

Forcipulátidos en las Islas Canarias. Biología y ecología de la estrella de mar *Coscinasterias tenuispina*.

Focipulatida in The Canary Islands. Biology and ecology of sea starfish *Coscinasterias tenuispina*



Trabajo de Fin de Grado

Liam Barreto Pérez

Tutorizado por José Carlos Hernández Pérez. Grado en Biología. Junio de 2019

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	1
Introducción	2
<i>Asteroideos</i>	2
<i>Orden Forcipulatida</i>	2
<i>Género Marthasterias</i>	2
<i>Género Coscinasterias</i>	3
Objetivos	4
Investigaciones	5
<i>Distribución del género Coscinasterias</i>	6
<i>Características morfológicas de Coscinasterias tenuispina</i>	7
<i>Filogenia</i>	9
<i>Reproducción</i>	13
<i>Asexual</i>	13
<i>Sexual</i>	15
<i>Ciclo Larvario</i>	16
<i>Ecología</i>	17
<i>Etología</i>	19
<i>Molecular</i>	20
Discusión	24
Conclusión	25
Conclusions	26
Agradecimientos	27
Bibliografía	27

Resumen

Coscinasterias tenuispina es un asteroideo, de la familia Asteroiidae dentro del orden Forcipulatida. En los últimos años, esta especie ha suscitado mucho interés entre la comunidad científica debido a la alta monoclonalidad de las poblaciones del Mediterráneo, ya que, al parecer, todas han surgido del mismo clon macho, denominado el "superclon". A raíz de este suceso ha surgido un gran enigma, y es cómo es capaz de sobrevivir estas poblaciones con tan baja diversidad genética. Recientemente, además, otros estudios han arrojado resultados sorprendentes sobre este organismo a nivel molecular como por ejemplo que presenta un aumento de la longitud de los telómeros, entre otros. Por ello, entre otros motivos, se considera a esta especie como un modelo único para el estudio de la variabilidad interindividual no ligada a factores genéticos. *C. tenuispina* está presente en Canarias, sin embargo, por ahora son pocos los estudios que se han realizado en la zona y que no arrojan mucha información sobre su papel en las islas o si tiene influencia sobre las otras poblaciones. Es por ello por lo que el cometido de este trabajo es aportar la mayor cantidad de información posible para los futuros trabajos.

Palabras clave: Estrella, Forcipulatidos, Asteroiidae, telómeros, superclon, diversidad, modelo, Mediterráneo.

Abstract

Coscinasterias tenuispina is an asteroid, of the family Asteroiidae within the order Forcipulatida. In recent years, this species has aroused much interest among the scientific community due to the high monoclonality of Mediterranean populations, since, apparently, all have emerged from the same male clone, called the "superclone". As a result of this event a great enigma has arisen, and it is how it is able to survive these populations with such low genetic diversity. Recently, moreover, other studies have produced surprising results on this organism at a molecular level, such as the increase in the length of telomeres, among others. For this reason, among other reasons, this species is considered a unique model for the study of inter-individual variability not linked to genetic factors. *C. tenuispina* is present in the Canary Islands, however, so far, few studies have been carried out in the area and do not provide much information on its role on the islands or whether it has an influence on other populations. Therefore, the aim of this work is to provide as much information as possible for future work.

Keywords: Sea starfish, Forcipulatida, Asteroiidae, telomeres, superclone, diversity, model, Mediterranean.

Comentado [A1]: EL ABSTRACT NO LLEVA CITAS, SIMPLEMENTE ES UN RESUMEN DEL TRABAJO PRESENTADO...

Comentado [A2]: REVISAR UNA VEZ SE CORRIJA EL RESUMEN EN CASTELLANO

Introducción

Asteroideos

Los **asteroides** son metazoos, triblásticos, enterocélicos y deuterostomos. Están incluidos en el Phylum Echinodermata, siendo la presencia de un endoesqueleto calcáreo, un sistema vascular acuífero y su simetría radial, generalmente pentámera, las características más importantes del Filo.

La clase Asteroidea incluye aquellos equinodermos conocidos vulgarmente como estrellas de mar; siendo exclusivamente marinos. Se trata de animales que tienen un modo de vida libre sobre el sustrato en el que viven y se desplazan ayudados por los pies ambulacrales y las púas. Presentan simetría radial, generalmente pentámera. El cuerpo es deprimido y está compuesto por un disco central del cual parten unas prolongaciones llamadas “brazos”. Presentan un tamaño variable, pudiendo oscilar entre 1 y 50 cm de radio y con hasta 50 brazos (Lawrence, 2013; Moreno Batet, 1976).

Orden Forcipulatida

Dentro de esta clase aparece el orden **Forcipulatida**, que engloba las estrellas que presentan un cuerpo claramente estrellado, con cinco o más brazos. Éstas tienen una superficie cubierta de espinas de forma variable pero nunca dispuestas en grupo. El esqueleto dorsal es más o menos reticulado y está formado por placas no paxiliformes, placas marginodorsales apenas diferenciables y placas ambulacrales estrechas.

En Canarias podemos encontrar dos géneros, *Marthasterias* y *Coscinasterias*, siendo el segundo el de mayor interés para este estudio.

Género Marthasterias

Las especies del género *Marthasterias* se caracterizan por presentar un disco pequeño en relación al tamaño de los brazos y que aparecen en un número total de cinco. Las zonas interradales están muy reducidas y el esqueleto es reticulado y abierto. Presentan un elevado número de pedicelarios que se disponen generalmente en anillos alrededor de las púas. Además, los individuos de este género están provistos de una sola serie de espinas en las placas ambulacrales, así como de una única placa madreporica; y los pies ambulacrales

Comentado [A3]: Yo citaba un libro de texto, como el Brusca o el Barnes o el libro de Asteroideos que te pasé que tenía un capítulo sobre los brazos de los equinoideos.

aparecen dispuestos siempre en cuatro filas (Moreno Batet, 1976). Solo se ha podido observar una especie (Figura 1) en el archipiélago canario.



Fig. 1. *Marthasterias glacialis* (Linnaeus, 1758). Imagen tomada de <http://treparriscosfieldnotebook.blogspot.com>

Género *Coscinasterias*

El género *Coscinasterias*, en que se encuentra la especie objeto de este trabajo, se caracteriza por presentar un disco pequeño en relación al tamaño de los brazos. El número de brazos varía entre seis y doce, por lo que es conocida como estrella de brazos múltiples. Las zonas interradiales son pequeñas y poseen un esqueleto reticulado abierto. Pueden presentar varias placas madreporicas (de 2 a 5) y gran número de pedicelarios sobre la superficie del cuerpo. Placas ambulacrales con una sola serie de espinas y pies ambulacrales dispuestos en cuatro filas (Moreno Batet, 1976). Dentro del género nos encontramos las especies *C. calamaria* (Fig. 2a), *C. acutispina* (Fig. 2b), *C. muricata* (Fig. 2c) y *C. tenuispina* (Fig. 2d). En Canarias solo se ha observado a *C. tenuispina*.

Comentado [A4]: Combina las imágenes en una sola figura, y un solo pie. En esa figura nueva, etiqueta con letras cada una de las especies y haz referencia en el pie de figura.

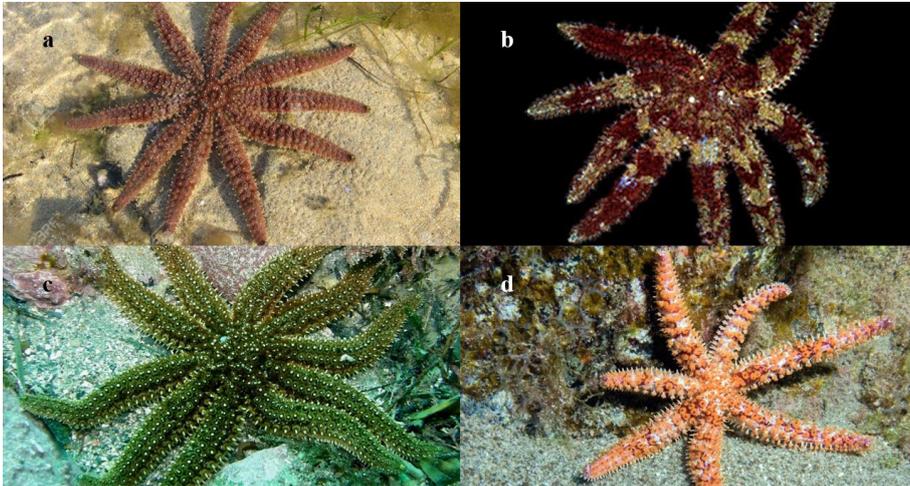


Fig. 2. Especies pertenecientes al género *Coscinasterias*. (a) *Coscinasterias calamaria* (Gray, 1840). Imagen tomada de: <https://www.123rf.com>. (b) *Coscinasterias acutispina* (Stimpson, 1862), Imagen tomada de: <http://www.mmbs.s.u-tokyo.ac.jp>. (c) *Coscinasterias muricata* (Verrill, 1867). Imagen tomada de: <https://commons.wikimedia.org>. (d) *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816). Imagen tomada de: <https://www.tripadvisor.es>.

Objetivos

El objetivo principal del presente trabajo es llevar a cabo una recopilación exhaustiva de toda la información relevante relacionada con el género *Coscinasterias*, haciendo especial hincapié en la especie *C. tenuispina*, para recopilar la bibliografía publicada hasta el momento y así, sentar las bases de una nueva línea de investigación con vistas a futuros TFGs, TFMs o tesis doctorales.

Para la consecución del mismo, se abordarán como objetivos específicos los siguientes:

1. Recopilar toda la información referente a este género y a la especie *Coscinasterias tenuispina* en particular.
2. Resumir la información recopilada para así facilitar el uso del presente documento.
3. Determinar las áreas de estudio que no se hayan explorado en profundidad.

Investigaciones

Este apartado está dedicado a resumir la cantidad y el porcentaje de las publicaciones realizadas en las distintas áreas de investigación en las que se ha trabajado con esta especie.

A continuación, se exponen el porcentaje del número de artículos de cada área de

investigación con respecto al total de publicaciones. Se puede observar que el área de conocimiento más trabajada es la filogenia, con un 42% de los trabajos, seguido por la genética, con un 23%. Cabe destacar que en cuanto al estudio filogenético se ha trabajado principalmente a nivel de orden y utilizando representantes de cada uno de los géneros dentro del mismo, en los que se ha trabajado tanto con el género *Coscinasterias* como con el género

Marthasterias. Por último, vemos que las áreas menos estudiadas son la ecología, con un 11% de los trabajos, el comportamiento y la reproducción, ambas con un 8 %, así como la morfología y la distribución, con un 4%. Hay que destacar también que el estudio de la reproducción se ha centrado principalmente en la forma asexual de reproducción. Con respecto a la morfología y la distribución, los trabajos encontrados han tenido como objetivo principal el estudio del número de brazos que presenta la especie (Crozier, 1920; Lawrence, 2013), así como en la distribución de la especie en el Este del mar Mediterráneo (Stamouli *et al.*, 2017).

En cuanto a la evolución de la investigación científica referida a *Coscinasterias tenuispina*, como podemos observar en la figura 4, se ha visto un notable aumento en el número de artículos publicados sobre esta especie a comienzos de milenio, principalmente de trabajos sobre filogenia, pero se ha destacado un aumento en estos últimos años (2011-2019), sobre todo en el campo de la biología molecular. Este aumento es debido principalmente a que se ha visto que esta especie presenta una serie de características moleculares interesantes, que han despertado la curiosidad de los científicos, como es el caso de que la mayoría de los individuos del Mediterráneo son machos clónicos. Éste hecho ha llamado la atención de la comunidad

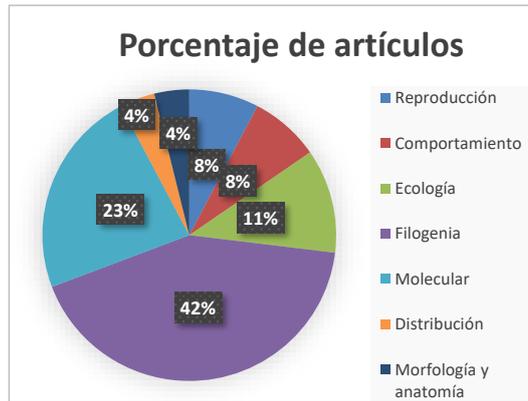


Fig. 3. Gráfico donde se representan los porcentajes que aluden al número de trabajos encontrados en cada área de estudio.

Comentado [A5]: Tienes que cambiar localización por distribución.

Comentado [A6]:

Comentado [A7]:

Comentado [A8]:

Comentado [A9]: No me gustan este tipo de figuras insertadas en el texto. Por favor, ponlas como las anteriores. De esta forma se dificulta la lectura.

Comentado [A10]: Cambiar Localización por distribución.

Comentado [A11]: Preguntar si poner autores del apartado o del artículo general

científica, y es el principal motivo por el cual existe un número creciente de trabajos (García-Cisneros et al., 2017).

En los años previos se habían realizado una serie de estudios más orientados a la ecología de la especie, las características morfológicas y sobre su comportamiento. Todos estos estudios serán comentados a continuación en los siguientes apartados específicos.

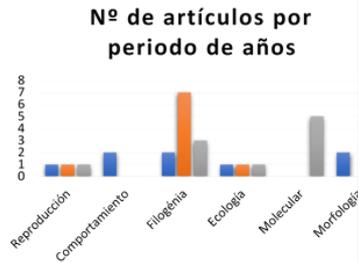


Fig. 4. Gráfico que recoge el número de artículos por periodos de año. En azul, de 1900 a 1999, en naranja de 2000 a 2010, y en gris de 2011 a 2019.

Distribución del género *Coscinasterias*

Este género está representado en aguas poco profundas alrededor de muchos de los continentes del mundo (Fig. 5.) Esta amplia distribución podría explicarse por la dispersión, especiación alopatrica o translocación asociada con las embarcaciones (Waters & Roy, 2003), representando, por lo tanto, un excelente sistema para la investigación en biogeografía marina. *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck, 1816) (Fig. 2d y 5.) presenta una distribución amplia a lo largo del Mediterráneo y por zonas de costas rocosas templadas y subtropicales del Atlántico,

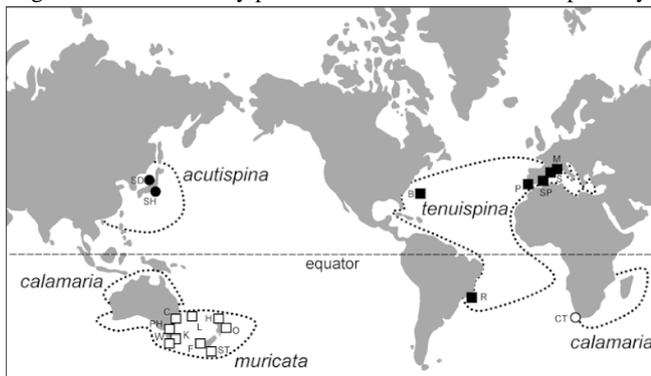


Fig. 5. Mapa de la distribución mundial del género *Coscinasterias*. Tomado del trabajo de Waters & Roy (2003).

concretamente se puede encontrar desde Carolina del Norte hasta Florida, Cuba, Bermuda, Este de Brasil, Azores, al sur de la Bahía de Vizcaya, en la costa suroeste de Francia, en las islas Canarias y Cabo Verde (Barker, 2013; García-Cisneros et al., 2017). En relación con esta distribución, existe una hipótesis que dice que esta especie pudo haberse distribuido durante el periodo interglaciar del pleistoceno (hace 2,5 Ma), con una posterior especiación geográfica, es decir, que diversos conjuntos de individuos de la especie troncal quedaron aislados y dieron lugar a las especies que componen este género hoy (Water & Roy, 2003). Por otro lado, recientemente se han tenido registros que demuestran que está expandiéndose hacia la parte noreste del Mediterráneo, encontrándose ya en las costas de Turquía, concretamente en

Comentado [A12]: Estaría bien que incluyeras un mapa mundial con la distribución de las distintas especies

Comentado [A13]: ¿?? De dónde haz sacado esto??

Comentado [A14]: OJO

Comentado [A15]: Tines un espacio extra que no he podido corregir, en las citas.

la bahía de Mersin (Stamouli *et al.*, 2017). Otra especie, *Coscinasterias acutispina* (Stimpson, 1862) (Fig. 2b y 5.), se encuentra en el Pacífico norte, incluyendo Japón, el sur de China y algunas islas del Pacífico occidental. Las otras dos especies se encuentran restringidas en el hemisferio sur, por un lado, *Coscinasterias muricata* (Verril, 1867) (Fig. 2c y 5.) se localiza en el sur de Australia, Tasmania y Nueva Zelanda, incluyendo también la isla de Lord Howe, la isla de Chatham y algunas islas subantárticas; y por otro, *Coscinasterias calamaria* (Fisher, 1928) (Fig. 2a y 5.) se ha observado en Sudáfrica, isla Mauricio y en el norte tropical de Australia (Waters & Roy, 2003).

Características morfológicas de *Coscinasterias tenuispina*

Coscinasterias tenuispina presenta un disco pequeño con respecto a los brazos, unas 6 u 8 veces menor. El número de brazos varía entre seis y nueve, aunque se han llegado a ver especímenes hasta con 12 brazos. El radio máximo puede llegar a alcanzar los 15 cm.

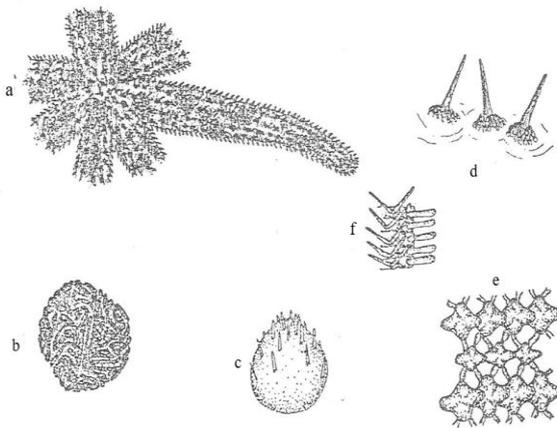


Fig 6. Dibujos identificativos de las partes de *Coscinasterias tenuispina*. (a) Visión de la cara dorsal, (b) Placa madreporica, (c) Placa ocelar, (d) Espinas dorsales, (e) Esqueleto dorsal, desprovisto de tegumento, (f) Espinas ventrales y placa ambulacrales. Dibujos tomados del trabajo de Moreno-Batet (1976).

El cuerpo está cubierto de espinas más o menos finas y puntiagudas (Fig. 6a.), que se disponen en series longitudinales a lo largo de los brazos; dichas series son simples, excepto las más próximas a los surcos ambulacrales, que son dobles. Generalmente poseen varias placas madreporicas (Fig. 6b.), de 2 a 5, con gran multitud de surcos poco ramificados y dispuestos

Comentado [A16]: Poner la letra que se corresponda con la especie.

irregularmente. También encontramos placas oclares (Fig. 6c.) poco visibles pero robustas, recubiertas de epitelio y poseen espinas en su extremo. Las espinas (Fig. 6d.) llevan en su base un anillo de pedicelarios, y las zonas papulares están distribuidas por todo el cuerpo. Presentan un esqueleto reticular abierto (Fig. 6e.), no siendo diferenciables las placas marginales; las ambulacrales son bastantes estrechas y cada una de ellas lleva una espina plana con punta redondeada, formando una sola serie de espinas en el borde del surco ambulacral (Fig. 6f.). Dichos surcos son anchos y están provistos de cuatro filas de ambulacros.

Los pedicelarios de *C. tenuispina* (Fig. 7a.) son abundantes y están dispuestos en anillos en la base de las espinas. Éstos están formados por dos valvas articuladas en forma de tijeras, similares a los del género *Marthasterias* (Fig. 7b.), siendo la principal diferencia, que en la parte superior de las valvas *C.tenuispina* poseen un diente mucho más desarrollado.

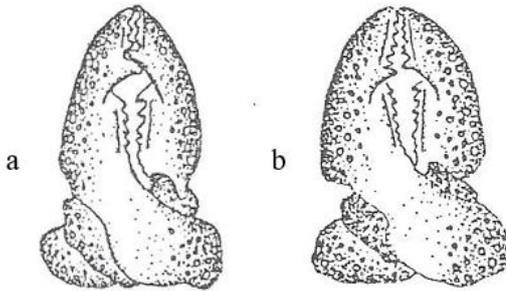


Fig. 7. Pedicelario de (a) *Coscinasterias tenuispina* y de (b) *Marthasterias glacialis*. Tomado del trabajo de Moreno-Batet (1976).

En cuanto a la coloración, su superficie aparece cubierta de manchas de gran tamaño, cuya tonalidad varia del azul claro al blanco, y se mezclan con otras de color pardo (Fig. 8a, 8c y 8b respectivamente); los anillos de pedicelarios y la base de las espinas son de un naranja intenso, siendo el resto de la espina de color azul claro (Moreno-Batet, 1976)

Comentado [A17]: ESTE NO PUEDE SER EL ORDEN, TIENE QUE HABLARSE DE CADA UNO DE LAS MORFOLOGÍAS PERO EN ORDEN CONSECUTIVO, 9ª, 9B

Comentado [A18R17]: ...OJO CON LA NUMERACIÓN!!

Comentado [A19]: LOS PIES DE LAS FIGURAS NO SE PONEN COMO CUADROS DE TEXTO INSERTADOS PORQUE COMPLICAS LA MAQUETACIÓN, SE PONEN COMO TEXTO NORMAL. CAMBIAR TODOS.

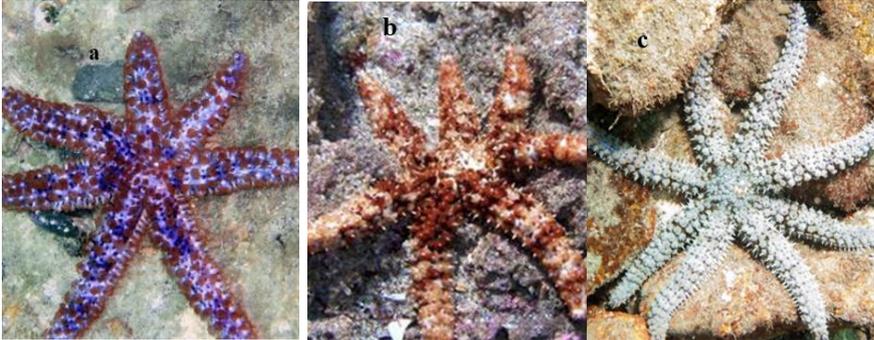


Fig. 8. Diferencia de tonalidades y coloración de *C. tenuispina*. (a) tomada de <http://diveland.es> cuyo autor es desconocido, (b) tomada de <http://flyingsharks.eu> cuyo autor es José Alberto, (c) tomada de <http://www.enelmar.es> cuyo autor es Sacha Lobenstein.

Filogenia

Situar filogenéticamente el orden Forcipulatida no ha sido tarea fácil, así como definir las familias que entran dentro de este. Varios son los estudios realizados hasta el momento para definir su parentesco con otros órdenes y las familias que engloba. Para ello se han empleado tanto características morfológicas como marcadores moleculares, sin embargo, todavía no se ha llegado a un consenso.

El estudio de Knott y Wray (2000), trata de recoger todos los análisis filogenéticos realizados hasta la fecha, tratando de discernir la clasificación filogenética de las familias de Asteroideos. En primer lugar recoge datos de las hipótesis de Blake (1987) y Gale (1987) (Fig 9a y 9b.), los cuales hicieron una clasificación en base a las características morfológicas. El primero consideró en su hipótesis que los Valvátidos son el grupo hermano de los Forcipulatidos (que incluye a los Brinsingidos), y consideró a los Paxillosidos como un grupo derivado. En cambio, Blake consideró que los Forcipulatidos y Brinsingidos son los grupos ancestrales y además grupos hermanos. En los análisis llevados a cabo posteriormente por técnicas moleculares, Knott y Wray toman el estudio de Lafay, Smith, & Christen (1995), junto con el de Wada y colaboradores (1996) (Fig. 9c y 9d). En estos se llevó a cabo un análisis

Comentado [A20]: Modifica figura, añadiendo las letras en el powerpoint.

Comentado [A21]: La redacción de esta parte estaba bastante mal y muy confusa. Tienes que aclarar ideas y hacerte una organización de la sección antes de escribirla. Esto también se debe a que la traducción de los textos es flojita. Hay que trabajarla más. Tienes que leerlos y luego expresarlos con tus palabras no traducir directamente, como parece que has hecho en varios párrafos. Esto es algo fundamental que conviene que lo vayas haciendo desde ahora.

Comentado [A22]: Combinar la figura como comentamos esta mañana.

Comentado [A23]: Si dices el estudio de...tienes que quitar los paréntesis y sólo dejarlo en el año.

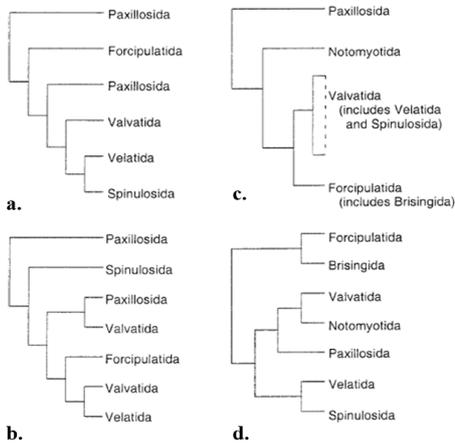


Fig. 9. Relaciones filogenéticas de grupos de asteroideos propuestas por (a) Gale (1987) y (b) Blake (1987) derivadas de características morfológicas, y las propuestas por (c) Lafay (1995) y (d) Wada (1996) basado en características moleculares. (Knott & Wray, 2000)

molecular mediante la secuenciación de ARN 28S, y con ARNr 12S y 16S, para comprobar si los análisis de Blake y Gale coincidían con sus resultados. Como conclusión, se obtuvo que el soporte sobre las relaciones filogenéticas determinadas en estos trabajos era muy bajo y que la relación entre los grupos era muy diferente entre sí. Ya, por último, indicaron que más que centrarse en las controversias que puedan presentar los grupos entre sí a la hora de situarlos, es mejor llevar a cabo análisis con diversos grupos de genes e ir estimando la cantidad de genes apropiados a la hora de determinar mejor las relaciones entre los clados.

En un trabajo posterior realizado por Waters y Roy (2003), se llevó a cabo un análisis filogenético a nivel del género *Coscinasterias*, con el objetivo de estudiar la divergencia entre las distintas especies que comprenden este género, así como tratar de discernir posibles hipótesis de cómo han podido derivar a partir de su ancestro común. En cuanto a las hipótesis, han surgido gran cantidad de posibilidades, como es el caso de Fisher (1928), Clark (1946) y Hyman (1955) quienes argumentaron que la biogeografía del género se explicaba mejor mediante el transporte asociado con las embarcaciones. Posteriormente, Fell (1962) interpretó que la amplia distribución hacia el sur de varias estrellas de mar en términos de dispersión a larga distancia pudo ser facilitada por la deriva a causa de vientos provenientes del oeste. Por otro lado, Fleming (1979) argumentó que la dispersión a través de las corrientes oceánicas era mucho más probable. Los autores que están a favor de la especiación geográfica rechazan estas explicaciones "dispersalistas" y las señalan como no probables, interpretando las distribuciones biológicas como fenómenos pasivos, moldeados por eventos geológicos como la ruptura de Pangea, hace 180 millones de años.

Los resultados obtenidos en el estudio de Water y Roy (2003) a nivel genético indican que las especies de *Coscinasterias* distribuidas en Bermuda, Brasil y el Mediterráneo son

Comentado [A24]: Qué trabajo?

consistentes con la dispersión del Pleistoceno, en lugar de la translocación humana. Los datos de Clark y Downey (1992) apoyan que la especie de *Coscinasterias* que se encuentra en las Bermudas es un población distinta, pero es poco probable que el origen del clado atlántico sea a partir del Mediterráneo. Los grupos hermanos que se encuentran en el Atlántico, *C. tenuispina*, *C. calamaria* y *C. acutispina*, presentan una divergencia mínima, que se corresponde con, aproximadamente, un periodo de aislamiento de 2.0 – 3.9 Ma. Esta divergencia tardía del Pleistoceno puede relacionarse con el establecimiento de la corriente de Benguela, la cual es un sistema de surgencia fría de Sudáfrica que aisló biogeográficamente los océanos Atlántico e Índico. Otra explicación alternativa sería el cierre del istmo de Panamá, hace 3.1 Ma (Keigwin, 1982). Las calibraciones del reloj molecular sugieren que las poblaciones de *C. calamaria* africana y la de *C. acutispina* asiática divergieron hace 1.3–2.5 Ma, aproximadamente. Por otro lado, y bajo un hipotético "punto de origen" (Darwin, 1859), la distribución anti-ecuatorial (Randall, 1981) de estos taxones podría también atribuirse a un solo caso de dispersión transecuatorial, durante un período frío, alrededor del inicio del Pleistoceno. Los datos obtenidos en este estudio proporcionan evidencias sólidas para afirmar que la distribución global de *Coscinasterias* es atribuible a la dispersión de larga distancia. Las divergencias genéticas entre las poblaciones o especies regionales sugieren que la dispersión es natural, en lugar de distribución causada por los seres humanos. Así mismo, en este trabajo, se rechazó también la hipótesis de especiación geográfica alternativa, de un origen antiguo Pangaeano, hace 180 Ma, para explicar la distribución global (Croizat, Nelson, & Rosen, 1974). Ya, por último, los datos obtenidos de *C. muricata* de la zona Australasiática, indican que es una especie basal muy distinta de todos los demás miembros del género. Esta especie se distingue morfológicamente de otros miembros del género por un mayor número de brazos, llegando a tener hasta 13.

En el estudio de Mah y Foltz (2011) basado en análisis molecular, recupera la monofilia del orden Forcipulatida con una importante apoyo estadístico, como se puede apreciar en el cladograma (Fig. 10.) coincidiendo con los estudios morfológicos previos de Blake y colaboradores (1987) y el molecular de Foltz y colaboradores (2007). En este trabajo, *C. tenuispina* se ha incluido dentro del clado "Pantropical" debido a su distribución. Se observó que los Asteriidae pantropicales, donde se incluye a esta especie, están bien soportados, como grupo hermano de los diversos Asteriidae antárticos, cosa que no se observó en el primer estudio del que hablamos. Se obtuvo que las posiciones relativas, derivadas de *Coscinasterias* y *Astrofol*, entre los Asteriidae pantropicales, son consistentes con las fechas de divergencia

Comentado [A25]: Este no es el mejor esquema pero lo podemos hablar. Porque no es de un forcipulatido sino de un concentricicloideo.

Comentado [A26]: Con respecto a esta figura, es mucho más grande (ocupa una página), por ello he cogido la parte donde está *C. tenuispina* para identificarla en el cladograma y con quien tiene más parentesco. Mi pregunta es ¿Pongo el cladograma entero o así está bien?

ocurridas en el Plioceno/Pleistoceno, y que habían sido estimadas para la distribución global de *Coscinaterias* en el trabajo de Water & Roy (2003).

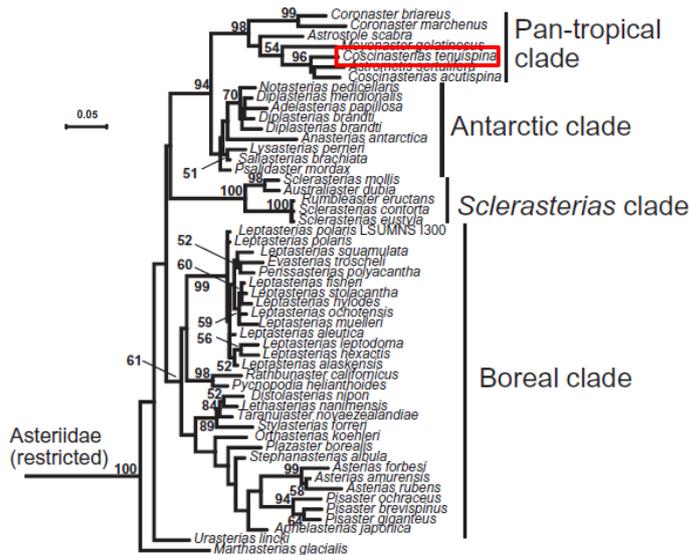


Fig 10. Cladograma de máxima parsimonia de los Asteroidei según su linaje geográfico y en base a una secuenciación de 261 pb y 437 pb de genes de ADNr 12S y 16S respectivamente. Tomado del trabajo de Mah y Foltz (2011).

Reproducción

Asexual

C. tenuispina es capaz de reproducirse asexualmente mediante fisiparidad, que consiste en la separación, por el propio individuo, de sus miembros, para desarrollar nuevos individuos clónicos. Se ha observado que ocurre durante la etapa adulta y, además, le puede permitir tener

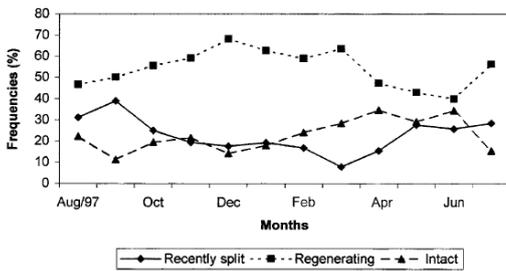


Fig 11. Gráfico donde se pueden observar la variación de separaciones recientes, periodo de regeneración de los brazos y en los que estos están intactos (Alves et al., 2002).

aunque con mayor frecuencia en los meses de verano (Fig. 11.). Teniendo en cuenta los resultados de este trabajo, y aplicándolos principalmente a las poblaciones del Mediterráneo, se ha observado que durante los meses de verano el agua tiene una fluctuación de temperatura muy grande (de 22 a 30 °C), ésto sumado al aumento de la salinidad a causa de la evaporación,

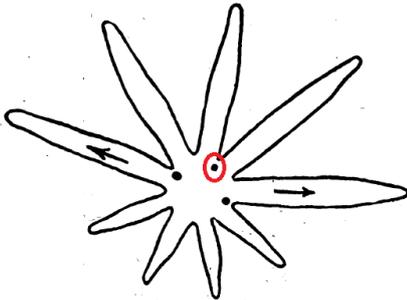


Fig. 12. Esquema del sentido de crecimiento de los brazos (flechas) y madreporitos entre los brazos (círculo rojo) (Crozier, 1920).

es posible que provoque gran estrés en el animal. Este estrés puede perjudicar a la formación de gametos, ya que a nivel fisiológico las gónadas no se encuentran en condiciones adecuadas para su producción, aunque, por otro lado, también puede favorecer la regeneración de las partes mutiladas en el proceso de reproducción asexual (Alves et al., 2002; Crozier, 1920; Alex Garcia-Cisneros et al., 2018, 2017; Lawrence, 2013). Esto no quiere decir que no haya una formación de gónadas, sino que se da una reducción de su crecimiento, en pos de la regeneración de los brazos (Emson & Wilkie, 1980). Otra forma interesante de comprobar, si las poblaciones solo se mantienen de esta manera, es la que utiliza

Comentado [A27]: Tienes que reestructurar este apartado, otra vez...primero habla de la asexual y luego de la sexual.

Comentado [A28]: EN GENERAL TIENES QUE SIMPLIFICAR LAS COSAS

Crozier (1920). En este trabajo se señala que existe una correlación entre el número de madreporitos y la cantidad de veces que se ha producido una pérdida y regeneración de un brazo. En su estudio detectó que la aparición de 1 a 2 madreporitos nuevos ocurre siempre entre el brazo regenerado y el nuevo (Fig. 12.). En base a esto, se puede deducir aproximadamente el número de veces que ha perdido algún brazo un espécimen (Crozier, 1920; Lawrence, 2013)

García-Cisneros y colaboradores (2018) también plantea la posibilidad de que *C. tenuispina*, aparte de mantener las poblaciones del mediterráneo de esta forma, también pueda hacerlo si presentara partenogénesis larvaria. Esto podría ser posible ya que esta especie presenta una larva planctónica, la cual se mantiene en la columna de agua durante semanas



Fig 13. Larvas bipinnaria y braquiolarias planctónicas. a, bipinnaria de *Luidia* sp. con desarrollo de un clon en la zona posterior final y en la antena de la braquia (flechas). b, braquiolaria no identificada (similar al de un Ophidiasteridae) con un clon (flecha). Tomado del libro de Lawrence, STARFISH: Biology and Ecology of the Asteroidea (2013), 51-58 pp.

(Karako et al., 2002). Además, en un estudio de Janies y colaboradores (2019), se observó que dos juveniles de estrellas del género *Oreaster*, recolectadas en el Parque Nacional Arrecife Alacranes y Triángulos Oeste en el sur del Golfo de México, presentaban el mismo perfil genético que un grupo que se encuentra de manera abundante en la zona de corrientes del Golfo de Florida. Estos juveniles, además, se identificaron como larvas clónicas de dichas poblaciones. Otro aspecto que refuerza esta hipótesis es que se ha podido observar, en larvas del género

Luidia (Bosch et al., 1989; Byrne, 2013), una fragmentación de porciones de distintas partes de su cuerpo tanto de la larva bipinnaria como de la braquiolaria (Fig. 13a y 13b.), seguido de una desdiferenciación de los tejidos y una rediferenciación, dando lugar al crecimiento de una nueva larva completamente formada (Bosch, 1992; Byrne, 2013; Jaekle, 1994; K. E. Knott, Balser, Jaekle, & Wray, 2003). Y es que, además, también se ha conseguido, en laboratorio, describir la clonación y regeneración de larvas de *Pisaster ochraceus* (Byrne, 2013; Vickery et al., 2001; S. Vickery & B. McClintock, 1998).

Comentado [A29]: Cita bien, por favor.... Cuando son varios autores es et al

Sexual

La reproducción sexual de esta especie requiere de unas condiciones concretas, por ello, su ciclo de desarrollo gonadal se da de verano a otoño (agosto a noviembre), que es cuando se ha

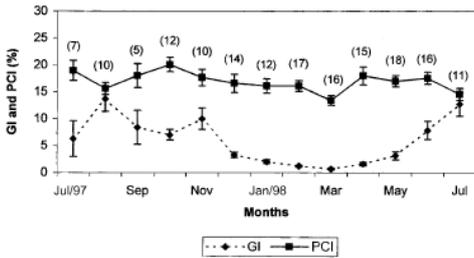


Fig 14. Variación mensual del índice gonadal (GI) y de los ciegos pilóricos (PCI) de Julio de 1997 a Julio de 1998. Los número representan el número total de individuos analizados por mes. Tomado del trabajo de Alves y colaboradores (2002).

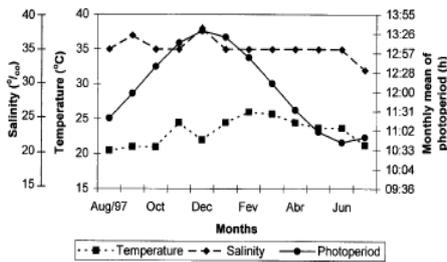


Fig 15. Variación del fotoperiodo, y temperatura y salinidad del del agua de mar en Ponta de Itaipu, de agosto de 1997 a Julio de 1998. Tomado del trabajo de Alves y colaboradores (2002).

observado que presentan un mayor volumen de gónadas, y además, observándose una alta correlación de la temperatura y el índice gonadal (Fig. 14.). Se ha visto que durante el ciclo gonadal se presenta un periodo más prolongado de desove, de aproximadamente 4 meses, y que el desarrollo de las gónadas ocurre en periodos de día corto, y el desove en los periodos de día largo, a pesar de dicha coincidencia en estos procesos, no se ha observado una correlación significativa entre el fotoperiodo y los valores presentes del índice gonadal (Fig. 15). En estudios histológicos, se ha observado que las gónadas presentan oocitos en estado de formación a inicios de febrero, y que alcanza su tamaño máximo (120-140 μm) de septiembre a noviembre. También ocurre de manera paralela el ciclo de la espermatogénesis (Alves et al., 2002; Barker, 2013). Las

gónadas se desarrollaron solo en aquellos individuos que estaban mejor alimentados, por lo que es posible que la disponibilidad de alimento influya en la capacidad individual de cada espécimen a la hora de llevar a cabo el desarrollo de las gónadas. Se ha observado que aquellas poblaciones en las que se presentan en zonas de temperaturas estables se desarrollan en gran medida, sexualmente (García-Cisneros et al., 2018). Por ello, se ha visto que en las islas Canarias hay una tendencia clara a un desarrollo sexual de las poblaciones (García-Cisneros et al., 2013; García-Cisneros et al., 2018).

Comentado [A30]: ¿?¿?¿?¿?

Comentado [A31]: Volver a redactar...

Ciclo Larvario

Para comprender mejor la parte reproductiva de esta especie es necesario también observar su ciclo y tipos de larvas (Fig. 16.). Esta especie presentan un ciclo con varios estadios

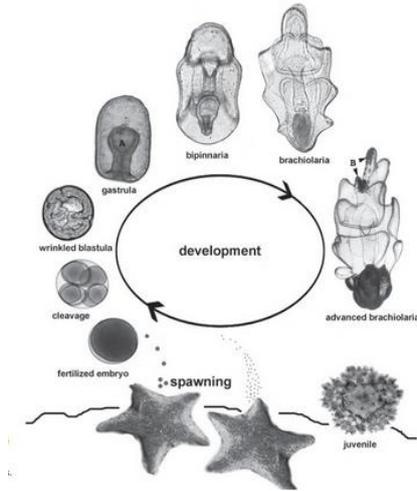


Fig 16. Ciclo vital y estados de desarrollo de un asteroideo de desove libre que ha sido ilustrado con *Patriella regularis*. A, arquenterón, B, braquia. Byrne and Barker, 1991. Tomado del libro de Lawrence, STARFISH: Biology and Ecology of the Asteroidea (2013), 51-58 pp.

de desarrollo, como ocurre en todos los equinodermos, en los que pasa de presentar una larva del tipo bipinnaria (Fig. 17a.), que posteriormente sufre una metamorfosis para dar lugar a una larva braquiolaria (Fig. 17b.), las cuales son planctónicas. Esta última dispone de un complejo de “tentáculos” accesorios en la zona anterior. Este complejo está conformado por 3 braquias, un braquium central normalmente largo rodeado por otros 2 más pequeños, y un disco adhesivo localizado en la

base del braquia, con el cuál inspecciona el sustrato hasta encontrar el adecuado para asentarse (Byrne, 2013). Una vez asentada, comienza su desarrollo, pasando al estado juvenil y ya, por último, al estado adulto. De la especie *C. tenuispina* se desconoce completamente su ciclo larvario, aunque de las especies de su mismo género sí se ha estudiado, con más detalle en *Coscinasterias muricata*, (Barker, 2013).

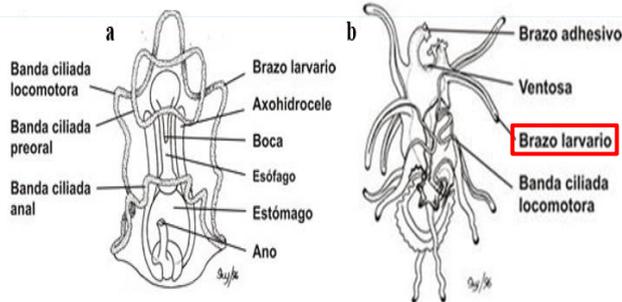


Fig 17. Esquema con las partes señaladas de una larva bipinnaria (a) y braquiolaria (b). En rojo el denominado braquia (= brazo larvario). Esquemas tomado de <https://www.asturnatura.com>, cuyo autor es Juan Luis Menéndez Valderrey.

Comentado [A32]: Qué es lo que has llamado braquia??
Tienes que señalarlo aquí

Ecología

C. tenuispina es una especie que se distribuye desde la zona del intermareal hasta los 50



Fig. 18. Estrella depredando a un erizo. Foto tomada de un fotograma de un video de youtube. autor: [safaridivingsl](#)

metros de profundidad. Se observa generalmente en hábitat rocoso-arenoso (Stamouli *et al.*, 2017) y presentan una dieta que comprende organismos de la epifauna en general, aunque en las islas Canarias se ha visto que depreda erizos (Fig. 18.), por ejemplo el *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula*, aunque sus presas principales son distintas especies de moluscos como pueden ser especies del género *Phorcus* (Menge &

Comentado [A33]: revisar

Sandford, 2013), entre otras. Además, en condiciones de laboratorio también se ha observado que come algas incrustantes (Barker, 2013). Por ello, este es uno de los motivos por los que se pueden observar con relativa facilidad en charcos del intermareal, además al ser una especie termófila aguanta muy bien los cambios de temperatura de los charcos, pudiendo encontrarse incluso en aquellos en los que las condiciones son extremas para otros organismos. Se cree que en aquellas zonas donde haya refugio, hay una mayor densidad de población, aunque no hay suficientes evidencias que puedan corroborar esta observación (García-Cisneros *et al.*, 2017). Se ha podido ver que también está presente en ambientes con fuertes corrientes y olas, por ello, presentan en la zona de los pies ambulacrales unas adaptaciones en forma de potentes ventosas

(Fig. 19.), que les permiten estar fuertemente sujetas al sustrato, sin peligro de ser arrastradas y así poder desplazarse (Machado et al., 2008).

En estas zonas, se ha observado que existe una correlación entre las mareas y el número de estrellas, contando un mayor número de especímenes cuando las mareas son extremadamente bajas, quedando expuestas tanto al medio aéreo, como al efecto del batir de las olas (Chao & Tsai, 1995; Crump & Barker, 1985).

Con respecto a su rol en el ecosistema, en aguas del Mediterráneo se ha observado que muchos especímenes presentan un comportamiento depredador, ya que son predadores



Fig. 19. Vista de parte ventral de *C.tenuispina* donde se pueden apreciar los pies ambulacrales y en la zona terminal de estos las ventosas con las que se adhiere a la roca. Foto tomada de <https://actanaturalisscientia.blogspot.com>

inespecíficos, es decir, no tienen una presa concreta ya que hay una gran abundancia de alimento (Alex Garcia-Cisneros et al., 2017). Al no haber estudios del rol principal de esta especie, en otras se ha observado que juegan un papel importante a la hora de controlar las poblaciones de moluscos en zonas del intermareal, y que sus efectos sobre las presas dependen del contexto de la abundancia de las mismas (Menge & Sandford, 2013; Menge et al., 1994; Navarrete & Menge, 1996; Power et al., 1996), variando de una a otra. como ya se ha comentado, en las islas Canarias se ha observado que esta especie depreda también erizos, por lo que es posible que juegue un pequeño papel en el control de sus poblaciones, en caso de escasear sus presas principales. Esto son simples observaciones en base a fotos y a los pocos estudios ecológicos que se han llevado a cabo sobre esta especie, y hay que señalar que se desconoce prácticamente su papel ecológico en aguas de las costas de las islas Canarias.

Comentado [A34]: PONER DESPUES DE ESTE PÁRRAFO EL PÁRRAFO QUE NO VA EN FILOGENIA, DONDE HABLAS DE LAS MAREAS.....

Etología

En los estudios realizados por Vicens-Vicens (2009) con *C. tenuispina*, se ha observado que presenta una gran capacidad de aprendizaje asociativa, en la que es capaz de distinguir colores y asociarlos a diferentes situaciones, como por ejemplo, la presencia de comida o la ausencia de depredadores. La parte experimental del estudio consistía disponer los especímenes en unos tanques con un fondo de grava de un color donde se les iba introducir tejidos de una presa para que lo asociaran al color del fondo, y lo mismo en otro tanque con un fondo de otro color y con tejido de un espécimen de su misma especie. Los datos se tomaban durante 3 horas y anotando su movimiento cada 10 minutos, para tener un seguimiento de sus movimientos. Por último, se les introducía en otro tanque con grava de los dos colores distintos, y en cada prueba se variaban entre tonos similares para ver como reaccionaban. Los resultados obtenidos mostraron que tendían casi siempre al color del sustrato que asociaban a la presencia de comida y ausencia de depredadores. Esta capacidad asociativa puede ser debida, posiblemente, a que se ubican a diferentes profundidades y por ello, en hábitats con variaciones de la cantidad de luz que perciben, pudiendo mostrar variaciones intraespecíficas en la detección visual. Por estos motivos y la capacidad de ciertos organismos más “simples” como *C. tenuispina*, se está abandonando la idea de que los fotorreceptores solo sirven para la fototaxia, y se empieza a creer que también sirven para la búsqueda de refugio, para orientar sus movimientos y las migraciones diurnas en busca de comida a zonas más someras (Kirwan et al., 2018).

En otro trabajo publicado por Zerpa (2007), se llevó a cabo un estudio del comportamiento de *C. tenuispina* frente a la exposición a luz blanca o ultravioleta. Se observó que los especímenes presentaban un alto grado de actividad cuando estaban sometidos a los diferentes tipos de luces, y que, tras un periodo de tiempo determinado, disminuía su actividad. En el caso de la luz blanca los especímenes permanecieron inactivos una vez se habían acostumbrado a esta, sin embargo, en el caso de la luz ultravioleta se registró un movimiento de huida en busca de refugio para poder protegerse a la exposición de este tipo de luz. En este último caso, este tipo de comportamiento puede tener su explicación ya que la luz UV produce daños en la superficie de las estrellas, provocando un cambio de coloración de la piel, que también se han observado en otros animales (Pattison & Davies, 2006). Todo ello es debido a que en su esqueleto disponen de células que actúan como ojos compuestos, repartidos por todo el cuerpo, por lo que presentan una gran fotosensibilidad (Aizenberg et al., 2001; Burke et al., 2006). Por ello esta especie se suele encontrar en zonas donde no recibe directamente luz, como charcos con importantes zonas de sombra o en fondos rocosos donde poder esconderse.

Comentado [A35]: Volver a redactar, no queda claro cual fue el resultado???

También se ha llevado a cabo un estudio en el que se quería analizar la reotaxis (movimiento mediado por quimiorreceptores). En el experimento se exponían especímenes a distintos olores, como fueron el tejido de individuos de su misma especie y de tejido de Krill (*Ephausia superba*), analizando la reacción de esta especie frente a los olores (McClintock, 1998). Se vio que al detectar el olor a tejido de su especie había un aumento la velocidad, llevando a cabo una acción de huida a zonas más profundas en busca de refugio. En cambio, con el olor de tejido de krill, se daba una respuesta rápida, también, pero positiva hacia zonas menos profundas donde detectaban que estaba la presa. Esto nos indicaría que hay una utilización evidente por parte de esta especie de los receptores químicos para efectuar ciertas acciones como son la de búsqueda de alimento o la huida, y que sus receptores son lo suficientemente complejos para mediar respuestas rápidas.

Molecular

C. tenuispina ha sido ampliamente estudiada a nivel de filogenia, pero en los últimos años se han llevado a cabo diversos estudios más orientados a la parte molecular sobre las poblaciones del Mediterráneo, obteniendo resultados bastante sorprendentes, como por ejemplo que todos los individuos muestreados eran el mismo macho clónico, al que se le ha denominado él “**superclon**”. A raíz de este hallazgo, se ha continuado su estudio para descubrir el motivo de este fenómeno, y se han descubiertos ciertas características que se comentaran a continuación.

En el estudio de García-Cisneros y colaboradores (2015) se llevaron a cabo muestreos en la zona del Mediterráneo en Llançà, Costa Brava, en la costa de Taormina, Sicilia y la parte del Atlántico de dos poblaciones distintas en las costas de Tenerife (Boca Cangrejo y Abades) con el objetivo de realizar un comparación entre estas (Fig. 20.). En las dos poblaciones del Mediterráneo que fueron muestreadas se pudo observar que los individuos presentaban una mayoría de descendientes clonales nacidos por reproducción asexual (fisiparidad). Analizando las muestras obtenidas de estos individuos, se observó que no había una pérdida de la información con en los sucesivos individuos monoclonales, según los autores esto puede ser debido a que esta especie durante la mitosis se lleva a cabo una recombinación entre telómeros homólogos, como una manera de elongarse y no perder información cada vez que se produce este fenómeno (Liu et al., 2007), además, aquellos que presentaban dicha elongación tenían un menor tamaño corporal

No se sabe la consecuencia real de la acumulación de mutaciones somáticas y los efectos deletéreos que este proceso pueda acarrear en las poblaciones salvajes, ya que no hay suficientes datos. Sin embargo, la longitud de los telómeros, puede ser indicativo para determinar el estado de salud y eficacia fisiológica de los individuos que conforman las distintas



Fig. 20. Mapa de las zonas muestreadas en áreas del Mediterráneo y del Atlántico en el trabajo de García-Cisneros y colaboradores (2015)

poblaciones distribuidas por el Mediterráneo, aunque también es posible que puedan presentar variaciones inherentes a la influencia de componentes ambientales, como la variación de la cantidad de alimento, condiciones climáticas o si se encuentran en zonas contaminadas (Barrett *et al.*, 2013; Epel *et al.*, 2004).

Se han llevado a cabo estudios comparativos de la actividad de la telomerasa entre los brazos regenerativos y los no regenerativos, en relación con el proceso anteriormente mencionado, y tratando de ver si se podría atribuir a la alta plasticidad fenotípica en el tamaño del cuerpo y/o la actividad continua que presentan en los telómeros. Como resultado se obtuvo que efectivamente este proceso se daba por ambos factores, y que en los individuos más pequeños era mucho más frecuente, aunque todavía se desconoce el cómo funciona este mecanismo (Ebert *et al.*, 2008; García-Cisneros *et al.*, 2015; Klapper *et al.*, 1998). Estudios sobre otros organismo asexuales y sexuales indican un rol pivote de la telomerasa en la regulación de la longitud de los telómeros en las células del linaje somático, como es en el caso de *Asterias rubens* en el que se ha visto que no hay diferencia en la actividad de la telomerasa entre los brazos no regenerativos y regenerativos (Hernroth *et al.*, 2010)

Desde el punto de visto molecular de la reproducción asexual, se ha observado que tras durante un largo periodo es necesario una fase de reproducción sexual (Carney Almroth, Skold, & Nilsson Skold, 2012), ya que se ha detectado que individuos más viejos presentan una reducción significativa de su capacidad sexual a causa de la disminución de la actividad de la telomerasa, y en orden, también, para evitar la senescencia tras un periodo prolongado de reproducción asexual (Lavergne & Molofsky, 2007).

Comentado [A36]: Eliminar cuadro de texto y comprobar número de figura, etc

Comentado [A37]: ¿????? Mal redactado....

Comentado [A38]: Volver a redactar... está muy desestructurado. La lectura se hace complicada, lenta...inténtalo otra vez.

Con respecto a las poblaciones del Atlántico, concretamente en el archipiélago canario, estudiadas en otro estudio de García-Cisneros y colaboradores (2017), se observó que las poblaciones presentaban una clonalidad parcial debido a la aparición de más genotipos que en el Mediterráneo. Se especuló que, como consecuencia de la estabilidad de las temperaturas en esta zona, los individuos de la zona tengan reproducción sexual (ver apartado de reproducción sexual) y, por ello, aumente la diversidad genética, dando lugar a la aparición de nuevos genotipos, además también, de un posible flujo de intercambio entre el Atlántico y el Mediterráneo a través del Estrecho de Gibraltar, pero de esto último no se han llevado a cabo estudios específicos (García-Cisneros et al., 2018).

En el caso de las poblaciones del noroeste del Mediterráneo solo se encontró un mismo genotipo, debido a que es una población estrictamente monoclonal. Esto nos indica que, efectivamente, estas poblaciones presentan reproducción por fisiparidad obligada, y existiendo la posibilidad de haber perdido la capacidad para desarrollar gónadas (Mladenov et al., 1986). En este sentido, se ha observado que, en los análisis moleculares que se les han realizado, hay un número muy pequeño de haplotipos relacionados con la prevalencia de la reproducción sexual en estas poblaciones, a causa de la continuidad del proceso reproductivo que llevan a cabo, y que su distribución en el Mediterráneo no se explicaría únicamente con una expansión demográfica mediada únicamente por este mecanismo (García-Cisneros et al., 2018).

Por otro lado, también se ha visto una variabilidad entre estas dos poblaciones a nivel somática, pudiendo atribuirse a consecuencia de cambios en el ambiente y a factores estocásticos. He aquí lo interesante, y es que esta especie podría considerarse un modelo único para el estudio de la variabilidad interindividual no ligada a factores genéticos, como bien indica Alex García-Cisneros y colaboradores (2017). En ciertos individuos se ha podido encontrar una heterocigosidad significativamente excesiva, pudiendo resultar en una característica evolutiva para retener la diversidad entre los individuos y así poder potenciar la eficacia biológica (fitness), como una manera de conservar la diversidad genética (Goudie *et al.*, 2012). También se llevó a cabo, en este mismo estudio, otro análisis donde se seleccionaron 12 locis de microsatélites nucleares, y el gen de la subunidad 1 de la citocromo C oxidasa (COI), en el que se obtuvo como resultado la existencia de 2 unidades evolutivas diferentes dentro del Mediterráneo: el frente Almería-Orán, donde se evitarían migrantes del atlántico al Mediterráneo, y el estrecho de Sicilia-Túnez (Fig. 21.).

Comentado [A39]: Volver a redactar... está literalmente traducido del inglés y las frases son incoherentes. Revisar



Fig. 21. Mapa donde se señalizan el frente Almería-Orán, y el estrecho de Sicilia-Túnez. Figura tomada de <https://es.dreamstime.com>.

Por último, está la curiosa capacidad de revertir el daño acumulado con la edad, es decir, que esta especie podría presentar un indicativo de posible rejuvenecimiento a nivel de tejidos (Juračić, 2016). Se ha observado mediante la medición de biomarcadores conocidos del envejecimiento, como son la actividad de las catalasas, superóxido dismutasa, glutatión y el proteosoma, tanto en los brazos regeneradores como en los no regeneradores, que se produce una tendencia a disminuir la longitud del brazo, siendo posible obtener una correlación de edad cronológica en base a esta medida, además de mostrar una acumulación de daño con la edad. Como resultado de este proceso se ha detectado que los brazos regenerados eran más jóvenes que otros tejidos, sin daño o con menos daño. Esto nos daría ese indicio de una cierta capacidad de rejuvenecimiento a nivel tisular.

Discusión

- (1) **Filogenia:** Desde el punto de vista de la filogenia, esta especie se ha empleado a la hora de situar filogenéticamente tanto el grupo como el orden en el que se engloba, pero no se ha llegado a una conclusión consensuada por todos los investigadores, debido a las diversas opiniones sobre qué metodología llevar a cabo. En el estudio realizado por Mah y Foltz en 2011, que optaron por análisis molecular, han determinado que los forcipulátidos son un grupo monofilético y grupo hermano de los Brinsingidos, y que el género *Coscinasterias* está emparentado con el género *Astrostol*. Por el momento, es el estudio que ha llegado a conclusiones similares con estudios anteriores y que coincide con otros trabajos robustos como es el de Water y Roy (2003), desde el punto de vista del tamaño de muestras utilizado.
- (2) **Reproducción:** El hecho de observar que las poblaciones de *C. tenuispina* presentes en el Mediterráneo tengan una clara tendencia a una reproducción asexual por fisiparidad obligada, podrían indicarnos que las condiciones que se dan, en este *área* no son las más propicias para la especie, pero aún así se ha visto un claro aumento de la población (de machos monoclonales) y una rápida expansión llegando ya incluso hasta Túnez. Así mismo, se ha observado también un descenso del desarrollo de las gónadas en estas poblaciones (García-Cisneros et al., 2017, 2018; Garcías-Cisneros et al., 2017). En contra posición, las poblaciones de las islas Canarias, son más diversas genéticamente y aparecen más genotipos, por lo que se presupone una mayor proporción de reproducción sexual. Aunque la ausencia de estudios en las poblaciones de las islas Canarias dificulta discernir si hay una tendencia hacia la reproducción sexual o si hay un flujo de intercambio genético con las poblaciones del Mediterráneo. También, está la duda de si esta especie puede presentar una partenogénesis larvaria que pueda explicar su expansión en el Mediterráneo, o ese posible intercambio genético.
- (3) **Ecología:** La ecología de esta especie si se ha estudiado ampliamente debido a que es una especie muy común y abundante en las zonas costeras del Atlántico Norte y en el Mediterráneo, llegándose a acotar la franja de profundidad en la que se puede encontrar del intermareal hasta los 50 metros de profundidad. También se ha

observado que las distintas poblaciones que se conocen de esta especie presentan una dieta diferente, obviamente por sus disposiciones geográficas, pero similar en cuanto al tipo de presas objetivo, destacando que esta especie en el Archipiélago Canario depreda sobre erizos y moluscos gasterópodos.

(4) Etología: En cuanto a este apartado, no hay prácticamente estudios sobre el comportamiento de *C. tenuispina*, a excepción de los estudios llevados a cabo por Zerpa en 2007 y Vicens en 2009, donde se ha demostrado que esta especie presenta un comportamiento bastante complejo, como son la capacidad de ser atraído mediante quimiorreceptores por el olor de una presa, así como notar que un congénere ha sido atacado y comenzar una respuesta de huida.

(5) Molecular: Desde principios del año 2000 se han empezado a llevar a cabo análisis y trabajos en este ámbito con *C.tenuispina*. Quizás uno de los mecanismos más interesantes observados es el de la recombinación de los telómeros homólogos, para elongarlos, y que no haya pérdida de heterocigosidad en la descendencia, no se sabe realmente como funciona, pero si es cierto que la telomerasa juega un papel fundamental. Tampoco se sabe cómo es posible que estas poblaciones, a pesar de su baja diversidad genética, puedan sobrevivir a las condiciones que presentan en el Mediterráneo. Por otro lado, también está el trabajo de Juračić (2016), en el que se observó que esta especie presenta la capacidad de rejuvenecer sus tejidos a nivel somático, en el que tampoco se sabe con certeza cómo ocurre.

Conclusión

La gran diversidad de mecanismos moleculares que presenta *Cosinasterias tenuispina* han suscitado más preguntas. La prioridad de estos estudios es comprender cómo estas poblaciones estrictamente monoclonales se desarrollan en el Mediterráneo y cómo es que, a pesar de tan baja diversidad, sobreviven sin darse grandes mutaciones. Mecanismos como la elongación de los telómeros, así como aumentar, en la descendencia clonal, la heterocigosidad no son bien comprendidos, ya que no se sabe cómo funcionan dichos procesos, ni qué moléculas o complejos intervienen. Por estos mecanismos, se la considera como un modelo único de variabilidad interindividual no ligada a factores genéticos, lo que abre nuevas formas de entender los mecanismos evolutivos y como funcionan. Otros aspectos a tener en cuenta son el

caso de las poblaciones de las islas Canarias, donde se ha podido observar que hay una diferencia a nivel de su genotipo, comparado con las poblaciones del Mediterráneo, aunque se desconoce si puede ser por un flujo de intercambio genético o si es porque se da reproducción sexual en estas poblaciones. En cuanto al papel ecológico en el Archipiélago es prácticamente desconocido, sin embargo se sabe que, en otras partes del mundo, juegan un papel fundamental en la regulación de poblaciones de moluscos. Tampoco hay estudios sobre su ciclo larvario, del cual solo se puede extrapolar de otras especies cercanas a ella, desconociendo también si puede presentar la curiosa partenogénesis larvaria.

Conclusions

The great diversity of molecular mechanisms presented by *Cosinasterias tenuispina* has raised further questions. The priority of these studies is to understand how these strictly monoclonal populations develop in the Mediterranean and how, despite such low diversity, they survive without major mutations. Mechanisms such as the elongation of telomeres, as well as increasing heterozygosity in clonal offspring, are not well understood, as it is not known how these processes work, nor which molecules or complexes intervene. Because of these mechanisms, it is considered as a unique model of interindividual variability not linked to genetic factors, which opens up new ways of understanding evolutionary mechanisms and how they work. Other aspects to bear in mind are the case of the populations of the Canary Islands, where it has been possible to observe that there is a difference at the level of their genotype, compared to the populations of the Mediterranean, although it is unknown whether it can be due to a flow of genetic exchange or whether it is because sexual reproduction occurs in these populations. As for the ecological role in the Archipelago, it is practically unknown, but it is known that in other parts of the world, they play a fundamental role in the regulation of mollusc populations. There are also no studies on its larval cycle, from which it can only be extrapolated from other species close to it, not knowing also if it can present the curious larval parthenogenesis.

Agradecimientos

Agradecer principalmente a mi tutor, el Dr. José Carlos Hernández por toda la ayuda prestada en cuanto a material, correcciones, sugerencias, consejos, información y su confianza para sacar este trabajo adelante. A mis amigos y compañeros que me han apoyado, y en algunos casos también acompañado a salidas de campo solo para tratar de encontrar a este maravilloso organismo. A Daniel Basilio, por los apuntes heredados promoción tras promoción que me han ayudado todos estos años.

Bibliografía

- A. Menge, B., & Sandford, E. (2013). Ecological Role of Sea Stars from Ppopulations to Meta-ecosystems. In J. M. Lawrence (Ed.) (pp. 67–80). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Aizenberg, J., Tkachenko, A., Weiner, S., Addadi, L., & Hendler, G. (2001). Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittlestars. *Nature*, *412*(6849), 819–822. <https://doi.org/10.1038/35090573>
- Alves, S. L. S., Pereira, A. D., & Ventura, C. R. R. (2002). Sexual and asexual reproduction of *Coscinasterias tenuispina* (Echinodermata: Asteroidea) from Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Biology*, *140*(1), 95–101. <https://doi.org/10.1007/s002270100663>
- Barker, M. F. (2013). *Coscinasterias*. In J. M. Lawrence (Ed.), *Starfish : biology and ecology of the Asteroidea* (pp. 191–199). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Blake, D. B. (1987). A classification and phylogeny of post-Palaeozoic sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Journal of Natural History*, *21*(2), 481–528. <https://doi.org/10.1080/00222938700771141>
- Bosch, I. (1992). Symbiosis between bacteria and oceanic clonal sea star larvae in the western North Atlantic Ocean. *Marine Biology*, *114*(3), 495–502. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00350041>
- Bosch, I., Rivkin, R. B., & Alexander, S. P. (1989). Asexual reproduction by oceanic planktotrophic echinoderm larvae. *Nature*, *337*(6203), 169–170. <https://doi.org/10.1038/337169a0>
- Burke, R. D., Angerer, L. M., Humphrey, G. W., Yaguchi, S., Kiyama, T., Liang, S., ... Hallböök, F. (2006). A Genomic View of the Sea Urchin Nervous System, *300*(1), 434–460. Retrieved from doi: 10.1016/j.ydbio.2006.08.007
- Byrne, M. (2013). Asteroid Evolutionary Developmental Biology and Ecology. In J. M. Lawrence (Ed.), *Starfish : biology and ecology of the Asteroidea* (pp. 51–58). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- C.L. Vickery, M., S. Vickery, M., Amsler, C., & B. McClintock, J. (2001). *Regeneration in Echinoderm Larvae. Microscopy Research and Technique* (Vol. 55). <https://doi.org/10.1002/jemt.1191>
- Carney Almroth, B., Skold, M., & Nilsson Skold, H. (2012). Gender differences in health and aging of Atlantic cod subject to size selective fishery. *Biology Open*, *1*(9), 922–928. <https://doi.org/10.1242/bio.20121446>
- Chao, S., & Tsai, C. (1995). Reproduction and population dynamics of the fissiparous brittle star

- Ophiactis savignyi (Echinodermata: Ophiuroidea). *Marine Biology*, 124(1), 77–83. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/BF00349149>
- Charles R, D. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* (Murray, Ed.). London.
- Clark, A. ., & Downey, M. . (1992). *Starfishes of the Atlantic.* (Chapman & Hall, Eds.). London.
- Clark, H. (1946). *The echinoderm fauna of Australia. Its composition and origin.* Washington, D.C: Carnegie Institute of Washington. Retrieved from <https://trove.nla.gov.au/work/22392277>
- Croizat, L., Nelson, G. J., & Rosen, D. E. (1974). Center of origin and related concepts. *Systematic Biology*, 23, 265–287.
- Crozier, W. J. (1920). Notes on some problems of adaptation. *The Biological Bulletin*, 39, 116.
- Crump, R. G., & Barker, M. F. (1985). Sexual and asexual reproduction in geographically separated populations of the fissiparous asteroid *Coscinasterias calamaria* (Gray). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 88(2), 109–127. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90032-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90032-2)
- Ebert, T. A., Russell, M. P., Gamba, G., & Bodnar, A. (2008). Growth , Survival , and Longevity Estimates for the Rock-Boring Sea Urchin *Echinometra lucunter lucunter* (Echinodermata, Echinoidea) In Bermuda., (August).
- Emson, R. H., & Wilkie, I. C. (1980). Fission and autotomy in echinoderms. In *Ocenography and Marine Biology: An Annual Review, Vol. 18* (pp. 155–250).
- Epel, E. S., Lin, J., Dhabhar, F. S., Adler, N. E., Morrow, J. D., & Cawthon, R. M. (2004). Accelerated telomere shortening in response to life stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(49), 17312–17315. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407162101>
- Fell, H. B. (1962). West-Wind-Drift Dispersal of Echinoderms in the Southern Hemisphere. *Nature*, 193(4817), 759–761. <https://doi.org/10.1038/193759a0>
- Fisher, W. K. (1928). Asteroidea of the north Pacific and adjacent waters pt. 2: Focipulata (part). *Bulletin of the United States National Museum*, 81(i–iii), 1–245. <https://doi.org/https://doi.org/10.5479/si.03629236.76.2>
- Fleming, C. A. (1979). *The geological history of New Zeland and its life.* Auckland: Auckland University Press.
- Foltz, D. W., Bolton, M. T., Kelley, S. P., Kelley, B. D., & Nguyen, A. T. (2007). Combined mitochondrial and nuclear sequences support the monophyly of forcipulatacean sea stars. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 627–634. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.012>
- García-Cisneros, A., Pérez-Portela, R., Almroth, B. C., Degerman, S., Palacín, C., & Sköld, H. N. (2015). Long telomeres are associated with clonality in wild populations of the fissiparous starfish *Coscinasterias tenuispina*. *Heredity*, 115(5), 437–443. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.43>
- García-Cisneros, Alex, Palacín, C., Ventura, C. R. R., Feital, B., Paiva, P. C., & Pérez-Portela, R. (2018). Intraspecific genetic structure, divergence and high rates of clonality in an amphiatlantic starfish. *Molecular Ecology*, 27(3), 752–772. <https://doi.org/10.1111/mec.14454>
- García-Cisneros, Alex, Pérez-Portela, R., Wangensteen, O. S., Campos-Canet, M., & Palacín, C. (2017). Hope springs eternal in the starfish gonad: preserved potential for sexual reproduction in a single-clone population of a fissiparous starfish. *Hydrobiologia*, 787(1), 291–305. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2971-8>
- García-Cisneros, Alex, Valero-Jiménez, C., Palacín, C., & Pérez-Portela, R. (2013). Characterization

- of thirty two microsatellite loci for three Atlanto-Mediterranean echinoderm species. *Conservation Genetics Resources*, 5(3), 749–753. <https://doi.org/10.1007/s12686-013-9897-5>
- Goudie, F., Allsopp, M. H., Beekman, M., Oxley, P. R., Lim, J., & Oldroyd, B. P. (2012). Maintenance and loss of heterozygosity in a thelytokous lineage of honey bees (*Apis mellifera capensis*). *Evolution*, 66(6), 1897–1906. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01543.x>
- Hernroth, B., Farahani, F., Brunborg, G., Dupont, S., Dejmek, A., & Nilsson Sköld, H. (2010). Possibility of mixed progenitor cells in sea star arm regeneration. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314B(6), 457–468. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21352>
- Hyman, L. H. (1955). *The invertebrates. Vol. 4, Vol. 4.* New York; London(etc): McGraw-Hill.
- Jaeckle, W. B. (1994). Multiple Modes of Asexual Reproduction by Tropical and Subtropical Sea Star Larvae: an Unusual Adaptation for Genet Dispersal and Survival. *The Biological Bulletin*, 186(1), 62–71. <https://doi.org/10.2307/1542036>
- Janies, D., Hernández - Díaz, Y., Alonso Solís-Marín, F., Lopez, K., Alexandrov, B., Galac, M., ... Bosch, I. (2019). *Discovery of Adults Linked to Cloning Oceanic Starfish Larvae (Oreaster , Asteroidea: Echinodermata)*. *The Biological Bulletin*. <https://doi.org/10.1086/703233>
- Juračić, M. (2016). The analysis of molecular marks of aging and potential for rejuvenation in starfish *Coscinasterias tenuispina*. Retrieved from <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:166:306405>
- Karako, S., Achituv, Y., Perl-Treves, R., & Katcoff, D. (2002). *Asterina burtoni* (Asteroidea; Echinodermata) in the Mediterranean and the Red Sea: Does asexual reproduction facilitate colonization? *Marine Ecology Progress Series*, 234(June 2002), 139–145. <https://doi.org/10.3354/meps234139>
- Keigwin, L. (1982). Isotopic paleoceanography of the Caribbean and East Pacific: role of Panama uplift in late Neogene time. *Science (New York, N.Y.)*, 217(4557), 350–353. <https://doi.org/10.1126/science.217.4557.350>
- Kirwan, J. D., Bok, M. J., Smolka, J., Foster, J. J., Hernández, J. C., & Nilsson, D.-E. (2018). The sea urchin *Diadema africanum* uses low resolution vision to find shelter and deter enemies. *The Journal of Experimental Biology*, jeb.176271. <https://doi.org/10.1242/jeb.176271>
- Klapper, W., Kühne, K., Singh, K. K., Heidorn, K., Parwaresch, R., & Krupp, G. (1998). Longevity of lobsters is linked to ubiquitous telomerase expression. *FEBS Letters*, 439(1–2), 143–146. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(98\)01357-X](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(98)01357-X)
- Knott, K. E., Balsler, E. J., Jaeckle, W. B., & Wray, G. A. (2003). Identification of Asteroid Genera With Species Capable of Larval Cloning. *The Biological Bulletin*, 204(3), 246–255. <https://doi.org/10.2307/1543596>
- Knott, K., & Wray, G. (2000). Controversy and Consensus in Asteroid Systematics: New Insights to Ordinal and Familial Relationships. *American Zoologist*, 39(2), 382–392. [https://doi.org/10.1668/0003-1569\(2000\)040\[0382:CACIAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1668/0003-1569(2000)040[0382:CACIAS]2.0.CO;2)
- Lafay, B., Smith, A. B., & Christen, R. (1995). A Combined Morphological and Molecular Approach to the Phylogeny of Asteroids (Asteroidea: Echinodermata). *Systematic Biology*, 44(2), 190–208. <https://doi.org/10.1093/sysbio/44.2.190>
- Lavergne, S., & Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(10), 3883–3888. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607324104>
- Lawrence, J. M. (2013). The Asteroid Arm. In J. M. Lawrence (Ed.), *Starfish : biology and ecology of the Asteroidea* (pp. 15–23). Baltimore: Johns Hopkins University Press.

- Liu, L., Bailey, S. M., Okuka, M., Muñoz, P., Li, C., Zhou, L., ... Keefe, D. L. (2007). Telomere lengthening early in development. *Nature Cell Biology*, 9, 1436. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/ncb1664>
- Machado, P. A. S., Valadares Filho, S. D. C., Valadares, R. F. D., Detmann, E., Paixão, M. L., & Pina, D. D. S. (2008). Avaliação nutricional do capim-elefante (Cameroon) em diferentes idades de rebrotação. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 37(6), 1121–1128. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982008000600024>
- Mah, C., & Foltz, D. (2011). Molecular phylogeny of the Forcipulatacea (Asteroidea: Echinodermata): Systematics and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162(3), 646–660. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00688.x>
- McClintock, J. B. (1998). A quantitative assessment of chemically-mediated rheotaxis in the asteroid *Coscinasterias tenuispina* AU - Swenson, Daniel P. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 31(2), 63–80. <https://doi.org/10.1080/10236249809387063>
- Menge, B. A., Berlow, E., Blanchette, C., Navarrete, S., & Yamada, S. (1994). *The keystone species concept: Variation in interaction strength in a Rocky Intertidal Habitat. ECOLOGICAL MONOGRAPHS* (Vol. 64).
- Mladenov, P. V., Carson, S. F., & Walker, C. W. (1986). Reproductive ecology of an obligately fissiparous population of the sea star *Stephanasterias albula* Stimpson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 96(2), 155–175. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90240-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90240-6)
- Moreno Batet, E. (1976). *Estudio descriptivo y de distribución de los Asteroideos de las Islas Canarias*.
- Navarrete, S. A., & Menge, B. A. (1996). Keystone Predation and Interaction Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey. *Ecological Monographs*, 66(4), 409–429. <https://doi.org/10.2307/2963488>
- Pattison, D. I., & Davies, M. J. (2006). Actions of ultraviolet light on cellular structures. *EXS*, (96), 131–157.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience*, 46(8), 609–620. <https://doi.org/10.2307/1312990>
- Randall, J. E. (1981). Examples of Anti-Tropical and Anti-Equatorial Distribution of Indo-West-Pacific Fishes. *Pacific Sciences*, 35(3), 197–209.
- S. Vickery, M., & B. McClintock, J. (1998). *Regeneration in metazoan larvae. Nature* (Vol. 394). <https://doi.org/10.1038/28086>
- Sciences, M., Faculty, T., & Turan, C. (2017). The occurrence of blue spiny starfish *Coscinasterias tenuispina* (Lamarck , 1816) in Mersin Bay (NE Mediterranean , Turkey), (December).
- Vicens-Vicens, A. (2009). Capacidad de *Coscinasterias tenuispina* (Echinodermata : Asteroidea) para distinguir tonos en el espectro visible reiterando comportamientos aprendidos . *Anales Universitarios de Etología*, 3, 52–57.
- Waters, J. M., & Roy, M. S. (2003). Global phylogeography of the fissiparous sea-star genus *Coscinasterias*. *Marine Biology*, 142(1), 185–191. <https://doi.org/10.1366/0003702052940521>
- Zerpa, H. H. (2007). Comportamiento de *Coscinasterias tenuispina* (Echinodermata: Asteroidea) ante la exposición a luz ultravioleta.