

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE "DIADEMA ANTILLARUM"
PHILIPPI 1845, EN CANARIAS**

MATEO J. GARRIDO SANAHUJA

Las Palmas de Gran Canaria, 2003

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

PROGRAMA DE MEDIO AMBIENTE

“Contribución al conocimiento de *Diadema antillarum* Philippi 1845, en Canarias”

Tesis Doctoral presentada por *D. Mateo J. Garrido Sanahuja*
Dirigida por el *Dr. Ricardo J. Haroun Tabraue*

El Director

El Doctorando

Las Palmas de Gran Canaria a 17 de Marzo de 2003

A mi mujer Mertxe y en especial a
mis padres, José Luis y Nuria.

<u>AGRADECIMIENTOS</u>	I
<u>INTRODUCCIÓN GENERAL</u>	IV
<u>OBJETIVOS</u>	VII
<u>CAPÍTULO 1:</u> Ciclo reproductivo de <i>Diadema antillarum</i> Philippi 1845 en Canarias.	1
1. Introducción	1
2. Material y métodos	4
2.1 Toma de muestras	4
2.2 Procedimientos de laboratorio	5
2.3 Análisis estadístico	6
3. Resultados	7
4. Discusión	9
5. Conclusiones	14
<u>CAPÍTULO 2:</u> Variabilidad y diversidad genética de <i>Diadema antillarum</i> Philippi 1845 en el Atlántico.	15
1. Introducción	15
2. Material y métodos	18
2.1 Recolección y conservación	18
2.2 Amplificación y secuenciación	20
2.2.1 Microextracción	21
2.2.2 Elusión de ADN en un gel de agarosa	22
2.2.3 Reacción de secuenciación mediante PCR	23
2.2.4 Secuenciación	23
2.2.5 Análisis estadístico	23
3. Resultados y discusión	24
3.1 Relaciones filogenéticas entre las poblaciones del Atlántico.	24

3.2 Diferencias filogenéticas interpoblacionales. Estructura genética atlántica.	25
3.3 Comparación de la diversidad genética intrapoblacional	26
4. Conclusiones	33

CAPÍTULO 3: Efecto de *Diadema antillarum* Philippi 1845, sobre las comunidades de macroinvertebrados en los arrecifes artificiales de Canarias. 34

1. Introducción	34
2. Material y métodos	35
2.1 Descripción del muestreo	35
2.2 Análisis estadístico	37
3. Resultados	38
3.1 Arrecifes artificiales de Gran Canaria	38
3.1.2 Variaciones de la diversidad asociada a los distintos diseños de los arrecifes artificiales usados en Gran Canaria	40
3.2 Arrecifes artificiales de Lanzarote	42
3.2.1 Zona arrecifal Norte	42
3.2.2 Zona arrecifal Sur	45
4. Discusión	47
4.1 Arrecifes artificiales de Gran Canaria	47
4.2 Arrecifes artificiales de Lanzarote	50
4.3 Módulos de Gran Canaria <i>versus</i> módulos de Lanzarote. La importancia del diseño.	51
5. Conclusiones	52

CAPÍTULO 4: Estudio básico, del estado de desarrollo, de los blanquiales de *Diadema antillarum* Philippi 1845, en la isla de “El Hierro”. 53

1. Introducción	53
2. Material y métodos	54
2.1 Descripción de las técnicas de muestreo.	54
2.1.1 Muestreos morfométricos	55

2.1.2 Censos visuales.	56
3. Resultados	57
3.1 Efectos de la densidad de <i>D. antillarum</i> sobre su morfología	58
3.2 Efectos de la densidad de <i>D. antillarum</i> sobre la comunidad íctica de "El Hierro".	64
3.2.1 Efectos sobre la diversidad	64
3.2.2 Efectos sobre la abundancia de la población.	67
3.2.3 Efectos sobre la abundancia de especies.	68
3.3. Clasificación de los blanquiales de "El Hierro".	74
4. Discusión.	75
5. Conclusiones	80

CONCLUSIONES GENERALES 81

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 85

ANEXO I: Especies localizadas en los arrecifes artificiales de Gran Canaria y Lanzarote. 98

ANEXO II: Listado de la ictiofauna observada en la isla de "El Hierro". 103

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de estos años toda una serie de personas han sido imprescindibles para la finalización de este trabajo. Deseo mostrar mi agradecimiento personal a todas ellas.

Durante todo el proceso, siempre existió un referente, H. Lessios. Con su apoyo y paciencia infinita recibí el soporte con el que culminar la tarea. A él le debo la realización de los aspectos genéticos y la investigación sobre el ciclo reproductivo, así como, el apoyo recibido para la concesión de la beca de investigación en el Tropical Research Institute de Panamá. Debo agradecer profundamente a esta institución el haberme otorgado la beca que me permitió desarrollar toda la fase experimental de los análisis de ADN, y también a todos los compañeros, Kirk Zigler, B. Kessing, Anee y Anabel, los cuales me apoyaron y dirigieron. Tengo un recuerdo muy especial de Axel y Ligia Calderón, gracias a su tutorización y enseñanzas, sin las cuales no hubiera podido lograr con éxito los objetivos marcados. No puedo olvidar la ayuda prestada por César Garrido y Mertxe en la recolección de muestras locales, al personal de la estación biológica de las islas Dessertas en la recolección de las muestras procedentes de Madeira y al apoyo y consejos de Nieves Bouza y Juan Manuel Afonso.

Agradecer al profesor Ángelo Santana todo el tiempo dedicado y las innumerables interrupciones en sus quehaceres con el objeto de nutrirme de su sabiduría estadística, la cual fue fundamental a la hora de analizar los datos concernientes al índice gonadosomático.

El trabajo de campo en el medio marino siempre requiere al menos de un compañero o un grupo de amigos entrenados y dispuestos a donar su tiempo de forma generosa y espontánea.

Los inicios son quizás el momento más importante. El primer experimento que influyó en la realización de la Tesis Doctoral fue el referido a la variación temporal del índice gonadosomático. Durante más de un año realizamos un muestreo continuo. Afortunadamente nunca fui solo. El experimento pudo realizarse en la isla de Gran Canaria, gracias al esfuerzo y generosidad de J. Suárez, L. Alou, A. Torres, J. García, J. M. Alsina, P. Carro y J. Sánchez los cuales no se cansaron de nadar, medir y diseccionar erizos, a todos ellos deseo expresarles mi mas profunda gratitud.

El trabajo realizado en el área de arrecifes artificiales se enmarcó dentro del proyecto de seguimiento científico de la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias, el cual, dirigido por Ricardo Haroun, sembró en mí una necesidad de conocimiento y me permitió realizar casi la mitad de los experimentos. A todos los integrantes del Grupo de Investigación Litoral del Departamento de Biología de la ULPGC vaya mi más profundo agradecimiento. En especial al patrón del Monachus, Chago, al cámara subacuático y fotógrafo Rafa Herrero y al investigador Fernando Espino los cuales me motivaron constantemente con comentarios y cuestiones prácticas.

El último capítulo y la culminación de la fase experimental se realizó en la isla de “El Hierro”. En la ingente tarea de realizar experimentos en otras islas debo destacar la disposición y ayuda de Arturo Boyra López, su colaboración en la toma de datos de peces y apoyo logístico en el desplazamiento fuera de Gran Canaria fueron vitales. Destacar la colaboración del personal de la embarcación de vigilancia de la Viceconsejería de Pesca del puerto de La Restinga en la ayuda a los desplazamientos a la reserva integral y la ayuda recibida de Gorka LLona Azcorra en la toma de datos morfométricos.

No puedo dejar de mencionar el apoyo constante y la referencia que ha significado para mí los valiosos comentarios de mi amigo e investigador Rogelio Herrera el cual me ha

apoyado sin descanso y siempre ha tenido tiempo para una crítica constructiva.

Agradecer también a todas aquellas personas que últimamente han pasado por casa, principalmente a María Mateos, los cuales, por devoción u obligación se han visto abocados a leer este documento, presentando modificaciones y correcciones siempre con una paciencia e interés extraordinarios.

Por último debo agradecer a Mertxe su paciencia y ánimo constante, sobre todo en estos últimos meses en los que gracias al tiempo que no he podido dedicarle me ha permitido finalizar el presente documento.

A todos los integrantes de esta aventura mi más sincero agradecimiento en el reconocimiento a su labor. Gracias.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ecosistemas insulares, tienen, entre otras características, una elevada fragilidad. Canarias es un ejemplo claro, donde en una pequeña franja del litoral, se concentra una gran parte de la biodiversidad. En la franja de 0 a 5 metros de profundidad, aproximadamente el 0.001 % del territorio se concentran 2199 especies marinas, el 42 % del total (Moro *et al.* en prensa) y en la franja de 0 a 50, aproximadamente el 0.43 % del territorio, el 60 % del total. Además, éstas deben coexistir con 12 millones de turistas anuales y una población residente de aproximadamente 1.8 millones de habitantes. Todo ésto coloca las islas en la cabecera mundial en cuanto a densidad poblacional. Evidentemente, esta elevada densidad poblacional en la franja costera debe tener sus consecuencias en el medio marino.

En los primeros metros del infralitoral rocoso de las islas se observa la presencia de diversas comunidades vegetales marinas, dominadas principalmente por especies pertenecientes al género *Cystoseira*. Sin embargo, en las últimas décadas se ha constatado el paulatino descenso en el grado de cobertura vegetal del sustrato y simultáneamente el incremento de las poblaciones del erizo de Lima *Diadema antillarum* Philippi, 1845 que causan efectos dramáticos en la fisonomía marina con extensas superficies blanquecinas desprovistas de vegetación.

El efecto estructurador de *Diadema antillarum* en los fondos infralitorales de Canarias es, quizás, el factor más importante a la hora de estudiar las comunidades marinas del Archipiélago. Un estudio general de este fenómeno no es el objetivo del presente trabajo. Sin embargo, la respuesta a cuestiones puntuales básicas, sí ha podido ser abordado.

Los trabajos publicados al respecto no son muy abundantes. Sin embargo, en la actualidad, ya empiezan a aparecer publicaciones, que reflejan conclusiones que nos acercan,

un poco, al conocimiento de las complejas relaciones entre este erizo marino y el medio que lo circunda.

Cabe destacar las aportaciones de R. Herrera, 1998 sobre la gestión de arrecifes artificiales en Canarias y sus consecuencias en el medio marino, donde se destaca la sobrepesca como uno de los factores que desencadenan el crecimiento exponencial de *D. antillarum*. Este factor ha sido señalado por otros autores (Bortone *et al.*, 1991) como el más importante, más aún que los factores naturales, como elemento estructurador de las comunidades marinas. Los efectos del desarrollo urbanístico y poblacional de las costas no se detienen en la modificación del paisaje litoral, sino que se adentran en las comunidades marinas introduciendo perturbaciones de todo tipo, físicas, químicas y biológicas. Ciertamente no existen datos anteriores a 1960 que permitan contrastar, dentro de Canarias, la veracidad de esta hipótesis. Pero una comparación dentro de la propia Macaronesia, entre la situación de Canarias y la República de Cabo Verde podría ser el nivel de referencia más cercano. Actualmente se ha observado que la presión pesquera infralitoral en Cabo Verde es muy baja, a la vez que no se existen grandes densidades de *D. antillarum*. Se debería ahondar en esta hipótesis con el objetivo de conocer cuáles son las causas de esta realidad, aunque, en principio, parece que existe una asociación directa entre una baja presión pesquera y una baja densidad de erizos (McClanahan & Muthiga, 1988; McClanahan *et al.*, 1996).

Otro trabajo básico para poder entender los procesos que rigen el desarrollo de *D. antillarum* en Canarias es el conocimiento de su genética. Lessios *et al.* 2001, desarrolla un importante trabajo al describir la filogenia mundial de esta especie bautizándola como *D. antillarum b* colocando a esta especie como autóctona de la Macaronesia. Desde el punto de vista de la conservación, este hecho exige una profunda reflexión sobre el manejo de la diversidad marina en Canarias, ya que altas densidades de erizos están asociadas con bajos

niveles de diversidad. Las soluciones planteadas hasta el momento, matanzas puntuales por buceadores, no parecen dar los resultados esperados.

Una de las posibles soluciones para la conservación de diversidad es el camino inaugurado por Bacallado *et al.* 1989, en el que se pone la primera piedra para la realización de reservas marinas de interés pesquero en Canarias y que actualmente sigue su curso con la realización de los LIC's (Lugares de Interés Comunitario) y las distintas propuestas de creación de reservas marinas entre las que destaca la de Gando - Arinaga en la isla de Gran Canaria (Tuya, 2002) o las ya creadas como la del Mar de las Calmas. Su efecto beneficioso sobre los niveles de diversidad se ha comprobado ampliamente (Bayle, 2000), propiciando una reestructuración del ecosistema, fruto de una gestión controlada, que deriva en la recuperación de los niveles de biodiversidad y por tanto en la reducción de las densidades de *D. antillarum*, lo que tiene como resultado la reaparición de los macrófitos bentónicos, y que lleva aparejado la reintroducción de los peces herbívoros y una recuperación considerable en la biomasa íctica (McClanahan & Muthiga, 1988; McClanahan *et al.*, 1996).

OBJETIVOS

Dada la indudable influencia que las poblaciones de *D. antillarum* ejercen sobre la estructura y dinámica de los ecosistemas litorales del Archipiélago Canario nos planteamos la consecución de una serie de objetivos científicos encaminados todos ellos a esclarecer el papel de *D. antillarum* en las comunidades bentónicas de sustrato rocoso y sus relaciones biogeográficas.

Este objetivo general puede ser desarrollado en los siguientes objetivos parciales:

1. Identificar el período reproductivo de *D. Antillarum* y las posibles causas de sus variaciones.
2. Averiguar el grado de diferenciación genética de las poblaciones de *D. antillarum* de la Región Macaronésica.
3. Describir el papel estructurador de esta especie sobre las comunidades bentónicas de macroinvertebrados marinos.
4. Evaluar el estado de los blanquiales de la isla de El Hierro, con la finalidad de averiguar las posibles relaciones existentes entre la comunidad íctica y *D. antillarum*.

CAPÍTULO 1:

Ciclo reproductivo de *Diadema antillarum* Philippi 1845 en Canarias.

1. INTRODUCCIÓN.

Durante las últimas décadas, las poblaciones del erizo de mar *Diadema antillarum* Philippi, 1845 han experimentado un fuerte incremento en lo que a densidad y distribución se refiere, a lo largo de toda la costa del Archipiélago de las Islas Canarias (Casañas *et al.*, 1998; Carrillo Pérez & Cruz Simó, 1992; Aguilera *et al.*, 1994). Diversos aspectos de su biología han sido tratados en distintos lugares, sin embargo no existen datos, en general, a cerca del esfuerzo reproductor de los equinodermos en Canarias, así como de *Diadema antillarum* en concreto.

El estudio del esfuerzo reproductor de los organismos es uno de los primeros pasos que deben llevarse a cabo para entender el ciclo de vida de una especie y sus relaciones con el medio que las rodea.

La biología de la reproducción de *D. antillarum* se encuentra en la obra de Boolotian (1960), donde aparece como una especie dioica (Hyman, 1955).

El objetivo de este estudio es evaluar la evolución mensual del índice gonadosomático de *D. antillarum* durante el período de un año. Además, para la realización de este estudio se utilizaron dos metodologías distintas con el fin de saber su grado de efectividad y contrastar los resultados obtenidos.

Comparaciones intraespecíficas de los ciclos reproductivos de invertebrados marinos aislados pueden indicar que en diferentes ambientes exista una sincronía entre la puesta de estos individuos y la población en general. Sin embargo, el estudio de poblaciones de

equinodermos tropicales ha revelado amplias variaciones en los ciclos reproductivos anuales (Pearse & Cameron, 1991). En el Pacífico Oeste, *Diadema setosum* posee un ciclo reproductor que empieza de junio a septiembre, al igual que en Japón (Yoshida, 1952) y en el mar Rojo (Pearse 1970), también se ha detectado puesta durante los meses de verano austral en la Gran Barrera de Arrecifes (Stephenson, 1934). Sin embargo, se reproduce de forma continua durante todo el año en las Filipinas (Tuason & Gómez, 1979) y Singapur (Hori *et al.*, 1987). *Tripneustes gratilla* se reproduce desde noviembre a abril en el mar Rojo (Pearse 1974, 1983), de septiembre a noviembre en Taiwán (Chen & Chang 1981), de junio a noviembre en las Filipinas (Tuason & Gómez, 1979) y de abril a junio en Nueva Gales del Sur, Australia (O'Connor *et al.* 1978). En el Caribe, *Lytechinus variegatus* se reproduce entre abril y junio en las islas Bermudas (Moore *et al.*, 1963), y de forma continua sin picos apreciables en Panamá (Lessios, 1985), en cambio en Florida, se reproduce a lo largo del año, pero se observan picos apreciables (Moore *et al.*, 1963; Moore & López, 1972), entre octubre y diciembre en Puerto Rico (Cameron, 1986), y entre junio y septiembre en Jamaica (Greenway, 1976). Otro erizo de mar *Tripneustes ventricosus* posee una reproducción continua en Florida (McPherson, 1965) y en Panamá (Lessios, 1985), pero concentra su esfuerzo durante mediados de invierno y mediados de verano en Puerto Rico (Cameron, 1986), o solamente en el verano como en Barbados (Lewis, 1958). *Echinometra lucunter* desova en Barbados una sola vez al año en áreas de corrientes y alto estrés, pero en cambio su comportamiento varía cuando se encuentra en áreas protegidas (Lewis & Storey, 1984). En cambio la misma especie posee períodos reproductivos bien definidos en Florida (McPherson, 1969) y Puerto Rico (Cameron, 1986), pero no son discernibles en Panamá (Lessios 1981, 1985). Por último, en el mar Caribe, Cameron (1986) describe el esfuerzo reproductivo de

Lytechinus variegatus, *Echinometra viridis* y *Echinometra lucunter* en Puerto Rico, los cuales exhiben un pico significativo en los meses más cálidos del año.

D. antillarum no es una excepción a estas variaciones en los patrones anuales de reproducción entre distintas poblaciones. Esta especie se reproduce a lo largo del año en las Islas Vírgenes (Randall *et al.*, 1964) y también en Panamá (Lessios, 1981), desde enero hasta abril en Barbados (Lewis, 1966), desde octubre a diciembre en los Cayos de Florida (Bauer, 1976), y desde abril a octubre en las Bermudas (Iliffe & Pearse, 1982). Todos estos trabajos están referidos a la parte Oeste del océano Atlántico, no se ha encontrado ningún trabajo en la parte Este, por esta razón existe el interés en conocer si las poblaciones de *D. antillarum* en el Atlántico Este se reproducen de forma continua o cíclica, y si es así, cómo varía el esfuerzo reproductor a lo largo del año.

La Isla de Gran Canaria está localizada dentro del Archipiélago Canario a 28° de latitud norte (Fig. 1). Las corrientes superficiales están dominadas por los vientos alisios de dirección Nor-Este, los cuales arrastran las aguas en dirección Sur, provocando la llamada corriente de Canarias.

La media de la temperatura superficial de las aguas costeras de Canarias durante el intervalo 1981 a 1985 alcanza un mínimo de 18 °C entre febrero-abril y un máximo de 25 °C entre agosto y octubre (Llinas, 1988). Debido al efecto isla inducido por el paso de la corriente de Canarias por las islas, se ha detectado una diferencia en la temperatura superficial del agua, permaneciendo ésta más cálida en las zonas Sur de las islas. Esta diferencia llega a alcanzar 1 °C en el mes de febrero. Esta es una situación característica de las localizaciones sureñas de las islas Canarias (Aristegui *et al.*, 1989).

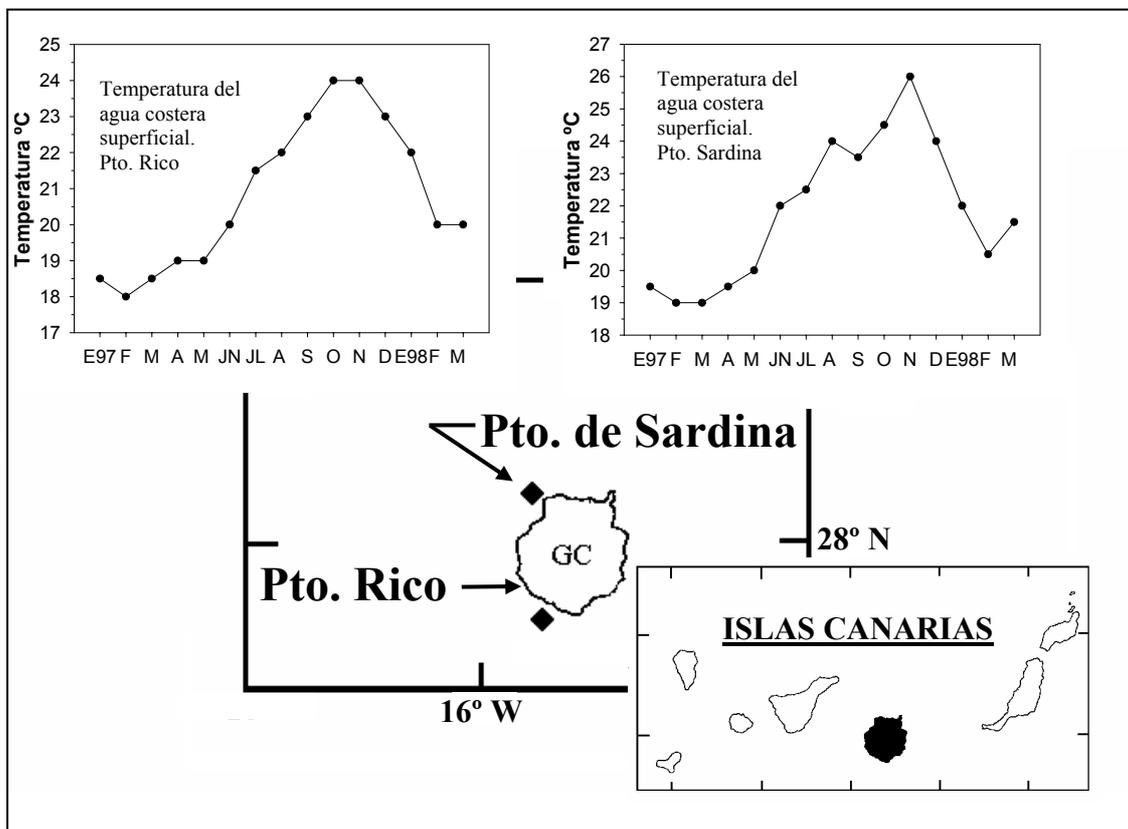


Fig. 1: Localización geográfica y temperatura del agua costera superficial de las estaciones de muestreo.

El objetivo principal de este trabajo es seleccionar el método más sencillo para el estudio del esfuerzo reproductor de *D. antillarum* así como su cuantificación y temporalidad.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

2.1 Toma de muestras.

Las muestras fueron tomadas de forma mensual, desde enero de 1997 a marzo de 1998, en dos puntos de la isla de Gran Canaria (Puerto Sardina y Puerto Rico), de forma que las dos localidades tuvieran en lo posible, características oceanográficas distintas.

Para ello, la evolución anual de índice gonadal fue medido mensualmente en dos localidades, una al Norte y otra al Sur de Gran Canaria, utilizando dos metodologías distintas.

Para obtener las muestras de gónadas se tuvo en cuenta la fase lunar, de forma que siempre fuera la misma en cada muestreo. Se tomaron las muestras cuatro días antes de la luna llena, de esta forma se consigue minimizar el sesgo derivado de la influencia lunar en el ciclo anual de la reproducción (Pearse, 1975). De forma mensual, un total de 20 individuos fueron capturados al azar en ambas estaciones con una diferencia temporal de 24 horas. La captura se realizó mediante técnicas de buceo a pulmón libre entre 4 y 6 metros de profundidad con la ayuda de unas pinzas.

En ambas localidades las poblaciones de *D. antillarum* son lo suficientemente abundantes para suministrar individuos para el experimento, sin que se hayan observado cambios apreciables en la densidad de la población.

2.2 Procedimientos de laboratorio.

Los erizos recolectados fueron transportados en seco y estudiados en el laboratorio unas 4 horas después de su captura, sin que se apreciara deterioro alguno. Cada uno de los erizos fue abierto por el peristemo mediante un corte realizado con unas tijeras. Se procede a la extracción de la linterna y los intestinos y con la ayuda de una cuchara se extraen las gónadas, las cuales tienen forma de estrella y se encuentran adheridas a la cara interna del caparazón. El volumen de las mismas fue medido en una probeta de 50 ml de volumen, calibrada a 0.1 ml, mediante inmersión en agua de mar.

Antes de la disección el caparazón de cada individuo fue medido con la ayuda de un pie de rey con una precisión de 0.1 mm, obteniéndose el radio oral-aboral y el diámetro.

Posteriormente, cada uno de los erizos con su caparazón completo, linterna intestinos y gónadas fue etiquetado y secado en una estufa a 110 °C durante 24 horas. A continuación cada erizo fue pesado utilizando una balanza de 0.01 gr. de precisión.

Los índices gonadales fueron calculados usando dos métodos:

- (a) El método del peso seco que se define mediante el cociente entre el volumen gonadal y el peso seco del individuo multiplicado por 100 (Lessios, 1981).
- (b) El método del volumen, el cual se define mediante un cociente entre el volumen de las gónadas y el del caparazón que sigue la ecuación $V = (4/3) \pi a^2 b$, donde “a” es el radio horizontal y “b” el radio del eje oral-aboral (Illife & Pearse 1982).

2.3 Análisis estadístico.

Para comparar las medias mensuales de cada una de las estaciones de muestreo obtenidos de cada índice gonadal, mediante cada uno de los dos métodos, se utilizó un prueba “t de Student” con el objeto de detectar diferencias significativas entre ambos métodos a lo largo del período de estudio.

Para comparar las variaciones del índice gonadal entre localidades se realizó un análisis de la varianza para cada uno de los métodos usados, peso seco y volumen.

Para llevar a cabo los análisis estadísticos los datos fueron modificados mediante una transformación de Box & Cox (George *et al.*, 1989) y posteriormente probada la homogeneidad de las varianzas usando una prueba de Cochran a un nivel de significación del 0.05 (Galindo Villllardo, 1984). Para realizar estos cálculos se ha usado el software SPSS y Statistica.

3. RESULTADOS.

Los valores obtenidos utilizando la prueba de la “t de Student” (Tabla I) muestran que no existen diferencias significativas entre los dos métodos para un nivel de significación de 0.05. La comparación se realizó a partir de valores medios del índice gonadosomático obtenido mediante cada uno de los métodos usados, peso seco y volumen, en cada una de las estaciones de muestreo, por lo que podemos decir que ambos métodos arrojan resultados equivalentes.

Tabla I: Resultados de la prueba de la “t de Student” derivados de la comparación de las medias del índice gonadosomático obtenido mediante los dos métodos usados, en “A” Puerto de Sardina y “B” Puerto Rico. $\alpha = 0.05$.

		E-97	F	M	A	M	JN	JL	A	S	O	N	D	E-98	F	M
A	t	.003	-.450	-1.17	1.63	.731	1.12	-.209	1.59	-.658	-.007	.039	-.158	.366	.069	.324
	p	.996	.655	.248	.110	.469	.216	.835	2.11	.514	.993	.968	.875	.716	.949	.747
B	t	.659	-1.58	-1.02	.579	-.855	1.50	-.586	.464	-.639	-.855	-.795	.484	.455	.083	-.193
	p	.513	.874	.253	.565	.397	.139	.560	.644	.526	.397	.431	.630	.651	.934	.847

El pico máximo del índice gonadosomático, indistintamente del método usado (Fig. 2) se obtuvo para los meses de abril-mayo, mientras que el mínimo se obtuvo durante septiembre-octubre.

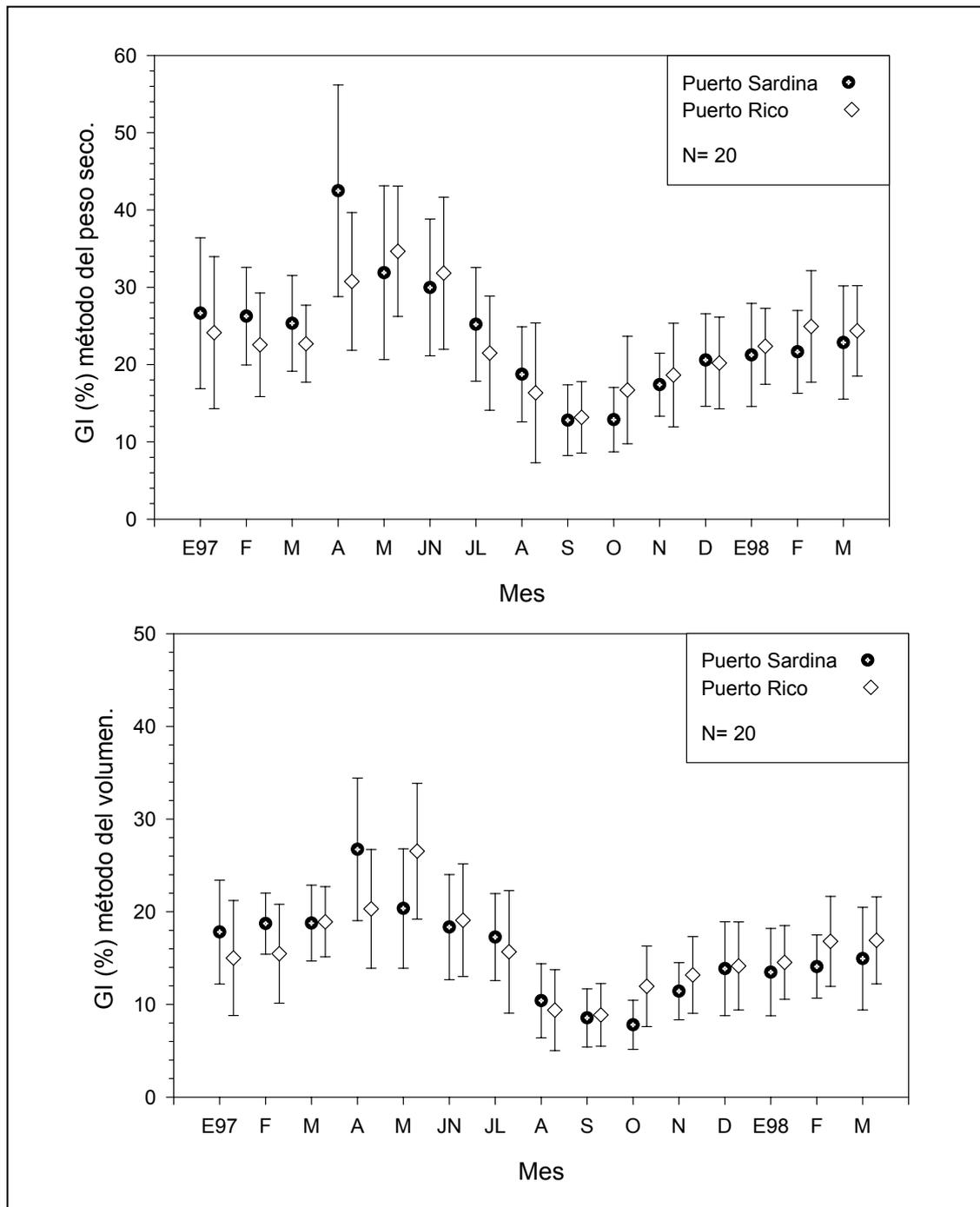


Fig.2: Evolución anual del índice gonadosomático de *D. antillarum* en Gran Canaria, media y desviación estándar

El resultado del modelo anidado de Anova II, realizado para cada una de los métodos, muestra que no existen diferencias significativas entre los valores de los índices gonadosomáticos entre las localidades, indistintamente del método usado. Sin embargo, donde sí existen diferencias significativas es en el factor mes. Estas diferencias aparecen indistintamente del método usado.

Tabla II: Análisis de la varianza del método del peso seco con dos factores fijos, el Mes y la localidad. (N. S. = No Significativo).

	S. C.	G. L.	M. C.	F-Ratio	Probabilidad
Efectos					
Principales:					
Localidad	0.660919	1	0.660919	0.003	N.S.
Mes	321.608	14	22.972	31.24	P < 0.001
Residual	419.097	570	0.735257		
Total	763.947	599			

Tabla III: Análisis de la varianza del método del volumen con dos factores fijos, el Mes y la Localidad. (N. S. = No Significativo).

	S. C.	G. L.	M. C.	F-Ratio	Probabilidad
Efectos					
Principales:					
Localidad	0.384422	1	0.384422	0.0196	N. S.
Mes	273.296	14	19.5211	33.06	P < 0.001
Residual	419.097	570	0.590414		
Total	638.065	599			

4. DISCUSIÓN.

La tendencia observada en cuanto a la evolución anual del índice gonadosomático de *D. antillarum* indistintamente del método usado, fue la misma en las dos localidades muestreadas (Fig. 2, tabla I), por lo que parece que las condiciones oceanográficas no son un factor que dominante en la reproducción de esta especie en Gran Canaria.

Es necesario resaltar, que el método del volumen es menos trabajoso y más rápido, ya que al no requerir ningún peso seco, no es necesario trasladar las muestras al laboratorio y todo el muestreo puede realizarse directamente en el campo. El tamaño muestral ($n=20$) parece ser suficiente para este tipo de estudios, tal y como indica la desviación estándar a lo largo de los diferentes meses.

En la isla de Gran Canaria, *D. antillarum* muestra una reproducción continua a lo largo del año con un máximo, en ambas localidades, cuando la temperatura superficial de las aguas costeras es de 20 °C, meses de abril y mayo. El mínimo se alcanza en los meses de septiembre y octubre cuando la temperatura superficial de las aguas costeras es de 26 °C. Los resultados obtenidos muestran que las variaciones en el esfuerzo reproductor de *D. antillarum* no son fruto del azar, y se obtienen resultados similares en los meses de enero, febrero y marzo de 1997-98, lo que indica que existe una dinámica reproductiva con pautas marcadas, que deberían estar fijadas por factores externos como la temperatura, la producción primaria u otros.

Los datos de temperatura superficial de las aguas costeras obtenidos mensualmente son consistentes con los datos de temperatura obtenidos durante el período de 1985 a 1989 (Llinas, 1988).

Aunque el archipiélago Canario está más al Sur que las Bermudas, debido al régimen de temperaturas impuesto por las corrientes, es con Madeira el último ambiente tropical en el que se puede encontrar *D. antillarum*. Las diferencias en la temperatura del agua entre Bermudas y Canarias se reflejan con claridad en la composición faunística. En Canarias no existen corales hermatípicos. *Diadema* es el único género de erizo de origen tropical que se encuentra en el archipiélago (Sánchez & Batet, 1991). El medio acuático se comporta de forma estacional, no sólo en la temperatura sino también en la producción primaria y en la

concentración de zooplankton (Braun *et al.*, 1985; Arístegui *et al.*, 1989; Fernández de Puellas & García Braun, 1989). Por esta razón no debe sorprendernos que ambas poblaciones a pesar de estar en localidades distintas, muestren unos ciclos reproductivos perfectamente sincronizados. La cuestión es, que variable medio ambiental (o combinación de las mismas) controla de forma general los ciclos reproductivos de esta especie.

Respecto a las evidencias del efecto de la temperatura sobre los ciclos gaméticos de los equinodermos, éstos suelen ser conflictivos e inciertos (revisar Pearse & Cameron, 1991). Sin embargo, existen correlaciones entre las variaciones de la temperatura y los ciclos reproductivos anuales, lo cual apoyaría una posible relación entre ambas. Esta relación ha sido estudiada para *D. antillarum*. Randall (1961), Randall *et al.* (1964) en las Islas Vírgenes y Curaçao observó la freza en invierno y a principios de verano mientras que Lewis (1966) la observó en mayo de 1963 y abril de 1964 en Barbados con una temperatura del agua de 27 °C, con una variación anual de la temperatura del agua no superior a 1.5 °C. Lessios (1981) observó un máximo en octubre en Fort Randolph, en cambio no observó variaciones estacionales para la estación de María Chiquita, ambos en el mar Caribe (Panamá), donde las variaciones de la temperatura son mínimas. Bauer (1976) en Florida, océano Atlántico, donde la temperatura se comporta de forma estacional observó la freza durante el mes de noviembre de 1968 durante el período de bajas temperaturas lo que sugirió una fuerte relación entre la temperatura del agua de mar y la reproducción de *D. antillarum* en el límite norte de la distribución de esta especie. Esta relación fue también observada por Illife & Pearse (1982) en las islas Bermudas, las gónadas poseían un mayor tamaño durante la primavera cuando las temperaturas del agua están ascendiendo, ocurriendo la freza desde principios de verano hasta principios de invierno.

Los datos obtenidos para Gran Canaria indican una posible relación entre la temperatura y la reproducción de *D. antillarum*, pero no clarifica como afecta la temperatura al ciclo *per se*. Los erizos aparentemente empiezan la freza en abril en Sardina del Norte cuando la temperatura alcanza los 19 °C y en mayo en Puerto Rico cuando alcanza los 20 °C. En ambas localidades el índice gonadosomático desciende, lo cual significa un estado de freza activa, esto coincide con el período de rápido ascenso de las temperaturas. El índice llega a su mínimo en septiembre, cuando tenemos 23 °C en Sardina y 23.5 °C en Puerto Rico. En ambas localidades el período de freza coincide con el período de máximo incremento de las temperaturas, cuando las tallas de las gónadas son mínimas. Sin embargo en septiembre-octubre este descenso se detiene a pesar de que las temperaturas siguen incrementándose. Illife & Pearse (1982) han atribuido una dinámica similar al desarrollo gonadal de *D. antillarum* en Bermuda, mostrando una inhibición directa de la reproducción debida a altas temperaturas. Esto podría ser cierto, pero la duda existe ya que los erizos acaban de salir de un período de frezas continuas. Si el descenso del índice gonadal es tomado como el resultado de la incapacidad del individuo de captar nutrientes de una forma suficientemente rápida, de forma que éstos no se pierdan en la freza, y si la reproducción es detonada por el incremento de la temperatura, debemos preguntarnos por qué las gónadas alcanzan su mínima talla a pesar de que la temperatura está aumentando. Solamente cuando la freza se detenga, posiblemente debido a un descenso en la temperatura, las gónadas empiecen de nuevo a aumentar su talla. Por supuesto es posible que no exista una relación directa entre la reproducción y la temperatura, y la correlación entre ambas sea una coincidencia de dos variables independientes dentro de ciclos anuales. Otra variable de fluctuación estacional que podría regular la reproducción de *D. antillarum* es el fotoperíodo, los “blooms” de fitoplancton y el alimento disponible. Pearse *et al.* (1986) han comprobado de forma

experimental que la gametogénesis de *Strongylocentrotus purpuratus* está bajo el control del fotoperíodo. McClintock y Watts (1990) encontraron una relación similar para la especie tropical *Eucidaris tribuloides*. Sin embargo, si el fotoperíodo afecta a la reproducción de *D. antillarum* debería afectar de igual forma en ambos lados del Atlántico, a una misma latitud. Aún cuando sólo existan 3 grados de diferencia entre los Cayos de Florida y Canarias, los ciclos reproductivos se encuentran desfasados en dos meses, sin embargo, el pico de fitoplancton en Canarias se alcanza durante el mes de febrero, de dos a tres meses, antes de que *D. antillarum* inicie la freza (Braun *et al.*, 1985; Arístegui *et al.*, 1989; Fernández de Puelles & García Braun, 1989). Así que, aparentemente *D. antillarum* no maximiza la obtención de alimento para sus larvas acoplado la freza al pico de fitoplancton.

D. antillarum sufrió una mortalidad masiva, en el Atlántico Oeste, durante los años 1983-4 (Lessios *et al.*, 1984; Lessios, 1988b), sin embargo las poblaciones en Canarias siguen siendo extremadamente densas (Aguilera *et al.* 1994). Los substratos rocosos donde se encuentra *D. antillarum* están exentos de macroalgas, sin embargo, las áreas intermareales y poco profundas se encuentran pobladas por *Cystoseira* y otras algas (Johnston, 1969; Carrillo Pérez & Cruz Simó, 1992). Es posible que *D. antillarum* en Canarias sufra una limitación por el alimento. No existen datos a cerca de las variaciones de la producción primaria de origen bentónico. Es conocido que donde no habita *D. antillarum*, la biomasa de *Cystoseira abies-marina* incrementa su masa rápidamente entre marzo y junio (Medina & Haroun, 1993). Esto puede ser debido a la rotura de la termoclina en primavera, lo cual causa un aumento de nutrientes y los “blooms” de fitoplancton. En las áreas donde *Diadema* está presente no se aprecia ningún aumento en la biomasa de macroalgas, no obstante, esto podría representar un pulso de nutrientes para *Diadema*. Este pulso puede ser un factor que contribuya al aumento de las gónadas observado durante los meses de abril y mayo. El incremento en la producción

primaria de origen bentónico puede ser la causa del pronto desarrollo (además de las bajas temperaturas) en las localidades orientadas al norte, más expuestas a los vientos Alisios. Por supuesto, las fluctuaciones en la disponibilidad del alimento son un factor a tener en cuenta en la reproducción, entendiéndose que está negativamente afectada ante situaciones de limitación del alimento. A pesar de los estudios realizados, son necesarios más experimentos para determinar el grado de contribución de la temperatura y la limitación del alimento en el control de la gametogénesis de *D. antillarum* en Canarias.

5. CONCLUSIONES

1. La reproducción de *D. antillarum* en las localidades estudiadas se realiza de forma continua a lo largo del año.
2. Existe un momento de máxima intensidad de la freza, uno en abril en la localidad de Sardina del Norte y otro en mayo en la localidad de Puerto Rico.
3. No existen diferencias significativas entre los valores de los índices gonadosomáticos entre las localidades, indistintamente del método usado.

CAPÍTULO 2:**Variabilidad y diversidad genética de *Diadema antillarum* Philippi 1845 en el Atlántico.****1. INTRODUCCIÓN:**

La magnitud y el tipo de la estructura genética de cualquier especie es como el reflejo de la histórica interacción, entre el potencial del flujo genético y la realización de ese potencial a partir de los condicionantes medioambientales (Avice, 1987). Los factores determinantes de las estructuras de las poblaciones varían ampliamente dependiendo de los distintos hábitats y de las diferentes especies. Dentro del plano terrestre es muy conocido que la fragmentación del hábitat, la topografía, los tipos de suelo, las cuencas y una multitud de otros factores afectan a la distribución de animales y plantas, así como a su flujo genético (Avice, 1994). Estas fronteras pueden permanecer estables durante largos períodos de tiempo, de forma que permitan el desarrollo de una diferenciación genética. Por ejemplo, peces específicos de agua dulce muestran contundentes diferencias al permanecer en cuencas separadas (Avice J.C., 1992). De forma parecida, un gran número de poblaciones de animales terrestres muestran discontinuidades genéticas donde el flujo genético ha sido interrumpido por las fronteras geográficas. (Avice *et al.*, 1979; Patton & Smith, 1989). Por el contrario, las fronteras genéticas entre poblaciones de animales y plantas marinos son, a menudo, muy difíciles de discernir y los factores físicos y biológicos que determinan el patrón del flujo genético entre las poblaciones marinas está poco estudiado (Palumbi *et al.*, 1997).

En los sistemas marinos es raro encontrar barreras físicas que sean capaces de frenar la migración (Vermeij, 1978). Incluso las larvas de las especies que están restringidas a ecosistemas especializados, como estuarios o áreas hidrotermales, tienen la capacidad suficiente para moverse a otros ecosistemas separados que posean características similares (France *et al.*, 1992). Un alto potencial de dispersión entre ecosistemas, ya sean cerrados o libres tiende a conducir a poblaciones poco diferenciadas a lo largo de amplias escalas geográficas. (Birby *et al.*, 1993). No obstante un gran número de especies marinas, que una vez fueron una sola especie a pesar de poseer un alto poder de dispersión, son en la actualidad especies distintas, pero con la singularidad de no poseer diferencias en su morfología, son las llamadas especies gemelas siendo la característica que las separa de su ancestro común una pequeña distancia genética, suficiente, para considerarla como una nueva especie (Knowlton, 1993). Respecto de sus características físicas, Vermeij (1978), sugiere que las especies son reacias a cambiar su aspecto externo, a menos que no perciban en el medio que las rodea diferencias significativas, como pudieran ser la presión de los predadores, la temperatura o el estrés físico.

Parece claro que una dispersión limitada de las larvas puede llevar a la creación de muchas poblaciones aisladas, las cuales, al vivir en condiciones substancialmente distintas, pueden experimentar diferencias genéticas y eventualmente especies con una morfología distinta a la del stock parental (Vermeij, 1978).

Los erizos marinos son fecundadores externos, cuya larva es planctónica y puede permanecer en la columna de agua derivando durante un largo período de tiempo. Esto les confiere un alto potencial de dispersión genético.

Mc Millan *et al.*, (1992) examinó las variaciones del ADN mitocondrial en el erizo de mar *Heliocidaris*, evidenciando que especies, con un desarrollo larvario abreviado, muestran

diferencias genéticas en una escala geográfica menor que sus congéneres con un desarrollo larvario planctotrófico normal. Buroker *et al.*, (1979) realizó una experiencia similar con ostras sobre las costas de Japón y Australia, en poblaciones separadas por unos 1000 kilómetros, las cuales poseían una pequeña diferencia genética. Lacson (1992) mostró la misma situación en seis especies de peces de los arrecifes de coral del Caribe todos los cuales poseen un desarrollo larvario de 26 días antes de la metamorfosis. Estos estudios muestran una relación evidente entre el potencial de dispersión genético y la capacidad de especiación relacionada con la distancia geográfica, de forma que un elevado potencial de dispersión provoca una elevada homogeneidad genética en una amplia escala geográfica.

A pesar de todas estas pruebas, existen estudios que nos hacen replantear la conclusión apuntada. Burton y Feldman (1982), encontraron diferencias genéticas en poblaciones de copépodos que viven en charcos intermareales, los cuales están separados solamente por unos pocos kilómetros. Otro ejemplo similar muestra en una pequeña escala espacial una fuerte estructura genética para un erizo de mar *Echinometra mathaei* (Watts *et al.*, 1990). Luego, según estos estudios un amplio potencial de dispersión no siempre genera una elevada homogeneidad genética.

En el caso de *Diadema antillarum*, la vida planctónica de la larva (Mortensen, 1940) ha sido observada en laboratorio con una duración de 60 días antes de alcanzar la metamorfosis (Lessios, 1988), lo cual le confiere un alto poder de dispersión, pero ¿cuál es su posición dentro de este paradigma?, ¿cómo afecta la escala geográfica a su potencial de dispersión larvaria?.

La gran biodiversidad de muchos hábitats someros y profundos es debida en parte a una reciente especiación, pero ¿qué fenómenos dirigen esta especiación en las especies marinas con un alto potencial de dispersión genético?.

2. Material y métodos:

2.1 Recolección y conservación:

Debido a la facilidad de manipulación y su idoneidad para este tipo de estudios, el tejido gonadosomático fue el seleccionado para el análisis genético. Las gónadas de *D. antillarum* fueron recogidas en diversos puntos del Océano Atlántico durante los años 1997 y 1998 en cada una de las localizaciones señaladas en la Fig.1.

Los individuos seleccionados poseían un caparazón mayor de 3 cm de radio, por lo tanto eran sexualmente maduros, y fueron capturados a una profundidad no superior a 10 metros.

Para extraer las gónadas se realizó un corte circular, mediante unas tijeras, en la cara oral, de forma que se extrajo la linterna y se vaciaron las vísceras del espécimen. Las gónadas estaban adheridas a la cara interior de la parte aboral del individuo, en forma de estrella. Se procedió a desprender un brazo de la estrella usando unas pinzas. Las muestras obtenidas fueron conservadas en viales de 5 centímetros cúbicos que contenían una disolución tampón a

Tabla 1: Elementos químicos necesarios para la obtención de 1 litro de disolución conservante de DMSO.

Sustancia	Volumen / Peso
DMSO (Dimetil sulfóxido)	200 ml.
EDTA 0.5 molar a pH 8	500 ml.
NaCl (Cloruro sódico)	132 gr.
Agua	Enrasar a un litro.

pH 8 de DMSO (dimetil sulfóxido) saturado en cloruro sódico (Tabla I). Este tipo de disolución fue la escogida, debido principalmente, a que no requiere de frío para conservar, evitándose así todos los problemas de logística derivados del uso de nitrógeno líquido.

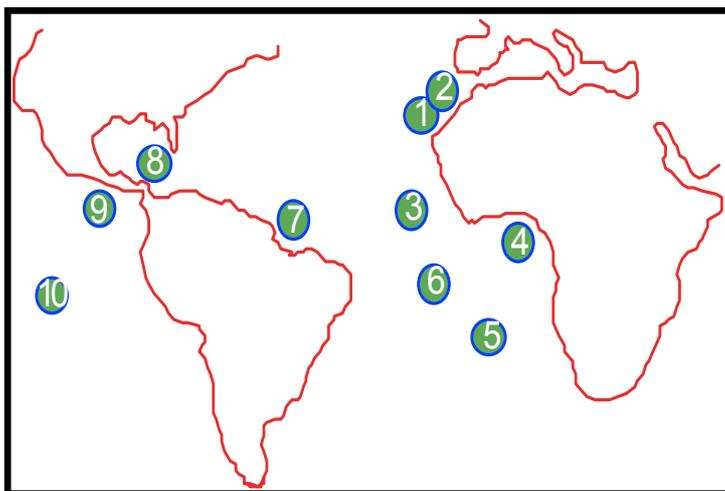


Figura 1: Localización geográfica de los lugares muestreados.

En la tabla II se muestran cuales de las localidades muestreadas fueron usadas en los distintos análisis genéticos, así como su localización

Tabla II: Listado de estaciones.

Número	Localización geográfica	Usadas en los análisis
1	Islas Canarias (España)	
	Sur de Gran Canaria	Sí.
	Norte de El Hierro	No.
	Este de Tenerife	Sí.
	Este de La Palma	No.
	Este de Fuerteventura	No.
	Norte de Lanzarote	No.
2	Archipiélago de Madeira (Portugal)	
	Madeira Grande	Sí.
	Illas Desertas	Sí..
3	Archipiélago de la Rep. de Cabo Verde	
	Isla de Boavista (Ilheu de Curral Vello)	Sí.
4	Sao Tome	Sí.
5	Isla Santa Helena (UK)	Sí.

6	Isla Ascensión (UK)	Sí.
7	Brasil	Sí.
8	Archipiélago de San Blas (Panamá)	Sí.
	Isla Margarita (Panamá)	Sí.
	Belice	Sí.
	Honduras	Sí.
	San Andrés	Sí.
	Puerto Rico	Sí.

Las muestras recolectadas, tabla 2, se encuentran depositadas en el Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) de Panamá. La razón por la que no se usaron en los análisis algunas estaciones se debió a que, en los ensayos previos, se observó que debido a la cercanía entre ellas, las muestras eran genéticamente idénticas, en la región genómica estudiada.

2.2 Amplificación y secuenciación

Se procedió al aislamiento del ADN mitocondrial para amplificar una región que pertenecen a dos subunidades del gen ATPsintetasa, la subunidad ATPasa 8 y la subunidad ATPasa 6. Para la amplificación se usaron los primers Lysa (aagctttaaactcttaatttaaag) y ATP6b (gccaggtagaaccgagaat).

2.2.1 Microextracción.

Tabla III. Reactivos usados para la disolución de microextracción.

	Volumen	Concentración
Tampòn F	6 µl	1 X
Tween 20	6 µl	10 %
Proteínasa K	0.6 µl	100 µg / mL
H ₂ O dd	47.4 µl	
Total	60 µl	

Tabla IV. Reactivos usados para la disolución de amplificación.

	Volumen	Concentración
Muestra	0.5 µl	
Tampòn F	5 µl	1 X
Primer ATP6	2.5 µl	10 %
Primer Lysa	2.5 µl µl	
dNTPS	5 µl	
Enzima Tfl	1 µl	
H ₂ O dd	33 µl	
Total	49.5 µl	

Se inició el proceso de homogeneización mecánica de 0.1 gr. de gónada, en una disolución de microextracción (Tabla III). Una vez homogeneizado el tejido, la muestra fue colocada en una máquina de PCR para realizar la digestión con proteínasa K, donde se calentó a 65 °C durante 2 horas, luego a 95 °C durante 15 minutos y se terminó el ciclo a 0 °C. A continuación se enrasó la muestra a 200 µL (añadiendo 140µL de H₂O dd). Posteriormente la muestra fue centrifugada a 14.000 r.p.m. durante 10 minutos a 5 °C. Fue extraído el sobrenadante, en el cual se encuentra el ADN, y posteriormente congelado. Para comprobar la validez de la extracción se realizó un gel de Synergel. Para lo cual primero debimos realizar una

amplificación. Se tomaron 0.5 µl de muestra y se colocó en un vial junto con 49 µl del cóctel de la tabla IV. Posteriormente se utilizó la máquina de PCR y se sometió la muestra al siguiente ciclo de temperaturas, 96°C / 5 sg - (94°C / 30 sg – 50°C / 45 sg – 72°C / 60 sg)

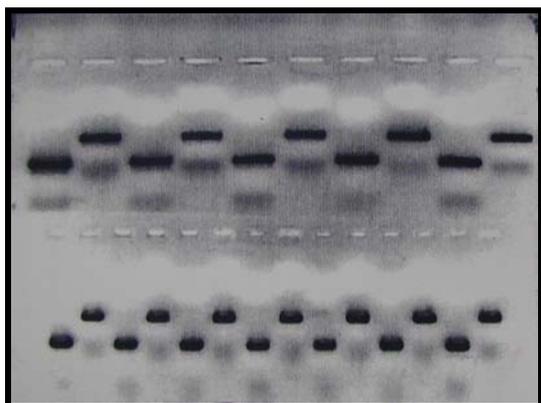


Foto 1: Imagen resultado de la electroforesis de un gel. Destacan las bandas oscuras donde se encuentra el ADN.

durante 39 veces, acabando con 72°C / 5 min. Una vez finalizado se realizó un gel con 0.7 gr. de Synergel, 0.5 gr de agarosa LMP y 100 ml de disolución 0.5 TBE. El gel fue cargado con las muestras, las cuales consisten en 2 µl de tampón de carga más 9 µl de muestra de la última PCR, además se cargó un control que consistió en 10

µl de estándar Q. El gel se sometió a electroforesis a 160 voltios y 43 miliamperios durante unos 20 minutos. La tinción del mismo se realizó durante 25 minutos en una disolución de bromuro de etilo y por último se observó en la luz ultra violeta. El ADN extraído resaltaba en morado (Foto 1). Las muestras no válidas debieron ser extraídas de nuevo.

2.2.2 Elusión de ADN en un gel de agarosa

Se tomaron 40 µl de cada una de las muestras obtenidas junto con 4 µl de tampón de

Tabla V: Reactivos usados para la secuenciación cíclica.

	Volumen
Muestra	5.0 µl
D rhod	1.0 µl
Half term	1.0 µl
Primer	0.4 µl
H ₂ O dd	33 µl
Total	5.5 µl

carga y se cargaron en un gel de agarosa realizado con 200 ml de 1xTAE en 2.4 gr de agarosa de bajo punto de fundición. Se introdujeron las muestras y se realizó la electroforesis a 70 voltios y 45 miliamperios durante una hora. Se sometió al baño de tinción durante 25 minutos y las bandas obtenidas fueron recortadas, almacenadas en viales, etiquetadas y congeladas. Para separar el ADN obtenido de la garosa del gel, sometimos las bandas recortadas a la acción de la enzima gelasa. Se precalentó la muestra

a 70°C durante 10 min, 45°C durante 5 min, se introdujo 1 µl de gelasa en cada vial que contenía cada una de las bandas recortadas y se calentó la muestra al baño María a 45°C durante 2 h. La muestra resultante fue congelada y almacenada.

2.2.3 Reacción de secuenciación mediante PCR

La muestra fue descongelada y se realizó una disolución como la de la tabla V. Cada una de las muestras debió pasar el proceso de amplificación dos veces, una para cada primer. Esta disolución se sometió al siguiente ciclo de temperaturas, 96°C / 15 sg - 1 sg para llevar la temperatura a 50°C / 1 min – 1 sg para llevar la temperatura a 60°C / 4 min, este ciclo se repitió 24 veces descendiendo la temperatura a 2°C para el mantenimiento de la muestra.

2.2.4 Secuenciación

Una vez obtenidas las muestras a 2°C se les añadió 10 µl de H₂O dd tras lo que fueron filtradas a través de una columna de Sephadex centrifugando durante 2 min a una velocidad de 1300g y a una temperatura de 25°C, las muestras obtenidas fueron etiquetadas, secadas y congeladas.

Antes de introducir las muestras en el gel del secuenciador, éstas fueron resuspendidas en 1 µl de disolución formada por 0.84 µl de formamida y 0.16 µl de BlueDextran. Una vez resuspendidas fueron inoculadas en el gel del secuenciador, en este caso un “Perkin Elmer/Applied Biosystem 377 automatic sequencer” el cual nos proporcionó como resultado las series de nucleótidos de cada una de las muestras.

2.2.5 Análisis estadístico

Una vez obtenidas las secuencias, todas las muestras fueron tratadas con el software Arlequin ver 1.1 para obtener los siguientes resultados.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

3.1. Relaciones filogenéticas entre las poblaciones del Atlántico:

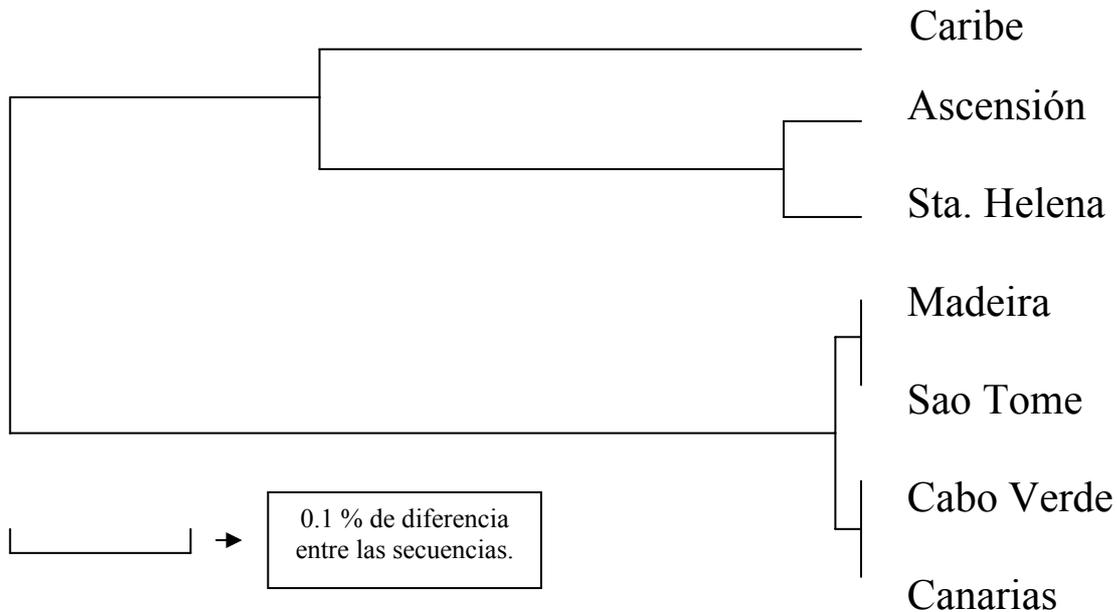


Figura 2: Árbol realizado mediante “neighbor joining” que muestra las relaciones filogenéticas entre las siete poblaciones objeto de estudio.

Para la realización de la Fig.2 se ha utilizado el software Sugma a partir de las distancias genéticas de Tamura y Nei obtenidas mediante el software Arlequin. En ella se produce una clara diferenciación entre las poblaciones de la región Macaronésica, el Caribe y las islas de Ascensión y Santa Helena. En términos de provincias biogeográficas estaríamos hablando de tres regiones, la Lusitánica caracterizada por corrientes debidas a los Alisios y fuertes corrientes en dirección Sur, la Caribeña y la Oeste Africana de fuertes corrientes en dirección Oeste (Bruce *et al.*, 1984). El grado de diferenciación genético alcanzado por las tres poblaciones nos permite asegurar que estamos hablando de tres especies o subespecies distintas, una por cada provincia biogeográfica. En este caso el estudio genético no se ha

comparado con la morfología de los distintos individuos de las distintas poblaciones, ya que a simple vista, se diría que son especies aparentemente gemelas, excepto *D. ascensionis*, la cual, parece mostrar diferencias morfológicas (H. Lessios com. pers.).

3.2. Diferencias filogenéticas interpoblacionales. Estructura genética atlántica:

A continuación se muestran los resultados del análisis Amova realizado a las distintas poblaciones de *D. antillarum* del Atlántico.

Número de grupos usados en el análisis = 1.

Grupo = { - *D. antillarum caribensis*: Belice, Honduras, Ft. Randolph (Panamá costa atlántica), San Blas Panamá (Caribe central), Puerto Rico.

- *D. antillarum macaronesica*: Gran Canaria, La Palma, El Hierro, Boa Vista (Cabo Verde), Madeira y Desertas (Portugal), Sao Tome.
- *D. antillarum ascensionis*: Isla Ascension, Isla St. Helena}

Tabla VI: Resultados del análisis AMOVA. Método de las distancias de Kimura 2p.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Varianza de los componentes	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	2	374.142	2.737 Va	88.89
Dentro de las poblaciones	239	81.794	0.3422 Vb	11.11
Total	241	455.937	3.0801	
Fixation Index FST :	0.88889			
Va y FST	P = 0.000			

Existen grandes diferencias entre las tres poblaciones, a la vez que éstas son mucho menores si observamos las poblaciones por separado. De lo cual se puede deducir que, apenas, existe contacto genético entre las mismas, por lo que el rango geográfico de influencia genética de esta especie sería menor de lo esperado a priori, ya que se trata de una especie con una deriva larvaria importante en el tiempo.

3.3 Comparación de la diversidad genética intra poblacional:

Una vez conocido que las tres poblaciones son independientes, debemos comprobar la variabilidad en las localidades muestreadas, con el fin de averiguar si existen diferencias a nivel intrapoblacional. Para ello, analizaremos la diversidad de las tres poblaciones objeto de estudio, incluyendo en el mismo las localidades por separado.

Tabla VII: Resultados de índices de diversidad de las poblaciones de *D. antillarum* del Atlántico.

	N	Haplotipo único	Diversidad genética		Diversidad nucleótida	
				+/-	media	SD
Caribe	95	41	0,9158	0,0185	0,006527	0,0038
Atlántico Central	20	6	0,7579	0,0645	0,002063	0,0016
Atlántico Este	127	8	0,5023	0,0344	0,001328	0,0011

Como puede observarse (Tabla VII) *D. antillarum* del Caribe, con 41 haplotipos en 95 individuos, muestra unos niveles de variación más altos que cualquiera de las poblaciones del Atlántico. En principio podría suponerse que estos resultados debieran ser erróneos, ya que es justo en el Caribe donde la diversidad debería ser menor, puesto que en el año 83 se produjo una mortalidad masiva que acabó con el 99% de la población sita en este mar (Lessios, 1988). Pero tal como reflejan los datos, la diversidad genética de esta población se ha mantenido. Aparentemente, el hecho de la mortalidad masiva, es tan reciente que todavía no ha podido apreciarse en la diversidad, ya que son necesarias muchas generaciones para que esta disminuya.

Podría pensarse también que la elevada diversidad observada en la población caribeña se debe a que este grupo está formado por una mezcla de muestras de un elevado número de poblaciones de distintos lugares. Para aclarar este aspecto se muestran a continuación los índices de las distintas muestras por separado.

Tabla VIII: Pormenorizado de los indicadores de diversidad genética de las estaciones estudiadas.

	N	Haplotipos únicos	Diversidad haplotípica		Diversidad nucleótida	
				+/-	media	SD
Caribe						
Belize	10	9	0,9778	0,054	0,007407	0,004558
Caymans	10	7	0,9111	0,0773	0,004478	0,003
Ft. Randolph	35	22	0,9311	0,03	0,006389	0,003801
Honduras	10	9	0,9778	0,054	0,005837	0,003759
Puerto Rico	10	8	0,9333	0,0773	0,005267	0,003423
San Blas	30	17	0,9333	0,0283	0,005148	0,003163
Atlántico central						
Isla Ascencion	12	5	0,803	0,0777	0,002385	0,001806
Atlántico este						
Gran Canaria	43	3	0,4792	0,052	0,000088	0,000244
Cape Verde	29	5	0,7118	0,055	0,001699	0,001377
Madeira	32	5	0,5444	0,0756	0,000885	0,000903
Sao Tome	10	3	0,3778	0,1813	0,00072	0,000819

Como puede observarse en la tabla VIII todas las estaciones caribeñas presentan una diversidad mayor que las del resto del Atlántico. Por lo tanto las diferencias en los valores de la tabla VII no son generadas por la heterogeneidad de las muestras usadas.

Con el objetivo de obtener respuestas acerca de la evolución demográfica pasada y presente de la especie objeto de estudio en las estaciones elegidas, se ha procedido a la realización de representaciones mismatch en las cuales se representaron las frecuencias relativas de los pares de individuos que difieren en “i” sitios, dicho de otra forma, la distribución observada del número de diferencias entre pares de haplotipos. Estas distribuciones son normalmente multimodales en poblaciones que se encuentran en equilibrio, en cambio, para poblaciones que han sufrido un episodio de explosión demográfica, la distribución se convierte en unimodal, el episodio de crecimiento genera una onda que viaja de izquierda a derecha (Rogers & Harpending, 1992). A partir de estas distribuciones, Rogers (1995), asumiendo $\theta_1 \rightarrow \infty$, siendo θ el parámetro de mutación y suponiendo que no hay eventos de coalescencia después de la expansión, lo cual es sólo razonable si el tamaño de la

expansión es grande, es posible estimar el momento de la expansión a partir del número de sustituciones tau (τ) y el parámetro de mutación theta (θ_0), donde

$$\theta_0 = (v - m)^{1/2}$$

$$\tau = m - \theta_0$$

siendo “ m ” y “ v ” la media y varianza observadas en la distribución mismatch, respectivamente. De esta forma obtenemos el parámetro tau (τ), el cual, nos permite estimar el momento inicial de la expansión demográfica.

A partir del software Arlequin obtenemos un tau (τ) igual a 3 para la población de *D. antillarum* del Atlántico Este. Conocemos que

$$\tau = 2 t \mu$$

donde “ t ” es el numero de años que debemos descontar del presente para encontrar el momento en el que se inició la expansión poblacional y “ μ ” la tasa de mutación, la cual podemos calcular a partir del conocimiento del momento de la divergencia entre *D. antillarum* y *D. mexicanum*, creación del istmo de Panamá datado en un período que varía entre los 2 y 3,1 millones de años (Coates & Obando 1996).

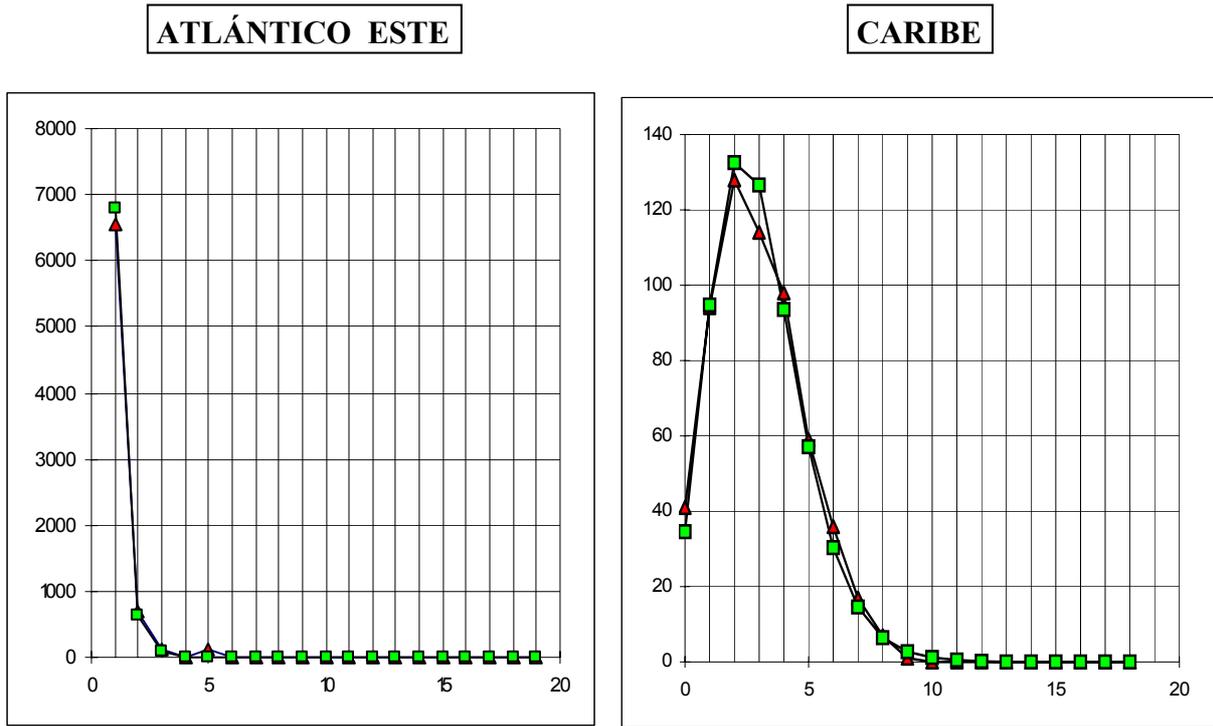
$$\mu_{3.1 \text{ mill. años}} = 1,2 * 10^{-5} \text{ subs./1000 años.}$$

$$\mu_{2.0 \text{ mill. años}} = 1,9 * 10^{-5} \text{ subs./1000 años.}$$

Por lo que tendremos dos valores para “ t ”

$$t_{3.1 \text{ mill. años}} = 125.000 \text{ años atrás.}$$

$$t_{2.0 \text{ mill. años}} = 80.000 \text{ años atrás.}$$



Media observada	1,993
Varianza observada	4,295
Theta	1,517
Tau	3
P	0,235

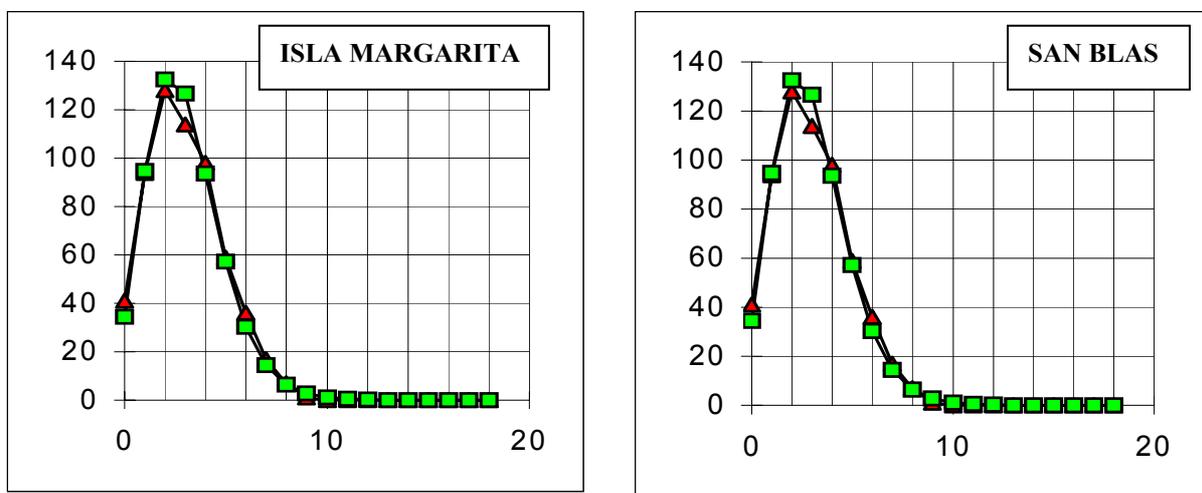
Media observada	2,961
Varianza observada	3,449
Theta	0,699
Tau	2,263
P	0,880

Figura 2: Representación mismatch de las estaciones muestreadas en el Caribe y de las estaciones del Atlántico Este. Los símbolos en rojo representan un modelo teórico esperado para un fenómeno de explosión demográfica a partir de los datos obtenidos (verde). El valor de P no presenta diferencias significativas entre el modelo teórico y los datos observados.

Como puede observarse en los gráficos (Fig. 2) si nos centramos en los modelos teóricos (verde) obtenidos a partir de los datos del área del Caribe, posee una distribución unimodal, al igual que en Canarias. Observamos que la onda que se observa en las dos localizaciones refleja que las poblaciones se encuentran dentro de una etapa de crecimiento. Debemos aclarar que los gráficos muestran una huella genética y no son representativas de los fenómenos actuales, ya que se estima que a partir de los valores de tau la expansión en el

Caribe empezó hace aproximadamente 220.000 de años, y en el caso de Canarias la fecha es bastante posterior, entre 125.000 y 80.000 años atrás.

Para asegurarnos de que las gráficas reflejan de forma veraz la realidad de las distintas estaciones de muestreo, se ha procedido a representar por separado todas y cada una de estaciones de muestreo usadas en este análisis (Fig. 3 y 4).

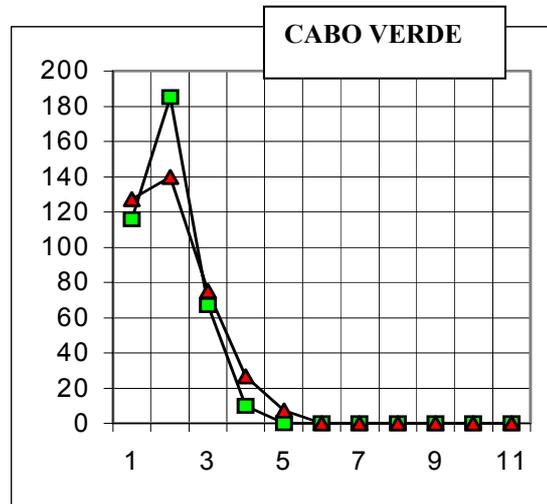
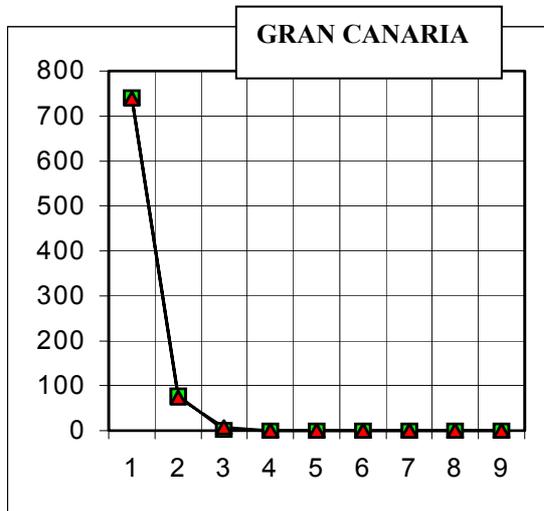


Media de incompatibilidad observada	2.990
Varianza de incompatibilidad observada	3.390
Theta 0	0.633
Tau	2.357
P	0,611

Media de incompatibilidad observada	2.559
Varianza de incompatibilidad observada	2.832
Theta 0	0.523
Tau	2.035
P	0,642

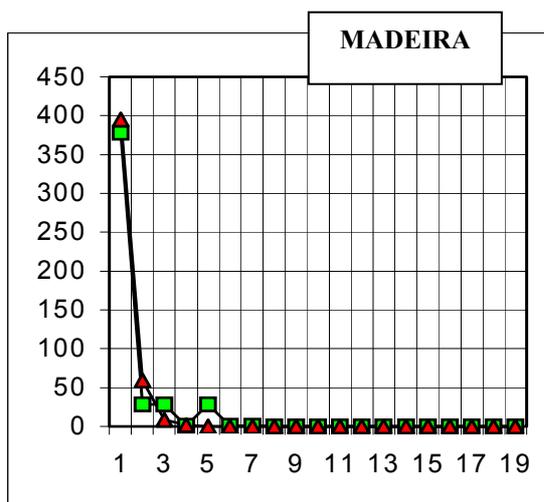
Figura 3: Representación mismatch de las estaciones muestreadas en el Caribe. Isla Margarita, a la salida del Canal de Panamá y San Blas en el archipiélago Kuna, en el centro del Caribe. Los símbolos en rojo representan un modelo teórico esperado para un fenómeno de explosión demográfica, a partir de los datos obtenidos (verde). El valor de P no presenta diferencias significativas entre el modelo teórico de explosión demográfica y los datos observados.

A continuación se representan distintas estaciones utilizadas para caracterizar el Atlántico Este.



Media observada GC	1.482
Varianza observada	2.339
Theta 0	0.926
Tau	0.556
P	0,290

Media observada CV	2.404
Varianza observada	3.328
Theta 0	0.961
Tau	1.443
P	0.055



Media observada MA	1.768
Varianza observada	3.378
Theta 0	1.269
Tau	0.499
P	0,170

Figura 4: Representación mismatch de las estaciones muestreadas en el Atlántico Este. Los símbolos en rojo representan un modelo teórico esperado para un fenómeno de explosión demográfica creado a partir de los datos obtenidos (verde). El valor de P no presenta diferencias significativas entre el modelo teórico de explosión demográfica y los datos observados.

Como puede observarse, en todas las estaciones utilizadas para caracterizar el Atlántico Este, se obtiene la misma distribución unimodal. De lo cual se desprende, que en la Macaronesia puede hablarse de un episodio de explosión demográfica en los tres archipiélagos en los que se encuentra *D. antillarum*.

Observando en conjunto todos los datos, existe la posibilidad de que estas distribuciones mismatch se deban a un proceso evolutivo en el cual se han sucedido de forma continua múltiples cuellos de botella, es decir, drásticas recesiones poblacionales. Esto estaría en sintonía con la baja diversidad genética observada para el Atlántico Este.

Otra pregunta a responder es si las expansiones observadas para las poblaciones de Canarias, Madeira y Cabo Verde pudieran estar relacionadas con causas antropogénicas como la sobrepesca. Observando los valores de Tau de los tres gráficos anteriores, la respuesta es negativa, ya que los fenómenos observados empezaron aproximadamente entre 80.000 y 125.000 años atrás. Este hecho no excluye que durante los últimos cincuenta años la acción del hombre, eliminando los predadores naturales de *D. antillarum* e interviniendo de forma intensa en el litoral, haya conseguido disparar de forma espectacular la presencia de esta especie autóctona de Canarias, lo cual es un período de tiempo insuficiente para ser detectado mediante esta técnica.

4. CONCLUSIONES.

1. El grado de diferenciación genético alcanzado por las tres poblaciones nos permite asegurar que estamos hablando al menos de tres especies o subespecies distintas, una por cada provincia biogeográfica, Lusitánica (Madeira, Canarias, Sao Tomé, Cabo Verde), la Caribeña y la Oeste Africana (Ascensión y Sta. Helena).

2. Si suponemos la primera explosión demográfica de *D. antillarum* como la iniciada al llegar esta especie al archipiélago por primera vez, ésta se data entre 80.000 y 125.000 años atrás, por lo tanto, las causas de esa explosión demográfica no fueron antropogénicas.

CAPÍTULO 3:

Efecto de *Diadema antillarum* Philippi 1845, sobre las comunidades de macroinvertebrados en los arrecifes artificiales de Canarias.

1. INTRODUCCIÓN:

Ya en 1970 García Cabrera señalaba que los fondos que iban desde la orilla hasta los 100 metros se encontraban sobrepescados y era necesaria una regulación. (Aguilera *et al.*, 1994). La mayoría de las pesquerías demersales son artesanales y suelen desarrollar su actividad a profundidades inferiores a 100 metros. Además, se encuentra muy extendido el uso de artes tradicionales, como las nasas y trasmallos (aunque en la actualidad se tiende a su eliminación), los cuales son calados con frecuencia en profundidades inferiores a 30 metros. Debido a las características volcánicas de las islas, existe una escasa plataforma, por lo que el archipiélago posee un área muy limitada para la gran densidad de pescadores que habitan el litoral. Debido a esta realidad, la sobrepesca es un hecho en las Islas Canarias (Lozano, 1993).

El incremento en la explotación de los recursos pesqueros ha provocado una transformación del ecosistema, debido a la eliminación de una parte importante de su biomasa. Una consecuencia de gran relevancia es la disminución de los predadores lo que favorece la aparición y desarrollo de especies oportunistas. El rápido crecimiento de estas especies da como resultado un ecosistema con una disminución en la diversidad específica (Margalef, 1991).

Esta fue la razón principal por la que se decidió la instalación de arrecifes artificiales (AA) en las costas insulares. El objetivo común en la ubicación de todos los complejos

arrecifales de Canarias ha sido la creación de nuevo substrato rocoso, con el fin de incrementar los resultados de las pesquerías artesanales, por lo que todos los complejos fueron instalados en zonas donde el substrato estaba básicamente compuesto por arena (Haroun & Herrera, 1995). Dentro de esta experiencia se diseñó un estudio de seguimiento de las comunidades marinas que fueron colonizando las áreas arrecifales, el cual ha permitido el desarrollo del siguiente estudio.

El objetivo global de este estudio es determinar el patrón de colonización de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos y las variaciones en la estructura de su población a lo largo del tiempo, en función de la presencia y abundancia de *D. antillarum*.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

2.1 Descripción del muestreo

El presente trabajo ha sido realizado a partir de los datos obtenidos en tres áreas arrecifales (AA) de Canarias (Fig. 1). El AA más extenso, se situó al sur de Gran Canaria. Está compuesto por 84 módulos de hormigón con cinco diseños diferentes. Este complejo fue fondeado entre los 18 y 20 metros de profundidad, a unas 2.2 millas de la línea de costa en un fondo arenoso de tipo organógeno.

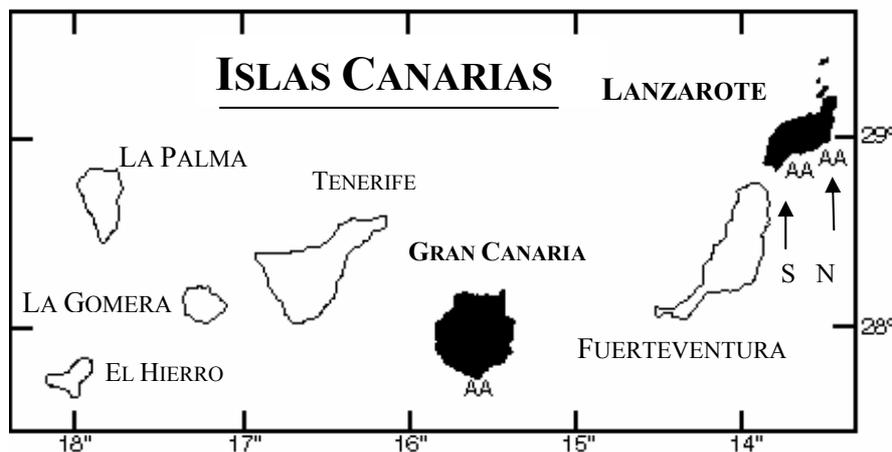


Figura 1: Localización de los AA objeto de estudio. Uno al sur de Gran Canaria y dos en Lanzarote, N zona Norte y S zona Sur.

Las otras dos zonas se localizaron en el suroeste de la isla de Lanzarote, uno más al norte que el otro. Estos AA están compuestos por 30 módulos en cada localidad, teniendo

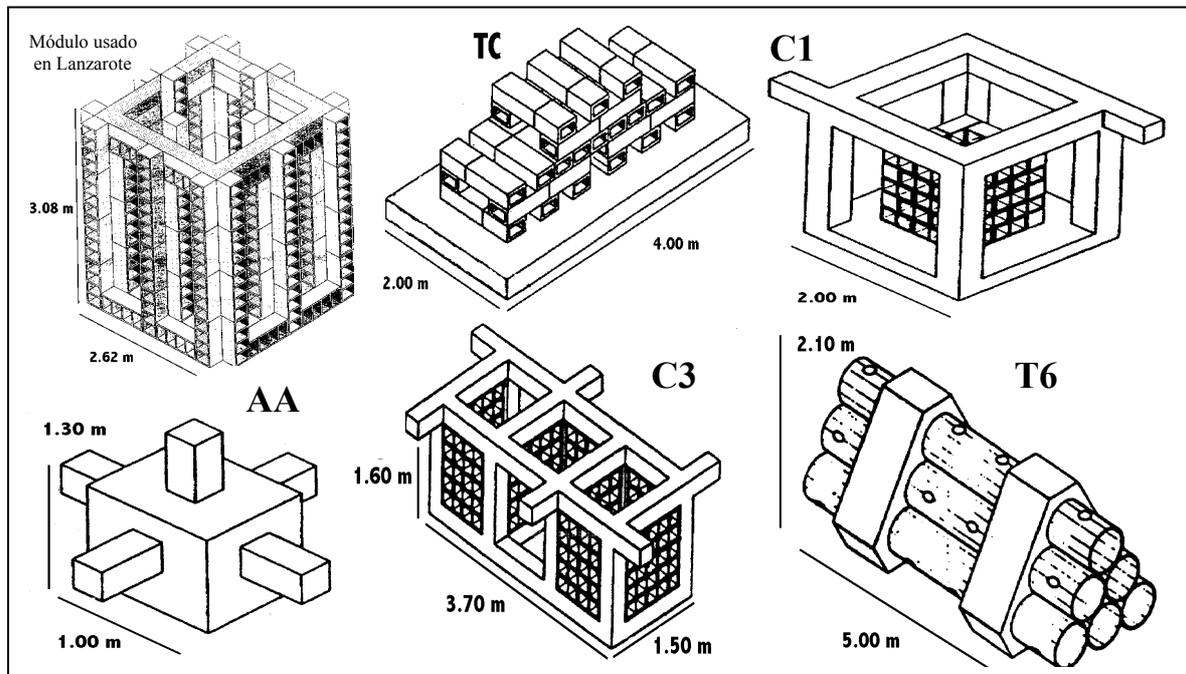


Figura 2: Módulos artificiales utilizados en Canarias.

todos el mismo diseño (Fig. 2).

Los datos referidos a los macroinvertebrados bentónicos fueron obtenidos por un equipo de buceadores científicos especializados, mediante técnicas de censo visual. En cada inmersión el investigador intenta obtener información de cuatro módulos como máximo, durante 10 minutos por módulo, cuando la densidad de *Diadema antillarum* es baja y 6 minutos cuando la densidad es alta. El tiempo empleado para inspeccionar el módulo descende al aumentar el número de individuos de *D. antillarum*, al igual que la complejidad del muestreo al hacerse mayoritaria una especie.

Durante el muestreo, el buceador debe tomar nota de los datos correspondientes a las especies que se encuentran en las caras exteriores de cada uno de los módulos muestreados.

En una pizarra de PVC fueron tomados los datos sobre la talla y número de individuos de cada especie por módulo.

El esfuerzo total para obtener los datos que se presentan a continuación, corresponde a 240 inmersiones, distribuidas en 15 campañas durante los años 1991 a 1997 en los AA de la isla de Gran Canaria, y 80 inmersiones, distribuidas en 5 campañas en los AA de Lanzarote desde 1993 hasta 1997.

2.2 Análisis estadístico

Una vez obtenidos los datos, éstos fueron organizados en tablas tomando las filas como especies y las columnas como la abundancia media de la especie en cuestión en la fecha de la campaña por número de módulos muestreados. De esta forma, el análisis de las variables, permitirá establecer la evolución de la estructura social de la comunidad de macroinvertebrados y el registro temporal de los fenómenos acontecidos, siempre relativos a la abundancia de las especies y la variación de estas abundancias respecto al tiempo.

Los datos obtenidos fueron clasificados mediante clusters, de forma que se resalten las especies más representativas en cada uno de los AA estudiados. Las representaciones de análisis de componentes principales se usaron con el objeto de encontrar paralelismos entre la diversidad de especies en los tres AA estudiados a lo largo del tiempo.

Para realizar los análisis estadísticos y los gráficos se utilizó el software *StatgraphicsPlus V. 3.1* y *SigmaPlot*, respectivamente.

3. RESULTADOS

3.1 Arrecifes de Gran Canaria.

En los AA situados al Sur de Gran Canaria se pudieron censar un total de 38 especies de macroinvertebrados. El resultado del dendrograma “Neighbour joining” (Fig. 3), realizado a partir de las abundancias de cada especie en cada una de las campañas de toma de datos, muestra claramente tres grupos de individuos.

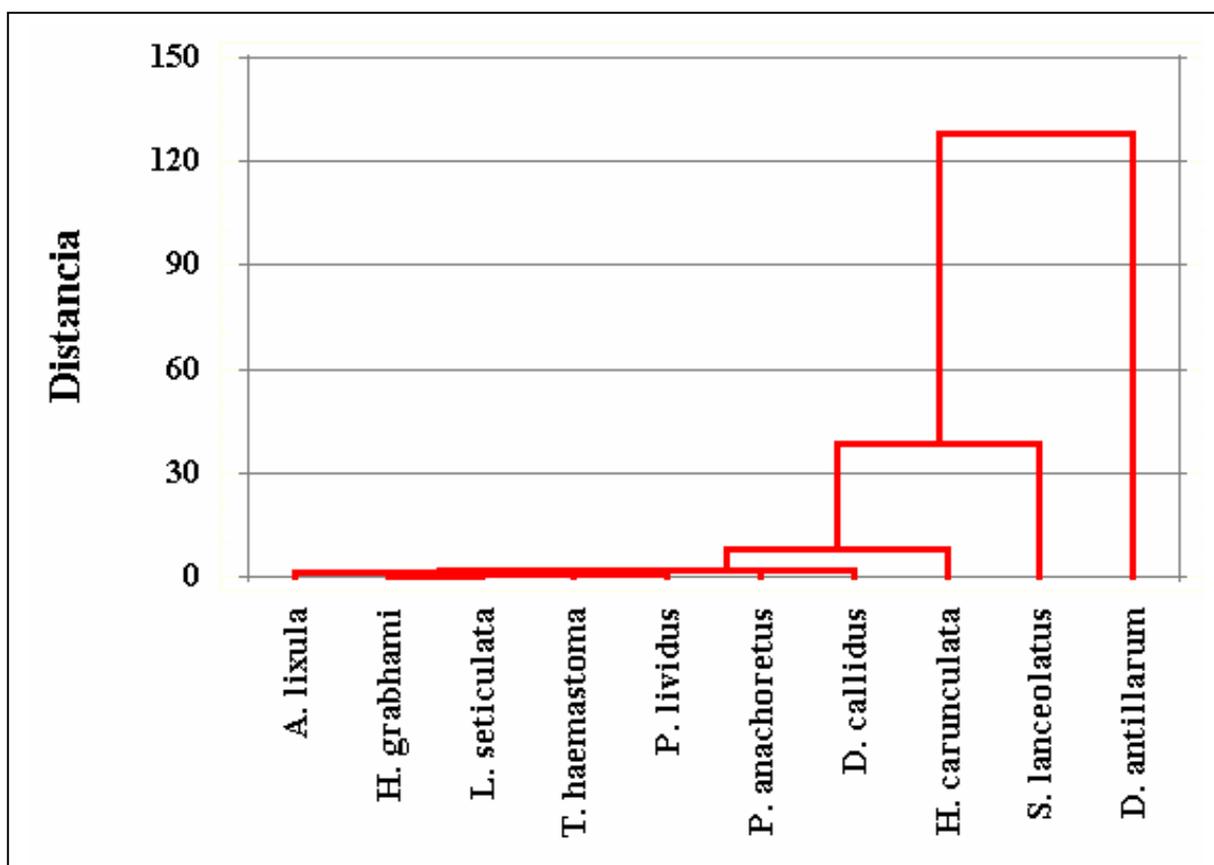


Figura 3: Dendrograma “Neighbour joining” de la abundancia faunística asociada a los AA de Gran Canaria desde 1991 hasta 1997.

En el primer grupo encontraríamos las especies dominantes, serían el erizo de mar *Diadema antillarum* Philippi, el artrópodo *Stenorhynchus lanceolatus* Brullé, y el poliqueto *Hermodice carunculata* Pallas. El segundo grupo estaría formado por el resto de especies

presentes en la figura 3, las cuales han sido observadas de forma poco abundante, pero más o menos constante a lo largo del tiempo, podría decirse, asociadas a la presencia de blanquizal, áreas de substrato rocoso en el que el ramoneo de los erizos ha eliminado las macroalgas tomando los fondos un color blanco (Bacallado *et al.*, 1989; Carrillo & Cruz, 1992; Pérez Sánchez & Moreno Batet, 1991; Casañas *et al.*, 1998).

El resto de las 28 especies censadas en estos arrecifes (ver anexo) estarían formando el tercer grupo. Estas especies son las que sufrieron de forma directa el aumento de la densidad de *D. antillarum* en los AA y su presencia se considera en la actualidad totalmente esporádica.

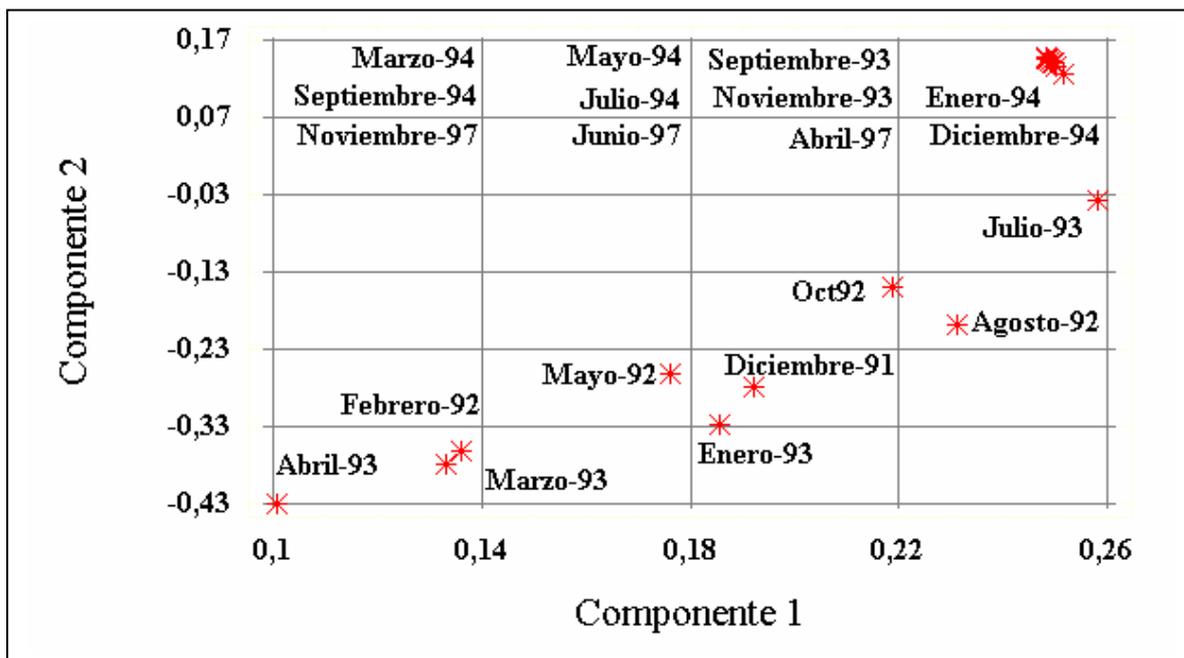


Figura 4: Análisis de componentes principales de los datos de abundancia de las distintas especies asociadas a la fecha de la toma de datos.

El resultado del análisis de componentes principales, resultante de la tabla creada a partir de la fecha del muestreo frente al número de individuos de cada especie, en cada uno de los muestreos, fue usado con el objetivo de obtener una clasificación de los mismos que

permitiera observar la evolución de la población en el tiempo. Como puede verse en la figura 4, existen dos grupos diferenciados, uno sería el representado por aquellos muestreos realizados antes de septiembre de 1993, mientras que el otro grupo estaría formado por los muestreos posteriores a la fecha señalada, los cuales parecen ser tan similares en sus características faunísticas que han sido agrupados prácticamente en un solo punto. El suceso que desencadenó este proceso parece ser el incremento de una especie, *D. antillarum* tal como muestran los siguientes gráficos.

3.1.2 Variaciones de la diversidad asociada a los distintos diseños de los arrecifes artificiales usados en Gran Canaria.

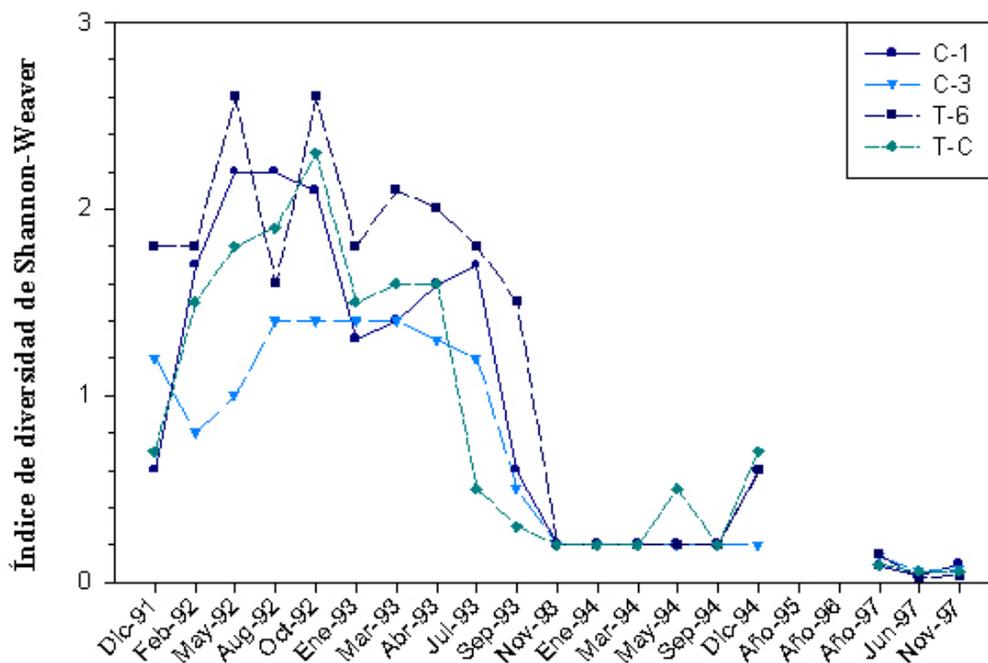


Figura 5: Representación de la variación temporal del índice de Shannon-Weaver asociada a los distintos tipos de módulos usados en los AA de Gran Canaria.

A diferencia que los AA de Lanzarote, los AA de Gran Canaria están compuestos por cinco tipos diferentes de módulos (Fig. 2). Gracias a la amplia distribución temporal de los muestreos, ha sido posible estudiar la evolución de la diversidad de las especies

macroinvertebradas en los módulos. Con los datos obtenidos, se representa el índice de diversidad para los diferentes módulos durante los años 91 a 97 (Fig. 5). En este gráfico se observa cómo cada tipo de módulo tiene una diferente tendencia, siendo los valores máximos para el diseño T-6 y los mínimos para el diseño C-3, hasta el momento en el que la densidad de *D. antillarum* aumenta, septiembre del 93, y se produce una homogeneización en lo que a composición de especies y complejidad de la cobertura del sustrato se refiere, de forma que se unifican las distintas tendencias del índice de diversidad. Después de que ese evento se produjera, todos los módulos tuvieron un índice de diversidad similar.

Como puede observarse en la figura 6, existe una relación inversa entre la diversidad del medio y la abundancia de *D. antillarum* (Tabla I y II) con un coeficiente de correlación $r = -0.83$ ($p < 0.01$).

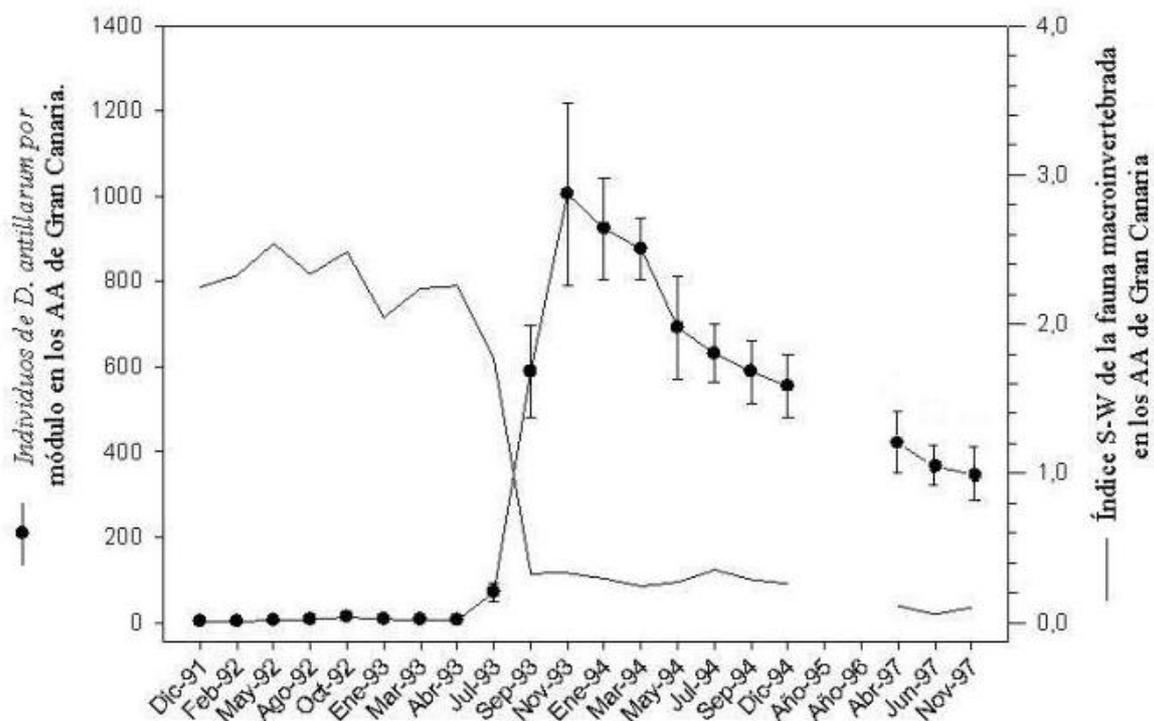


Figura 6: Representación enfrentada de la diversidad de macroinvertebrados (índice de Shannon-Weaver) en los AA de Gran Canaria y el número medio, más desviación estándar, del número de individuos de *D. antillarum* por módulo a lo largo del tiempo.

Tabla I: Resultados de la regresión entre la abundancia de *D. antillarum* y la diversidad, a lo largo del tiempo.

Coefficiente de correlación	0,83560411
Coefficiente de determinación R ²	0,69823423
R ² ajustado	0,68146946
Error típico	0,58666117
Observaciones	20

Tabla II: Análisis de la varianza realizado para conocer el nivel de significación de la correlación.

	G.L.	S.C.	M.C.	F-Ratio	Probabilidad
Regresión	1	14,3343613	14,3343613	41,6489121	4,5117E-06
Residuos	18	6,19508386	0,34417133		
Total	19	20,5294452			

3.2 Arrecifes artificiales de Lanzarote.

3.2.1 Zona arrecifal Norte

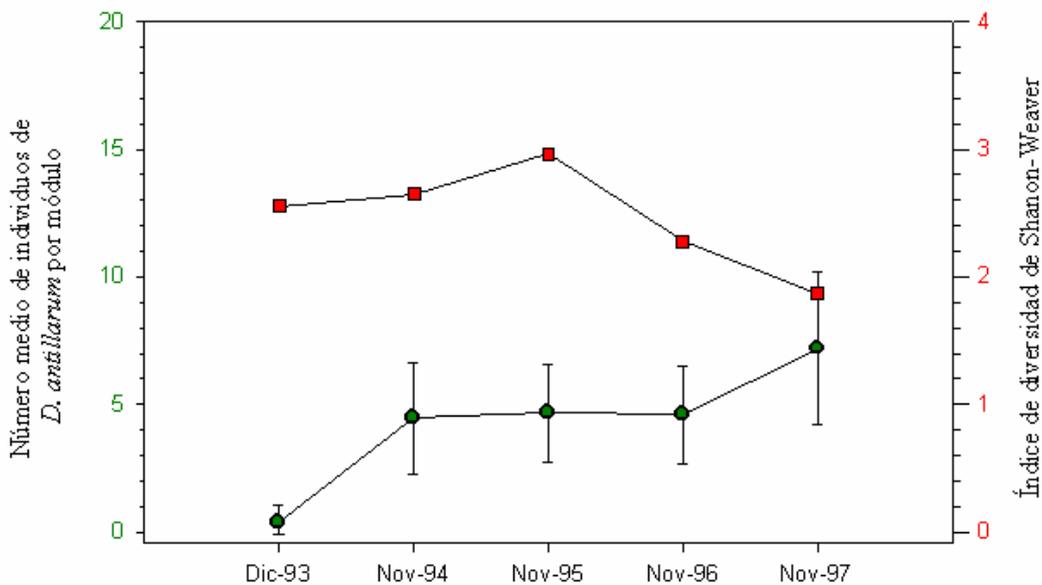


Figura 7: Representación enfrentada de la diversidad en los AA del Norte de Lanzarote y el número de individuos de *D. antillarum* por módulo.

En la figura 7 se observa como al aumentar el número de erizos descende la diversidad, tal y como sucede en Gran Canaria. Dejando aparte las diferencias de diseño entre las zonas arrecifales y salvando las diferencias en cuanto al número de erizos por módulo, los datos mostrados no pueden calificarse más que como mera observación, ya que no se ha podido establecer ninguna correlación entre los dos parámetros. La diferencia temporal entre causa y efecto (aumento de erizos, descenso de la diversidad) se debe a la peculiaridad del cálculo del índice de Shannon-Weaver y a su elevada sensibilidad al factor de ausencia-presencia de las especies, a la gran abundancia de *D. antillarum*, y una carencia en lo que a número de muestreos anuales se refiere.

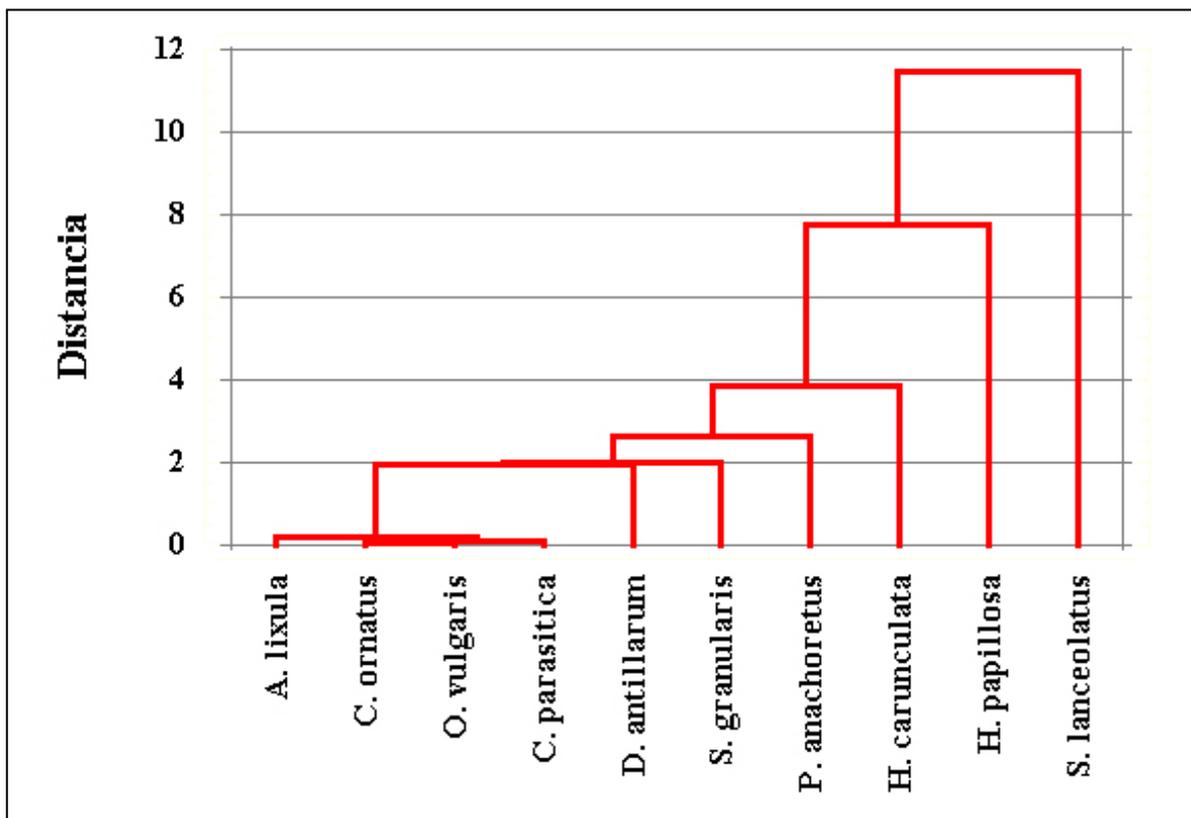


Figura 8: Dendrograma "Neighbour joining" de la abundancia faunística asociada a los Arrecifes Artificiales del Norte de Lanzarote desde 1993 hasta 1997.

Observando el dendrograma del AA de la zona Norte, en Lanzarote (Fig. 8), seis especies forman un grupo principal dentro del árbol del dendrograma. Estas son, *Stenorhynchus lanceolatus*, *Halocynthia papillosa*, *Hermodice carunculata*, *Pagurus anachoretus*, *Sphaerechinus granularis* y *D. antillarum*. Como en las otras áreas, el resto de especies son consideradas esporádicas. En este caso, parece que el erizo *D. antillarum* no es la especie dominante, sino una más del grupo, lo cual parece mantener al ecosistema con una diversidad elevada.

Sin embargo, el gráfico de componentes principales para la zona Norte, en Lanzarote (Fig. 9) muestra una separación clara entre la primera campaña y la segunda en 1994, para terminar formando un grupo los último tres años, 1995, 1996 y 1997. Como en Gran Canaria, la fecha de la diversidad máxima está en la zona media de los dos grupos de muestreo y el año con menor número de individuos de *D. antillarum* es el año 1993.

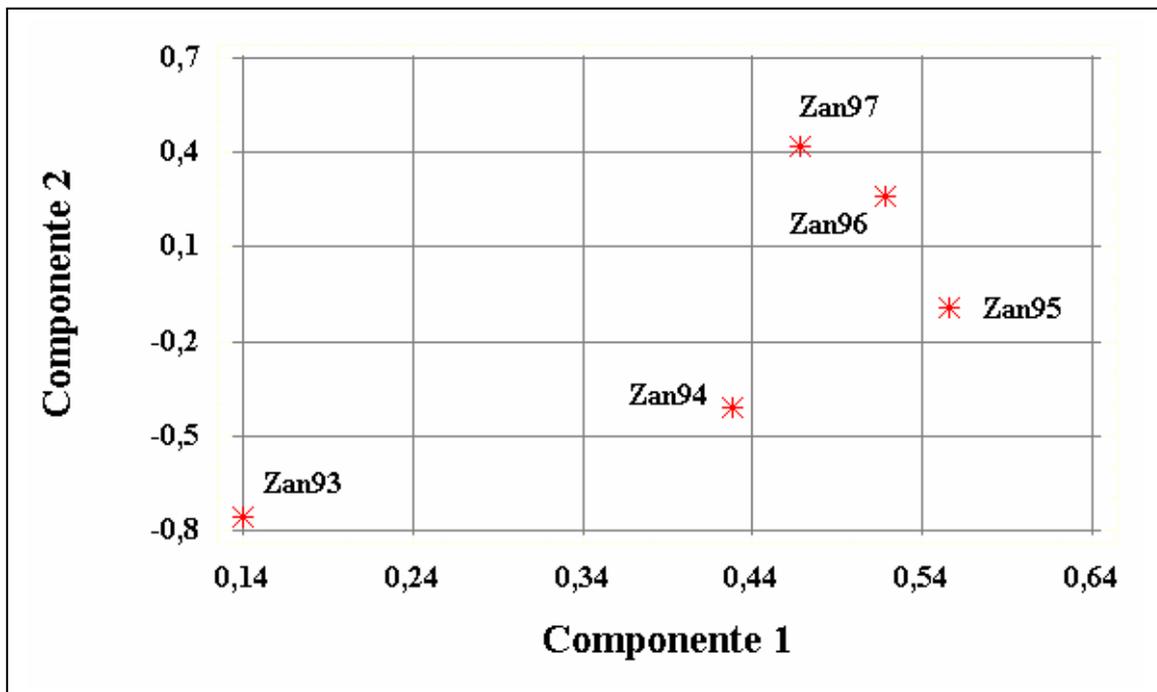


Figura 9: Análisis de componentes principales de los datos de abundancia de las distintas especies asociadas a la fecha de la toma de datos.

3.2.2 Zona arrecifal Sur.

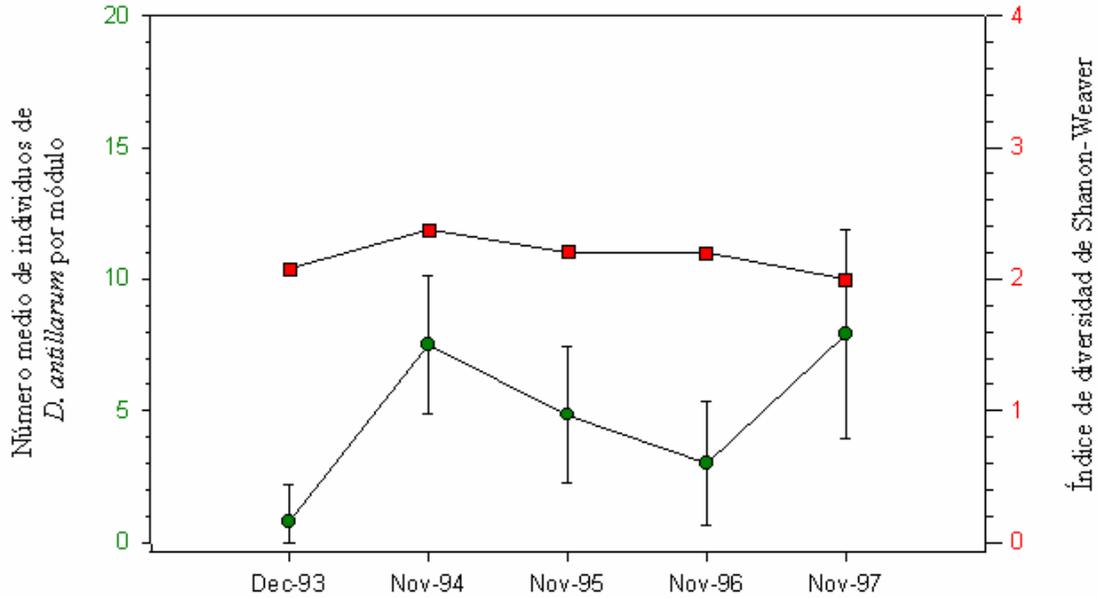


Figura 10: Representación enfrentada de la diversidad (cuadrado) en los AA del Sur de Lanzarote y el número de individuos de *D. antillarum* por módulo (círculo).

Tal como muestra el gráfico, en este caso no parece existir una relación directa entre el comportamiento de la especie objetivo y la diversidad. Parece que ésta se mantiene en valores altos a pesar de que en algunos años la abundancia de *D. antillarum* alcanza valores similares a los observados en el área Norte. Este comportamiento puede ser debido a que los valores de abundancia de la especie objetivo no han alcanzado los valores suficientes que permitan que esta especie sea la dominante en el ecosistema.

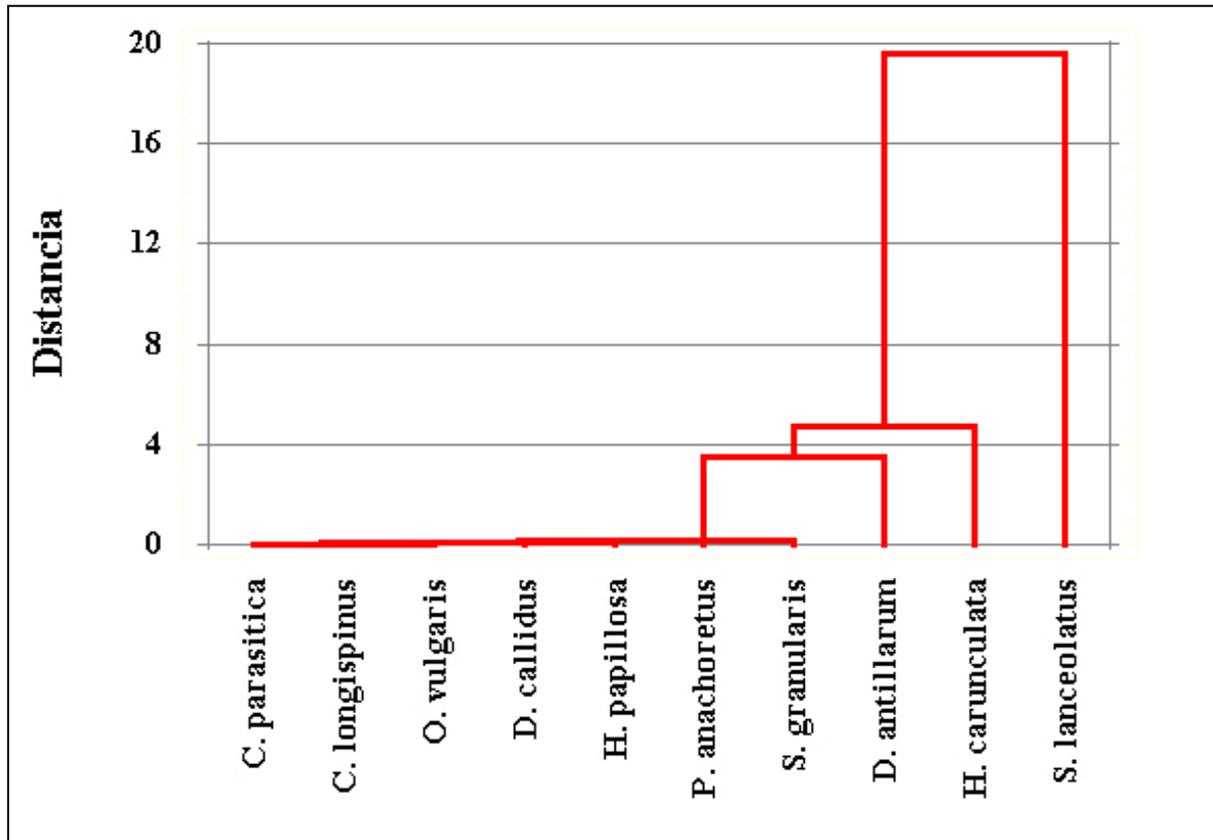


Figura 11: Dendrograma “neighbour joining” de la abundancia faunística asociada a los AA del Sur de Lanzarote desde 1993 hasta 1997.

El dendrograma faunístico de la zona Sur muestra un comportamiento similar al observado en Gran Canaria, pero con la importante salvedad de que la especie dominante no es *D. antillarum*, sino una especie que aparece normalmente asociada a la misma. Si se observa el dendrograma obtenido para la zona Sur (Fig. 11), se ven con claridad dos grupos faunísticos. El primero estaría formado por *Stenorhynchus lanceolatus*, *Hermodice carunculata* y *D. antillarum*. El segundo grupo estaría formado por el resto de las especies observadas a lo largo de las cinco campañas de muestreo realizados entre los años 1993 y 1997.

Esta estructura es muy similar a la del arrecife de Gran Canaria y el mismo grupo de especies es el dominante, en cambio la diversidad se mantuvo alta en la zona de Lanzarote y descendió a valores mínimos en Gran Canaria. La diferencia entre ambas localidades estriba en el número de erizos por módulo y el diseño de los mismos.

El gráfico de análisis de componentes principales no ha podido obtenerse ya que el 91% de la variabilidad de los datos se ha acumulado en una sola componente, lo cual indica que no existe una fuerte variación en lo que a la abundancia y presencia de las especies nombradas se refiere, por lo que el conjunto del sistema se ha mostrado más o menos estable durante los períodos de muestreo, se podría decir que se ha alcanzado una “madurez estable”.

4. DISCUSIÓN

4.1 Arrecifes artificiales de Gran Canaria.

De los datos obtenidos se desprende que el proceso de colonización de las estructuras arrecifales situadas al Sur de Gran Canaria empezó en noviembre de 1991 alcanzando los valores mayores de diversidad en mayo de 1992, siete meses después de su instalación. Un importante descenso de dichos valores fue observado durante el mes de enero de 1993. Las causas del mismo fueron debidas a factores estacionales, en concreto a una larga serie de temporales, las cuales al parecer, obligaron a las especies a buscar refugio en el interior de los módulos, migrar o perecer, por lo que su abundancia y diversidad disminuyó. De hecho, durante la primavera del mismo año, se registró una importante recuperación. Justamente, fue en el verano de este mismo año cuando se observó como la densidad de *D. antillarum* empezó a crecer. La densidad de esta especie evolucionó de diez individuos por módulo a más de mil en ocho meses. Este hecho sin precedentes produjo un descenso, a niveles mínimos, de la diversidad de macroinvertebrados.

D. antillarum se caracteriza en Canarias por su voracidad, raspando literalmente el substrato rocoso, el cual adquiere un color blanquecino debido a la presencia de restos de algas calcáreas.

Este incremento tan brusco en la densidad de este voraz herbívoro, 1000 individuos por módulo, con tallas de hasta nueve centímetros, provocó un importante aumento en la competición intraespecífica por el alimento y el espacio, lo cual provocó la desaparición de todos los macrófitos así como un desplazamiento y desaparición de casi todas las especies de invertebrados bentónicos. Resaltar que estos datos coinciden con Carrillo y Cruz 1992 en el cual describen como *D. antillarum* provoca estrés espacial y biológico creando un entorno inerte en el litoral del parque de Timanfaya en Lanzarote.

El singular desarrollo de *D. antillarum* se caracterizó por los siguientes estadios y sucesos. Desde el primer momento, la presencia de esta especie fue detectada en los módulos, y fue después de dos años, cuando se produjo el fuerte crecimiento. Por lo tanto se pueden deducir dos etapas en la colonización de esta especie. Al final de la primera, enero de 1993, sucedió un descenso de la diversidad debido a causas estacionales, las cuales redujeron a la mitad las observaciones de *D. antillarum*. En la segunda etapa, la de crecimiento de la población, se daba la siguiente circunstancia: no existía limitación por alimento, pues los módulos se encontraban recubiertos de un espeso manto de algas macrófitas. Después de dos años de la colocación de los módulos, los pescadores artesanales habían ejercido una gran presión en cuanto a capturas de peces se refiere, ya que los AA se encontraban repletos de artes ilegales. Estos dos hechos permitieron un fuerte asentamiento de larvas de *D. antillarum*. El crecimiento fue tan rápido, que en septiembre del mismo año los valores de diversidad registraron mínimos históricos, al mismo tiempo que la sobrepesca de especies demersales era

un hecho en el área (González Pajuelo J. M. & Lorenzo Nespereira J. M^a, 1995, 1996), a pesar de la prohibición existente.

Una vez fue alcanzado el máximo de individuos, el ecosistema se colapsó debido a la limitación de espacio y alimento. Este hecho quedaba patente, ya que la pradera de *Caulerpa racemosa* que rodeaba los módulos desapareció progresivamente debido a la voracidad de los erizos. La densidad de individuos fue descendiendo de forma constante desde noviembre de 1993 hasta noviembre de 1997. Tras lo observado, se puede deducir que, una vez creado el blanquizal, la limitación del alimento debe ser la causa que controle la densidad de individuos de *D. antillarum* en los AA de Gran Canaria.

Los erizos se refugiaron en los cajones y tubos de los módulos, suficientemente grandes como para albergar un elevado número de individuos, de forma que era casi imposible un descenso de la densidad de la población debido a la acción de los predadores. Se había creado un blanquizal. Este hecho puso en relieve la importancia del tipo de sustrato en la colonización y establecimiento de *D. antillarum*, el tamaño de las oquedades y grutas ya había sido destacado como significativo en ambientes marinos de Canarias (Casañas *et al.*, 1998). Este proceso, unido a la evidente sobrepesca, hizo inviable una regulación natural de la población de esta especie. Además, la falta de predadores pudo ser la causa principal del masivo desarrollo poblacional de esta especie. Debido a todos estos condicionantes, se crea un círculo vicioso donde los elementos que mantienen bajos los niveles de población de *D. antillarum* desaparecen, lo cual dispara el reclutamiento de los erizos, provocando un crecimiento exponencial de la población disminuyendo la biodiversidad a niveles mínimos (Vadas & Elner, 1992)

Respecto de la creencia de que los peces ejercen un papel insignificante como estructuradores de la comunidad (Horn 1989, Martín Smith 1993) en zonas templadas, el

ejemplo anterior es otro caso en el que se pone de manifiesto la importancia de los peces como estructuradores de la comunidad bentónica (Witman & Sebens 1992; McClanahan 1995; Sala 1996) y el hecho de que en ausencia de predadores la densidad de erizos se dispara (McClanahan & Kurtis 1991, McClanahan & Mutinga 1989) aumentando así su rango de distribución.

Los análisis cluster llevados a cabo con las abundancias de todas las especies encontradas en Gran Canaria mostraron dos grupos bien diferenciados, uno formado por las especies que se encontraron durante los dos primeros años y que posteriormente fueron encontradas de forma ocasional, y un segundo grupo formado por las especies típicas de un blanquizal, *D. antillarum*, *Hermodice carunculata* y *Stenorhynchus lanceolatus*.

4.2 Arrecifes artificiales de Lanzarote.

Observando los resultados del índice de diversidad de Shannon-Weaver en los AA de Lanzarote (Fig. 7 y 10), se muestra como en ambos casos los valores máximos de diversidad fueron alcanzados dos años después del fondeo de los módulos. La similitud entre ambas gráficas podría ser un indicador de que las condiciones que gobernaron el asentamiento de las especies en este substrato artificial fueron similares. La colonización y las relaciones tróficas que las acompañaron se desarrollaron alcanzando el clímax en ambas instalaciones, a pesar de sufrir condiciones oceanográficas distintas. Desde noviembre de 1995 hasta noviembre de 1997 se observó como las variaciones en la densidad de *D. antillarum* afectaron de forma diferente a las dos localidades. Mientras en la zona norte (Fig. 7) al aumentar los erizos disminuyó la diversidad, en la zona sur (Fig. 10) las fuertes variaciones en la densidad de erizos, aparentemente, no afectaron a la diversidad, lo cual podría indicar que para valores bajos de densidad de erizos existen otros factores que dominan el comportamiento de la diversidad de las comunidades de macroinvertebrados.

Al comparar los dendrogramas obtenidos para las dos localidades de Lanzarote (Fig. 8 y 11) con la de Gran Canaria (Fig. 3) se observó como, en los tres casos, existía una estructura similar en cuanto a la abundancia relativa de las especies se refiere. En cambio, al observar las distancias entre las especies, los valores que muestra el gráfico de Gran Canaria fueron ocho veces superiores a los de las localidades de Lanzarote, lo cual puede indicar que la abundancia de las especies dominantes era mucho mayor en Gran Canaria que en las estaciones de Lanzarote. Observando con detenimiento estos valores y las especies que los toman, se podrían diferenciar dos grupos de especies en todos los dendrogramas, el grupo de especies dominantes y el grupo de especies acompañantes. Como puede observarse *D. antillarum* se encuentra siempre dentro del primero, lo cual pone de relevancia su importante abundancia, lo que nos lleva a destacar el papel fundamental que desempeña como especie estructuradora de la comunidad de macroinvertebrados, a medida que aumenta su densidad.

4.3 Módulos de Gran Canaria versus módulos de Lanzarote. La importancia del diseño.

Tal como se muestra en la figura 2 existen diversos diseños para los módulos usados en Gran Canaria y uno solo usado para Lanzarote. Debido a la disposición de los módulos usada en Gran Canaria, cinco zonas con los diseños mezclados, las comparaciones entre los distintos diseños no es realizable. En cambio si procede una comparación entre los AA de Lanzarote, ya que se usó un solo diseño.

Básicamente, la diferencia consiste en la disponibilidad de refugio y existencia de grandes huecos y oquedades, en principio destinadas a la atracción de peces territorialistas y de alto valor comercial como el mero (*Epinephelus marginatus*). El hecho es que en Gran Canaria esta disponibilidad es muy alta, mientras que en Lanzarote no existe (observar figura 2). *D. antillarum* en Gran Canaria ha utilizado este refugio para protegerse de los predadores,

lo cual le ha permitido desarrollarse de forma exponencial, en cambio en Lanzarote nunca se han registrado las densidades observadas para Gran Canaria.

5. CONCLUSIONES

1. Después de múltiples etapas en la colonización, la población de invertebrados de los AA de Canarias acaba por ser dominada, en distinto grado, por unas pocas especies, principalmente el erizo *D. antillarum*, el poliqueto *H. carunculata* y el decápodo *S. lanceolatus*.

2. A pesar de que los AA de Gran Canaria han sido los que han sufrido de una forma más severa el crecimiento de *D. antillarum*, la estructura y dinámica de las poblaciones de invertebrados en los AA de Canarias son similares. Esto nos da una idea de la capacidad que esta especie muestra a la hora de estructurar las poblaciones de invertebrados, macrófitos bentónicos y en general todo el ecosistema marino de substrato duro. Es importante resaltar que, a pesar de las distintas abundancias de *D. antillarum*, la fuerte relación inversa existe entre la abundancia de esta especie y la diversidad bentónica.

3. El papel que el diseño de los módulos parece jugar en el asentamiento de *D. antillarum* parece ser determinante. Sobre esta cuestión, resaltar que para evitar un desarrollo masivo de esta especie, los módulos con un diseño vertical y pequeñas oquedades (Lanzarote) parecen ser más apropiados que los diseños horizontales con grandes huecos (Gran Canaria).

CAPÍTULO 4:

Estudio básico, del estado de desarrollo, de los blanquizontes de *Diadema antillarum* Philippi 1845, en la isla de “El Hierro”.

1. INTRODUCCIÓN.

Como se ha expuesto en capítulos anteriores, se asocia directamente el incremento demográfico de las poblaciones de *D. antillarum* con la eliminación de los macrófitos y el descenso de la diversidad de los macroinvertebrados, así como severas modificaciones en las estructuras de ambas comunidades. A continuación se realizan una serie de medidas sobre el caparazón y linterna de *D. antillarum* para averiguar si estas modificaciones del hábitat influyen de alguna forma sobre su morfología, y si estas modificaciones estarían relacionadas con la disponibilidad de alimento como factor limitante a altas densidades de erizos (Arnedo & Ibañez, 1991; Ebert, 1980; Black et al., 1982; Levitan, 1991)

Existen en la literatura varios ejemplos sobre el proceso de desarrollo de las poblaciones de erizos, a partir de la eliminación de sus predadores a través de la pesca, ya sean en zonas templadas (Estes *et al.*, 1978; Wharton & Mann, 1981), zonas tropicales (Hay, 1984; Carpenter, 1984; Muthiga & McClanahan, 1987) y también en Canarias, tal como ocurrió en los arrecifes artificiales de Gran Canaria (R. Herrera, 1998). Sin embargo, todavía no se ha hecho referencia alguna a los efectos sobre las comunidades de peces ni de las variaciones morfológicas que experimentan los erizos, las cuales podrían estar asociadas a las grandes densidades alcanzadas. Como nexo de estas dos cuestiones se planteó una serie de

muestreos con el fin de estudiar el estado de los blanquizales de la isla de El Hierro con el objetivo de clasificarlos, evaluar su estado de desarrollo y describir, si existen, las diferencias entre las comunidades ícticas asociadas a los mismos.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

Con el objetivo de dar respuesta a las cuestiones planteadas anteriormente se han elegido varias estaciones, un total de ocho a lo largo de la isla, incluida la zona de reserva integral. Con toda esta información se intentará dar una respuesta coherente al hecho de que la densidad de *D. antillarum* en la zona del Mar de las Calmas (Reserva Integral Pesquera) es llamativamente baja a pesar de ser un lugar ideal "a priori" para el desarrollo de esta especie.

2.1 Descripción de las técnicas de muestreo.

A continuación se describen los métodos usados para obtener los parámetros de caracterización de los blanquizales. Por un lado, los censos visuales de peces y por otro la obtención de las medidas morfométricas de los erizos, linterna de Aristóteles y caparazón.

Las estaciones de muestreo se situaron a lo largo del perímetro de la isla de El Hierro (Fig. 1).



Figura 1: Situación geográfica de las estaciones de muestreo.

Además, se incluyeron datos morfométricos de otras localidades, dos en concreto. La primera situada en el Norte de Gran Canaria, en la localidad de Sardina del Norte, y la otra en el “Illeu de Curral Vello”, isla de Boa Vista en la República de Cabo Verde. Esta última es tratada como nivel de referencia de ecosistemas con una baja densidad de erizos y alta densidad de predadores.

2.1.1 Muestras morfométricas.

Los parámetros biométricos han sido el diámetro del caparazón y su altura, así como el diámetro de la parte superior de la linterna de Aristóteles y su altura, para lo cual se ha debido extraer previamente cortando la membrana peristómica (Arnedo & Ibáñez, 1991). La linterna de Aristóteles es una compleja estructura esquelética de forma pentagonal cuya estructura está formada por cinco pirámides huecas que mediante una serie de ligamentos se mantienen unidos en forma de cono con base pentagonal formando una herramienta raspadora mediante la cual toman el alimento.

Se muestrearon un total de 35 individuos por estación pertenecientes a la clase III (entre 3.5 y 5.5 cm.) al ser esta la talla más abundante y característica de los individuos que forman los blanquizontes (Casañas *et al.*, 1998). Se debe resaltar la realización de un gran esfuerzo de muestreo en las estaciones de Timijiraque y Reserva Pesquera Integral donde las densidades son muy bajas y es bastante laborioso encontrar todos los especímenes indicados para realizar la toma de datos. Se calculó el volumen del caparazón mediante la ecuación de una elipse de revolución ($\frac{2}{3} \pi r^2 h$) y el volumen de la linterna de Aristóteles a partir de la ecuación del volumen de un cilindro ($\pi r^2 h$). Ambos volúmenes se relacionan a través del parámetro M, el cual viene definido por la ecuación Vol. linterna / Vol. caparazón, variando entre 0 y 1. Teniendo en cuenta que la linterna de Aristóteles crece de forma indefinida, un

aumento en el valor del cociente se interpretará como un descenso en el volumen del caparazón.

2.1.2 Censos visuales.

En el presente estudio se han usado dos tipos de censos visuales. Uno dedicado a obtener el número y talla de los erizos, para lo cual, mediante una cuerda guía se trazó una línea de 50 metros de largo por dos de ancho, obteniéndose la densidad por 100 m² a cada una de las cuatro profundidades de muestreo 5, 10, 15 y 20 metros. Para clasificar las tallas, éstas fueron divididas en cuatro niveles a partir de la longitud del diámetro horizontal del caparazón (clase I < 1.5 cm.; clase II entre 1.5 y 3.5 cm.; clase III entre 3.5 y 5.5 cm.; clase IV > 5.5 cm.) (Casañas *et al.*, 1998).

Para evaluar las poblaciones ícticas, se ha usado el método del “Punto Fijo” (Point Count), descrito por Bortone *et al.*, (1989) el cual ha sido ampliamente usado en Canarias (Bortone *et al.*, 1991; Falcón *et al.*, 1996; Herrera, 1998). Dicho método consiste en realizar un censo visual de un cilindro de 5.6 m de radio en la base (100 m²) por un período de 5 minutos. Como referencia se empleaba una cuerda de la longitud mencionada. Para el recuento de peces se siguieron las indicaciones de Brock (1954), según las cuales si parte de un cardumen entra en el círculo, éste se contará de forma íntegra; los individuos o cardúmenes que entren por segunda vez, no se contarán de nuevo. El muestreo se realizó de forma estratificada, siguiendo las recomendaciones de Harmelin-Vivien *et al.* (1985), según las cuales una vez seleccionado el punto a muestrear se da prioridad a anotar las especies que sienten atracción por el buceador o aquellas de gran movilidad que puedan escapar del área de muestro. Esto nos permite reducir el sesgo debido a la detección diferencial de las especies. Transcurridos 5 minutos, en los que se anotaban el número de individuos por especie, se procedía a revisar las oquedades en busca de especies crípticas.

3. RESULTADOS

A la hora de realizar las comparaciones, entre los parámetros objetivo, se ha decidido tomar los muestreos de cada localidad de forma conjunta, es decir, sin diferenciar los niveles de profundidad. De esta forma, los parámetros obtenidos a continuación en cada una de las estaciones nos facilitan una visión general de un área representativa de las estaciones muestreadas eliminando así la profundidad como un factor. La razón principal de esta decisión estriba en que desde el punto de vista estadístico el número de muestreos y localidades no es lo suficientemente grande para evitar el sesgo producido por la heterogeneidad del sustrato, de forma que éste, en nuestros datos, es superior al efecto de la profundidad, por lo cual se ha desestimado como factor. Los parámetros designados para las comparaciones entre estaciones son:

- ▶ Abundancia de especies de peces, **S**.
- ▶ Diversidad de peces. Índice de Shannon $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$.
- ▶ Densidad de *D. antillarum* por 100 m², **p**.
- ▶ Parámetro **M**, relación entre el volumen del caparazón y el de la linterna de Aristóteles.

A continuación se muestra una tabla con los datos de los “parámetros objetivo” referidos a las distintas estaciones de muestreo.

Tabla I: Valores de los parámetros objetivo utilizados para comparar las ocho estaciones de muestreo. (* Valor sin contabilizar *Thalassoma pavo*.) Siendo S el número de especies de peces, H' la diversidad íctica, ρ la densidad de erizos y M la relación de volumen entre la linterna y el caparazón.

	S (esp./est.)	H'	ρ (indv./m ²)	M
Charco Manso	10	0,9549	0,8100	0,1150
Tamaduste	17	2,0962	3,3150	0,2472
Timijirque	22	3,6619	0,0200	0,0930
Roque Bonanza	20	2,4012	0,6100	0,1038
Reserva Integral	19	1,0144 3,1970*	0,0250	0,0987
Cala de Tacorón	24	2,0751	0,4050	0,1243
Faro de Orchilla	14	0,4544 2,7541*	0,2875	0,0945
Punta Gorda	13	0,9962	1,0875	0,1914
Cabo Verde	-	-	0,0909	0,0725
Sardina del Norte	-	-	1.2486	0,1213

3.1 Efectos de la densidad de *D. antillarum* sobre su morfología:

Gráficamente podemos representar los datos de la siguiente forma. El primer análisis consiste en una comparación de las medias del parámetro M agrupadas por localidades. Tras representar las medias (fig. 2) se observan diferencias en algunas localidades.

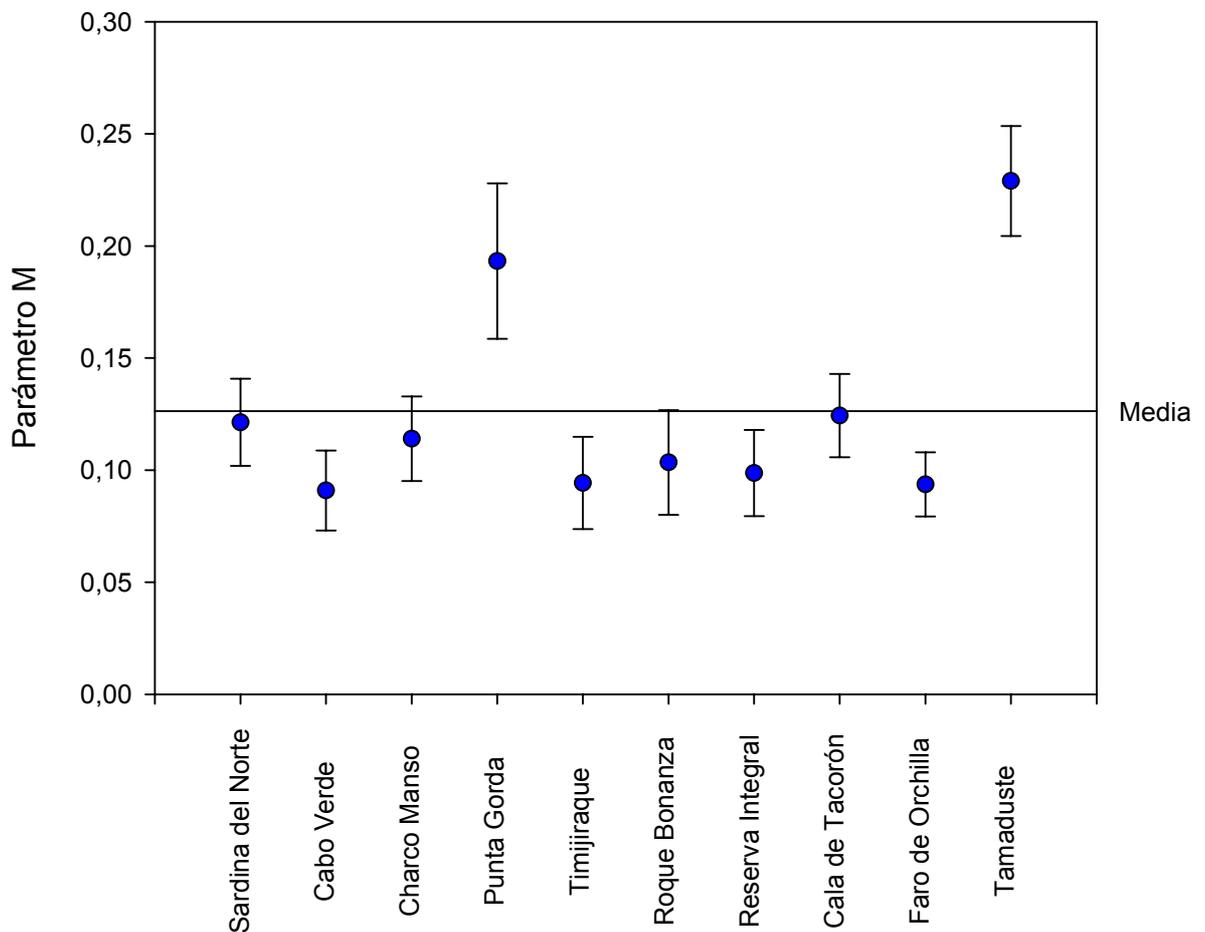


Figura 2: Representación del valor medio y desviación estándar del parámetro M, relación de volumen entre la linterna y el caparazón para las estaciones descritas. Se usaron 35 individuos por estación.

Observando la figura 2 y la tabla II se aprecia que existen diferencias significativas del parámetro M entre las estaciones muestreadas. Concretamente son dos las estaciones que destacan, Punta Gorda y Tamaduste las cuales destacan por la elevada densidad de individuos y la práctica ausencia de macrófitos. En estas dos localidades la relación de tamaño entre linterna y caparazón es mayor que en las restantes ocho estaciones.

Tabla II: Análisis de la varianza del parámetro M con un 95% de nivel de confianza.

Factores	S. C.	G. L.	C. M.	Cociente-F	P-Valor
Entre grupos	0.727994	9	0.0727994	156.14	P < 0.0000
Dentro de los grupos	0.174376	374	0.0004662		
Total (Corr.)	0.90237	383			

Con los siguientes análisis y gráficos intentaremos relacionar la limitación del alimento con la densidad poblacional de *D. antillarum*, para de esta forma, observar si existe competencia intrapoblacional y evaluar el estrés que produce sobre las poblaciones de las distintas estaciones. Para ello, a continuación se relaciona, por estaciones de muestreo, el volumen de la linterna y el del caparazón con la densidad de *D. antillarum*.

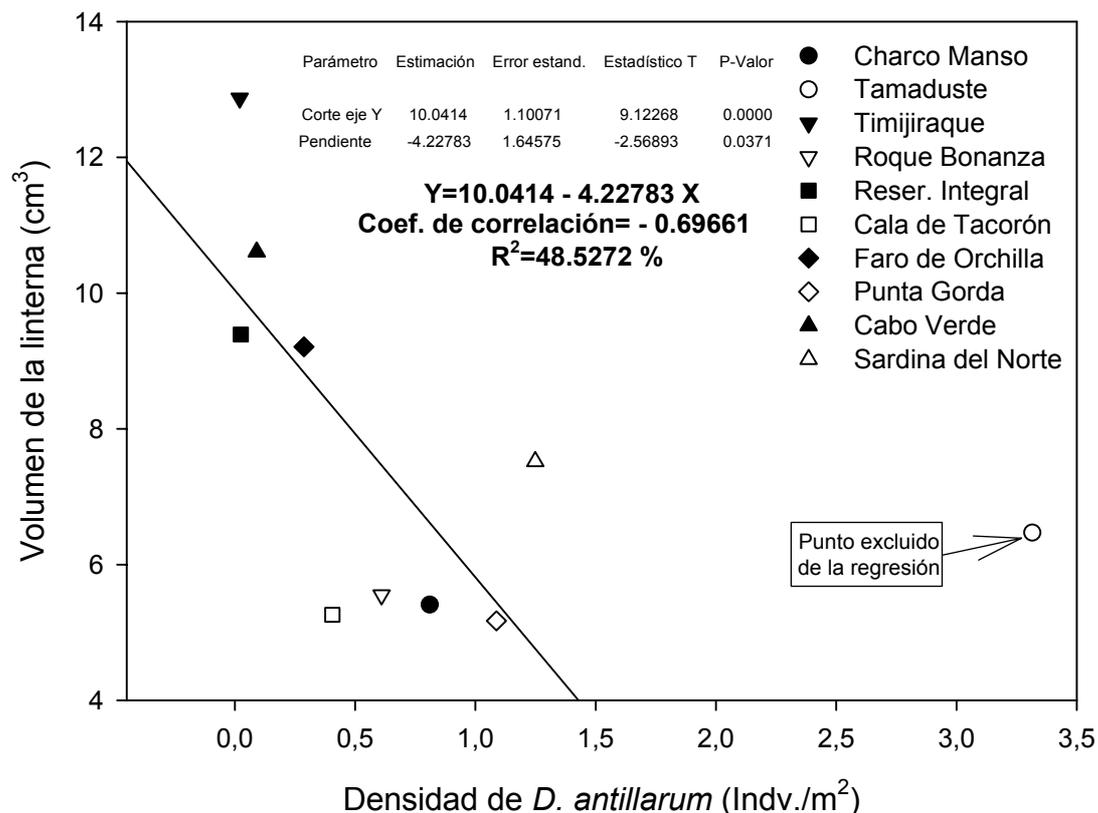


Figura 3: Representación gráfica y regresión lineal del volumen de la linterna respecto de la densidad de individuos de *D. antillarum* en las estaciones de muestreo de El Hierro, además de Cabo Verde y Sardina del Norte (norte de Gran Canaria). Se tomaron 35 individuos por estación.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 48.53% de la variación en el eje, lo cual, unido a un coeficiente de correlación de -0.70 sugiere una relación moderadamente fuerte entre las variables.

Tabla III: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre el parámetro M y la densidad de individuos a un 95% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C. M.	Cociente-F	P-Valor
Modelo	30,2176	1	30,2176	6,60	P < 0,0371
Residuo	32,0518	7	4,57883		
Total (Corr.)	62,2694	8			

Como puede observarse existe una relación negativa entre el volumen de la linterna y la densidad de erizos, de forma que a medida que aumenta la densidad, disminuye la disponibilidad del alimento y también la linterna. A continuación se representa el volumen del caparazón.

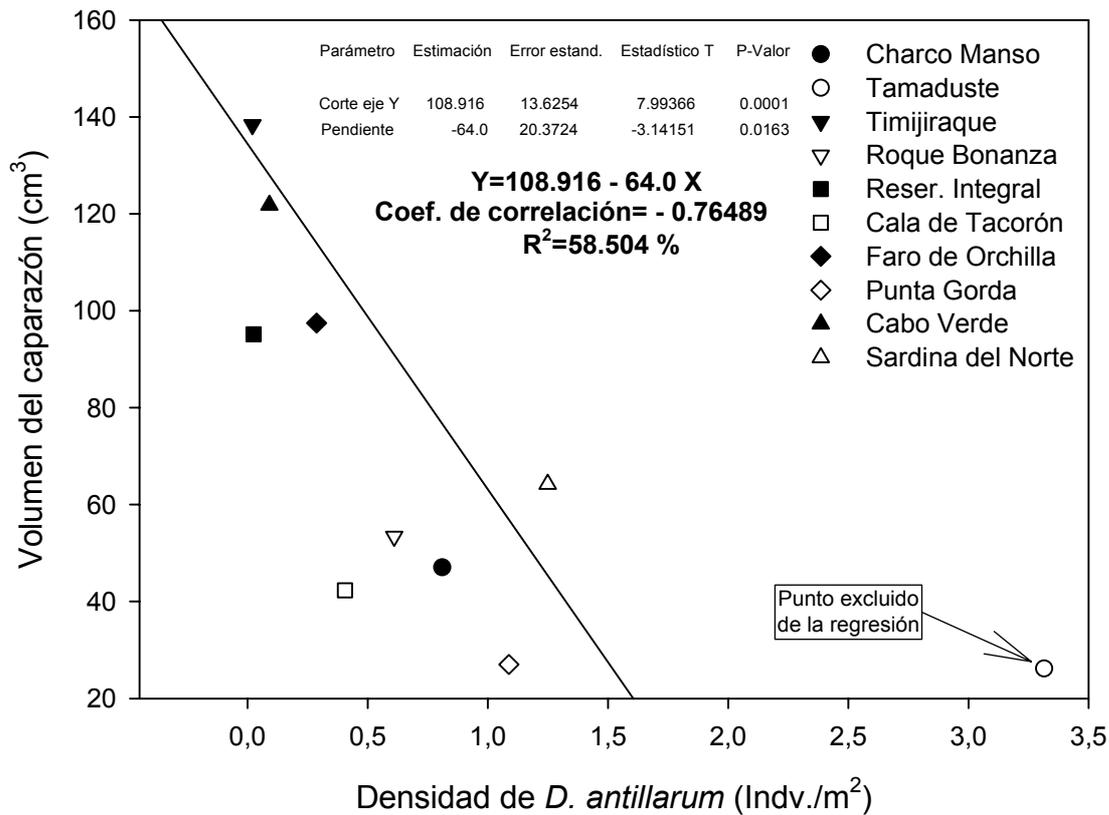


Figura 4: Representación gráfica y regresión lineal del volumen del caparazón respecto de la densidad de individuos de *D. antillarum* en las estaciones de muestreo de El Hierro, además de Cabo Verde y Sardina del Norte (norte de Gran Canaria). Se tomaron 35 individuos por estación.

El valor de R² explica que el modelo obtenido muestra el 58.50% de la variación en el eje, lo cual, unido a un coeficiente de correlación de -0.76 sugiere una relación moderadamente fuerte entre las variables.

Tabla IV: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre el parámetro M y la densidad de individuos a un 95% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C. M.	Cociente-F	P-Valor
Modelo	6924,43	1	6924,43	9,87	P < 0,0163
Residuo	4911,4	7	701,628		
Total (Corr.)	11835,8	8			

Como puede observarse los resultados de la gráfica 4 el volumen del caparazón también disminuye a medida que aumenta la densidad de erizos, lo cual está en concordancia con Levitan (1998) donde indica que *D. antillarum* disminuye su caparazón en situaciones con el alimento como factor limitante.

En ambas gráficas (figuras 3 y 4) se han excluido de la regresión los datos pertenecientes a la estación de Tamaduste ya que, debido al vacío de datos existente entre esta estación y la más cercana, Sardina del Norte, no permitía que la regresión fuera significativa. Hay que tener en cuenta que por mucho que las densidades aumenten los parámetros biométricos deben tener un límite, estos no pueden disminuir de forma indefinida. Tomando los datos de Tamaduste y Punta Gorda (figuras 3 y 4) como los valores de referencia a altas densidades, el volumen del caparazón para los individuos de *D. antillarum* se sitúa en torno a los 25 cm³ y el de la linterna 6 cm³. Estas altas densidades se deben, posiblemente, a que ambas localidades están situadas junto a pequeños puertos de refugio y se caracterizan por una alta antropización del sustrato, el cual se encuentra lleno de escombros y es lugar habitual de pesca deportiva, además de sufrir un abundante tráfico de embarcaciones menores.

Respecto de los valores de la estación de Cabo Verde es preciso señalar que es el nivel de referencia más cercano de lo que podría considerarse un ecosistema “natural”, ya que, en general, el grado de intervención humana en el medio marino del archipiélago de Cabo Verde está limitado por un bajo nivel de infraestructuras y una escasa población. La referencia a un “ecosistema natural” se corresponde con un valor de diversidad derivado de la observación de una amplia representación de las especies que deben integrarlo como consecuencia de la ubicación geográfica del ecosistema.

Resaltar que los datos de la Reserva Pesquera Integral se encuentran en un rango similar a los de Cabo Verde, Timijiraque y Faro de Orchilla, los cuales podrían considerarse

como los blanquizales menos consolidados de la isla. El siguiente grupo estaría formado por el resto de estaciones excepto Tamaduste, que debido a sus altos valores se puede considerar como blanquizal puro.

3.2 Efectos de la densidad de *D. antillarum* sobre la comunidad íctica de “El Hierro”.

En este apartado se muestran los resultados de los dos parámetros que se han considerado de mayor importancia como descriptores de la comunidad íctica como son su abundancia y su diversidad.

3.2.1 Efectos sobre la diversidad.

A continuación vamos a representar el índice de diversidad de Shannon, resultado de los muestreos realizados en las estaciones de la isla de El Hierro frente a la densidad de *D. antillarum*. De esta forma podremos detectar que tipo de relación existe entre ambos, si presenta algún patrón determinado y los efectos producidos.

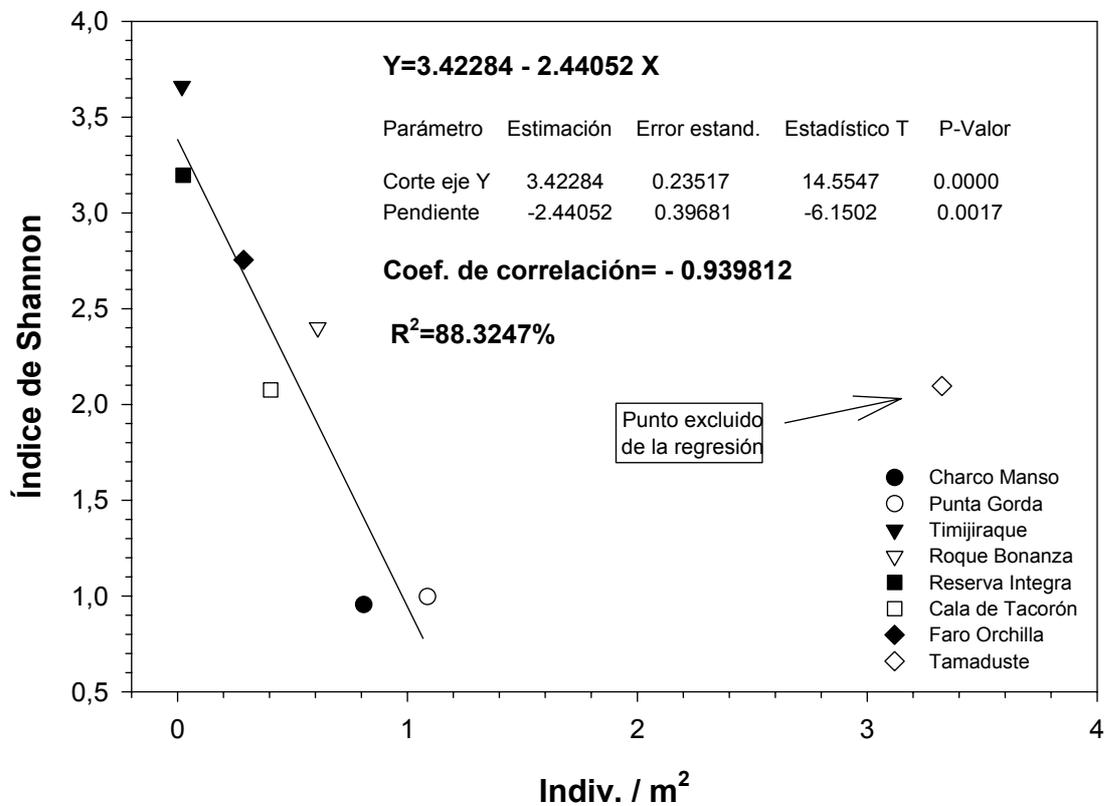


Figura 5: Representación del índice de Shannon para la población íctica obtenido en cada una de las estaciones de muestreo frente a la densidad media de individuos de *D. antillarum*. Los datos referidos a la estación de Tamaduste han sido excluidos de la regresión debido al impacto de los pescadores locales sobre el área de muestreo.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 88.31% de la variación en el eje Y, lo cual, unido a un coeficiente de correlación de -0.94, sugiere una fuerte relación negativa entre las variables.

Tabla V: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre los parámetros a un 99% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C. M.	Cociente-F	P-Valor
Modelo	5.68377	1	5.68377	37.83	P < 0.0017
Residual	0.751319	5	0.150264		
Total (Corr.)	6.435089	6			

El resultado observado en la figura 5, partir de la cual, un ascenso en la densidad de erizos supone un drástico descenso en el índice de diversidad de Shannon referido a la población de peces. La alta diversidad íctica observada en la zona de Reserva Integral Pesquera, así como la de Cabo Verde (R. Herrera com. pers.) siempre asociada a bajas densidades de erizos hace suponer que la alta densidad de estos implica valores pequeños en la diversidad de la población de peces. Esto es una observación, no implica que las causas por las que desaparecen los peces se deban a un aumento de la población de erizos, más bien al contrario. Una alta diversidad íctica con un número considerable de predadores mantiene en valores bajos el reclutamiento de *D. antillarum* impidiendo episodios de explosión demográfica (Aguilera *et al.*, 1994).

Las causas de la disminución de la población íctica pueden ser varias, pero quizás la más importante, además de la pesca, sea la asociada a la modificación del sustrato debida a la desaparición de los productores primarios bentónicos (macrófitos) e invertebrados. Como se ha visto en otros capítulos, el descenso de especies de macroinvertebrados es también notable, por lo que el sustrato pierde cualquier tipo de atractivo para los peces, excepto para aquellas especies que tengan a *D. antillarum* como elemento principal de la dieta o que puedan sacar algún tipo de relación provechosa de la convivencia con este equinodermo.

3.2.2 Efectos sobre la abundancia de la población.

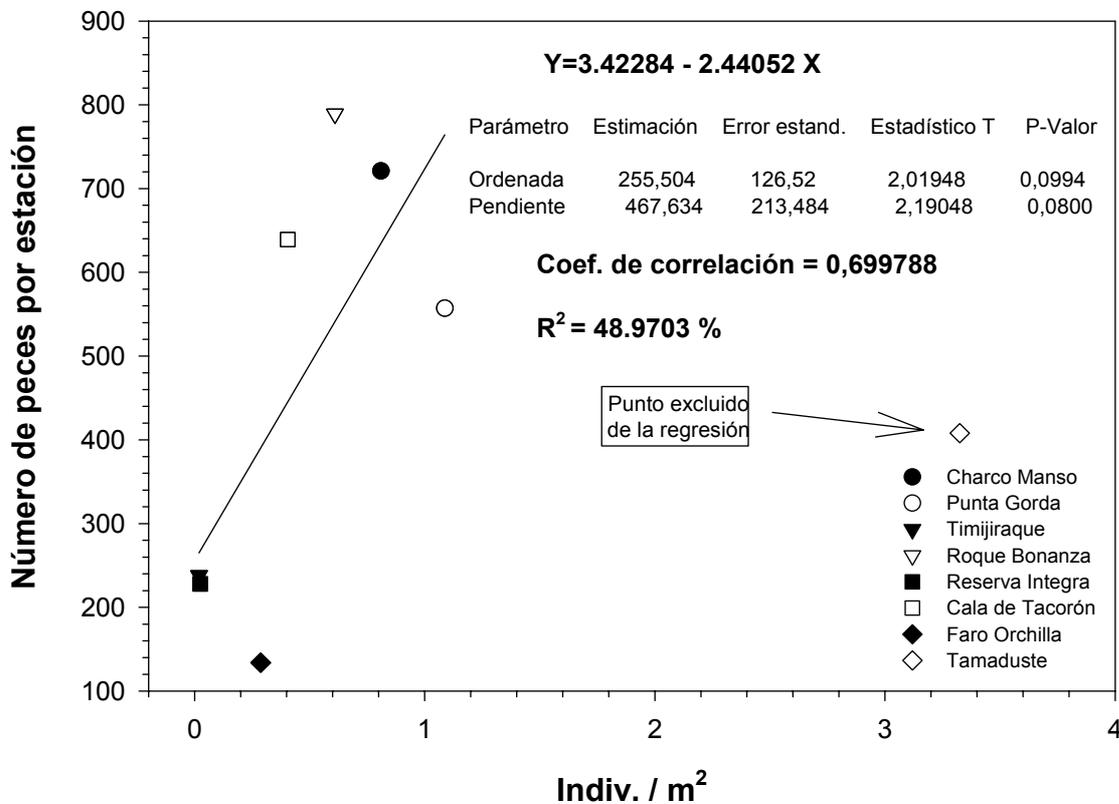


Figura 6: Representación del número de especies de peces por estación de muestreo frente a la densidad media de individuos de *D. antillarum*.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 48.97% de la variación en el eje Y, lo cual junto a un coeficiente de correlación de 0.70, sugiere una moderada relación entre las variables.

Tabla VI: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre los parámetros a un 90% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C.M.	Cociente-F	P- Valor
Modelo	428.14	1	428.14	4.33	P < 0.0920
Residual	494.718	5	98.9435		
Total (Corr.)	922.857	6			

Los resultados obtenidos (figura 6) muestran como el número de peces aumenta a medida que aumentan la densidad de erizos. Las modificaciones del medio, debidas al ramoneo continuado y el efecto no evaluado de la pesca tienen su impacto en el medio marino favoreciendo unas especies en detrimento de otras, provocando en este caso el aumento de la población íctica.

3.2.3 Efectos sobre la abundancia de especies

Una de las cuestiones, que no está todavía estudiada, es el efecto que produce en las especies de peces la creación de un blanquial con todo lo que ello implica, modificación del hábitat caracterizada por la disminución en la disponibilidad de alimento, pérdida de refugio y lugar de puesta. Con el objetivo de observar estos efectos sobre la abundancia de las especies de peces observadas se representa a continuación el número de individuos de cada especie de pez frente a la densidad de *D. antillarum*. Solamente se han observado tres correlaciones significativas, éstas son:

☀ *Abudefduf luridus*

Conocido con el nombre vulgar de “fula negra” con una longitud de hasta 15 cm, distribuido ampliamente por toda la Macaronesia entre los 2 y 30 metros de profundidad, vive en zonas rocosas costeras. Tal como muestran la figura 7 existe una correlación positiva entre la densidad de *D. antillarum* y la abundancia de esta especie.

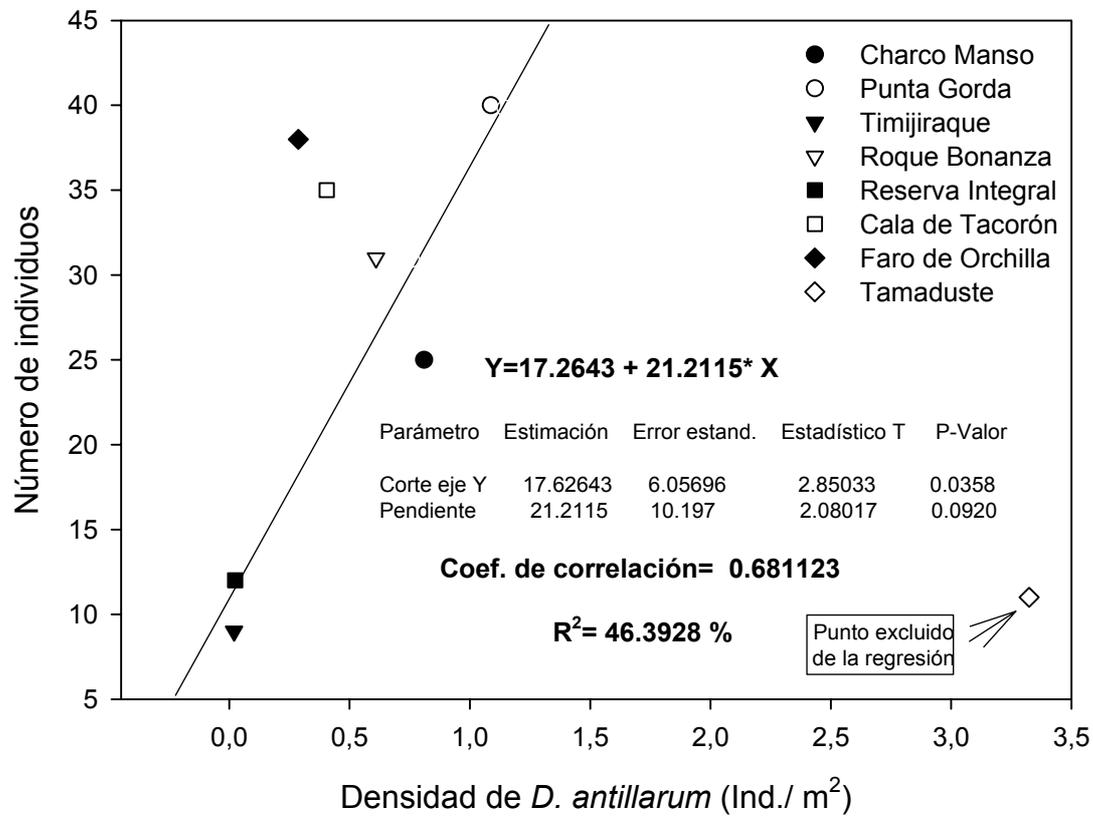


Figura 7: Representación del número de individuos de *Abudedefduf luridus* frente a la densidad media de individuos de *D. antillarum* en las estaciones muestreadas.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 46.40 % de la variación en el eje Y, lo cual junto a un coeficiente de correlación de 0.68, sugiere una relación moderadamente fuerte entre las variables.

Tabla VII: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre los parámetros a un 90% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C.M.	Cociente-F	P- Valor
Modelo	425,961	1	425,961	4.29	P < 0.0932
Residuo	496,896	5	99,3792		
Total (Corr.)	922.857	6			

Dado que el P-valor de la tabla Anova es inferior a 0.1 existe relación estadísticamente significativa para un nivel de confianza del 90 %.

☀ *Aulostomus strigosus*

También conocido como pez trompeta del Atlántico, se encuentra ampliamente distribuido por la Macaronesia. Suele presentarse en hábitats rocosos con numerosas grietas y fisuras donde se refugia. Su alimentación se basa en peces de pequeño porte, los cuales captura por succión.

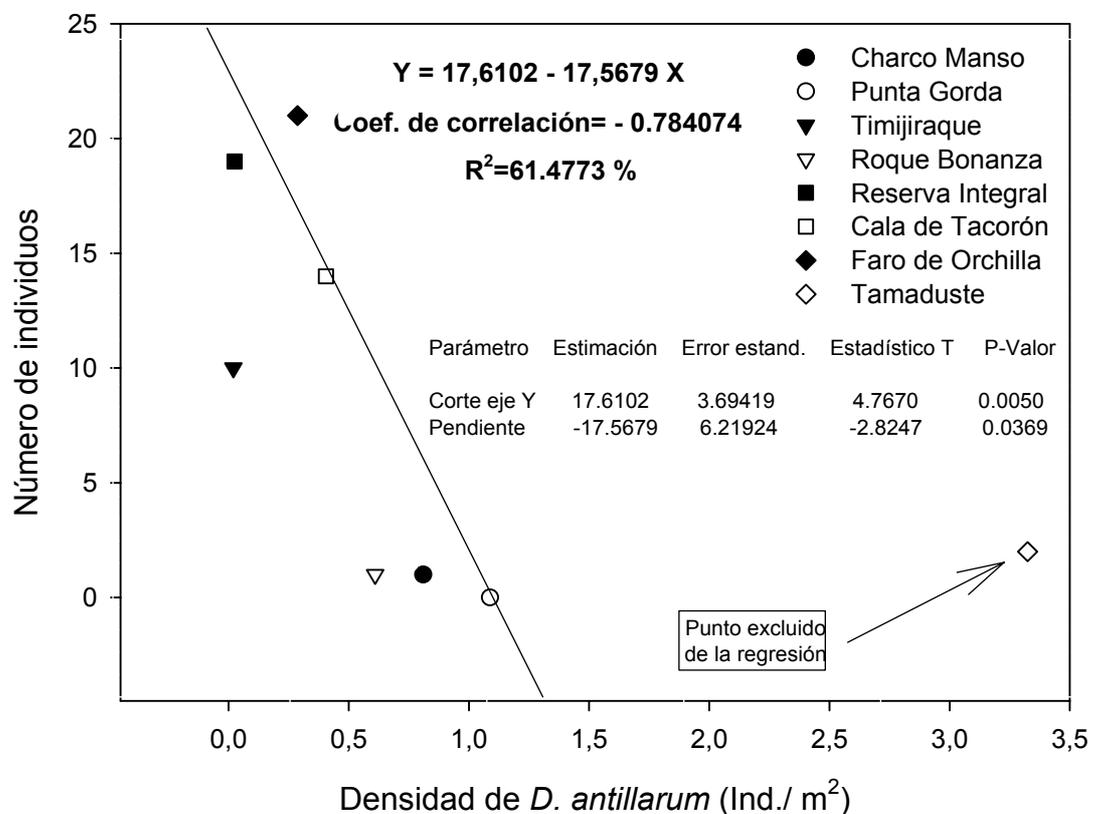


Figura 8: Representación del número de individuos de *Aulostomus strigosus* frente a la densidad media de individuos de *D. antillarum* en las estaciones muestreadas.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 61,47 % de la variación en el eje Y, lo cual junto a un coeficiente de correlación de $-0,78$, sugiere una relación moderadamente fuerte entre las variables.

Tabla VIII: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre los parámetros a un 90% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C.M.	Cociente-F	P- Valor
Modelo	293.686	1	293.686	7.98	P < 0.0369
Residuo	184.029	5	36.8057		
Total (Corr.)	477.714	6			

Dado que el P-valor de la tabla Anova es inferior a 0.05 existe relación estadísticamente significativa para un nivel de confianza del 95 %.

Por lo tanto a medida que aumenta la densidad de erizos disminuye la presencia de individuos de *Aulostomus strigosus*.

☀ *Canthigaster capistratus*

El tamboril o gallinita es un pez común de hábitos diurnos. Se encuentra prácticamente en todos los hábitats submareales.

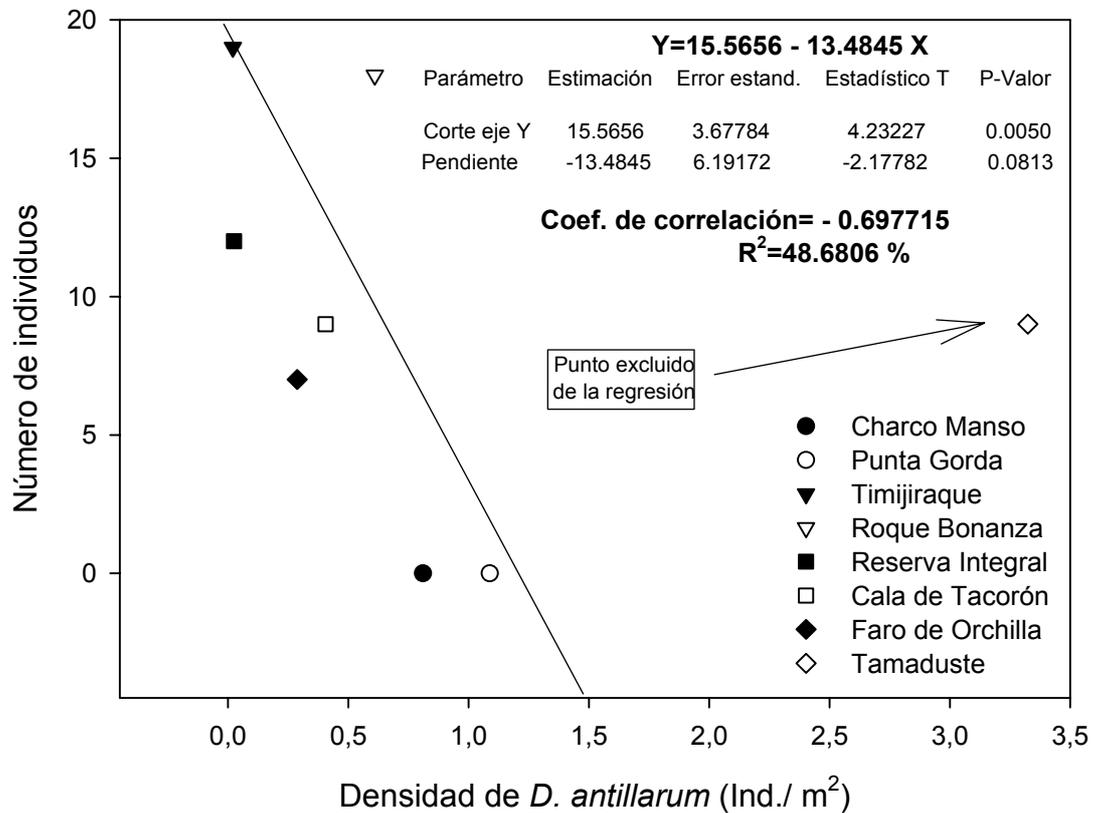


Figura 9: Representación del número de individuos de *Canthigaster capistratus* frente a la densidad media de individuos de *D. antillarum* en las estaciones muestreadas. El dato referido a Tamaduste ha sido excluido de la regresión debido al impacto de los pescadores locales sobre la población íctica.

El valor de R^2 explica que el modelo obtenido muestra el 48,6806 % de la variación en el eje Y, o cual junto a un coeficiente de correlación de $-0,697715$, sugiere una relación moderadamente entre las variables.

Tabla IX: Análisis de la varianza para observar la relación, estadísticamente significativa, entre los parámetros a un 90% de nivel de confianza.

Fuente	S. C.	G. L.	C.M.	Cociente-F	P- Valor
Modelo	428.14	1	428.14	4.33	P < 0.0920
Residuo	494.718	5	98.9435		
Total (Corr.)	922.857	6			

Dado que el P-valor de la tabla Anova es inferior a 0.1 existe relación estadísticamente significativa para un nivel de confianza del 90 %.

Por lo tanto a medida que aumenta la densidad de erizos disminuye la presencia de individuos de *Canthigaster capistratus*.

A partir de los datos analizados se observa que dos de las especies ícticas disminuyen su presencia en el medio natural a medida que aumenta la densidad de erizos. Pero en el caso de *Abudefduf luridus*, (fig. 7) se observa una tendencia totalmente contraria.

3.3 Clasificación de los blanquiales de “El Hierro”.

En la figura 9 están representados los agrupamientos de los diferentes blanquiales de la isla de El Hierro atendiendo al método *neighbour joining* a partir de los parámetros biométricos analizados, además de los correspondientes a la comunidad íctica.

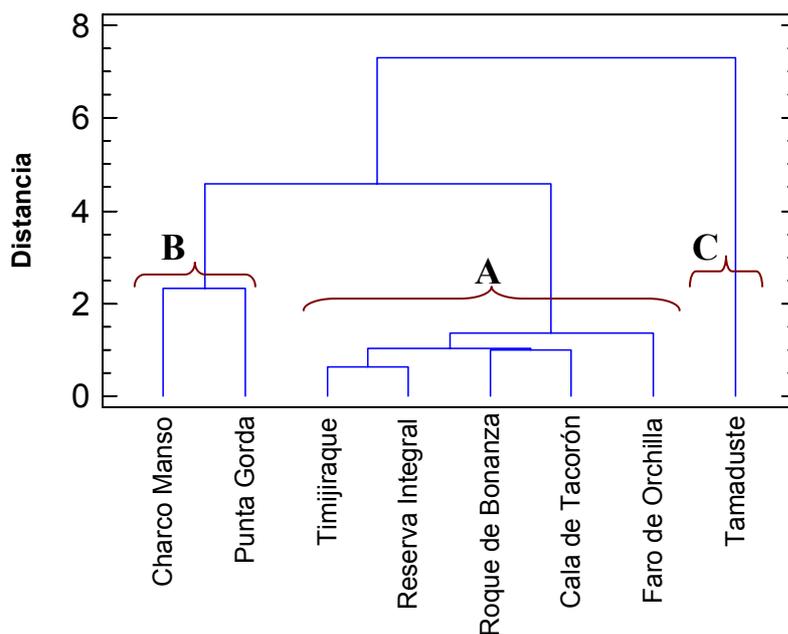


Figura 10: Dendrograma “neighbour joining” realizado aplicado a cada estación los parámetros de diversidad íctica, M y densidad de *D. antillarum*.

Como puede observarse, existen tres grupos bien diferenciados A, B y C. Los integrantes del grupo A se caracterizan por tener los valores más “naturales” y ser las zonas menos antropizadas. En cambio el grupo B se caracteriza por dos estaciones Punta Gorda (muelle de refugio) y Charco Manso (zona norte expuesta), fuertemente castigadas por la pesca. El grupo C integrado únicamente por la estación de Tamaduste se caracteriza por los valores más exagerados en cuanto a densidad de erizos, 3,315 por metro cuadrado. Es la estación con el hábitat más antropizado, formado por un arrecife artificial de 8 metros de

profundidad en forma de escollera sumergida a la cual el erizo se ha adaptado perfectamente. Es también un lugar de pesca recreativa, de gran tradición en la isla.

4. DISCUSIÓN.

Tal como se observa en la figura 2 existe una diferencia (Tabla 2) entre la relación de volúmenes de la linterna y del caparazón (parámetro M) de *D. antillarum*. Al relacionar por separado los volúmenes con la densidad de erizos (Fig. 3 y 4) se puede identificar una relación lineal negativa entre ambos, excepto para la estación de Tamaduste. En principio, las diferencias observadas en la tabla 2 se podrían achacar a una limitación del alimento, lo cual provocaría una adaptación fisiológica consistente en una reducción del tamaño relativo del caparazón (Arnedo & Ibáñez, 1991; Ebert, 1980; Black *et al.*, 1982; Levitan, 1991).

Los parámetros biométricos parecen descender hasta un punto aproximadamente 25 cc para el caparazón y 6 cc para la linterna. Estos valores se alcanzan a partir de densidades de 2 indiv./m² a partir de los cuales el volumen del caparazón se estabilizaría y el volumen de la linterna empezaría de nuevo a crecer, apareciendo diferencias en el parámetro M (Tabla 2). En este sentido, varios autores entre los que destacan Ebert (1980) y Black *et al.* (1982) indican que los erizos de las zonas con el alimento como factor limitante poseen linternas mayores lo cual les permite obtener más alimento (Black *et al.*, 1984). Esta adaptación referida al tamaño de la linterna no solo se observa en *D. antillarum* (Levitan, 1998), sino que ha sido observada en otras especies de erizos como *Echinometra mathei* en la costa de Kenia, asociada a altas densidades poblacionales (McClanahan & Kurtis, 1991), al igual que *Paracentrotus lividus* en las costas vascas (Arnedo & Ibáñez, 1991).

Al comparar los resultados de la figura 2, se observa que, excepto dos (Punta Gorda y Tamaduste), las estaciones herreñas, Sardina del Norte y Cabo Verde poseen valores

similares, lo cual indica "*grosso modo*" que los individuos de las distintas poblaciones están sometidos a un estrés alimentario similar.

Con el objetivo de contrastar la validez de los datos obtenidos, se introdujeron en las representaciones gráficas (figura 2,3 y 4) los valores de la estación de Cabo Verde y Sardina del Norte, siendo la primera un nivel de referencia representativo de un ecosistema poco antropizado, mientras que para la segunda los valores estarían asociados a un ecosistema con un grado de intervención elevado. El resultado nos muestra que los niveles de Cabo Verde son muy cercanos a los de la Reserva Pesquera Integral y no son significativamente distintos a las demás estaciones de El Hierro en lo referido al parámetro M, salvo las dos estaciones de Tamaduste y Punta Gorda, por lo que se podría decir que las localidades estudiadas se encuentran en un estado de conservación bastante bueno, aunque sería aventurado realizar esta afirmación para el conjunto de la isla, ya que, principalmente en la zona norte, la presencia de elevadas densidades de *D. antillarum* es evidente. Por otro lado, el valor obtenido para Sardina del Norte, a pesar de no ser significativamente diferente en lo referido al parámetro M (Tabla 2), alcanza junto a Charco Manso, Cala de Tacorón, Roque de Bonanza y Punta Gorda los volúmenes menores (Fig. 3 y 4), por lo que podrían considerarse como un estado previo al blanquizal puro aunque esta observación requiere una investigación más profunda.

Respecto de la interacción entre erizos y peces, los resultados obtenidos muestran que la diversidad de especies de peces decrece a medida que la densidad de erizos aumenta (Fig. 5). Este hecho se debe a la intensa modificación del hábitat sufrida tras el incremento de la población de equinodermos y a los efectos de la pesca descontrolada. Las poblaciones de erizos crecen de forma muy rápida, pasando a valores extremos en cuestión de meses (Herrera, 1998). La modificación del hábitat se realiza mucho más rápidamente que la

adaptación de los peces a un nuevo entorno, y en consecuencia los peces no capturados deben migrar en busca de áreas con condiciones más apropiadas, lo cual modifica la competencia y provoca el aumento de algunas especies en detrimento de otras (Fig. 6, 7, 8 y 9), en concreto los peces herbívoros se ven directamente afectados, (Mark *et al.*, 1985; McClanahan *et al.*, 1994), así como el ecosistema en todos sus niveles (Bernstein & Mann, 1982). De igual forma, una eliminación de erizos y una gestión adecuada de un área de reserva marina aumenta la diversidad general del área gestionada así como las capturas de las zonas adyacentes (McClanahan & Kaunda-Arara, 1995), por lo que una zona de reserva bien gestionada es capaz de mantener la densidad de erizos en unos niveles que no interfieran en la diversidad general del ecosistema (McClanahan & Shafir, 1990; Aguilera *et al.*, 1994, McClanahan & Mutere, 1994). Estas causas, y no otras, son la principal razón por la cual la densidad de *D. antillarum* se encuentra en niveles razonables dentro de la Reserva Integral Pesquera del Mar de las Calmas. A pesar de que el número total de peces parece aumentar a medida que aumenta la densidad de *D. antillarum* (Fig. 6), hasta ahora no se ha podido examinar con exactitud las especies que aumentan y las que disminuyen. La presencia de productores primarios bentónicos no sólo es importante para las especies herbívoras, ya que no solamente se usan como recurso alimenticio, sino que también actúan como zona de cría, descanso y caza. Al parecer, ante esta nueva situación se ven favorecidas unas especies en detrimento de otras. Una reacción normal ante el empobrecimiento del medio. El hecho es que los blanquiales están ampliamente distribuidos en Canarias, por lo que el descenso de la diversidad íctica en Canarias podría considerarse un hecho generalizado. Al analizar los datos de las especies ícticas muestreadas solamente se obtuvieron tres resultados significativos. *Abudefduf luridus* (Fig. 7) parece ser una especie favorecida por el aumento de erizos. Lo que no se ha estudiado es qué efectos tiene sobre la especie en sí, es decir, sobre su talla, su

frecuencia y eficiencia reproductiva y su dieta entre otras. En cambio, el efecto sobre *Aulostromus estrigosus* (Fig. 8) y *Canthigaster capistratus* (Fig. 9), especies normalmente asociadas a sustratos rocosos con algas, que basan sus capturas en técnicas de camuflaje, es justo al contrario. A medida que aumenta la densidad de erizos disminuye la densidad de estas dos especies. La necesidad de aumentar la investigación en este aspecto se acrecienta ya que solamente se han conseguido respuestas parciales para tres especies.

La clasificación de los blanquizales en Canarias, concretamente en la Reserva Pesquera del archipiélago Chinijo es un trabajo abordado por Casañas *et al.* (1998), el cual ha sido usado como referencia en la clasificación de los blanquizales de El Hierro. El resultado obtenido, tal como muestra la figura 10, es que destacan tres grupos de blanquizales. Dentro del grupo A se encuentran los que han sido clasificados como “naturales” en base a su diversidad íctica, abundancia de peces, datos morfológicos y densidad de individuos. En principio los parámetros estudiados diversidad íctica, M y densidad de erizos parecen ser suficientes para realizar la clasificación.

La relación entre el efecto reserva y la recuperación de niveles de biodiversidad y biomasa en ecosistemas marinos es un hecho ampliamente documentado (Gribble & Robertson, 1998; Piet & Rijnsdorp, 1998; Cole & Keuskamp, 1998; Samoilys, 1997) y en el que es un ejemplo el caso de la “Reserva Marina de Tabarca” (Alicante) donde una gestión adecuada está proporcionando unos niveles adecuados de diversidad y el desarrollo sostenible de los recursos pesqueros y turísticos (Bayle, 2000). Conociendo que en Canarias el efecto de la sobrepesca es, probablemente, el que más negativamente influye en el ecosistema marino (Falcón *et al.*, 1996), el camino de las reservas marinas podría ser una respuesta a medio o

largo plazo al problema de la pérdida de biodiversidad asociada a la explosión demográfica de *D. antillarum*.

5. CONCLUSIONES.

1. Los valores del parámetro M obtenidos para las estaciones de El Hierro excepto en Punta Gorda y Tamaduste, no son significativamente distintos de los valores obtenidos para Cabo Verde, luego es correcto considerar que las estaciones citadas se encuentran en niveles “naturales”. Esta conclusión no es extensible a la situación global de la isla, para hacerlo se requiere un esfuerzo de muestreo mucho mayor y el cartografiado de los ecosistemas.

2. Punta Gorda y Tamaduste muestran unos valores significativamente más altos para el valor de M lo cual indica que en casos de densidad muy elevada la linterna se desarrolla más debido a la competencia intraespecífica por el alimento.

3. *D. antillarum* sufre cambios morfológicos en su linterna y en su caparazón de forma que el volumen de los mismos disminuyen a medida que la densidad de erizos aumenta. Es decir, a medida que el blanquial se hace más denso la talla de los erizos decae.

4. La diversidad íctica de las estaciones trabajadas es inversamente proporcional a la densidad de *D. antillarum*.

5. El número de peces pertenecientes a ciertas especies crece a medida que aumenta la densidad de erizos, lo cual junto con el descenso de la diversidad íctica pone de manifiesto que el aumento de la densidad de erizos favorece el desarrollo de poblaciones de unas especies frente al detrimento de otras.

6. Se han logrado correlaciones significativas entre la densidad de *D. antillarum* y el número de individuos de tres especies de peces, positiva para *Abudefduf luridus* y negativa para *Aulostomus strigosus* y *Canthigaster capistratus*.

7. En la clasificación de los blanquizales, los parámetros diversidad y abundancia íctica, M y densidad de erizos son suficientes para una clasificación de los blanquizales.

CONCLUSIONES GENERALES.

A partir de los datos presentados a lo largo de esta memoria y la discusión de los mismos en los diversos apartados, podemos extraer las siguientes conclusiones:

1. La reproducción de *D. antillarum* en las localidades estudiadas se realiza de forma continua a lo largo del año, aunque existe una mayor intensidad de freza en los meses de primavera. En los experimentos realizados en la isla de Gran Canaria se midieron dos momentos de máxima intensidad de la freza, uno en abril en la localidad de Sardina del Norte y otro en mayo en la localidad de Puerto Rico.
2. A partir del estudio del ADN mitocondrial se demuestra la existencia de haplotipos únicos que permiten una diferenciación genética clara entre las poblaciones caribeñas y no-caribeñas de *D. antillarum*.
3. El grado de diferenciación genético alcanzado por las tres poblaciones nos permite asegurar que estamos hablando al menos, de tres especies o subespecies distintas, una por cada provincia biogeográfica, Lusitánica (Madeira, Canarias, Sao Tomé, Cabo Verde), la Caribeña y la Oeste Africana (Ascensión y Sta. Helena), cuya caracterización sistemática está pendiente de realización.
4. Los resultados obtenidos del análisis del ADN mitocondrial permiten inferir que la primera explosión demográfica de *D. antillarum* al llegar al archipiélago canario, la cual se puede datar entre 80.000 y 125.000 años atrás y no fue provocada por factores antropogénicos.

5. Las posibles causas de estas explosiones demográficas, tanto en el Caribe como en aguas canarias no están asociadas a factores antropogénicos, sino que parecen estar ligadas a fluctuaciones de la densidad natural de las poblaciones de este invertebrado en aguas someras. Los desequilibrios recientes en la cadena trófica, probablemente ocasionados por fenómenos de sobrepesca litoral, han disparado la densidad de *D. antillarum* en determinadas áreas geográficas.

6. A pesar de que los Arrecifes Artificiales de Gran Canaria han sido los que han sufrido de una forma más severa el crecimiento de *D. antillarum*, la estructura y dinámica de las poblaciones de invertebrados en los AA presentes en Canarias son similares. Esto nos da una idea de la capacidad que esta especie tiene para estructurar las poblaciones de invertebrados, macrófitos bentónicos y en general todo el ecosistema marino de sustrato duro.

7. Es importante resaltar que, a pesar de las distintas abundancias de *D. antillarum*, la fuerte relación inversa que se observa entre la abundancia de esta especie y la diversidad específica de macroinvertebrados bentónicos. Después de múltiples etapas en la colonización, la población de invertebrados de los arrecifes artificiales de Canarias, acaba por ser dominada, en distinto grado, por unas pocas especies, principalmente el erizo *D. antillarum*, el poliqueto *H. carunculata* y el decápodo *S. lanceolatus*.

8. El diseño de los módulos arrecifales parece jugar un papel determinante en el asentamiento de *D. antillarum* en este substrato duro artificial. Se debe resaltar que para evitar un desarrollo masivo de esta especie, los módulos con un diseño vertical y pequeñas oquedades (arrecifes artificiales de Lanzarote) parecen ser más apropiados que los diseños horizontales con grandes huecos (arrecife artificial de Gran Canaria).

9. *D. antillarum* sufre cambios morfológicos en su caparazón y en su linterna, de forma que el volumen de los mismos disminuye de forma proporcional a la densidad de individuos presentes en el medio. Esto puede estar causado, probablemente, por el aumento de la competencia intraespecífica por el alimento.

10. Los valores del parámetro M obtenidos para las estaciones de El Hierro, excepto Punta Gorda y Tamaduste, no son significativamente distintos de los valores obtenidos para Cabo Verde, luego es correcto inferir que las estaciones en la isla de El Hierro se encuentran en niveles naturales, es decir, aquellos que permiten la coexistencia de las especies propias de los ecosistemas marinos de Canarias. Esta conclusión no la podemos hacer extensible a la situación global de la isla, dado para hacerlo se requiere un esfuerzo de muestreo mucho mayor y el cartografiado intensivo de los ecosistemas marino someros.

11. La diversidad íctica de las estaciones estudiadas es inversamente proporcional a la densidad de *D. antillarum*, aunque el número de especímenes correspondientes a

ciertas especies crece a medida que aumenta la densidad de erizos, lo cual pone de manifiesto que el aumento de la densidad de erizos prima unas especies ícticas frente el detrimento de otras.

12. Se han obtenido correlaciones significativas entre el número de individuos de tres especies ícticas representativas de los fondos rocosos someros de Canarias, positiva en el caso de *Abudefduf luridus* y negativa en los casos de *Aulostomus strigosus* y *Canthigaster capistratus*.
13. Para la clasificación bionómica de los blanquizales son suficientes los parámetros: diversidad y abundancia íctica, M y densidad de erizos. Estos parámetros nos indican el grado de desarrollo y madurez de los blanquizales canarios.
14. *D. antillarum* es una especie dominante sobre substrato duro de las costas canarias, llegando a desplazar en gran medida las praderas de algas pardas fotófilas que de otra forma configurarían la bionomía bentónica de los fondos rocosos someros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilera Klink, F., Brito Hernández A., Castilla Gutiérrez C., Díaz Hernández A., Fernández-Palacios J.M., Rodríguez Rodríguez A., Sabaté Bel F., & J. Sánchez García. 1994. Canarias economía, ecología y medio ambiente. Ed. Francisco Lemus. 361 pp.
- Arístegui, J., S. Hernández León, M. Gómez, L. Medina, A. Ojeda & S. Torres 1989. Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria island. *Topics in marine Biology* 53(2-3): 223-229.
- Arnedo M. & Ibáñez M., 1991. Estudio comparativo de la Linterna de Aristóteles en dos poblaciones del erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea). Actas V Simp. Ibér. Estad. Bentos Mar. Tomo 1. 255-272.
- Avise J. C. 1987. Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouth brooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae). *Evolution*. 41(5). 991-1002).
- Avise J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, New York.
- Avise J. C., C. Giblyn-Davidson, J. Larem, J. C. Patton and R. Lansman. 1979. Mitochondrial DNA clones and matriarchal phylogeny within and among geographic populations of the pocket gopher. *Geomys pinetis*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 76: 6694-6698.
- Avise. J. C. 1992. Molecular population structure and biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation and biology. *Oikos* 63:62-76
- Bacallado J.J., Cruz T., Brito A., Barquin J. & Carrillo M. 1989. Reservas marinas de Canarias. Ed Secretaría General Técnica Consejería de Agricultura y Pesca de Canarias. 200 pp.

- Bauer, J.C. 1976. Growth, aggregation and maturation in the echinoid *Diadema antillarum*. *Bulletin of Marine Science* 26: 273-277.
- Bayle Sempere Just T. 2000. Ictiofauna de la reserva marina de Tabarca (Alicante, Sudeste Ibérico): evaluación de las medidas de protección. Universidad de Alicante. Tesis doctoral. 408.
- Bernstein Brock B. & K.H. Mann. 1982. Changes in the nearshore ecosystem of the atlantic coast of Nova Scotia, 1968-81. NAFO Sci. Coun. Studies, Vol. 5. 101-105.
- Birky, C. W., T. Maruyama, and P. Fuerst. 1983. An approach to population and evolutionary genetic theory fro genes in mitochondria and chloroplasts and some results. *Genetics* 103:513-527.
- Black Robert, Chris Codd, Darcy Hebbert, Sue Vink & James Buro., 1984. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol 77. 81-97.
- Black, R., M.S. Johnson & J. T. Trendall, 1982. Relative size of Aristotle's lantern in *Echinometra mathei* occurring at different densities. *Mar. Biol.*, Vol. 71, 101-106.
- Booolotian, R.A., editor, 1966. *Physiology of echinodermata*. Interscience publisher, New York 822.
- Bortone, S.A , Van Tassell, J. Brito, A., Falcon, J. M. & Bundrick, C. M. 1991. A visual assessment of the inshore fishes and fishery resources of El Hierro, Canary Islands: A Baseline Survey. *Sci. Mar.*, 55(3): 529-541.
- Bortone, S.A , Van Tassell, J. Brito, A., Falcon, J. M. & Bundrick, C. M. 1991. A visual assessment of the inshore fishes and fishery resources of El Hierro, Canary Islands: A Baseline Survey. *Sci. Mar.*, 55(3): 529-541

- Bortone, S.A., Kimmel, J.J. & Bundrick, C.M. 1989. A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: time and area compensated. *Northeast Gulf Science*, 10(2): 85-96.
- Braun, J.G., I. Orzaiz, J.D. Armas, y F. Real 1985. Productividad y biomasa del ultraplanton, nanoplanton y fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 2: 192-204.
- Brock, R.E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18(3): 297-308.
- Bruce P. Hayden, G. Carleton Ray & Robert Dolan. 1984. Classification of Coastal and Marine Environments. *Environmental Conservation*. Vol. II. Nº 3. 199-207.
- Buroker, N. E. 1983. Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 75. 99-112.
- Burton, R. S. and Feldman, M. W. 1982. Population genetics of coastal and marine invertebrates: does larval behaviour influence population structure? In *Estuarine Comparisons* Kennedy, V. S., Ed., Academic Press, New York. 537-551.
- Cameron, A.R. 1986. Reproduction, larval occurrence and recruitment in Caribbean sea urchins. *Bulletin of Marine Science*. 39(2): 332-346. Cameron, R.A. 1986. Reproduction, larval occurrence and recruitment in Caribbean sea-urchins. *Bull. Mar. Sci.* 39: 332-346.
- Carpenter, R. C., 1984 Predator and population density control of homing behaviour in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Mar. Biol.* 82: 101-108.
- Carrillo Pérez, M., y Cruz Simó, t. 1992. Estudio de las comunidades vegetales marinas y poblaciones faunísticas del litoral de Timanfaya. Servicio de Publicaciones de la Caja General de Ahorros de Canarias, Santa Cruz de Tenerife. 223 pp.

-
- Casañas A., Haack Larsen H. & Haroun R. 1998. Developmental stages of blanquizar due to herbivory by the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi (ECHINOIDEA: DIADEMATIDAE) in the Canary Islands. Bol. Mus. Mun. Funchal, Sup. no. 5: 139-146.
- Chen, C.P., Chang, K.-H. 1981. Reproductive periodicity of the sea urchin *Tripneustes gratilla* (L.) in Taiwan compared with other regions. Intern. Jour. Inv. Repr., 3, 309-319.
- Cole, R.G., Ayling, T.M. y Creese, R.G. 1990. Effects of marine reserve protection at Goat Island, northern New Zealand. New Zealand J. Mar. Freshwater Res., Vol. 24. 197-210.
- Ebert, T. A., 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. Bull. Mar. Sci., Vol. 30, 467-474.
- Estes, J. A., N. S. Smith & J. F. Palmisano, 1978. Sea otter predation and community organisation in western Aleutian Islands, Alaska. Ecology 59: 822-833.
- Falcón, J.M., Bortone, S.A., Brito, A. & Bundrick, C.M. 1996. Structure of and Relationships within and between the Littoral, Rock-Substrate Fish Communities of Four Islands in the Canarian Archipelago. Marine Biology. 125: 215-231.
- Fernández de Puellas, M., García-Braun, J.A.. 1989. Dinámica de las comunidades planctónicas en una zona del Atlántico Subtropical (Isla de Tenerife). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 5: 87-100.
- France S. C., R. R. Hessler and R. C. Vrijenhoek. 1992. Genetic differentiation between spatially disjunct populations of deep-sea, hydrothermal vent-endemic amphipod *Ventiella sulfuris*. Mar. Biol. 114:551-559.
- Galindo Villardón, M.P. 1984. Contrastes de hipótesis. Pp. 563-656. University of Salamanca (Eds). Exposición intuitiva de métodos estadísticos. 854 pp.
-

- George, E.P.B., W.G. Hunter & S. Hunter. 1989. Bloques aleatorizados y diseños factoriales de dos factores. Pp. 215-254. REVERTE (Eds). Introducción al diseño de experimentos, análisis de datos y construcción de modelos. 675 pp.
- González Pajuelo, J. M^a. & Lorenzo Nespereira, J. M^a. 1995. Análisis y predicción de las capturas de salmonete de roca *Mullus surmuretus* (Linnaeus, 1758) en aguas de Gran Canaria (Islas Canarias) mediante un modelo ARIMA. Boletín del Instituto Español de Oceanografía. 11(1).61-76.
- González Pajuelo, J. M^a., Lorenzo Nespereira, J. M^a. & Méndez-Villamil Mata M^a. 1996. Determinación del estado de explotación de la breca *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758) en aguas de Gran Canaria a través del análisis de cohortes en longitud. Boletín del Instituto Español de Oceanografía. 12(2): 115-130.
- Greenway, 1976. The grazing of *Thalassia testudinum* in Kingston Harbour, Jamaica. Aquat. Bot., 2, 117-126.
- Gribble, N.A. & Robertson, J.W.A. 1998. Fishing effort in the far northern section cross shelf closure area of the Great Barrier Ref. Marine Park: the effectiveness of area-closures. J. Environm. Manag., Vol. 52. 53-67.
- Harmelin-Vivien, M. L., Harmelin, J.G., Chauvet, C., Duval, C., Galzin, R., Lejeune, P., Bernabé, G., Blanc, F., Chevalier, R., Duclerc, J. & Lasserre, G. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: Methodes et problemes. Rev. Ecol. (Terre Vie), 40:467-539.
- Haroun, R. & Herrera, R. 1995. Artificial reefs in Canary islands: an overview of their present situation. ECOSSET'95 Proceedings of the International Conference on Ecological System Enhancement Technology for Aquatic Environments. (2): 727-731.

- Hay, M. E., 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology* 65: 446-454.
- Herrera Pérez R. 1998. Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguín (Gran Canaria) y Lanzarote. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Tesis doctoral. 270.
- Hori, R., Phang, V.P.E., Lam, T.J. 1987. Preliminary study on the pattern of gonadal development of the sea urchin, *Diadema setosum*, off the coast of Singapore. *Zool. Sci.*, 4, 665-673.
- Horn, M. H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanogra. Mar. Biol.. Annu. Rev.* 27: 167-272 pp.
- Illife, T.M. & J. S. Pearse 1982. Annual and lunar reproductive rhythms of the sea urchin, *Diadema antillarum* (Philippi) in Bermuda. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 5: 139-148.
- Johnston, C.S. 1969. Studies on the ecology and primary production of Canary Islands marine alga. In, Margalef, R. (Ed.), *Proc. 6th Intl. Seaweed Symp*, vol. 6, Subsecretaría de la Marina Mercante, Madrid, pp. 213-222
- Knowlton, N. 1993. Sibling species in the sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:189-216.
- Lacson, J. M. 1992. Minimal genetic variation among samples of six species of coral reef fishes collected at La Parguera, Puerto Rico, and Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.* 112. 327-331.
- Lessios H. A. 1988. Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: What have we learned?. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:371-393.

-
- Lessios H.A., B.D. Kessing & J.S. Pearse. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*. Vol. 55(5). 955-975.
- Lessios, H.A. 1981. Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coast of Panama. *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 50: 47-61.
- Lessios, H.A., 1985. Annual reproductive periodicity in eight echinoid species on the Caribbean coast of Panama. In, Keegan, B.F., O'Connor, B.D. (Eds.), *Echinodermata. Proceedings of the 5th International Echinoderm Conference, Galway, A.A. Balkema, Rotterdam*, pp. 303-311.
- Levitan, DR. 1991. Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Mar. Biol.* 111(3). 431-435.
- Levitan, DR. 1998. Density dependent size regulation and negative growth in the sea-urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Oecologia* 76, N° 4. 627-629.
- Lewis, J.B. 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies. *Can. J. Zool*, 36, 607-621.
- Lewis, J.B. 1966. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Bulletin of Marine Science* 16: 151-158.
- Lewis, J.B., Storey, G.S. 1984. Differences in morphology and life history traits of the echinoid *Echinometra lucunter* from different habitats. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 15, 207-211.
- Llinás, O. 1988. Análisis de la distribución de nutrientes en la masa de agua Noratlántica en las Islas Canarias. *Doctoral Thesis*. University of La Laguna Tenerife. 252 pp.
-

- Lozano, I.J. (Investigador principal). 1993. Biología de las especies comerciales profundas de Canarias. Contrato de estudio entre DBULL, ICCM, DBULPGC, IEO y DG XIV/C/1.
- Margalef, R. 1991. Ecología. Ed Omega. Barcelona. 951 pp.
- Mark E. Hay & Phillip R. Taylor. 1985. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia*, Vol. 65, 591-598.
- Martín-Smith, K.M. 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 174: 243-260 pp.
- Mc Millian, W.O., Raff, R.A., and Palumbi, S.R. 1992. Population genetics consequences of developmental evolution and reduced dispersal in sea urchins (genus *Heliocidaris*), *Evolution*. 46. 1299-1312.
- McClanahan T. R. & J.D. Kurtis. 1991. Population regulation of the rock-boring sea urchin *Echinomtra mathaei* (de Blainville). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147: 121-146 pp.
- McClanahan T. R. & N.A. Muthiga. 1989. Patterns of predation on sea urchin, *Echinometra mathaei* (de Blainville), on Kenyan coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126: 77-94 pp.
- McClanahan T. R. 1995. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Echinometra mathaei* in Kenyan coral-reef marine parks. *Environmental Biology of fishes.* 43: 185-193 pp.
- McClanahan T.R. & B. Kaunda-Arara. 1995. Fishery recovery in a coral-reef marine park its effect on the adjacent fishery. *Conservation Biology*, Vol. 10, N° 4. 1187-1199.
- McClanahan T.R. & J. C. Mutere. 1994. Coral and sea urchin assemblage structure and interrelationships in Kenyan reef lagoons. *Hydrobiologia*. Vol. 286. 109-124.
- McClanahan T.R. & J. D. Kurtis, 1991. Population regulation of the rock-boring sea urchin *Echinometra mathei* (de Blainville). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 147, 121-146.

- McClanahan T.R. & S.H. Shafir. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*. Vol. 83. 362-370.
- McClanahan T.R., A.T. Kamukuru, N.A. Muthiga, M. Gilgaber Yebio & D. Obura. 1996. Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. *Conservation Biology*. Vol. 10. Nº 1. 136-154.
- McClanahan T.R., M. Nugues & S. Mwachireya, 1994. Fish and sea urchin herbivory and competition in Kenyan coral reef lagoons: the role of reef management. *Journal of Experimental Biology and Ecology*. Vol. 184. 237-254.
- McClanahan Timothy R. & Nyawira A. Muthiga. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*. Vol. 166. 269-276.
- McClinton, J.B., & S.A. Watts. 1990. The effects of photoperiod on gametogenesis in the tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea). *Jour. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 139: 175-184.
- McPherson, B.F. 1965. Contributions to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus*. *Bull. mar. Sci.*, 15, 228-244.
- McPherson, B.F. 1969. Studies on the biology of the tropical sea urchins, *Echinometra lucunter* and *E. viridis*. *Bull. mar. Sci.*, 19, 194-213.
- Moore, H.B., Jutare, T., Bauer, J.C., Jones, J.A. 1963. The biology of *Lytechinus variegatus*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Car.*, 13, 23-53.
- Moore, H.B., López, N.N. 1972. Factors controlling variation in the seasonal spawning pattern of *Lytechinus variegatus*. *Mar. Biol.*, 14, 275-280.

-
- Moro, L., J.L. Martín, M.J. Garrido (eds.) 2003. Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2002. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 245 pp.(En prensa).
- Mortensen, T. 1940. A monograph of equinoidea III. Copenhagen: C. A. Reitzel
- Muthiga, N. A. & T. R. McClanahan, 1987. Population changes of sea urchin (*Echinometra mathaei*) on an exploited fringing reef. Afr. J. Ecol. Vol. 25. 1-8.
- O'Connor, C., Riley, G., Lefebvre, S., Bloom, D. 1978. Environmental influences on histological changes in the reproductive cycle of four New South Wales sea urchins. Aquaculture, 15, 1-17.
- Pajuelo, J. G. & Lorenzo, J. M. 1995. Análisis y predicción de la pesquería demersal de las Islas Canarias mediante un modelo ARIMA. Scientia Marina. 59(2): 155-164.
- Patton, J. L., and M. Smith. 1989. Population structure and the genetic and morphologic divergence among pocket gopher species (Genus *Thomomys*). Pp. 284-304 in D. Otte and J. Endler, eds. Speciation and its consequences. Sinauer, Sunderland, MA.
- Pearse, J.S. 1970. Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. III. The echinoid *Diadema setosum* (Leske). Bull. mar. Sci., 20, 697-720.
- Pearse, J.S. 1974. Reproductive patterns of tropical reef animals: three species of sea urchins. Proc. 2nd Int. Symp. Coral Reefs, 1, 235-240.
- Pearse, J.S. 1975. Lunar Reproductive Rhythms in Sea Urchins. A Review. Journal of interdisciplinary Cycle Research 6 (1): 47-52.
- Pearse, J.S. 1983. The Gulf of Suez: signs of stress on a tropical biota. In, Thompson, M.-F., Latif, A.F., Bayoumi, A.R. (Eds.), Proc. Int. Conf. Mar. Sci. Red Sea, Bull. Inst. Oceanogr. Fish (Egypt),, pp. 148-159.

-
- Pearse, J.S., Cameron, R.A., 1991. Echinodermata: Echinoidea. In, Giese, A.C., Pearse, J.S., Pearse, V.B. (Eds.), *Reproduction of marine invertebrates*, vol. 6 Echinoderms and Lophophorates, Boxwood Press, Pacific Grove, California, pp. 513-662.
- Pearse, J.S., V.B. Pearse, K.K. Davis. 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Journal of Experimental Zoology*. 237:107-118.
- Pérez Sánchez & Moreno Batet. 1991. *Invertebrados Marinos de Canarias*. Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria. 335 pp.
- Piet, G.J. & Rijnsdorp, A.D. 1998. Changes in the demersal fish assemblage in the southeastern North Sea following the establishment of a protected area ("plaice box"). *ICES J. Mar. SCI.*, Vol. 55. 420-429.
- Randall, J.E., 1961. Overgrazing of algae by herbivorous marine fishes. *Ecology* 42: 812.
- Randall, J.E., R.E. Schroeder, & W.A. Starck 1964. Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribbean Journal of Science* 4: 421-433.
- Rogers, R. Alan and Henry Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* 9(3):552-569.
- Sala E. 1996. *The Role of Fishes in the Organization of Mediterranean Sublitoral Community*. Tesis Doctoral.
- Samoilys, M.A. 1997. Movement in a large predatory fish: coral trout, *Plectropomus leopardus* (Pisces: Serranidae), on Heron Reef, Australia. *Coral Reefs*, Vol. 16. 151-158.
- Sánchez, J.M.P. y E.M. Batet. 1991. *Invertebrados marinos de Canarias*, Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria. 335.
-

- Stefan Schneider, Jean-Marc Kueffer, David Roessli, and Laurent Excoffier (1997) Arlequin ver 1.1: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Stephen R. Palumbi, Gail Grabowsky, Thomas Duda, Laura Geyer and Nicholas Tachino. 1997. Speciation and population genetic structure in tropical pacific sea urchins. *Evolution*. 51(5). 1506-1517.
- Stephenson, A. 1934. The breeding of reef animals. II. Invertebrates other than corals. Great Barrier Reef Exped.. 1928-1929, Sci. Rep., 3, 247-272.
- Tuason, A.Y. Gómez, E.D. 1979. The reproductive biology of *Tripneustes gratilla* (Echinoidea: Echinodermata) with some notes on *Diadema setosum* Leske. Proc. Int. Symp. Mar. Biogeogr. Evol. Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand. 17-20 July 1978, 2, 707-716.
- Tuya Cortés F. 2002. Contribución al conocimiento de aspectos bioecológicos de la zona propuesta como Reserva Marina Gando – Arinaga (Gran Canaria). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Tesis doctoral. 153.
- Vadas Robert L. & Elnor Robert W. 1992. Cap 2: Plant-Animal Interactions in the north-west Atlantic en Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos. Clarendon Press Oxford 570 pp.
- Vermeij, J. G. 1978. Biogeography and adaptation: patterns of marine life. Harvard Univ. Press. Cambridge, MA.
- Watts, R. J., Johnson, M. S., and Black, R. 1990. Effects of recruitment on genetics patchiness in the urchin *Echinometra mathaei* in Western Australia. *Mar. Biol.* 105. 145-151.
- Witman, J.D. & K.P. Sebens. 1992. Regional variation in fish predation intensity: a historical prespective in the Gulf of Maine. *Oecologia* 90: 305-315 pp.

Yoshida, M. 1952. Some observations on the maturation of the sea urchin, *Diadema setosum*.
Annotnes Zool. Jap., 25, 265-271.

**ANEXO I: ESPECIES LOCALIZADAS EN LOS ARRECIFES ARTIFICIALES DE
GRAN CANARIA Y LANZAROTE.**

Nota: Entre corchetes aparece la isla en la que fue observada la especie (Figura 1.
Capítulo. 3).

PHYLLUM PORIFERA

Clase Demospongia

Verongia aerophoba (Schmidt, 1862). {GC, L}**PHYLLUM CNIDARIA**

Clase Cnidaria

Calliactis parasitica (Couch, 1803). {L}

Clase Hexacorallia

Alicia mirabilis Johnson, 1861. {GC}*Telmatactis* sp. {L}**PHYLLUM ANELIDA**

Clase Polychaeta

Hermodice carunculata (Pallas, 1766). {GC, L}*Protula tubularia* (Montagu, 1803). {GC, L}**PHYLLUM ARTHROPODA**

Clase Crustacea

Alpheus sp. {L}*Brachycarpus biunguiculatus* (Lucas, 1846). {GC}*Calcinus tubularis* (Linnaeus, 1767). {GC, L}*Dardanus calidus* (Risso, 1827). {GC, L}*Dromia personata* (Linnaeus, 1758). {GC, L}*Galathea* sp. {GC, L}*Gnathophyllum americanum* (Guérin-Méneville, 1885). {L}*Lysmata grabhami* Gordon, 1935. {GC, L}*Lysmata seticaudata* (Risso, 1816). {GC, L}

Maja brachydactyla (Balss, 1922). {GC, L}
Pagurus anachoretus Risso, 1827. {GC, L}
Pagurus cuanensis Bell, 1845. {L}
Palinurus sp. {L}
Percnon gibbesi (H. Milne Edwards, 1853). {GC}
Pilumnus hirtelus spinifer H. Milne Edwards, 1834. {GC}
Pilumnus sp. {L}
Pisa sp. {L}
Scyllarus arctus (Linnaeus, 1758). {GC, L}
Stenopus spinosus (Risso, 1827). {GC, L}
Stenorhynchus lanceolatus (Brullé, 1837). {GC, L}

PHYLLUM MOLLUSCA

Clase Bivalvia

Bractechlamys corallinoides (Orbigny, 1839). {L}
Lima lima (Linneo). {L}
Pecten jacobeus (Linnaeus, 1758). {L}
Pinna rudis Linnaeus, 1758. {L}
Spondylus senegalensis Schreibers, 1793. {GC, L}

Clase Cephalopoda

Octopus vulgaris Cuvier, 1797. {GC, L}
Sepia officinalis (Linnaeus, 1758). {GC, L}

Clase Gastropoda

Bolma rugosa (Linnaeus, 1767). {GC, L}
Calliostoma conulus (Linnaeus, 1758). {L}
Charonia lampas lampas (Linnaeus, 1758). {GC, L}
Columbella adansoni Menke, 1853. {GC}
Connus pulcher canariensis Rossum, 1997. {GC}
Cymatium parthenopheum (von Salis, 1793). {GC, L}

Dentalium sp. {L}
Erosaria spurca (Linnaeus, 1758). {GC, L}
Flabellina affinis (Gmelin, 1791). {L}
Hypselodoris picta webbi (d'Orbigny, 1839). {L}
Jujubinus sp. {L}
Luria lurida (Linnaeus, 1758). {L}
Marginella glabella (Linnaeus, 1758). {L}
Mitra cornea Lamarck, 1811. {L}
Pleurobranchus aerolatus Moerch, 1863. {GC}
Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1766). {GC, L}
Umbraculum umbraculum (Röding, 1798). {GC, L}

PHYLLUM ECHINODERMATA

Clase Echinoidea

Arbacia lixula (Linnaeus, 1758). {GC, L}
Diadema antillarum (Phillipi, 1845). {GC, L}
Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816). {GC, L}
Sphaerechinus granularis (Lamarck, 1816). {GC, L}

Clase Asteroidea

Coscinasterias tenuispina (Lamarck, 1816). {GC, L}
Echinaster sepositus (Retzius, 1783). {L}
Narcissia canariensis (d'Orbigny, 1839). {L}

Clase Crinoidea

Antedon bifida (Pennat, 1777). {GC, L}

PHYLLUM CHORDATA

Clase Ascidiaceae

Ascidia mentula Müller, 1767. {GC, L}

Halocynthia papillosa (Linnaeus, 1767). {L}

**ANEXO II: LISTADO DE LA ICTIOFAUNA OBSERVADA EN LA ISLA DE “EL
HIERRO”.**

Nota: Entre corchetes aparece el rango de estaciones en el que fue observada la especie (Figura 1. Capítulo. 4).

CLASE CHONDRICHTHYES

Órden RAJIFORMES

Familia Torpedinidae

Torpedo marmorata Risso, 1810. {3-7}

CLASE ACTINOPTERYGII

Órden ANGUILLIFORMES

Familia **Muraenidae**

Muraena helena Linnaeus, 1758. {4-7}

Familia **Ophichthidae**

Myrichthys pardalis (Valenciennes, 1839) {3-7}

Órden AULOPIFORMES

Familia **Synodontidae**

Synodus saurus (Linnaeus, 1758) {5-6}

Órden MUGILIFORMES

Familia **Mugilidae**

Mugil cephalus Linnaeus, 1758. {5-6}

Órden BELONIFORMES

Familia **Belonidae**

Belone belone gracilis Lowe, 1839. {1-8}

Órden GASTEROSTEIFORMES

Familia **Aulostomidae**

Aulostomus strigosus Wheeler, 1955 {1-8}

Órden SCORPAENIFORMES

Familia **Scorpaenidae**

Scorpaena maderensis Valenciennes, 1833. {2-8}

Scorpaena. porcus Linnaeus 1758. {5}

Órden PERCIFORMES

Familia **Serranidae**

Epinephelus marginatus (Lowe, 1834). {2-7}

Mycteroperca fusca (Lowe, 1838). {1-8}

Serranus atricauda Günther, 1874. {1-8}

Familia **Priacanthidae**

Heteropriacanthus cruentatus (Lacepède, 1801). {2-7}

Familia **Apogonidae**

Apogon imberbis (Linnaeus, 1758). {5-6}

Familia **Carangidae**

Pseudocaranx dentex (Bloch & Schneider, 1801). {2-7}

Seriola dumerili (Risso, 1810). {2-8}

Trachinotus ovatus (Linnaeus, 1758). {5-6}

Familia Sparidae

Boops boops (Linnaeus, 1758). {1-8}

Diplodus cervinus cervinus (Lowe, 1838). {1-8}

Diplodus sargus cadenati de la Paz, Bauchot & Daget, 1974. {3-7}

Oblada melanura (Linnaeus, 1758). {1-8}

Sarpa salpa (Linnaeus, 1758). {3-7}

Familia Pomacentridae

Abudefduf luridus (Cuvier, 1830). {1-8}

Chromis limbata (Valenciennes, 1833). {1-8}

Familia Kyphosidae

Kyphosus sectatrix (Linnaeus, 1766). {4-7}

Familia Labridae

Bodianus scrofa (Valenciennes, 1839). {2-7}

Centrolabrus trutta (Lowe, 1834). {1-8}

Thalassoma pavo (Linnaeus, 1758). {1-8}

Familia Scaridae

Sparisoma cretense (Linnaeus, 1758). {1-8}

Familia Blenniidae

Ophioblennius atlanticus atlanticus (Valenciennes, 1836). {2-8}

Familia Sphyraenidae

Sphyraena viridensis Cuvier, 1829. {3-7}

Orden TETRAODONTIFORMES

Familia **Balistidae**

Balistes carolinensis Gmelin, 1789. {2-8}

Familia **Monacanthidae**

Aluterus scriptus (Linnaeus, 1758). {3-7}

Stephanolepis hispidus (Linnaeus, 1766). {3-7}

Familia **Tetraodontidae**

Canthigaster capistratus (Lowe, 1839). {2-7}

Sphoeroides marmoratus (Lowe, 1838). {1-8}