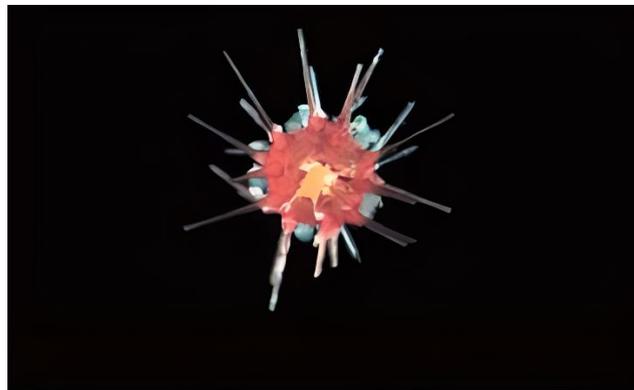


Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología
Ecología y conservación de las comunidades marinas

Estudio de la influencia de las señales químicas en el asentamiento del erizo clave *Diadema africanum* (Rodríguez et al., 2013) mediante el uso de colectores de larvas.

The influence of chemical signals on the larval settlement of the key sea urchin *Diadema africanum* (Rodríguez et al., 2013) using larval collectors



Trabajo de Fin de Grado

Estefanía González González

Tutorizado por José Carlos Hernández e Iván Cano Pérez

Grado en Biología. Junio 2022

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	2
2. ABSTRACT.....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	6
4. OBJETIVO.....	6
5. MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
5.1. Área de estudio.....	7
5.2. Estudio del asentamiento larvario de <i>Diadema africanum</i> ...	8
5.3. Procesado de las muestras provenientes de los colectores artificiales...	11
5.4. Análisis estadístico.....	13
6. RESULTADOS.....	14
7. DISCUSIÓN.....	17
8. CONCLUSIONES.....	17
9. CONCLUSIONS.....	18
10. AGRADECIMIENTOS.....	18
11. BIBLIOGRAFÍA.....	21

1. RESUMEN

En las islas Canarias, el erizo de mar *Diadema africanum* cumple un papel fundamental a la hora de regular la dinámica de las comunidades bentónicas someras de fondos rocosos. Blanquizales y bosques de macroalgas se alternan en el tiempo de manera cíclica. Existen factores bióticos y abióticos que pueden favorecer o limitar esta alternancia, por ejemplo, las tasas de asentamiento larvario de la especie que van a tener una influencia en la abundancia de la población adulta. Este estudio pretende determinar si señales químicas emitidas por comunidades algales (*Lobophora* spp. y algas coralinas), representativas de ambas fases (algal y blanquizal), tienen un efecto sobre las tasas de asentamiento larvario del erizo de mar *D. africanum*. El experimento se llevó a cabo en cuatro localidades de la isla de Tenerife (Añaza, Boca Cangrejo, Las Caletillas y La Jaca). En cada una de ellas se establecieron tres tratamientos (*Lobophora* spp., algas coralinas y un control sin señal química), para los cuales se diseñaron unos colectores artificiales específicos. Cada colector contaba con un contenedor de la señal química y 30 “biobolas” adheridas a este. En el tratamiento control el contenedor de señal química estaba vacío, mientras que en los tratamientos con *Lobophora* spp. se introdujeron 50 gramos de peso húmedo de esta especie y, los tratamientos con algas coralinas contenían 100 cm² de rocas de diferentes tamaños recubiertas de éstas. Los colectores artificiales estuvieron en el agua por un periodo de 30 días. Ya en el laboratorio, se contabilizaron las post-larvas de *D. africanum* presentes en las muestras, así como el resto de la comunidad de microinvertebrados. Los resultados indican que el asentamiento de *D. africanum* está determinado por la localidad (PER-ANOVA $p < 0,05$) y no se observó efecto del tipo de comunidad utilizada en el colector. Sin embargo, sí obtuvimos unas correlaciones negativas entre familias de decápodos (Braquiuros (Xanthidae y Epialtidae) y Carídeos (Alpheidae e Hippolytidae)) y el número de post-larvas de *D. africanum* asentadas. Esto sugiere que la variabilidad espacial que hemos visto quizás está determinada por la diversidad de microinvertebrados presentes, lo que abre la puerta a una serie de experimentos interesantes para determinar la causalidad de este patrón.

2. ABSTRACT

In the Canary Islands, the sea urchin *Diadema africanum* plays a key role regulating the dynamics of shallow benthic communities on rocky bottoms. Sea urchin barrens and macroalgal beds alternate in time in a cyclical manner. There are biotic and abiotic factors that can benefit or limit this alternation, for example, the larval settlement

rates of this specie that will influence the abundance of the adult population. This study aims to determinate whether chemical signals emitted by algal communities (*Lobophora* spp. and coralline algae), representative of both phase shifts (macroalgal bed and sea urchin barrens), influence larval settlement rates of the sea urchin *D. africanum*. The experiment was carried out in four locations on the islands of Tenerife (Añaza, Boca Cangrejo, Las Caletillas and La Jaca). Three treatments (*Lobophora* spp., coralline algae and a control without chemical signal) were established in each of them, for which specific artificial collectors were designed. Each collector had a chemical signal container and 30 “bioballs” attached to it. In the control treatment the chemical signal container was empty, while in the *Lobophora* spp. treatments 50 grams of wet weight of this specie were introduced and, coralline algae treatments contained 100 cm² of rocks covered with them. The artificial collectors were placed for a period of 30 days. In the laboratory, the *D. africanum* post-larvae presented in the samples, as well as the rest of the microinvertebrates, were counted. The results indicate that the settlement of *D. africanum* was determined by location (PER-ANOVA $p < 0,05$) and there was no effect of the type of algal community used in the collectors. However, we did obtain negative correlations between decapod families (Brachyuran (Xanthidae and Epialtidae) and Carydian (Alpheidae and Hippolytidae)) and the number of settled *D. africanum* post-larvae. This suggests that the spatial variability we have seen is, perhaps, determined by the diversity of microinvertebrates present, although further research is needed to determine the causality of this pattern.

3. INTRODUCCIÓN

La familia Diadematidae engloba especies de erizos de mar ampliamente distribuidas en los océanos actuales. Estos equinoideos suelen localizarse principalmente en hábitats rocosos someros y arrecifes tropicales. Asimismo, debido a sus hábitos alimenticios fundamentalmente herbívoros, los diademátidos suelen exhibir una importante actividad ramoneadora de las comunidades de algas, lo que los convierte habitualmente en una de las piezas fundamentales de estos ecosistemas bentónicos (Muthiga & McClanathan, 2020).

En el noroeste del Océano Atlántico existe un representante de la familia Diadematidae, la especie *Diadema africanum* (Rodríguez, Hernández, Clemente & Coppard, 2013). Esta especie se distribuye por la Región Webbnesiana (Madeira, Salvajes

y Canarias) como foco principal de su población, aunque también aparece en Cabo Verde y Azores. Los individuos adultos se caracterizan por sus largas y quebradizas espinas, que se tornan de color violáceo cuando inciden sobre ellas los rayos solares. Frecuentemente se encuentran formando comunidades gregarias en los fondos rocosos (Rodríguez et al., 2013). Estos voraces herbívoros suelen sentir preferencia por las macroalgas, como las pertenecientes al género *Lobophora*, aunque también consumen otras especies de algas en gran cantidad (Tuya et al., 2001; Rodríguez et al., 2018).

Desde el punto de vista ecológico, *D. africanum* se considera como un herbívoro clave, al ser capaz de regular la alternancia de comunidades en los ecosistemas bentónicos rocosos someros, entre las comunidades de blanquizal y los bosques de macroalgas (Hernández et al., 2008; Sangil & Hernández, 2022). Los blanquizales se caracterizan por ser zonas de escasa biodiversidad, en las que predominan las algas coralináceas crustosas (CCA) (Hernández et al., 2008; Sangil et al., 2014) mientras que, por otro lado, las comunidades de macroalgas se caracterizan por presentar una alta productividad primaria que suele traer asociada una alta biodiversidad tanto de peces como de invertebrados (Pinna et al., 2020). Se ha demostrado que elevadas densidades poblacionales del erizo *D. africanum* impiden, junto a otros factores, el crecimiento de macroalgas favoreciendo la presencia y estabilidad de los blanquizales (Hernández et al., 2008). La ausencia de estas comunidades de algas tiene implicaciones no sólo a nivel ecosistémico sino a nivel económico, al estar estrechamente relacionada con una gran cantidad de especies de interés comercial como la vieja, *Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758) (Tuya et al., 2004, 2005; Clemente, 2007).

En el Archipiélago Canario, la sobrepesca de los principales depredadores de *D. africanum*, como los gallos *Balistes capriscus* (Gmelin, 1789), *Canthidermis sufflamen* (Mitchill, 1815) y el pejeperro *Bodianus scrofa* (Valenciennes, 1839) (Clemente, 2007; Clemente et al., 2010), sumado a otros factores como el aumento de las temperaturas asociadas al cambio climático, pudo favorecer un incremento en sus poblaciones lo que provocó cambios de fase generalizados desde los productivos bosques de macroalgas hacia los poco productivos blanquizales (Hernández et al., 2008; Hernández et al., 2010). Esta tendencia poblacional ascendente se ha mantenido durante al menos 40 años, hasta que, en los años 2010 y 2018, mortalidades masivas causadas por la ameba *Paramoeba brachiphila* (Dyková et al., 2005) azotaron a esta especie, provocando una merma de sus poblaciones de hasta un 94% en el 2018 (Clemente et al., 2014; Hernández et al., 2020).

El último evento de mortalidad además coincidió con los meses en los que se produce un mayor asentamiento de macroalgas, lo cual facilitó la restauración de los bosques de macroalgas (Sangil & Hernández, 2022).

D. africanum presenta un ciclo de vida en el que se distinguen, principalmente, tres fases: desove, asentamiento y reclutamiento (Hernández, 2009). Esta especie es dioica, existiendo tanto machos como hembras. Los adultos alcanzan la madurez sexual entre los meses de abril y junio. Durante este periodo comienza la fase de desove, en la que los gametos son liberados a la columna de agua en grandes cantidades, optimizando así la posibilidad de encuentro entre gametos masculinos y femeninos. La fecundación es externa y da lugar a estadios larvarios planctónicos. Después de 36 días, las larvas inician la búsqueda de un sustrato adecuado para pasar de la vida pelágica a la bentónica en un proceso conocido como asentamiento, en el que dichas larvas asentadas metamorfosean hacia post-larvas. Las tasas máximas de asentamiento se alcanzan entre los meses de agosto y noviembre. Estos juveniles continúan creciendo hasta alcanzar un tamaño superior a 20 centímetros, momento en el que pasan a considerarse individuos adultos de *D. africanum* (Hernández et al., 2005; Hernández, 2009) (Figura 1).

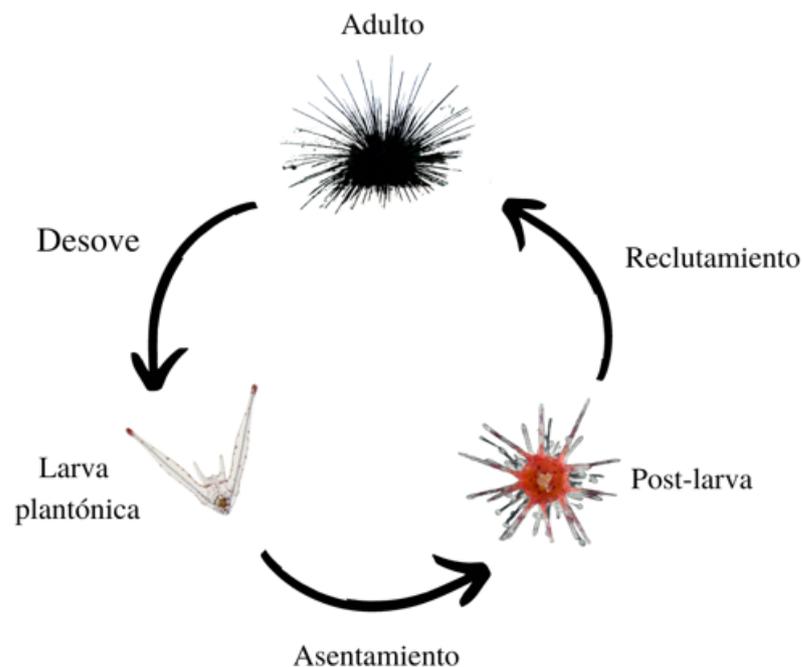


Figura 1. Fases del ciclo de vida de la especie *Diadema africanum*.

Las señales que inducen el asentamiento larvario y la metamorfosis de los invertebrados marinos varían de una especie a otra (Rodríguez et al., 1993). El tipo de sustrato, así como la presencia de biofilms, puede condicionar el asentamiento en algunos casos (Swanson et al., 2004; Dworjanyn & Pirozzi, 2008). Por ejemplo, Pearce y Scheibling (1991) demostraron que la liberación de sustancias químicas por parte de las algas coralinas puede favorecer no sólo el asentamiento del equinodermo *Strongylocentrus droebachiensis* (O.F. Müller, 1776). Por tanto, un aumento de CCA en el hábitat, junto con la disminución de macroalgas, podría facilitar un incremento en la tasa de asentamiento de algunos erizos de mar (Baskett & Salomon, 2010).

La microdepredación es otro de los factores que limitan la supervivencia de equinodermos en las etapas tempranas de post-asentamiento (Hereu et al., 2005; Clemente et al., 2009; Bonaviri et al., 2012). Aunque en Canarias no existen estudios que evalúen este fenómeno, si se ha demostrado que la depredación sobre *D. africanum* se ve influenciada por el diámetro de testa de esta especie, siendo aquellos individuos de mayor tamaño (> 40 mm) más difíciles de depredar (Clemente et al., 2007). Esto plantea que la microdepredación podría ser un factor importante a tener en cuenta a la hora de evaluar las tasas de supervivencia tempranas de este equinodermo, si bien se trata de una hipótesis que no ha sido debidamente testada, principalmente debido a la dificultad que entraña trabajar con organismos de pequeño tamaño para experimentación.

4. OBJETIVO

Por todo lo expuesto, el presente trabajo trata de dilucidar si los cambios de fase en el ecosistema (blanquizal y bosque de macroalgas), provocado por los individuos adultos de *D. africanum*, podrían generar un efecto sobre su tasa de asentamiento larvario. Ello implicaría la presencia de bucles de retroalimentación positivos que contribuirían a una elevada perdurabilidad de los fondos dominados por erizos de mar (blanquizales).

El objetivo principal es ofrecer a las larvas planctónicas de *D. africanum* diferentes señales químicas emitidas por comunidades algales (*Lobophora* spp. y algas coralinas) representativas de ambos estados estables, bosques de macroalgas y blanquizales, observando si éstas tienen un efecto estadísticamente significativo sobre el asentamiento larvario de la especie.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El Archipiélago Canario se sitúa al noroeste del continente africano, entre los 27° 39' - 29° 24' latitud norte y 13° 25' - 18° 10' longitud oeste. Lo conforman un conjunto de siete islas (El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote) e islotes de gran tamaño como por ejemplo (La Graciosa, Alegranza, Montaña Clara e Isla de Lobos). Las aguas que rodean Canarias se caracterizan por ser oligotróficas, es decir, pobres en nutrientes, enriquecidas gracias a los aportes esporádicos del afloramiento sahariano o afloramientos locales relacionados con fenómenos oceanográficos mesoescalares como los giros ciclónicos (Hernández et al., 2013).

El presente trabajo se llevó a cabo en la isla de Tenerife, localizada en el centro del archipiélago y las cuatro localidades elegidas para su realización fueron Añaza (28.4204060 N – 16.2954172 W), Boca Cangrejo (28.4061537 N – 16.31429627 W), Las Caletillas (28.3814250 N – 16.3552938 W) y La Jaca (28.12087153 N – 26.46111758 W), todas localizadas en la vertiente este de la isla.

5.2. Estudio del asentamiento larvario de *Diadema africanum*.

El asentamiento larvario de equinoideos se estudia, generalmente, mediante el uso de colectores artificiales. La técnica empleada en este estudio se basa en los experimentos pioneros de Keesing et al. (1993), si bien fue modificada previamente para estudiar el asentamiento de *D. africanum* (Hernández et al., 2006), resultando una técnica muy adecuada para estudiar el asentamiento de equinoideos en general (Balsalobre et al., 2016). En nuestro caso se planteó también un diseño innovador para los colectores artificiales. Éstos constaron principalmente de un contenedor de la señal química o “core” y “biobolas” pegadas alrededor (Figura 2 A). El contenedor de la señal química lo compone una esfera plástica de 7,5 cm de diámetro con dos partes fácilmente separables, con una superficie perforada para facilitar la propagación de la señal al medio. La superficie de las “biobolas” fue de 0,04 m². Esta superficie se hallaba maximizada por la presencia de pliegues en su interior, creando zonas de oscuridad que favorecen el asentamiento larvario y su posterior transformación en juveniles (Hernández, 2009). Se fijaron con silicona 30 “biobolas” por contenedor de señal, 15 en cada una de las dos mitades. Para evitar la pérdida de las “biobolas”, cada colector se introdujo en un doble

saco de malla de nylon. Al conjunto se le incorporaron dos cuerdas plásticas trenzadas. Una de las cuerdas, de aproximadamente 15 cm de longitud, se hallaba atada por un extremo a una boya, con el objetivo de proporcionar flotabilidad al colector. La otra cuerda, de unos 50 cm de longitud, sirvió para anclar el colector al sustrato rocoso. Esta última cuerda fue recubierta con una manguera plástica como método de protección frente a la abrasión (Figura 2 B)

En cada una de las zonas de estudio se establecieron tres tratamientos: control, *Lobophora* spp. y algas coralinas. En el tratamiento control no se introdujo ningún ejemplar de alga en el contenedor de señal. El segundo tratamiento contenía 50 gramos de peso húmedo de *Lobophora* spp. por contenedor de señal. Los ejemplares de *Lobophora* spp. fueron lavados concienzudamente para eliminar posibles microinvertebrados que hubiera en su superficie. El tercer tratamiento contenía 100 cm² de rocas de diferentes tamaños, recubiertas de algas coralinas (CCA). Cada uno de los tratamientos fue replicado tres veces en cada una de las cuatro localidades, haciendo un total de 36 unidades experimentales (3x3x4).

El asentamiento larvario de *D. africanum* muestra su máximo en los meses de agosto, septiembre y octubre (Hernández, 2009). Por lo que los colectores artificiales fueron instalados en el campo mediante buceo autónomo durante el mes de septiembre de 2021, a una profundidad de 10 metros y a 30 centímetros del fondo. Entre cada unidad experimental se mantuvo una separación mínima de 5 metros. Tras un periodo de 30 días sumergidos, se retiraron los colectores cortando las cuerdas de anclaje. Evitando agitar los colectores para impedir en la medida de lo posible la pérdida de material, éstos se introdujeron en bolsas zip de plástico, para su posterior traslado al laboratorio en cajas individuales de plástico.

5.3. [Procesado de las muestras provenientes de los colectores de asentamiento.](#)

Se recuperaron prácticamente la totalidad de colectores artificiales emplazados en las localidades de estudio, sólo se perdió el colector CCA3 de la localidad de Añaza. Una vez en el laboratorio, se retiraron los colectores artificiales de las bolsas zip de plástico. Los sacos de malla y el posible contenido de las bolsas fueron colocados en las mismas cajas plásticas destinadas a su transporte (Figura 2 C). En su interior, se cortaron los sacos de malla que recubrían los colectores. Con sumo cuidado, se retiraron las “biobolas” de los contenedores de señal química. Asimismo, se abrieron las dos partes que conforman

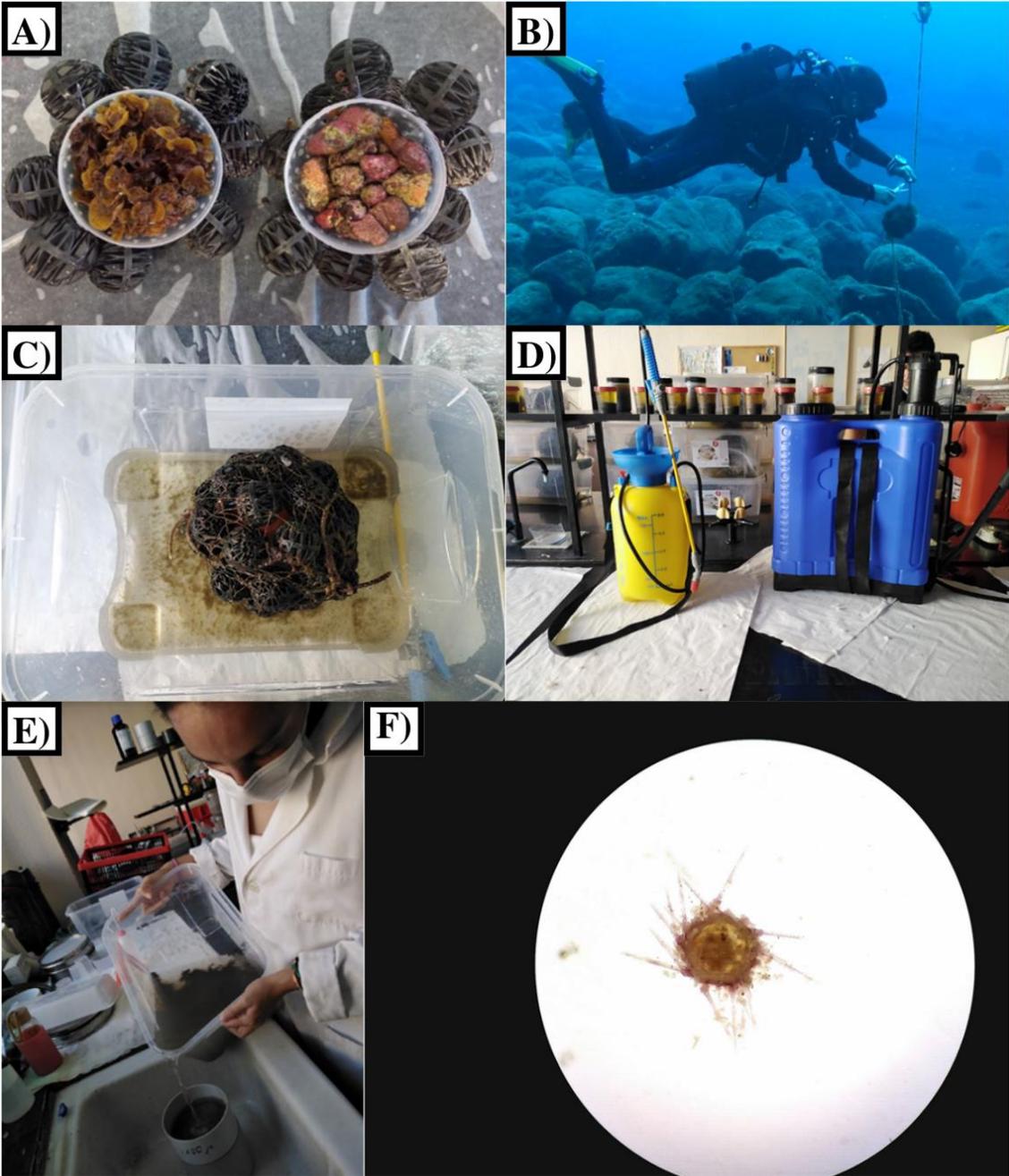
los “cores”, prestando atención a la presencia de organismos en los mismos. En aquellos casos en los que existían, se extrajeron haciendo uso de unas pinzas. Estos individuos se guardaron en botes que contenían etanol al 70%, contabilizándose para el computo final. Los ejemplares de *Lobophora* spp. y algas coralinas también fueron separados y almacenados en botes etiquetados con etanol al 70%.

Las post-larvas de *D. africanum*, así como otros posibles organismos adheridos a las “biobolas”, se retiraron mediante agua a presión con una sulfatadora de 10 litros. Los contenedores de señales químicas y las “biobolas” se lavaron concienzudamente, de forma que el contenido precipitara en la caja plástica. El mismo proceso de lavado se aplicó a las bolsas que contenían los colectores artificiales, con el fin de asegurar la recolección de todos los organismos (Figura 2 D).

Según la literatura existente, el tamaño medio de las post-larvas de *D. africanum* ronda las $718 \pm 54 \mu\text{m}$ (Hernández et al., 2005), por lo que se decidió utilizar un tamiz de malla de $100 \mu\text{m}$ para el tamizado de los colectores (Figura 2 E). Una vez realizado el proceso de tamizado, se traspasó el sedimento recogido a botes de muestra individuales junto con un volumen de etanol al 70% equiparable al del sedimento. Cada bote se etiquetó con la localidad, tipo de tratamiento, número de réplica y fecha de recogida de la muestra.

En el análisis del sedimento se utilizó una lupa binocular modelo Leica EZ4. En una placa de cristal con una pequeña cantidad de etanol al 70% se depositaba una muestra del sedimento, tomada con una cuchara de pequeño tamaño. Con dos pinzas se separaron, minuciosamente, todos los organismos presentes, entre ellos post-larvas de *D. africanum*, *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) y *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816), así como decápodos y anélidos principalmente (Figura 2 F, G, H, I y J). Estos individuos fueron identificados a nivel de familia, a excepción de los erizos de mar, donde pudimos llegar a nivel de especie. El reconocimiento de las post-larvas de equinodermos estuvo apoyado en el trabajo realizado por Hernández et al. en 2005.

Mediante conteo se determinó el número de ejemplares presentes en las muestras. Tras su recuento fueron colocados en pequeños botes con etanol al 70% y etiquetados referenciando la localidad, tipo de tratamiento y número de réplica para su posible utilización en futuros estudios.



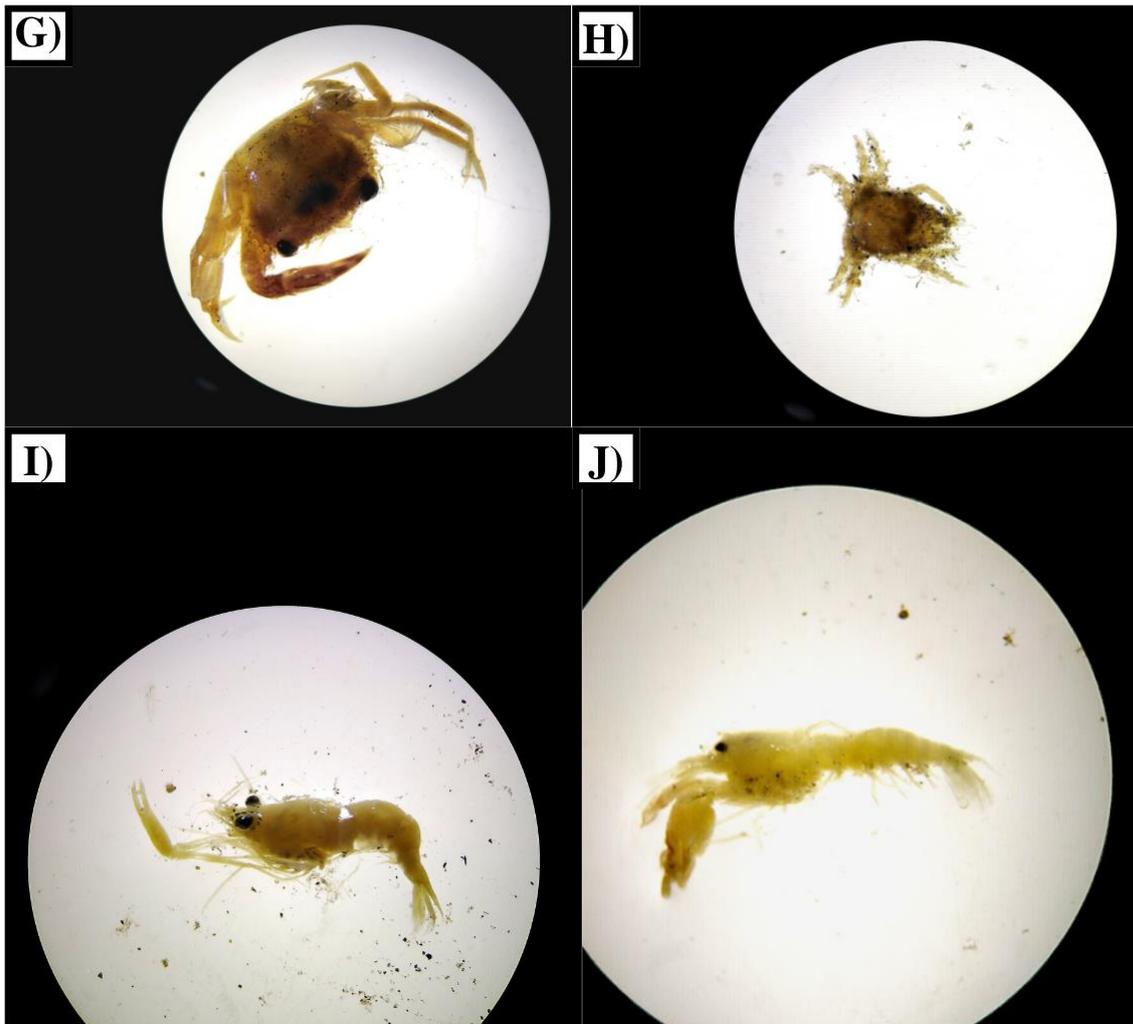


Figura 2. **A)** Detalle de los contenedores de la señal química pertenecientes a los tratamientos con *Lobophora* spp. (izquierda) y algas coralinas (derecha) con las “biobolas” adheridas. **B)** Colector artificial emplazado en la zona de estudio. **C)** Imagen de un colector artificial tras retirar la bolsa zip de plástico. **D)** Sulfatadoras empleadas en el proceso de lavado de los colectores. **E)** Proceso de tamizado. **F)** Detalle a la lupa Leica EZ4 de post-larvas de *Diadema africanum*. **Braquiuros:** **G)** Detalle a la lupa Leica EZ4 de un ejemplar de la familia Xanthidae. **H)** Detalle de un ejemplar de la familia Epiplatidae. **Carideos:** **I)** Detalle de un ejemplar de la familia Hippolytidae. **J)** Detalle de un ejemplar de la familia Alpheidae.

5.4. Análisis estadístico

El análisis estadístico de los datos obtenidos en el laboratorio se llevó a cabo haciendo uso del software PRIMER 7 & PERMANOVA (Anderson et al., 2008). Se optó por realizar un análisis de la varianza de dos factores basado en permutaciones (PERMANOVA). Los factores elegidos para estudio fueron “sustrato” y “sitio”. El factor “sustrato” con tres niveles (control, *Lobophora* spp. y algas coralinas) se considera un

factor fijo. El “sitio” se toma como factor aleatorio y presenta cuatro niveles que corresponden a las cuatro localidades de estudio (Añaza, Boca Cangrejo, Las Caletillas y La Jaca), realizándose un total de 4000 permutaciones para el test de hipótesis. Por otro lado, las correlaciones negativas entre familias de invertebrados marinos y el erizo de mar *D. africanum* se trataron mediante el software IBM Statistic SPSS 25 para Windows. Los gráficos se realizaron con el paquete ggplot de R en función de los resultados estadísticos obtenidos.

6. RESULTADOS

El análisis PER-ANOVA de dos vías para el asentamiento larvario de *D. africanum* indicó que existe una interacción positiva ($p < 0,001$) en el factor “sitio”, mientras que el factor “sustrato” no muestra una interacción significativa ($p > 0,05$). El factor “sustrato x sitio” obtuvo un p-valor superior a 0,05, por lo que tampoco hay una interacción significativa entre ambos factores (Tabla 1).

Los datos de asentamiento larvario por colector y tratamiento se representaron frente a las localidades de muestreo. Gráficamente la localidad de La Jaca presenta una media mayor de larvas asentadas, en el tratamiento control y algas coralinas, que las otras zonas de estudio. Por otro lado, la localidad de Boca Cangrejo posee las medias más bajas de larvas de erizo *D. africanum* asentadas para los tres tratamientos (Figura 3).

Tabla 1. Resultados del PER-ANOVA comparando el asentamiento larvario de *D. africanum* según la señal química emitida por el tipo de sustrato, el factor fijo sitio y la interacción entre ambos.

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms
Su	2	110,36	55,181	1,7394	0,2857	3984
Si	3	824	274,91	20,937	0,0002*	3995
Su x Si	6	190,94	31,823	2,4236	0,0527	3993
Res	23	302	13,13			
Total	34	1443,9				

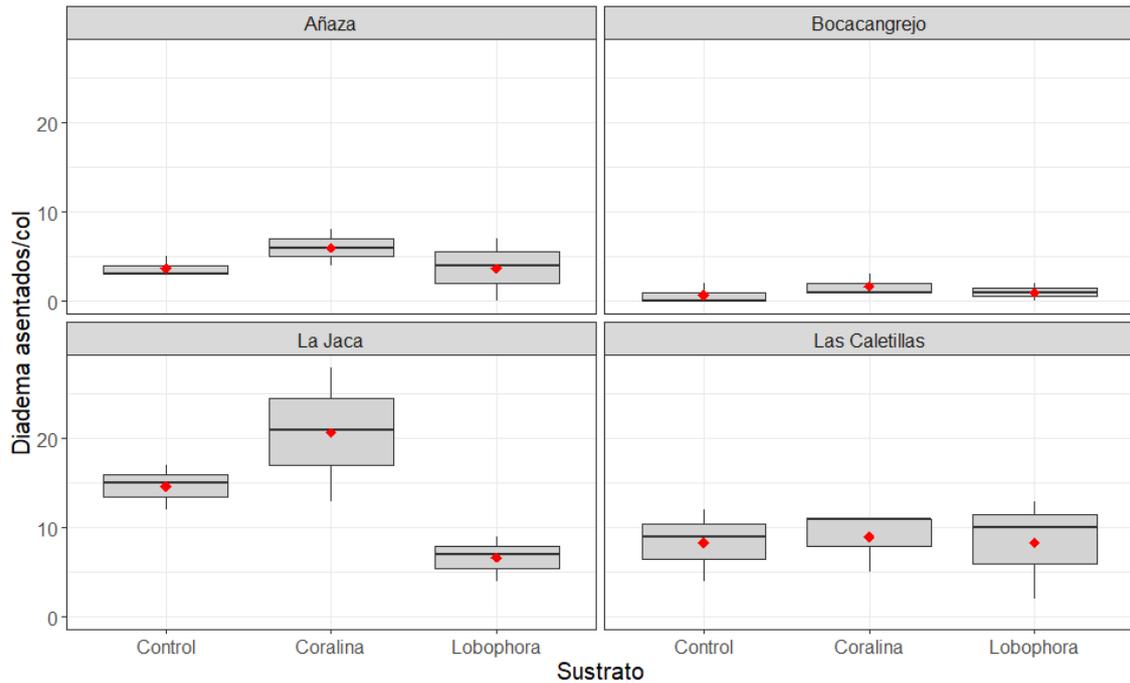
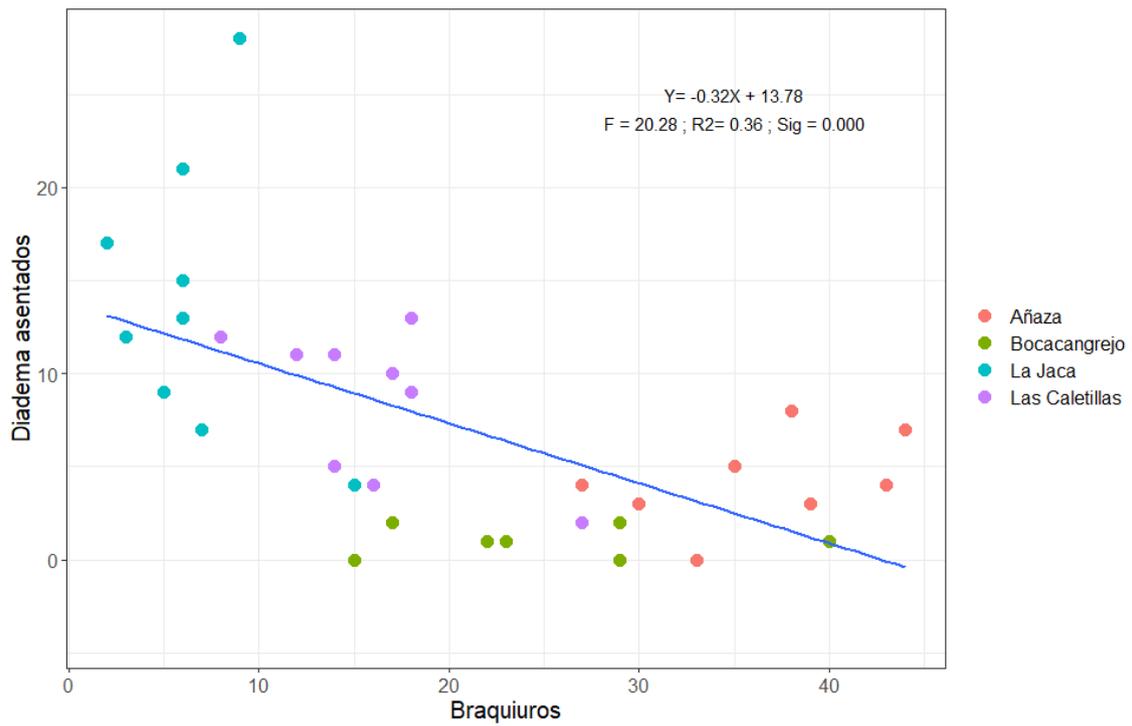


Figura 3. Diagrama de cajas del número medio de post-larvas de *D. africanum* asentados por colector (Eje Y) y tipo de sustrato (Eje X), cada uno de los paneles representa las cuatro localidades de estudio. Los puntos rojos simbolizan la media de individuos asentados para cada uno de los tratamientos.

Asimismo, se contabilizaron los microinvertebrados presentes en las muestras. En términos generales, las familias de decápodos, Alpheidae, Hippolytidae, Xanthidae y Epiplatidae fueron las más frecuentes.

Posteriormente se realizó una estimación de los parámetros de la regresión lineal usando el software SPSS25. Los análisis resaltaron correlaciones significativas y negativas entre las post-larvas de *D. africanum* y los siguientes infraórdenes: Braquiuros (P-valor 0.000) (Figura 4 A) y Carídeos (P-valor > 0,001) (Figura 4 B).

A)



B)

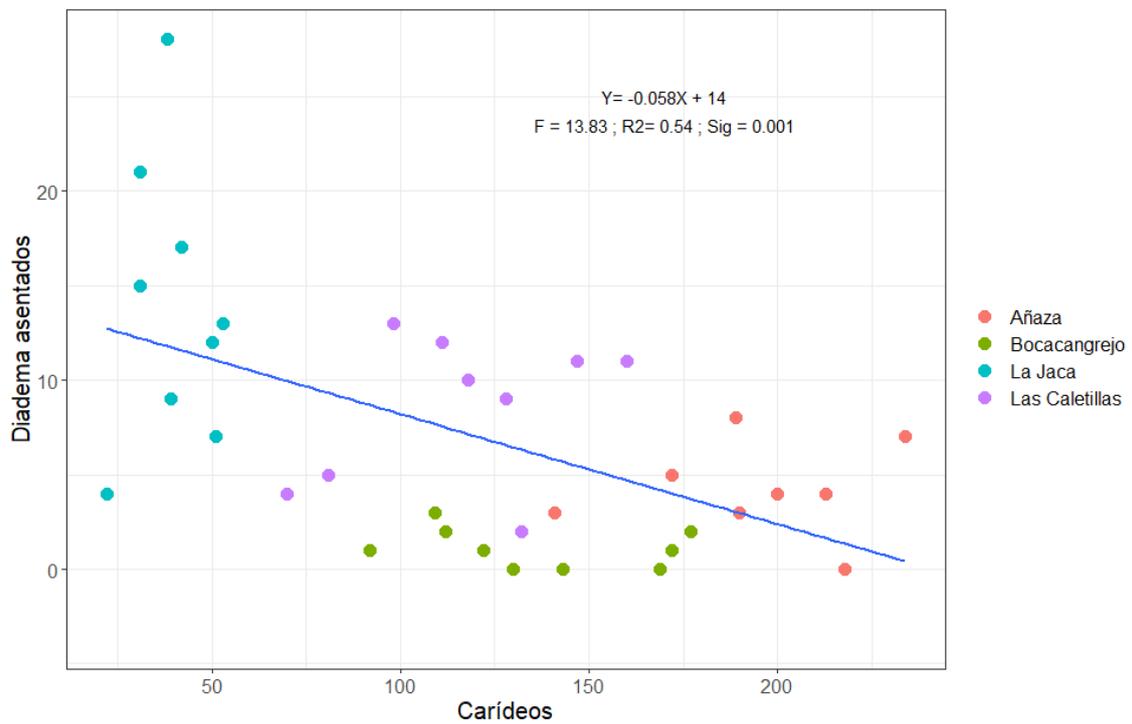


Figura 4. Gráficos de correlación linear. **A)** Correlación entre Braquiuros (Xanthidae y Epialtidae) y las post-larvas de *D. africanum*. **B)** Correlación entre Carídeos (Alpheidae e Hippolytidae) y las post-larvas de *D. africanum*.

7. DISCUSIÓN

La investigación llevada a cabo en este estudio tenía por cometido esclarecer si las señales químicas emitidas por comunidades algales, representativas de los sistemas de blanquizal (algas coralinas) y bosques de macroalgas (*Lobophora* spp.), podrían tener un efecto atrayente o repelente de las larvas del equinodermo *D. africanum*. Los resultados parecen indicar que no existe una interacción con el factor “sustrato” ($p > 0,05$), pero sí con el factor “sitio” ($p < 0,001$) (Tabla 1), lo que significaría que el sustrato empleado en el experimento puede o no guardar relación con el asentamiento de la especie. Sin embargo, al existir diferencias significativas en el asentamiento entre sitios, cabría la posibilidad de que otros factores no investigados intervengan en este proceso.

La ausencia de respuesta del factor “sustrato” podría tener su origen en distintas causas. En primer lugar, se ha de tener en cuenta que el estudio presenta ciertas limitaciones. Si bien los bosques de macroalgas, típicos de los ecosistemas rocosos someros suelen estar dominados por *Lobophora* spp., la comunidad algal también cuenta con representantes de otras especies como *Canistrocarpus* sp., *Dictyota* spp. y *Styopodium* sp. (Sangil et al., 2018). Estas especies no se tuvieron en cuenta en el experimento y podrían tener influencia en el asentamiento de este diademátido al liberar sus propias señales químicas. Adicionalmente, las larvas de otros equinodermos suelen tantear el terreno antes de asentarse, por lo que es posible que este hecho, no considerado en el presente trabajo, pueda tener relevancia sobre las tasas de asentamiento larvario de *D. africanum* (Koehl, 2007, Gaylord et al., 2013). Es decir, si las larvas de *D. africanum* hubiesen podido tantear los ejemplares algales de los contenedores de señal química de nuestro experimento, quizás se pudiera haber obtenido una interacción con el factor “sustrato”. Por otro lado, las mortalidades masivas acontecidas en los años 2010 y 2018 (Hernández et al., 2020), que frenaron la expansión de las poblaciones de *D. africanum*, podrían haber provocado una disminución en el aporte larvario, influyendo indirectamente en la respuesta a los tratamientos, aunque esto no se ha constatado (Méndez Álvarez, 2021). Es importante hacer notar la diferencia observada en la respuesta de los tratamientos en La Jaca (Figura 3) en comparación con el resto de las localidades. En este caso la respuesta del tratamiento parece ser mucho mayor, lo que podría deberse a las características intrínsecas de esta zona de blanquizal, es decir, ante la relativa ausencia de señales químicas en el medio debido a la baja diversidad de macroalgas, el efecto de los tratamientos podría haberse visto potenciado. Si bien esto se

trata de mera especulación, podría ser interesante replicar este experimento en diferentes blanquizales para ver si se repite la misma tendencia que en La Jaca.

Adicionalmente, la presencia de correlaciones negativas significativas entre los microinvertebrados encontrados en los colectores y el número de larvas halladas en los mismos podría haber diluido la respuesta a los tratamientos (Figura 4). Estas correlaciones negativas son especialmente relevantes entre las familias de braquiuros Xanthidae y Epialtidae (Figura 4 A), en comparación con los carídeos, Alpheidae e Hippolytidae (Figura 4 B), y probablemente se deba a una depredación más efectiva de estos cangrejos sobre los individuos recién asentados de *D. africanum*. Si bien, al clasificar los individuos a nivel de familia no podemos concretar específicamente las preferencias alimenticias, la familia Xanthidae se define comúnmente como omnívoras (Monteforte, 1987), la familia Epialtidae es predominantemente herbívora (Vasconcelos et al., 2009), y las familias Alpheidae e Hippolytidae pueden ser tanto omnívoras como herbívoras (Collins et al., 2004). Aunque somos conocedores de que la presencia de estas correlaciones no implica causalidad, no es la primera vez que se realizan observaciones similares, en concreto Williams et al. (2011) también identificaron relaciones negativas entre la abundancia de microinvertebrados y el asentamiento de *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) en el Caribe. De manera similar, en el Mediterráneo se ha confirmado que ciertas especies de decápodos actúan como voraces depredadores de individuos recién asentados de *Paracentrotus lividus* (Bonaviri et al., 2012). La importancia de estas observaciones radica en que los bosques de macroalgas tienen el potencial de albergar una diversidad de microinvertebrados móviles (Ortega et al., 2009), lo que podría implicar mayores tasas de depredación sobre los individuos recién asentados de *D. africanum* y, por tanto, ayudar a explicar la estabilidad de ambos sistemas (blanquizales y bosques de algas).

La variabilidad espacial observada en el asentamiento de *D. africanum* ha sido apoyada por otros autores (Hernández et al., 2006, 2010). Los regímenes de corrientes juegan un papel importante en el asentamiento de aquellas especies que tienen una fase larvaria pelágica (Ramírez & Cancino, 1991), como es el caso de *D. africanum*, al ser uno de los principales motores que determinan la distribución de larvas de esta especie (Hernández, 2009; Hernández et al., 2020). Es conocido que las corrientes marinas de Boca Cangrejo suelen ser más fuertes que las de la localidad de La Jaca, lo que podría explicar la diferencia en las tasas de asentamiento de ambas zonas (Méndez Álvarez,

2021). Además, históricamente el aporte larvario en Boca Cangrejo ha sido inferior al de otras localidades (Hernández et al., 2010), por lo cual eran esperables las bajas tasas de asentamiento observadas en esta área de estudio. También es importante hacer notar las diferencias presentes entre las poblaciones adultas de *D. africanum* entre los sitios de estudio, pues en La Jaca las densidades de este equinodermo están aproximadamente en unos 2 individuos/m², mientras que en Añaza y Las Caletillas son de aproximadamente 0,5 individuos/m² y en Boca Cangrejo prácticamente no existen individuos adultos después de la mortalidad masiva del 2018 (Sangil & Hernández 2022). Estas diferencias tienen un efecto directo sobre la biomasa de algas de cada una de las zonas de estudio, y por tanto en las posibles cantidades y variabilidad de señales químicas que allí se encuentran, lo que podría ayudar a explicar las diferencias observadas en el asentamiento entre zonas.

Este estudio pretende ser un primer paso en la investigación y comprensión de los fenómenos de retroalimentación que ocurren en estos estados alternativos del ecosistema (bosques de algas y blanquizales), y en los que las primeras etapas de vida juegan un papel fundamental todavía desconocido.

8. CONCLUSIONES

1. El estudio de las fases tempranas de vida de *D. africanum* es necesario para una mejor comprensión de fenómenos de retroalimentación que hacen que los estados alternativos de los ecosistemas bentónicos rocosos (bosques de macroalgas y blanquizales) perduren en el tiempo.
2. El asentamiento larvario de *D. africanum* muestra una clara variabilidad espacial que no depende del sustrato utilizado. Si bien, debemos señalar que puede existir limitaciones relacionadas con la escala de la señal química utilizada.
3. Las correlaciones negativas entre microinvertebrados, principalmente decápodos, y el asentamiento larvario del equinodermo *D. africanum* podrían estar indicando que la microdepredación de los estadios tempranos limitan la abundancia de la población adulta.
4. Nuevas investigaciones relacionadas con los posibles factores, bióticos o abióticos, que influyan en las tasas de asentamiento se hacen necesarias para entender un poco mejor el ciclo de vida de *D. africanum*, la perdurabilidad y

alternancia de los estados alternativos (bosques de algas y blanquiales) de los fondos rocos de Canarias.

9. CONCLUSIONS

1. The study of the early life stages of *D. africanum* is necessary for a better understanding of the feedback phenomena that make the alternative states of rocky benthic ecosystems (macroalgal beds and sea urchin barrens) persist over time.
2. Larval settlement of *D. africanum* shows a clear spatial variability that does not depend on the substrate used. However, it should be noted that there may be limitations related to the scale of chemical signal used.
3. Negative correlations between microinvertebrates, mainly decapods, and larval settlement of the echinoderm *D. africanum* may indicate that microdepredation of early stages limits the abundance of the adult population.
4. Further research related to possible biotic or abiotic factors influencing settlement rates is needed for a better understanding of the life cycle of *D. africanum*, the persistence and alternation of the phase shifts (macroalgal beds and sea urchin barrens) of the Canarian seabed rocks.

10. AGRADECIMIENTOS

Querría hacer una mención especial a mis tutores José Carlos Hernández e Iván Cano Pérez. He tenido el placer de contar con dos enormes investigadores que contagian su pasión por esta bonita profesión. Me han brindado la oportunidad de ampliar mis conocimientos sobre la fauna canaria, adentrándome en los fondos marinos con el mismo entusiasmo con el que descienden a las profundidades de las aguas canarias. José Carlos me acogió con las manos abiertas en su laboratorio, mostrándome cuál es mi camino dentro de esta amplia y hermosa carrera. Iván desde Madrid me enviaba todo su apoyo e ilusión por este proyecto. Aunque lejos siempre lo notaba presente, como si estuviera sentado a mi lado durante las largas horas de trabajo en el laboratorio. Las vivencias de ambos, su constancia y perseverancia los hacen unas personas extraordinarias, y unos referentes en el ámbito laboral.

Asimismo, he de agradecer a mi madre todo su trabajo, esfuerzo y paciencia. Mi madre me ha dejado la mejor herencia que se le puede dejar a un hijo, la educación.

Me alentó a estudiar lo que realmente me gustaba, sin dejar que me influyeran los comentarios u opiniones negativas de los demás, por lo que este logro es tanto mío como de ella. La curiosidad por el mundo marino me la brindó mi padre. Las sobremesas siempre estaban amenizadas por interesantes documentales que nos permitían viajar y aprender sin salir de casa. Esa semilla que plantó hace años hizo que entrara en el Grado de Biología. Aunque ya no esté conmigo, sé que disfrutaría con cada curiosidad sobre animales que le enseñara.

Por último, pero no menos importante, darle las gracias a Santiago por acompañarme durante estos cuatro años. Ha compartido conmigo los buenos y malos momentos, apoyándome en cada día de intenso estudio, mostrando serenidad cuando rezumo estrés e intentando animarme siempre con una sonrisa de oreja a oreja.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R. (2008). *PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E, Plymouth, UK. 214pp.
- Balsalobre, M., Wangensteen, O. S., Palacín, C., Clemente Martín, M. S., & Hernández Pérez, J. C. (2016). Efficiency of artificial collectors for quantitative assessment of sea urchin settlement rates. *Scientia Marina*, 80(2), 207-216. DOI: 10.3989/scimar.04252.13A
- Baskett, M. L., & Salomon, A. K. (2010). Recruitment facilitation can drive alternative states on temperate reefs. *Ecology*, 91(6), 1763–1773. DOI: 10.1890/09-0515.1
- Bonaviri, C., Gianguzza, P., Pipitone, C., & Hereu, B. (2012). Micropredation on sea urchins as a potential stabilizing process for rocky reefs. *Journal of Sea Research*, 73, 18–23. DOI: 10.1016/j.seares.2012.06.003
- Clemente, S. & Hernández, J.C. (2007). Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. DOI: 10.13140/RG.2.2.35756.36489
- Clemente Martín, M. S., Hernández Pérez, J. C., Toledo Guedes, K., & Brito Hernández, A. M. (2007). Predation upon *Diadema aff. antillarum* in barren grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 71(4), 745-754. DOI: 10.3989/scimar.2007.71n4745
- Clemente, S., Hernández, J. C., & Brito, A. (2009). Evidence of the top-down role of predators in structuring sublittoral rocky-reef communities in a marine protected area and nearby areas of the Canary Islands. *ICES Journal of Marine Science*, 66(1), 64-71. DOI: 10.1093/ICESJMS/FSN176
- Clemente, S., Hernández, J. C., Rodríguez, A., & Brito, A. (2010). Identifying keystone predators and the importance of preserving functional diversity in sublittoral rocky-bottom areas. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 55-67. DOI: 10.3354/MEPS08700
- Clemente, Lorenzo-Morales, Mendoza, López, Sangil, Alves, Kaufmann, & Hernández. (2014). Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: Role of waterborne bacteria in a warming ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 506, 1-14. DOI: 10.3354/MEPS10829
- Collins, Pablo & Williner, Veronica & Giri, Federico. (2004). *Crustáceos Decápodos del Litoral Fluvial Argentino*.
- Dworjanyn, S. A., & Pirozzi, I. (2008). Induction of settlement in the sea urchin *Triploneustes gratilla* by macroalgae, biofilms and conspecifics: A role for bacteria? *Aquaculture*, 274(2–4), 268–274. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2007.11.030

- Gaylord, B., Hodin, J., & Ferner, M. C. (2013). Turbulent shear spurs settlement in larval sea urchins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(17), 6901–6906. DOI: 10.1073/pnas.1220680110
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., & Sala, E. (2005). The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Marine Biology*, 146(2), 293–299. DOI: 10.1007/s00227-004-1439-y
- Hernández Pérez, J. C., Toledo Guedes, K., Girard, D., Clemente Martín, M. S., & Cubero, E. (2005). 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: Folia Scientiarum Biologicarum Canariensium*, 33, 385–398.
- Hernández, J. C., Brito, A., Cubero, E., García, N., Girard, D., González-Lorenzo, G., & Falcón, J. M. (2006). Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* (echinodermata: echinoidea) in the Canary Islands using an experimental larval collector. *Bulletin of Marine Science*, 78(2), 271–279. DOI: 10.1017/s0025315406013713
- Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C., & Brito, A. (2008). The key role of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): An spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research*, 66(2), 259–270. <https://doi.org/10.1016/J.MARENRES.2008.03.002>
- Hernández Pérez, J. C. (2009). *Estrategia reproductiva de la población canaria de erizo Diadema aff. antillarum Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento*. [San Cristobal de la Laguna]: Servicio de Publicaciones, Universidad de La Laguna, D.L. 2009. <http://riullull.es/xmlui/handle/915/10213>
- Hernández, J. C., Clemente, S., Girard, D., Pérez-Ruzafa, Á., & Brito, A. (2010). Effect of temperature on settlement and postsettlement survival in a barrens-forming sea urchin. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 69–80. DOI: 10.3354/MEPS08684
- Hernández, J.C. et al. (2013). Echinoderms of the Canary Islands, Spain, pp 471–510 En: Alvarado, J., Solis-Marin, F. (eds) *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer, Berlin, Heidelberg. DOI: 10.1007/978-3-642-20051-9_15
- Hernández, J. C., Sangil, C., & Lorenzo-Morales, J. (2020). Uncommon southwest swells trigger sea urchin disease outbreaks in Eastern Atlantic archipelagos. *Ecology and Evolution*, 10(15), 7963–7970. DOI: 10.1002/ece3.6260
- Keesing, J. K., Cartwright, C. M., & Hall, K. C. (1993). Measuring settlement intensity of echinoderms on coral reefs. *Marine Biology*, 117 (3), 399–407. DOI: 10.1007/BF00349315
- Koehl, M. R. A. (2007) Mini review: Hydrodynamics of larval settlement into fouling communities, *Biofouling*, 23:5, 357–368, DOI: 10.1080/08927010701492250
- Monteforte, M. (1987). The Decapod Reptantia and Stomatopod crustaceans of a typical high island coral reef complex in French Polynesia (Tiahura, Moorea Island): zonation, community composition and trophic structure. *Atoll Research Bulletin*, 309, 1–37. DOI: 10.5479/si.00775630.309.1
- Muthiga, N. A., & McClanahan, T. R. (2020). *Diadema*. En: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 397–418. DOI:10.1016/B978-0-12-819570-3.00023-8
- Méndez Álvarez, Abel. (2021). Asentamiento larvario del erizo de mar *Diadema africanum* (Rodríguez et al., 2013), post-mortalidad masiva de 2018. Trabajo de Fin de Grado (no publicado). Repositorio Institucional de la Universidad de La Laguna.
- Ortega, Leonor & Haaroun, Ricardo. (2009). The sea urchin *Diadema antillarum* Philippi, 1845 influences the diversity and composition of the mobile mega-invertebrate community on rocky bottoms off the Canary Archipelago. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 44. 489–495.
- Pearce, C. M., & Scheibling, R. E. (1991). Effect of macroalgae, microbial films, and conspecifics on the induction of metamorphosis of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147(2), 147–162. DOI: 10.1016/0022-0981(91)90179-z

- Pinna, S., Piazzì, L., Ceccherelli, G., Castelli, A., Costa, G., et al. (2020). Macroalgal forest vs sea urchin barren: Patterns of macro-zoobenthic diversity in a large-scale Mediterranean study. *Marine Environmental Research*, 159, 104955. DOI: 10.1016/j.marenvres.2020.104955
- Ramírez, Claudio & Cancino, Juan. (1991). Responses to light and settlement behaviour of *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa). *Revista Chilena Historia Natural*. 64. 29-35.
- Rodríguez, S., Ojeda, F., & Inestrosa, N. (1993). Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 97, 193–207. DOI: 10.3354/meps097193
- Rodríguez, A., Hernández, J.C., Clemente, S., & Coppard, S. E. (2013). A new species of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea: Diademataidae) from the eastern Atlantic Ocean and a neotype designation of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845). *Zootaxa*, 3636(1), 144. DOI: 10.11646/zootaxa.3636.1.6
- Rodríguez, A., Clemente, S., Brito, A., & Hernández, J. C. (2018). Effects of ocean acidification on algae growth and feeding rates of juvenile sea urchins. *Marine Environmental Research*, 140, 382-389. DOI: 10.1016/J.MARENVRES.2018.07.004
- Sangil, C., Sansón, M., Díaz-Villa, T., Hernández, J. C., Clemente, S., & Afonso-Carrillo, J. (2014). Spatial variability, structure and composition of crustose algal communities in *Diadema africanum* barrens. *Helgoland Marine Research*, 68(4), 451-464. <https://doi.org/10.1007/S10152-014-0401-8>
- Sangil, C., Martins, G. M., Hernández, J. C., Alves, F., Neto, A. I., et al. (2018). Shallow subtidal macroalgae in the North-eastern Atlantic archipelagos (Macaronesian region): a spatial approach to community structure [Review of *Shallow subtidal macroalgae in the North-eastern Atlantic archipelagos (Macaronesian region): a spatial approach to community structure*]. *European Journal of Phycology*, 53(1), 83-98. Taylor and Francis Ltd. DOI: 10.1080/09670262.2017.1385098
- Sangil, C., & Hernández, J. C. (2022). Recurrent large-scale sea urchin mass mortality and the establishment of a long-lasting alternative macroalgae-dominated community state. *Limnology and Oceanography*, 67(S1), S430-S443. DOI: 10.1002/LNO.11966
- Swanson, R. L., Williamson, J. E., de Nys, R., Kumar, N., Bucknall, M. P., & Steinberg, P. D. (2004). Induction of Settlement of Larvae of the Sea Urchin *Holopneustes purpurascens* by Histamine From a Host Alga. *The Biological Bulletin*, 206(3), 161–172. DOI: 10.2307/1543640
- Tuya, F., Martín, J., Reuss, G., & Luque, A. (2001). Food preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria (Canary Islands, central-east Atlantic Ocean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(5), 845–849. DOI: 10.1017/s0025315401004672
- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., & Haroun, R. (2004). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 157–169. DOI: 10.3354/meps278157
- Tuya, F., Sanchez-Jerez, P., & Haroun, R. (2005). Influence of fishing and functional group of algae on sea urchin control of algal communities in the eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 255–260. DOI: 10.3354/meps287255
- Vasconcelos, M. A., Mendes, T. C., Fortes, W. L. S., & Pereira, R. C. (2009). Feeding and decoration preferences of the epialtidae crab *Acanthonyx scutiformis*. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57(2), 137–143. DOI: 10.1590/s1679-87592009000200006
- Williams, S. M., García-Sais, J. R., & Yoshioka, P. M. (2011). Spatial Variation of *Diadema Antillarum* Settlement in La Parguera, Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 87(3), 531–540. DOI: 10.5343/bms.2010.1041