranean subtidal community*. Thèse Doctorat Université d'Aix-Marseille II, France, 180 pp.
- Sala, E. (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean sea. *Mar. Biol.*, 129: 531-539.
- Sala E. & M. Zabala (1996) Fish predation and the structure of sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 140: 71-81.
- Sala, E., M. Ribes, B. Hereu, M. Zabala, V. Alvà, R. Coma & J. Garrabou (1998a) Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 168: 135-145.
- Sala, E., C.F. Boudouresque & M.L. Harmelin-Vivien (1998b) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 83: 425-439.

-
- Sale, P.F. (1991) Reef fish communities: open nonequilibrium systems. En: P.F. Sale (ed.) *The Ecology of Fish on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, pp. 564-598.
- Sammarco, P.W. (1982) Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 83-105.
- Scheibling, R.E. (1996) The role of predation in regulating sea urchin populations in eastern Canada. *Oceanol. Acta*, 19: 421-430.
- Scheibling, R.E. & R.L. Stephenson (1984) Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, 78(2): 153-164.
- Scheltema, R.S. (1986) Long distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific islands. *Bull. Mar. Sci.*, 39: 241-256.
- Schroeter, S.C., J.D. Dixon, T.A. Ebert & J.V. Rankin (1996) Effect of kelp forests *Macrocystis pyrifera* on the larval distribution and settlement of red and purple sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133: 125-134.
- Sharp, G.D. (2004) *Cambio climático y pesquerías regionales en el futuro: análisis en colaboración*. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 452. FAO, Roma, 84 pp.

- Shears, N.T. & R.C. Babcock (2002) Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*, 132: 131-142.
- Shears, N.T. & R.C. Babcock (2003) Continuing trophic cascade effects after 25 years of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 246: 1-16.
- Starr, M., J.H. Himmelman & J.C. Therriault (1990) Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247: 1071-1074.
- Starr, M., J.H. Himmelman & J.C. Therriault (1991) Coupling of nauplii release in barnacles with phytoplankton blooms: a parallel strategy to that of spawning in urchins and mussels. *J. Plankton Res.*, 13: 561-571.
- Starr, M., J.H. Himmelman & J.C. Therriault (1993) Environmental control of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, spawning in the St. Lawrence Estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 894-901.
- Steeman-Nielsen, E. (1952) Use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- Steneck, R.S. (1998) Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends Ecol. Evol.*, 13: 429-430.
- Steneck, R.S. & M.N. Dethier (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.

- Strathmann, M.F. (1987) *Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific Coast: data and methods for the study of eggs, embryos and larvae*. University of Washington Press, Seattle, 670 pp.
- Strathmann, R.R. (1975) Larval feeding in echinoderms. *Amer. Zool.*, 15: 717-730.
- Strathmann, R.R. (1978) Larval settlement in echinoderms. En: F.S. Chia & M.E. Rice (eds.) *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. Elsevier, North Holland, pp. 235-246.
- Strathmann, R.R. (1985) Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *A Rev. Ecol. Syst.*, 16: 339-361.
- Strathmann, R.R., L. Fenaux & M.F. Strathmann (1992) Heterochronic developmental plasticity in larval sea urchins and its implication for evolution of nonfeeding larvae. *Evolution*, 46: 972-986.
- Strong, D. R. (1992). Are trophic cascade all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73: 747-754.
- Swanson, R.L., R. Nys, M.J. Huggett, J.K. Green & P.D. Steinberg (2006) *In situ* quantification of a natural settlement cue and recruitment of the Australian sea urchin *Holopneustes purpurascens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314: 1-14.
- Tegner, M.J. (1984) Variations in surface currents and recruitment success. En: M.S. Thompson, R. Sargini & Nagabehushanan (eds.) *Biology of benthic marine*

organisms: techniques and methods as applied to the Indian Ocean. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, pp. 323-329.

Tegner, M.J. (1989) The feasibility of enhancing red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*, stocks in California: an analysis of the options. *Mar. Fish. Rev.*, 51: 1-22.

Tegner, M.J. & P.K. Dayton (1977) Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. *Science*, 196: 324-326.

Tegner M.J. & P.K. Dayton (1981) Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 255-268.

Ter Braak, C.J.F. (1995) Ordination. Chapter 5. En: R.H.G. Jongman, C.J.F. Ter Braak & O.F.R. Van Tongeren (eds.) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 91-173.

Thompson, R.J. (1982) The relationship between food ratio and reproductive effort in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Oecologia*, 56: 50-57.

Thorson, G. (1950) Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25: 1-45.

- Tomas, F., J. Romero & X. Turón (2004) Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 282: 173-184.
- Tomas, F., J. Romero & X. Turón (2005) Experimental evidence that intra-specific competition in seagrass meadows reduces reproductive potential in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck). *Sci. Mar.*, 69(4): 475-484.
- Turon, X., G. Giribert, S. López & C. Palacín (1995) Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 193-204.
- Tuya, F., J.A. Martín, G.M. Reuss & A. Luque (2001) Food preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria (Canary Islands, central-east Atlantic Ocean). *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 81: 845-849.
- Tuya, F., J.A. Martín & A. Luque (2003) A novel technique for tagging the long-spined sea urchin *Diadema antillarum*. *Sarsia*, 88: 365-368.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun (2004a). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 278: 157-169.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R. Haroun (2004b) Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum*

-
- (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hidrobiologia*, 519: 211-214.
- Tuya, F., J.A. Martin & A. Luque (2004c) Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean). *Helgoland. Mar. Res.*, 58: 1-26.
- Tuya, F., P. Sánchez-Jerez & R. Haroun (2005a). Influence of fishing and functional group of algae on sea urchin control of algal communities in the eastern Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 287: 255-260.
- Tuya, F., R. Haroun, A. Boyra & P. Sánchez-Jerez (2005b) Sea urchin *Diadema antillarum*: different functions in the structure and dynamics of reefs on both sides of the Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 302: 307-310.
- Tyler, A. (1949) A simple non-injurious method for inducing repeated spawning of sea urchins and sand-dollars. *Collect. Net*, 19: 19-20.
- Underwood, A.J. (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanog. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 513-605.
- Underwood, A.J. (1992) Competition and marine plant-animal interactions. En: D.M. Jonh, S.J. Hawkins & J.H. Price (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford Clarendon Press, Oxford, pp. 443-476.

- Underwood, A.J. (1997) *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Underwood, A.J & P.G. Fairweather (1989) Supply-side Ecology and benthic marine assemblages. *Trend Ecol. Evol.*, 4: 16-20.
- Underwood, A.J., M.G. Chapman & S.A. Richards (2002) GMAV-5 for Windows. An analysis of variance programme. Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities. Marine Ecology Laboratories, University of Sydney, Australia.
- UNESCO (1994). *Protocols for the join global ocean flux study (JGOFS) core measurement. Manual and guides*. Intergovernmental Oceanographic Commission and Scientific Committee on Oceanic Research, Roma, 170 pp.
- Vadas, R.L. (1977) Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. *Ecol. Monogr.*, 47: 337-371.
- Vadas, R.L. (1985) Herbivory. En: M.M. Littler & D.S. Littler (eds.) *Handbook of Phycological Methods*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 531-572.
- Vadas R.L. & R.W. Elner (1992) Plant-animal interactions in the north-west Atlantic. En: D.M. Jonh, S.J. Hawkins & J.H. Price (eds.) *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford Clarendon Press, Oxford, pp. 33-60.

-
- Vance, R.R. (1979) Effects of Grazing by the Sea Urchin, *Centrostephanus coronatus*, on Prey Community Composition. *Ecology*, 60: 537-546.
- Verlaque, M. (1984) Biologie des juveniles de l'oursin herbivore *Paracentrotus lividus* (Lamarck): sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrats rocheux en Corse-Méditerranée, France. *Bot. Mar.*, 27: 401-427
- Verlaque, M. & H. Nédélec (1983) Biologie de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) substrats rocheux en Corce (Méditerranée, France): Alimentation des adultes. *Vie et Milieu*, 33: 191-201.
- Walker, M.M. (1982) Reproductive periodicity in *Evechinus chloroticus* in the Hauraki Gulf. *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 16: 19-25.
- Walker, C.W. & M.P. Lesser (1998) Manipulation of food and photoperiod promotes out-of-season gametogenesis in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*: implications for aquaculture. *Mar. Biol.*, 132: 663-676.
- Walker, C.W., N.A. McGinn, L.M. Harrington & M.P. Lesser (1998) New perspectives on sea urchin gametogenesis and their relevance to aquaculture. *J. Shellfish. Res.*, 17: 1507-1514.
- Walker, C.W., T. Unuma, N.A. McGinn, L.M. Harrington & M.P. Lesser (2001) Reproduction of sea urchins. En: J.M. Lawrence (ed.) *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 5-26.
-

- Watanabe, J. & C. Harrold (1991) Destructive grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. in a central California kelp forest: potential roles of recruitment, depth, and predation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 71, 125-141.
- Williamson J.E. & P.D. Steinberg (2002) Reproductive cycle of the sea urchin *Holopneustes purpurascens* (Temnopleuridae: Echinodermata). *Mar. Biol.*, 140: 519-532.
- Wing, S.R., J.L. Largier, L.W. Botsford & J.F. Quinn (1995) Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 316-329.
- Young, C.M. & F.S. Chia (1987) *Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by predation, behaviour, and hydrographic factors*. En: Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, CA, 463 pp.
- Zar, J.H. (1984) *Bioestatistical Analysis* (second edition). Prentice Hall International Editions, New Jersey, 718 pp.