

Tesis doctoral | **Sara García Sanz**

Patrones de colonización de

organismos bentónicos

en hábitats litorales de
Gran Canaria

PROGRAMA DE DOCTORADO DE GESTIÓN COSTERA

Las Palmas de Gran Canaria, 2013

**D. JOSÉ MANUEL VERGARA MARTÍN SECRETARIO
DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD
DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA,**

CERTIFICA,

Que el Consejo de Doctores del Departamento en su sesión de fecha tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación, a la tesis doctoral titulada: "Patrones de colonización de organismos bentónicos en hábitats litorales de Gran Canaria" presentada por la doctoranda Dña. Sara García Sanz y dirigida por los Doctores D. Fernando Tuya Cortés y D. Ricardo J. Haroun Tabraue.

Y para que así conste, y a efectos de lo previsto en el Artº 6 del Reglamento para la elaboración, defensa, tribunal y evaluación de tesis doctorales de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria, a de de 2013.

Fdo.: D. Jose Manuel Vergara Martín
Departamento de Biología
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria



PATRONES DE COLONIZACIÓN DE ORGANISMOS BENTÓNICOS
en hábitats litorales de Gran Canaria.

Tesis Doctoral

Programa de Doctorado de Gestión Costera

Memoria presentada por la Licenciada Dña. Sara García Sanz para la obtención del Doctorado en Ciencias del Mar en la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y dirigida por los Doctores D. Fernando Tuya Cortés y D. Ricardo J. Haroun Tabraue,

La Doctoranda
Fdo.: Dña. Sara García Sanz

El Director
Fdo.: Dr. Fernando Tuya Cortés

El Director
Fdo.: Dr. Ricardo J. Haroun Tabraue

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
Junio 2013

> AGRADECIMIENTOS

Esta tesis ha sido posible gracias a la financiación del programa de “Becas de Investigación en Temas de interés para la isla de Gran Canaria” otorgada por el Cabildo de Gran Canaria” en su convocatoria 2008, resolución nº 51/2009.

Quisiera agradecer en primer lugar a mis directores Dr. D. Ricardo Haroun por confiar en mí para la realización de esta Tesis, y por supuesto a Dr. D. Fernando Tuya, por su increíble paciencia, por haberme ayudado en cada paso de esta tesis, desde el diseño experimental hasta el análisis estadístico de cada experimento y su posterior publicación, por estar dispuesto tanto a echarse al agua conmigo como a dar forma a las publicaciones. Gracias Fernando por tu dedicación y paciencia, sin duda han dado un gran toque de calidad a este estudio.

Me gustaría también agradecer a los amigos que me han ayudado con los largos muestreos (Carlos Angulo-Preckler, Mikel, Robert, Jon Vilches y por su puesto Pablo González). Gracias Tony Sánchez, por tu ayuda, tu labor logística es fundamental en cualquier grupo de investigación.

Quiero agradecer también a los centros de buceo de Arinaga, que han “custodiado” mis colectores para que no se los llevara nadie, así como devolviéndome los que se encontraban perdidos.

Me gustaría agradecer también a mi “Compi” de laboratorio Javier Suárez. Gracias a ti las horas de laboratorio han sido geniales. Gracias por estar siempre dispuesto a echar una mano.

Agradezco también a Avelina Fernández, quien hace una labor importantísima en la Biblioteca de la Facultad de Ciencias del Mar y gracias a ella podemos acceder a una inmensa cantidad de bibliografía online, además de ampliar siempre la biblioteca con nuestras sugerencias de libros.

A Pablo por ser mi amigo, mi compañero, mi pareja... Por compartir la vida conmigo y hacérmela cada día más bonita. Por tantos viajes, aventuras, horas de charla. Gracias por tu ayuda, por tu comprensión, por darme un empujoncito cuando más lo necesitaba.

Quisiera agradecer también a todas esas personas que aunque no han muestreado o han formado parte activa en el estudio, han estado siempre ahí, apoyándome y animándome.

Me gustaría agradecer en último lugar, y con un cariño especial, a mi familia. Aun recuerdo los días que pasábamos en la playa. Gracias a mis padres por enseñarme el mar, por llevarme a las playas de rocas donde me encantaba descubrir el tipo de vida que había en cada charco. Por enseñarme que soltar los peces que cogíamos con las manos en los charcos era la parte más importante de capturarlos. Gracias por vuestra incondicional ayuda para que este día llegara. Me habéis enseñado que la perseverancia y el esfuerzo son el camino para lograr los objetivos... y gracias a ustedes hoy día soy lo que soy.

Muchas gracias a todos...

A mis padres

ISBN-10: 84-695-7788-3
ISBN-13: 978-84-695-7788-2

Sara García Sanz

» Patrones de colonización de
**organismos
bentónicos**
en hábitats litorales de
Gran Canaria

Tesis doctoral | **Sara García Sanz**

Patrones de colonización de organismos bentónicos
en hábitats litorales de Gran Canaria

Índice

Resumen.....	14
Abstract.....	16
Capítulo 1. Introducción general.....	19
Capítulo 2. Post larval, short-term, colonization patterns: the effect of substrate complexity across subtidal, adjacent, habitats.....	61
Capítulo 3. Differences in patterns of faunal colonization in seagrass meadows between the day- and nighttime: consistency through a moon cycle	105
Capítulo 4. Contrasting recruitment seasonality of sea urchin species at an oceanic island: a way to facilitate coexistence?	135
Capítulo 5. Colonization of prosobranch gastropods onto artificial substrates: seasonal patterns between habitat patches	159
Capítulo 6. Colonization patterns of decapod crustaceans into artificial collector: seasonality between habitat patches.....	187
Capítulo 7. Conclusiones.....	221

RESUMEN

Los organismos bentónicos marinos, habitantes tanto de sustratos duros como blandos, abarcan una gran variedad de formas de vida. Sin embargo, la mayoría muestran una etapa común durante su ciclo de vida, denominada 'fase planctónica', que puede durar desde minutos hasta meses. Durante este tiempo, las larvas maduran hasta sufrir la metamorfosis, que normalmente tiene lugar cuando encuentran un sustrato adecuado para pasar a la siguiente fase de su ciclo de vida. Los procesos que suceden inmediatamente antes, durante y después del asentamiento de las larvas de organismos bentónicos, son fundamentales para determinar su distribución y abundancia como adultos.

A pesar de la importancia de los procesos de asentamiento y reclutamiento, aún existe un notable vacío de conocimiento en la ecología de estos procesos. En la presente tesis, se estudiaron los procesos de colonización (asentamiento y reclutamiento) de organismos marinos en diferentes hábitats submareales de la costa de la isla de Gran Canaria; en particular, 'sebadales' y arenales en sustrato blando, y 'blanquizales' y bosques de macroalgas en sustratos rocosos. Mediante el uso de colectores artificiales, evaluamos: (i) la influencia de la complejidad estructural del sustrato sobre los procesos de colonización, así como (ii) las diferencias entre periodos diurnos y nocturnos a lo largo de un ciclo lunar sobre dichos procesos de colonización. De igual modo, evaluamos (iii) si los patrones de colonización difieren entre estaciones (primavera, verano, otoño e invierno) a lo largo de un ciclo anual y entre cuatro hábitats adyacentes distribuidos en mosaico: praderas de algas y 'blanquizales' sobre fondos rocosos, y parches de arena y 'sebadales' en fondos arenosos.

Los resultados más relevantes de esta tesis nos indican que la complejidad estructural del sustrato es un factor secundario sobre los procesos de colonización, siendo el hábitat el factor más determinante de la composición y abundancia faunística de los colonos. Durante la noche, la colonización de los sustratos tiene mayor intensidad que durante el día, tanto de larvas y post larvas procedentes de la columna de agua, como de individuos procedentes de hábitats adyacentes. Los hábitats vegetados, tanto sobre sustratos blandos como duros, mostraron, en general, una mayor abundancia faunística frente a

los hábitats desprovistos de vegetación. *Diadema africanum*, *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula*, *Rissoa* spp., *Tricolia pullus canarica*, *Dardanus calidus*, *Macropodia rostrata*, *Majidae* y *Xantho pilipes*, mostraron una marcada estacionalidad en la intensidad de la colonización a lo largo de un ciclo anual.

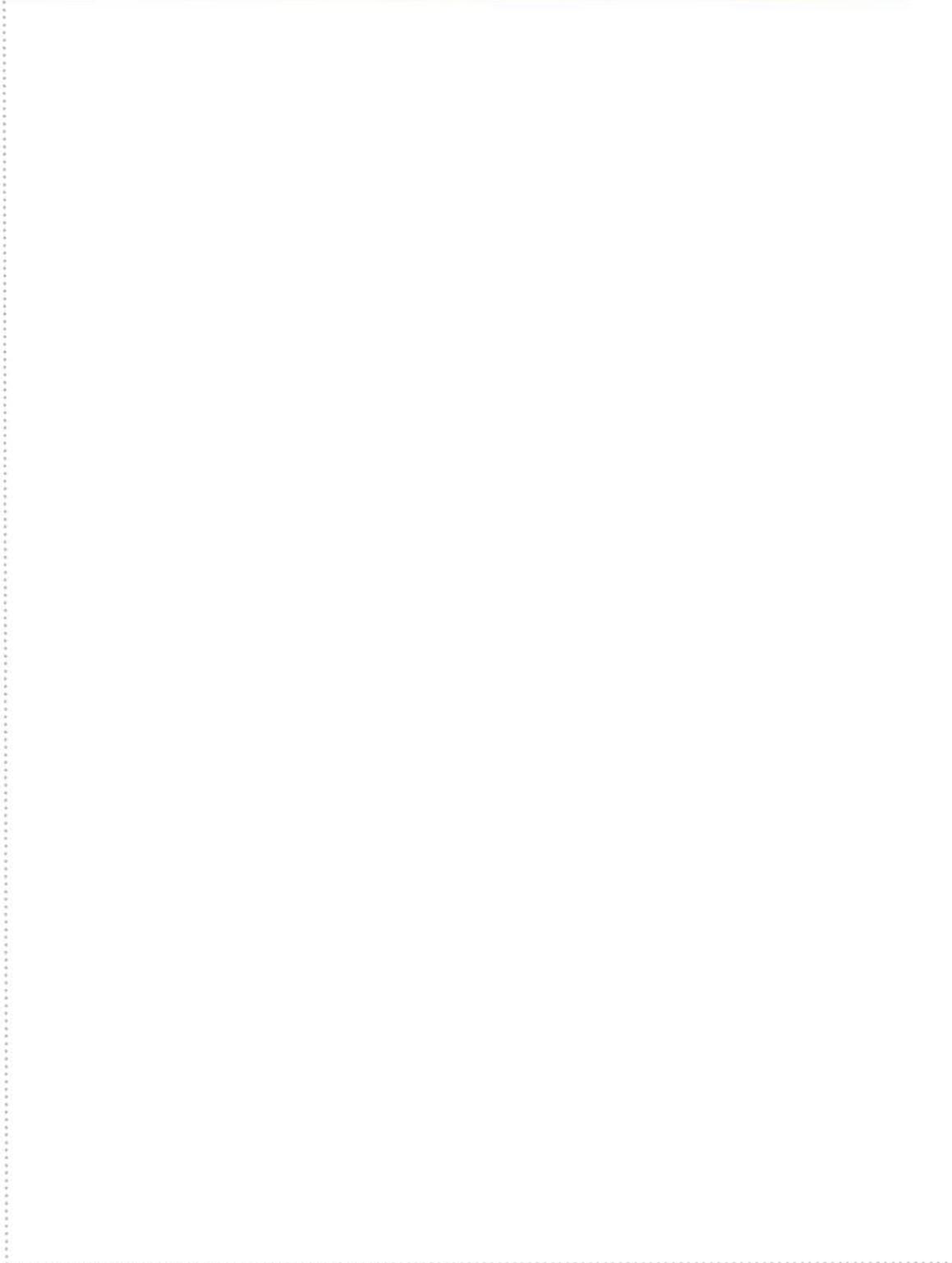
> ABSTRACT

Benthic marine organisms, inhabitants of both hard and soft substrates, include a wide range of life forms. However, most of these organisms show a common stage during their life cycle, termed 'planktonic phase', which can last from minutes to months. During this time, larvae mature until their metamorphose, which normally takes place when organisms find a suitable substrate to move into the next phase of their life cycle. The processes that occur immediately before, during and after the settlement of larvae of benthic organisms are essential to determine their distribution and abundance as adults.

Despite the importance of recruitment and settlement processes, there is a substantial lack of knowledge in the ecology of these processes. In this thesis, the processes of colonization (settlement and recruitment) of marine organisms were studied on different subtidal habitats of the coast of Gran Canaria Island, in particular, seagrasses and sandy patches on soft substrates, and 'barrens' and macroalgal beds on rocky substrates. By using artificial collectors, we evaluated: (i) the influence of the structural complexity of the substrate on colonization processes, and (ii) differences between day and nighttime periods over a lunar cycle on these processes of colonization. Similarly, we evaluated (iii) if colonization patterns differ between seasons (spring, summer, autumn and winter) over an annual cycle at four adjacent habitats arranged in mosaics: 'barrens' and macroalgal beds on rocky substrates, and seagrasses and sandy patches on soft substrates.

The most important results of this thesis indicate that the structural complexity of the substrate is a secondary factor on the processes of colonization; the habitat is the most important factor that determines the faunal composition and abundances of colonizers. Overnight, the colonization of the substrates has a higher intensity than during the daytime, including both larvae and post-larvae from the water column, as well as individuals from adjacent habitats. Vegetated habitats, at both soft and hard substrates, generally showed larger abundances of colonizers than unvegetated habitats. *Diadema africanum*,

Paracentrotus lividus, *Arbacia lixula*, *Rissoa* spp., *Tricolia pullus canarica*, *Dardanus calidus*, *Macropodia rostrata*, Majidae and *Xantho pilipes*, showed clear seasonal colonization patterns through an annual cycle.



Capítulo 1.

Introducción general



Índice

1.1.- Colonización: procesos de asentamiento y reclutamiento	21
1.2 Comportamiento en el asentamiento	24
1.3 Interacciones físicas y biológicas durante el asentamiento	26
1.4 Supervivencia y mortalidad durante del post-asentamiento	29
1.4.1 Retraso en la metamorfosis	30
1.4.2 Alteración biológica	30
1.4.3 Perturbaciones físicas e hidrodinámicas	31
1.4.4 Estrés fisiológico	31
1.4.5 Depredación	32
1.4.6 Competencia por el espacio y alimento	32
1.5 Importancia de los patrones de asentamiento y reclutamiento	33
1.6 Generalidades del Archipiélago Canario	34
1.6.1 Generalidades de la isla de Gran Canaria	36
1.7 Antecedentes	40
1.8 Objetivos	43
1.9 Bibliografía	44

> Capítulo 1.

Introducción general

> 1.1 COLONIZACIÓN: PROCESOS DE ASENTAMIENTO Y RECLUTAMIENTO

Los procesos de colonización de invertebrados marinos tienen importantes efectos sobre las posteriores poblaciones adultas (Sousa, 1979, 1984; Lubchenco, 1983; Anderson y Underwood, 1997). Los diferentes hábitats submareales pueden ser colonizados por organismos procedentes de la columna de agua y por aquellos que migran desde hábitats adyacentes (Chapman, 2002). En el mar, la mayoría de los invertebrados tienen una dispersión larvaria, que puede durar desde minutos a meses (Scheltema, 1986; Gaines y Bertness, 1992). Durante este tiempo, las larvas maduran hasta que en algún momento determinado sufren la metamorfosis, que normalmente ocurre cuando encuentran un sustrato adecuado para pasar a la siguiente fase de su ciclo de vida. En el momento en que las larvas toman contacto con el fondo, estas experimentan una serie de procesos enfocados a la exploración y la inspección, seguido de la aceptación o rechazo, del sustrato. En caso de rechazo, puede producirse una nueva liberación y pasar nuevamente a la columna de agua. En el caso de ser aceptado el nuevo sustrato, las larvas pueden quedar permanentemente fijadas a él, como es el caso de organismos sésiles, y a continuación, realizar a la metamorfosis.

Este complejo proceso de asentamiento, conduce a una serie de definiciones, las cuales generalmente dependen de si se incluye el proceso de metamorfosis o no. Sin embargo, dada la amplia gama de comportamientos

mostrados por los organismos bentónicos (por ejemplo, algunos taxones realizan su proceso de metamorfosis antes de asentarse), las definiciones específicas y 'rígidas' son contraproducentes; en este sentido, el asentamiento generalmente se utiliza para especificar que ha finalizado la fase pelágica. Por tanto, en vez de definirlo con una sola acción, podríamos considerar el asentamiento como el proceso que incluye generalmente el contacto con el sustrato, el comportamiento exploratorio, la orientación y la metamorfosis (Pawlik, 1992).

Keough y Downes (1982), por ejemplo, señalaron la importancia de distinguir entre el asentamiento y el reclutamiento un cuarto de siglo atrás; sin embargo, los términos todavía parecen ser utilizados indistintamente. Las principales razones para ello son la dificultad logística de medir las verdaderas tasas de asentamiento, sobre todo cuando se trata de larvas pequeñas o que tienden a establecerse en hábitats crípticos. El reclutamiento es un término más operacional que biológico y, en consecuencia, ha sido definido de diferentes maneras. Las definiciones de reclutamiento de invertebrados marinos bentónicos incluyen (Booth y Brosnan, 1995) (1) la presencia de juveniles después de un intervalo de tiempo especificado, (2) individuos de un tamaño específico, (3) supervivencia a través de un período de alta mortalidad precoz, (4) supervivencia a un tamaño cuando los colonos se vuelven vulnerables a los depredadores, y (5) tamaño inferior al tamaño de malla de un tamiz determinado (en estudios sobre sustrato blando, Butrman, 1987). El reclutamiento comprende los periodos de asentamiento y post-asentamiento durante un periodo de tiempo arbitrario, determinado por el momento en el que el recluta es contado por un observador (Keough y Downes, 1982).

Las diferencias en el tiempo de intervalo en el reclutamiento son inevitables debido a las diferencias entre los ciclos de vida, así como entre la esperanza de vida entre unas especies y otras. Por ejemplo, no sería razonable comparar una lapa que alcanza la madurez en seis semanas y un coral de crecimiento lento que puede vivir más de 20 años antes de ser un recluta en el mismo intervalo de tiempo. Además, el intervalo de tiempo antes de un recluta poder ser contado por un observador (Keough y Downes, 1982) será distinto entre las diferentes especies debido a la variabilidad en el tamaño inicial y en la tasa de crecimiento (Rumrill, 1989), y también por las diferencias en nuestra capacidad de muestrear los diferentes hábitats.

En resumen, la colonización de los hábitats marinos por organismos con fase larvaria planctónica implican tres fases: desarrollo (incluida la dispersión como forma planctónica), la prueba de aceptabilidad del hábitat para ver su aceptación, y el asentamiento (Underwood, 1979). Para los invertebrados sésiles, la última fase también incluye la fijación al sustrato y la metamorfosis. Es importante destacar que es poco probable que estos organismos sean detectados fácilmente ya que poseen un tamaño pequeño, pueden encontrarse en hábitats crípticos, etc. Además, existe una cuarta "fase", que se define desde que el organismo es contado por un observador. Esta fase puede durar desde horas a meses (Scheltema, 1974), y no se trata de una fase real del ciclo de vida del organismo, simplemente una fase determinada por las limitaciones del observador. El número de organismos que pasan a través de la cuarta fase se denomina reclutamiento, mientras que el número que alcanza la tercera fase se denomina asentamiento. Por tanto, el reclutamiento está compuesto por las etapas post-larvares y juveniles, mientras que el asentamiento solo envuelve estadios larvares (Keough y Downes, 1982) (Fig. 1.1).



Fig. 1.1 Diagrama de los procesos de colonización: asentamiento y reclutamiento.

➤ 1.2 COMPORTAMIENTO EN EL ASENTAMIENTO

Durante el asentamiento, las larvas deben entrar en contacto con un sustrato adecuado en el cual fijarse. Dentro de los diferentes tipos de larvas, podemos encontrar las planctotróficas, que son aquellas que poseen larvas muy longevas con un aparato digestivo funcional y que, por tanto, pueden alimentarse durante su etapa planctónica (alimentación a base de algas microscópicas, diatomeas o pequeños organismos en general); las larvas lecitotróficas, por otra parte, son aquellas que mantienen en su organismo reservas lipídicas y por tanto, no se alimentan durante su etapa plantónica, tan solo usan la vía plantónica para su dispersión.

Por norma general, los sustratos duros están distribuidos de una manera más irregular que los sustratos blandos. Por tanto, la selección específica de un lugar determinado para el asentamiento es de suma importancia, y las larvas de invertebrados marinos han desarrollado complejos patrones de comportamiento, incluyendo habilidades discriminatorias para garantizar que el asentamiento se produzca en el hábitat propicio para garantizar su supervivencia, crecimiento y futura reproducción.

El asentamiento de larvas de invertebrados marinos ha sido mejor caracterizado en el intermareal, como en el caso de los balanos. El trabajo de Crisp y Meadows (1963), demostró el comportamiento exploratorio de *Semibalanus balanoides*, el cual busca un lugar idóneo para su asentamiento en tres fases consecutivas: amplia exploración, exploración específica e inspección. Estas fases son anteriores a la fijación definitiva al sustrato y a la metamorfosis (Knight-Jones, 1953; Crisp y Meadows, 1963). El hecho de que las larvas de invertebrados, encuentren o no, un sustrato adecuado para su asentamiento, puede ser un mecanismo lo suficientemente importante como para determinar que el asentamiento se produzca o no en un entorno determinado. Para los invertebrados que habitan sobre sustratos duros, el hecho de no asentarse sobre material blando es, por ejemplo, un motivo de selección y rechazo a ese sustrato.

El hecho de seleccionar un sustrato para el asentamiento, como el rechazo del mismo, puede ser una estrategia de asentamiento (Berntsson *et al.*, 2004). Aunque los colonos rechazan hábitats de baja calidad, el

comportamiento del asentamiento es muy variable y en ocasiones las larvas colonizan lo que parecen ser hábitats de baja calidad. ¿A qué es debida esta variación? ¿Porqué algunos colonos aceptan unas señales sobre otras? Raimondi y Keough (1990) sugieren que la producción de larvas que tienen un comportamiento de asentamiento uniforme no es necesariamente la mejor estrategia para garantizar la supervivencia. De este modo, si los nuevos colonos no son capaces de evaluar la calidad del sustrato donde asentarse, ya sea porque las señales que detecta no son fiables o porque el sustrato elegido sufrirá cambios drásticos a lo largo del tiempo, significará por tanto que, en ocasiones, los nuevos colonos podrían asentarse en un hábitat desfavorable. Raimondi y Keough (1990) especularon que, al evitar poner todas sus larvas en un mismo hábitat, los reproductores minimizan la probabilidad de una pérdida catastrófica de toda la descendencia. Estudios teóricos apoyan esta especulación y, más recientemente, algunos estudios han demostrado como algunos reproductores producen una descendencia con un comportamiento en su dispersión y asentamiento variable (Krug, 2001; Toonen y Pawlik, 2001a).

La variabilidad en el comportamiento del asentamiento no es la única fuente de variación. Un estudio durante 50 años de comportamiento larvario ha hecho volver a tener en cuenta la hipótesis de la "larva desesperada" (Toonen y Pawlik, 2001b). Numerosos estudios durante la década de 1950, observaron que las larvas de mayor edad aceptaban hábitats de menor calidad (Knight-Jones 1951, 1953). Trabajos más recientes sugieren que este cambio de comportamiento durante su etapa de asentamiento se observa típicamente en especies con etapa larvaria sin alimentación; por tanto, a medida que sus reservas nutricionales se van agotando se vuelven "larvas desesperadas" (Botello y Krug, 2006; Elkin y Marshall, 2007).

Para las larvas que sí se alimentan durante la fase planctónica, e inmediatamente después de asentarse, la situación es más compleja, ya que la supervivencia depende directamente de la disponibilidad de alimento inmediatamente después del asentamiento (Elkin y Marshall, 2007). Por tanto, la edad y el estado nutricional de las larvas son dos de los elementos más importantes para determinar el comportamiento del asentamiento.

1.3 INTERACCIONES FÍSICAS Y BIOLÓGICAS DURANTE EL ASENTAMIENTO

Gaines *et al.*, (1985) consideran que la estructura de una comunidad, determinada por el asentamiento y reclutamiento, está directamente relacionada con el suministro de larvas y con la cantidad de espacio disponible. Sin embargo, los factores físicos y biológicos determinan que la realidad sea mucho más compleja. Por ejemplo, Minchinton (1997) demostró, para *Galeolaria caespitosa*, que el reclutamiento está directamente relacionado con la proximidad de sus congéneres, más que con la disponibilidad de espacio.

En el momento del asentamiento, las larvas están expuestas a un amplio rango de factores físicos y biológicos, a los cuales no han sido expuestas durante su etapa pelágica. Un indicador muy importante para determinar la idoneidad del hábitat para el asentamiento de las larvas es la presencia de adultos conespecíficos (Fig. 1.2). Numerosos estudios realizados en laboratorio han demostrado la importancia de las señales que transmiten organismos de la misma especie en el asentamiento de las larvas (Knight-Jones, 1953; Crisp y Meadows, 1962), pudiendo inducir a un asentamiento gregario. Los trabajos de campo realizados han demostrado que tales indicadores tienen efectos muy importantes en los patrones naturales de asentamiento y reclutamiento de balanos, bivalvos, etc. (Raimondi, 1988b; Hills y Thomason, 1996). El asentamiento gregario entre conespecíficos conlleva muchas ventajas, pero también pueden darse casos de canibalismo/competencia de las larvas asentadas por parte de los organismos adultos. La demostración de estos efectos en el campo son muy raras y equívocas, aunque Navarrete y Wieters (2000) realizaron experimentos manipulando el medio natural para demostrar estos efectos en algunas especies sésiles.

Otra señal biológica es la presencia de microorganismos, como diatomeas o cianobacterias, que cubren la superficie de los sustratos intermareales. Estos microorganismos proporcionan una interfaz entre el sustrato y la columna de agua, y también sirve de punto de fijación para las larvas. Estos microorganismos favorecen el asentamiento de larvas de invertebrados (Strathmann *et al.*, 1981; Todd y Keough, 1994; Qian *et al.*, 2007).

Sara García Sanz

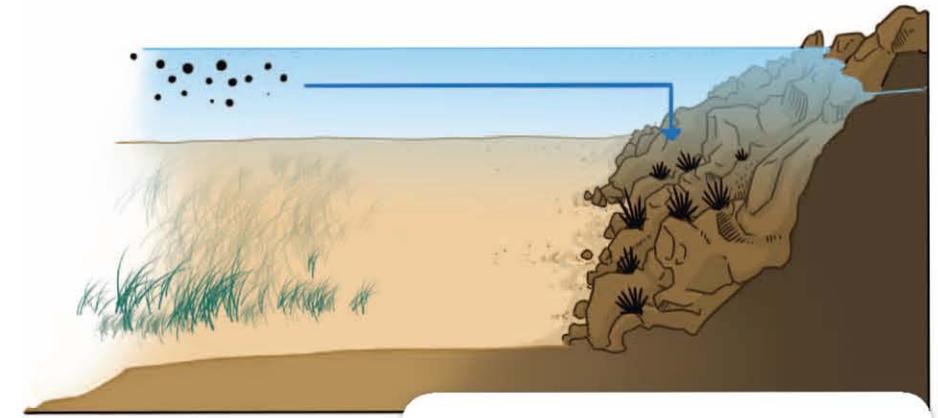


Fig. 1.2 Hábitat submareal donde observamos el efecto de organismos conespecíficos en el asentamiento.

Los trabajos experimentales sobre la influencia de factores bióticos han aportado grandes conocimientos sobre las capacidades discriminatorias de las larvas de invertebrados, y sobre los patrones naturales de asentamiento larvario. Sin embargo, las observaciones realizadas sobre las respuestas de las larvas a múltiples estímulos nos proporcionan un mayor progreso en el conocimiento del asentamiento. Por ejemplo, Thompson *et al.*, (1998) mostró que algunos organismos como los cirrípedos son capaces de discriminar diferencias entre las alturas de marea e incluso entre la madurez de los microorganismos en el laboratorio; estas capacidades de discriminación resultarían difíciles de observar en condiciones de campo. Aquí, la presencia de conespecíficos (tanto adultos como recién asentados) puede ser más importante que las señales que pueda diferenciar de los microorganismos situados sobre el sustrato.

Los factores físicos de la columna de agua, como la luz, la temperatura, la salinidad, la presión y el flujo, influyen en el comportamiento de las larvas antes del asentamiento y, sin duda, influyen en los patrones de asentamiento. Un excelente ejemplo de esto es el trabajo de Larsson y Jonsson (2006), quienes muestran que las larvas de balanos de *Balanus improvisus* rechazan ambientes con un alto flujo, aunque esto suponga lugares idóneos para encontrar alimento en suspensión durante el post-asentamiento. Las características del sustrato son determinantes para el asentamiento. En el caso de larvas de invertebrados, los nuevos colonos pueden hacer una elección en función de la micro-topografía (Bertsson *et al.*, 2000), contorno superficial (Wetthey, 1986) y tipo de rocas (Raimondi, 1988a).

> 1.4 SUPERVIVENCIA Y MORTALIDAD DURANTE DEL POST-ASENTAMIENTO

El periodo inmediatamente posterior al asentamiento es sumamente importante en la vida de los organismos bentónicos. Esta transición de forma pelágica a bentónica está asociada con una alta tasa de mortalidad en invertebrados. Los nuevos colonos son, por norma general, extremadamente pequeños, y deben hacer frente a un cambio drástico en la morfología, tanto para los organismos submareales como para los intermareales, quienes además deben resistir la exposición al aire pocas horas después del asentamiento. En una revisión bibliográfica sobre la mortalidad de juveniles de invertebrados marinos bentónicos, Gosselin y Qian (1997) mostraron que los altos niveles de mortalidad poco después del asentamiento eran comunes para una amplia gama de especies, con una treintena de estudios que reportaban hasta una mortalidad del 90% durante el periodo juvenil. Algunos ejemplos de estas altas tasas de mortalidad son por ejemplo *Diplosoma similis*, con una mortalidad del 90% de los juveniles durante los primeros 16 días (Stoner, 1990) y *Strongylocentrotus purpuratus*, con una mortalidad del 50-80% de los juveniles en los primeros 24 días tras el asentamiento (Rowley, 1990) (Fig. 1.3).

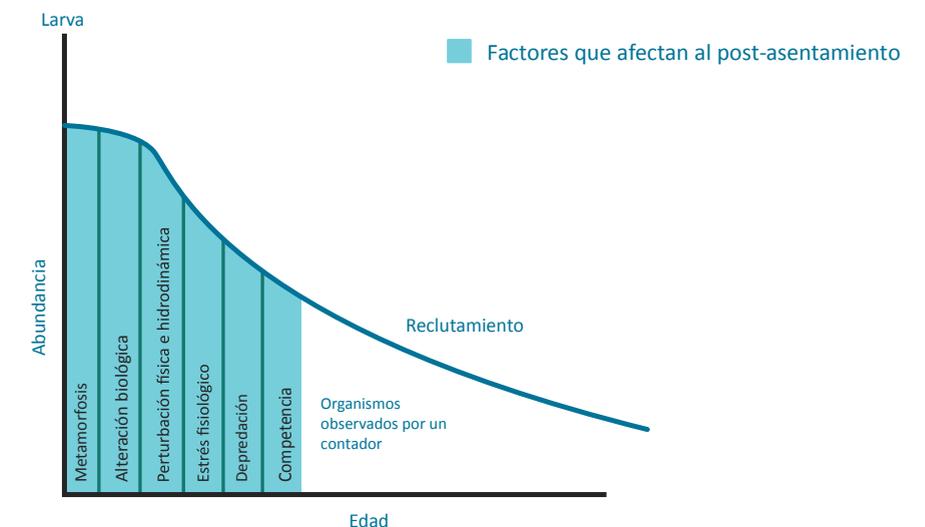


Fig. 1.3 Factores que afectan a la mortalidad de post-larvas, en función de la abundancia y la edad.

1.4.1 Retraso en la metamorfosis

Estudios realizados en el laboratorio han mostrado que un retraso en la metamorfosis de los juveniles de *Capitella* spp. (Pechenik y Cerulli, 1991) reduce su supervivencia, y parece que reduce la tolerancia al estrés en dólares de arena como *Dendraster excentricus* y *Echinarachinus parma* (Highsmith y Emllet, 1986). Una vida larvaria muy extensa también puede afectar a la supervivencia juvenil y a su bienestar en algunos aspectos. A diferencia de las larvas planctotróficas, las larvas lecitotróficas pueden experimentar agotamiento de los nutrientes almacenados si se produce un retraso de la metamorfosis (Miller, 1993). Las consecuencias de un periodo larvario prolongado para la mortalidad en el post-aseñamiento dependerán de cuán frecuentemente ocurre y cómo afecta a la supervivencia de los juveniles naturalmente.

1.4.2 Alteración biológica

La ingesta accidental de organismos larvarios por herbívoros como lapas, litorínidos y erizos ha sido documentada como una causa de mortalidad tras el post-aseñamiento, reduciendo el reclutamiento de balanos, lapas, ascidias y corales (Hunt y Scheibling, 1997). La vulnerabilidad frente a estos herbívoros puede disminuir con el tamaño (edad) (Miller y Carefoot, 1989; Safriel *et al.*, 1994) y con la heterogeneidad de sustrato (Denley y Underwood, 1979; Sammarco, 1980; Miller y Carefoot, 1989;). Una baja densidad de herbívoros puede influir positivamente en la abundancia (Petraitis, 1983), supervivencia (Creese, 1982), o condición (Sammarco, 1980) de reclutas.

En sustratos duros, las alteraciones biológicas producidas por organismos distintos a los herbívoros no han sido tan estudiadas; sin embargo, Davis (1988) encontró que numerosos cangrejos eran responsables de la mortalidad de la ascidia *Podoclavella moluccensis* debido a que eran pisoteados. En la zona intermareal, algas fucoides pueden tener efectos tanto positivos como negativos sobre el asentamiento de balanos (Dayton, 1971; Hawkins, 1983 y sus referencias). Otras causas biológicas indirectas son debidas a la sepultura de organismos en superficies arenosas o fangosas, tal y como Cummings *et al.*, (1996) demuestran, donde el tubo construido por el poliqueto *Boccardia syrtis* disminuye la supervivencia de los juveniles de algunos bivalvos en el laboratorio, interrumpiendo su alimentación.

1.4.3 Perturbaciones físicas e hidrodinámicas

Las perturbaciones físicas han sido relativamente poco estudiadas como causa de la mortalidad de invertebrados marinos recién asentados. Connell (1961) encontró que la tasa de mortalidad de algunas especies aumentaba con las tormentas, especialmente en lugares expuestos más que en microhábitats protegidos y con grietas. Eckman (1987) determinó que la velocidad de la corriente afecta a la supervivencia del post-aseñamiento de algunos bivalvos, tanto positiva como negativamente. La supervivencia de *A. irradians* fue menor en regiones con alta velocidad de corriente, posiblemente debido a que los reclutas fueron desplazados (Eckman, 1987). La supervivencia de nuevos colonos de la oreja de mar *Haliotis iris* trasplantados al medio natural fue mayor en lugares profundos que en sustratos más someros, posiblemente debido a una menor acción del oleaje (McShane y Naylor, 1995).

1.4.4 Estrés fisiológico

Los invertebrados marinos recién asentados son, en general, más susceptibles al estrés fisiológico que los juveniles y adultos (Hatton, 1938; Foster, 1971; Branch, 1975; Mills y Fish, 1980; Olson, 1983; Dungan, 1985; Baker y Mann, 1992; Gosselin y Chia, 1995). Las mayores tasas de mortalidad se producen en la zona intermareal, donde las tensiones físicas son factores particularmente limitantes. La emersión durante periodos de bajamar, está asociado con el estrés. La evidencia sugiere que la desecación es un factor muy importante en la mortalidad de las primeras etapas de vida, incluyendo incluso a lapas (Branch, 1975), balanos (Denley y Underwood, 1979) y litorínidos (Behrens, 1972). Aquellos organismos que se depositan por encima del límite de su distribución en edad adulta generalmente mueren (Hatton, 1938; Foster, 1971; Denley y Underwood, 1979; Strathmann y Branscomb, 1979; Raimondi, 1988a, 1991). Los procesos de sedimentación también son una causa de mortalidad en organismos recién asentados. Las variaciones en la temperatura y la salinidad extrema también producen altas tasas de mortalidad de nuevos colonos. En el caso de especies estuarinas, los periodos de anoxia o hipoxia, también pueden ser una fuente de mortalidad durante el post-aseñamiento (Baker y Mann, 1992).

1.4.5 Depredación

Los organismos móviles recién asentados poseen numerosos depredadores. Se han realizado muchos estudios en laboratorio para determinar esos depredadores (Highsmith, 1982; Gosselin y Chia, 1995). Es evidente que el tamaño de la presa también es un factor determinante, y la depredación disminuye con el aumento del tamaño de las mismas (Bisker y Castagna, 1987; Eggleston, 1990).

1.4.6 Competencia por el espacio y alimento

Es evidente, que la superpoblación de algunas especies puede disminuir la proliferación de otras, ya sea por la poca disponibilidad de espacio para su asentamiento, o por la falta de alimento (Osman *et al.*, 1989; Zajac *et al.*, 1989). En hábitats submareales, la acción ramoneadora de diferentes invertebrados (moluscos, equinodermos, peces, etc.) disminuye la superficie de sujeción de los nuevos colonos (Hawkins y Hartnoll, 1983).

Además de centrarnos en los factores que determinan la mortalidad, otro enfoque para determinar los patrones de asentamiento es determinar aquellas condiciones que favorecen la supervivencia de los nuevos colonos. Por ejemplo, la complejidad de la topografía no solo puede favorecer el asentamiento, sino que además proporciona refugio ante depredadores y ante el estrés físico (Lubchenco, 1983; Jenkins *et al.*, 1999).

> 1.5 IMPORTANCIA DE LOS PATRONES DE ASENTAMIENTO Y RECLUTAMIENTO

En los últimos 15 años, la comprensión sobre la variabilidad en los procesos de asentamiento y reclutamiento de invertebrados marinos bentónicos, y su papel en la dinámica de poblaciones y de la comunidad, se ha incrementado considerablemente (Hunt y Scheibling, 1998). Se ha demostrado que las variaciones en el reclutamiento afectan a las interacciones entre especies, (Sutherland y Ortega, 1986), la depredación (Fairweather, 1988; Menge *et al.*, 1994; Robles *et al.*, 1995) y otros procesos a nivel de la comunidad en las costas rocosas (Booth y Brosnan, 1995), y existe además, una creciente evidencia de que el tamaño de la población adulta está limitada por el reclutamiento de especies sobre sustratos duros tanto en el intermareal (Connell, 1985; Sutherland, 1987, 1990; Menge y Farrell, 1989; Raimondi, 1990; Menge, 1991) como en hábitats submareales (por ejemplo, Hughes, 1990; Karlson y Levitan, 1990).

En consecuencia, numerosos modelos de dinámica de poblaciones (Roughgarden *et al.*, 1985; Roughgarden e Iwasa, 1986; Alexander y Roughgarden, 1996) y la organización de la comunidad en fondos rocosos (Menge y Sutherland, 1987) incorporan la variabilidad del reclutamiento como un factor limitante. Sin embargo, el reclutamiento como factor limitante ha sido menos estudiado en comunidades sobre fondos blandos (Peterson y Summerson, 1992; Peterson *et al.*, 1996; Butler y Herrnkind, 1997). Una revisión de Olafsson *et al.*, (1994) llegó a la conclusión de que el suministro de larvas generalmente no es limitante, por lo que probablemente no es un factor determinante de los patrones de distribución y abundancia de especies en hábitats sedimentarios. Sin embargo, las interacciones entre adultos y colonos/reclutas se ha demostrado que afectan a las tasas de reclutamiento (Peterson, 1982; Peterson y Black, 1993; Olafsson *et al.*, 1994; Thrush *et al.*, 1996) y puede limitar la densidad de la infauna (Thorson, 1966; Woodin, 1976; Peterson, 1979).

➤ 1.6 GENERALIDADES DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO

Las Islas Canarias se encuentran localizadas en el Atlántico Noreste, entre los 27°-29° de latitud Norte y 14°-18° longitud Oeste. El Archipiélago consta de siete islas mayores, cuatro islotes menores y numerosos roques que afloran del agua. Se trata de un archipiélago formado por islas oceánicas, cuya característica principal es que afloran del océano a partir de sus edificios, y son totalmente independientes del continente. Estos edificios poseen una profundidad media de 3.500 m, alcanzando su máximo en 4.000m (Carracedo, 1988; Carracedo *et al.*, 2001). Debido a la naturaleza volcánica de las islas, los edificios que las conforman tienen una pendiente significativa, por tanto, las plataformas de las islas (fondos poco profundos con una pendiente moderada entre los 0-100 m de profundidad) son limitadas en comparación con su superficie terrestre (Mitchell, 1998; Masson *et al.*, 2002). La extensión de las plataformas de las islas depende en gran medida de la edad geológica de las mismas y de las características físico-químicas de los materiales que la conforman. El tamaño de la plataforma varía de una isla a otra, pero de forma general, presentan un desarrollo en las caras norte debido a que están más expuestas a los agentes erosivos (Mitchell *et al.*, 2003).

La morfología de la costa y la plataforma es muy variable en todo el archipiélago canario, e incluso en cada isla. Las playas de origen orgánico son muy frecuentes, pero los acantilados y las playas de guijarros son también muy frecuentes y se pueden observar también plataformas intermareales de pequeña amplitud. En las plataformas sumergidas dominan los fondos arenosos, un patrón que aumenta con la profundidad debido a que la sedimentación se ve favorecida por la reducción de la hidrodinámica con la profundidad.

Desde el punto de vista oceanográfico, las Islas Canarias son una región de gran interés debido a la interacción entre el afloramiento costero africano, la corriente fría de Canarias, que es la extensión natural de la Corriente de Azores (Stramma, 1984), el oleaje y los vientos alisios (Fig. 1.4). La combinación de estos fenómenos crea un complejo mosaico de ambientes en el archipiélago, con particularidades físicas y químicas en sus aguas. Estos procesos moderan las temperaturas del archipiélago; de lo contrario serían más altas (Brito *et al.*, 1984; Aguilera *et al.*, 1994; Fernández-Palacios *et al.*, 2001a-b). Las aguas del archipiélago se encuentra en el límite oriental del giro subtropical del

Sara García Sanz

Atlántico Norte, que ocupa una posición intermedia entre las aguas ricas del afloramiento de la costa noroeste de África y las aguas cálidas y oligotróficas del océano abierto, dando lugar a la denominada zona costera de transición (Braun y Molina, 1988; Barton *et al.*, 1998; Barton y Arístegui, 2004).

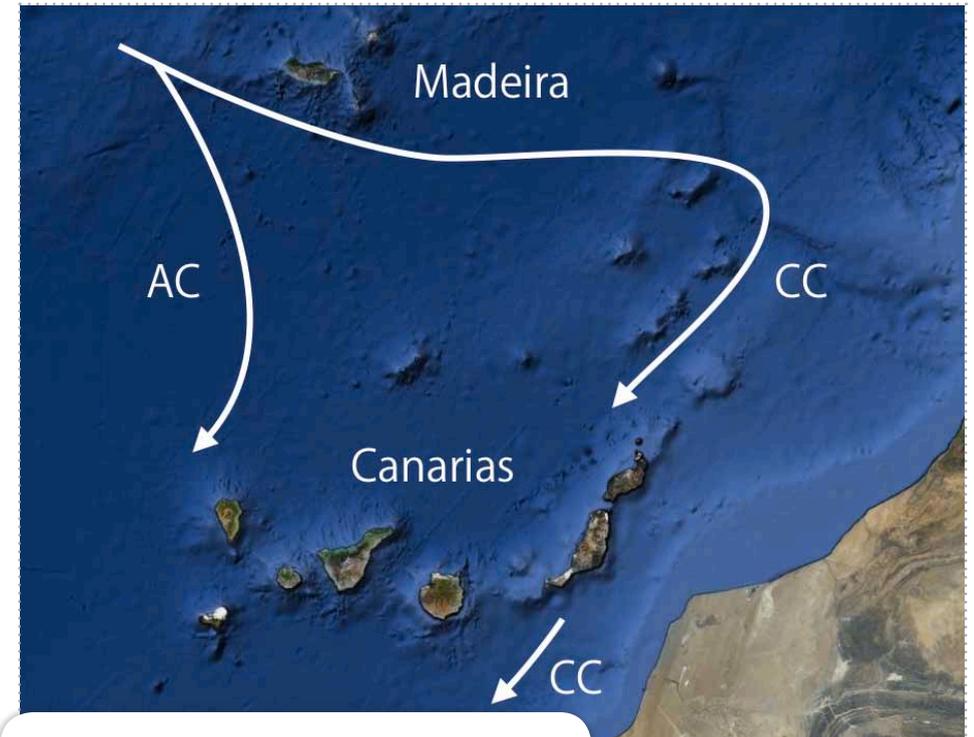


Fig. 1.4. Mapa de la región de las Islas Canarias con el patrón de corrientes (AC= Corriente de Azores, CC= Corriente fría de Canarias). Redibujado de Sprengel *et al.*, 2000.

Patrones de colonización de organismos bentónicos en hábitats litorales de Gran Canaria

El régimen climático de las islas se caracteriza por el predominio de los vientos alisios del noroeste que afecta a las islas cuando están bajo la influencia del anticiclón de las Azores. Estos vientos tienen una velocidad media de 20-22 km/h. No son constantes durante todo el año y sufren grandes variaciones estacionales, y los niveles máximos se observan en invierno y primavera (Marzol, 1988). La estacionalidad en las aguas del archipiélago no es tan marcada como en las zonas templadas, debido a su situación subtropical. Así, ésta se manifiesta por una estratificación de las capas superficiales de la columna de agua relativamente fuerte y un máximo de clorofila en profundidad durante la mayor parte del año (Hernández-León *et al.*, 2007). La termoclina estacional se rompe durante el invierno, cuando el agua de superficie se enfría ($<18.5^{\circ}\text{C}$), impulsando el flujo de nutrientes hacia la zona eufótica. Este proceso deriva en la formación del denominado *bloom* de finales de invierno (De León y Braun, 1973; Braun, 1980) durante el que se incrementan los valores de clorofila y de producción primaria. Con respecto al régimen de mareas, es semidiurna tal y como ocurre para el resto de la región del Atlántico, con dos mareas altas y dos mareas bajas cada día con la misma amplitud, experimentando un cambio durante el año.

1.6.1 Generalidades de la isla de Gran Canaria

Gran Canaria es una de las islas mayores del Archipiélago Canario (Fig. 1.5), situada a $28-29^{\circ}\text{N}$, entre la isla de Tenerife y Fuerteventura en una zona de transición entre las aguas orientales del archipiélago, frías y ricas en nutrientes, y las occidentales, más cálidas y pobres.

Una importante proporción de especies son comunes en la costa africana, cuyas larvas son transportadas a través de filamentos del afloramiento sahariano (Bécognée *et al.*, 2006; Moyano *et al.*, 2009).

La generación de remolinos ciclónicos a sotavento, por efecto de los vientos alisios, provoca fenómenos de upwelling especialmente significativos al noroeste y suroeste insular, que suponen un incremento notable de la producción de fitoplancton, lo que sumado a la amplitud de plataforma hacen de este sector uno de los más productivos de Canarias.



Fig. 1.5 Localización de la isla de Gran Canaria en el archipiélago de Canarias.

Los fondos marinos son altamente complejos y heterogéneos, y albergan diversas comunidades biológicas, tanto de interés ecológico como científico. El litoral de Gran Canaria destaca por sus contrastes, predominando las costas rocosas al norte y oeste, mientras que al sur imperan las costas bajas y arenosas.

Podemos encontrar cuatro principales hábitats submareales en la costa: 'sebadales', constituidas principalmente por *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson (Fig. 1.6a), (Barberá *et al.*, 2005), y fondos arenosos sobre sustrato blando (Fig. 1.6b); así como "blanquizales", generados principalmente por las altas densidades del erizo de mar *Diadema africanum* (Tuya *et al.*, 2004) (Fig. 1.6c) y bosques de macroalgas (principalmente constituidos por algas pardas frondosas pertenecientes a los géneros *Cystoseira*, *Sargassum*, *Lobophora* y *Dyctiota* (Tuya *et al.*, 2004) en sustratos rocosos (Fig. 1.6d).



Fig. 1.6 Hábitats submareales en costas de la isla de Gran Canaria, incluyendo: sustrato blando: (a) seadales y (b) arenales; sustrato rocoso: (c) blanquiazal y (d) parches de macroalgas.

Patrones de colonización de organismos bentónicos en hábitats litorales de Gran Canaria

> 1.7 ANTECEDENTES

El conocimiento de los procesos de colonización: asentamiento y reclutamiento, de invertebrados marinos en las Islas Canarias es muy limitado. Recientemente, se han realizado tesis doctorales sobre la distribución espacio-temporal de larvas planctónicas de decápodos (Landeira, 2010) y de ictioplancton (Moyano, 2009). Sin embargo, se tiene poco conocimiento de la llegada de estas larvas a la costa.

Los colectores artificiales mimetizan micro-hábitats marinos y ofrecen una oportunidad única para estudiar los patrones de colonización de comunidades faunísticas (Kaufman *et al.*, 1992), habiéndose realizado estudios del asentamiento en hábitats bentónicos utilizando unidades de tamaño y forma estándar (Vimstein y Curran, 1986; Sogard, 1989; Nakamura *et al.*, 2003; Upston y Booth, 2003; Irving *et al.*, 2007). Por ejemplo, los colectores artificiales han sido usados para evaluar variaciones espacio-temporales de larvas de peces (Doherty, 1987; Milicich *et al.*, 1992), para determinar patrones de asentamiento de erizos (Ebert *et al.*, 1994; Balch *et al.*, 1998), moluscos (Avendaño, 2007) y crustáceos como cangrejos (Paula *et al.*, 2006; Vinuesa *et al.*, 2011) y langostas (Morgan *et al.*, 1982; Quinn y Kojis, *et al.*, 1997; Butler *et al.*, 2005).

Estas estructuras artificiales pueden ser de distinto tamaño, material y arquitectura. Su diseño varía, pero en general son de dos tipos: (a) los que imitan las oquedades y grietas de los sustratos rocosos (Fig. 1.7a), y (b) los que se asemejan a una vegetación densa (Fig. 1.7b). Estos colectores han sido utilizados, por norma general, suspendidos en la columna de agua (por ejemplo, Rabalais *et al.*, 1995). Sin embargo, para la determinación de moluscos, los colectores utilizados suelen depositarse de forma horizontal sobre los fondos arenosos (Peterson *et al.*, 1996) (Fig. 1.7c).

Sara García Sanz

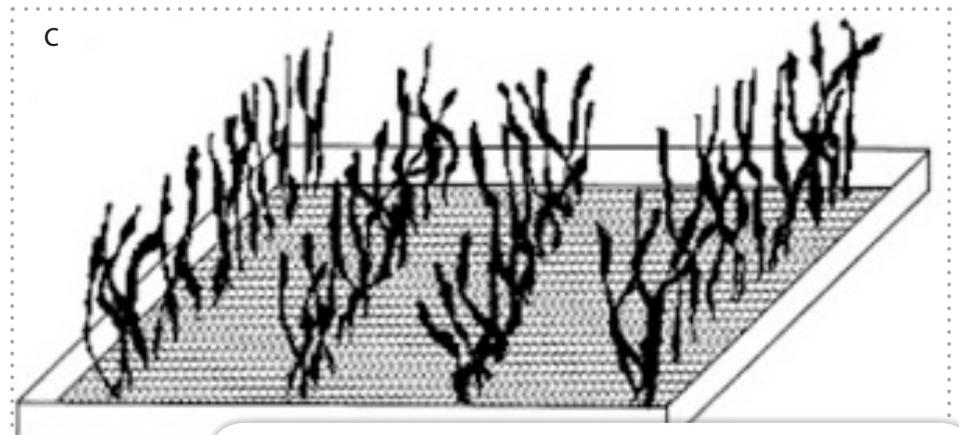
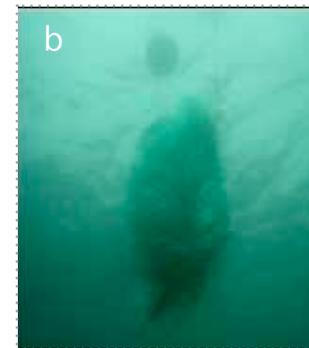


Fig 1.7 Tipos de colectores: (a) los que imitan oquedades y grietas de sustratos rocosos, (b) los que se asemejan a vegetación densa y (c) colectores utilizados sobre los fondos arenosos.

Los únicos estudios previos en Canarias mediante el uso de estos colectores artificiales son los realizados por Hernández *et al.*, (2003, 2006, 2010), en la isla de Tenerife, para el estudio de patrones temporales de asentamiento de *Diadema africanum*. En su estudio, Hernández *et al.*, (2006) depositó, mensualmente, colectores en blanquiales de dos localidades de la isla de Tenerife. El tipo de colector utilizado consistió en cien bolas de 3,9 cm de diámetro, originalmente usados como filtros en los tanques de peces (bio-filtros) (Fig. 1.8a), dentro de una malla de 50 x 50 cm suspendida por una cuerda en la columna de agua a 1,5 m del fondo (Fig. 1.8b). Estos colectores simulaban oquedades y grietas oscuras donde las larvas podrían depositarse. Los resultados de este estudio han proporcionado satisfactoriamente los conocimientos sobre dichos patrones de asentamiento de *Diadema africanum* en la isla de Tenerife.

Sin embargo, poco o nada se sabe sobre los procesos de colonización (asentamiento y reclutamiento) en los diferentes hábitats submareales en la isla de Gran Canaria para diferentes grupos taxonómicos simultáneamente. Estos conocimientos nos permitirán determinar si estos procesos se ven afectados por la composición estructural del hábitat, la temporalidad y estacionalidad, así como otros factores que también pueden repercutir en los nuevos colonos.

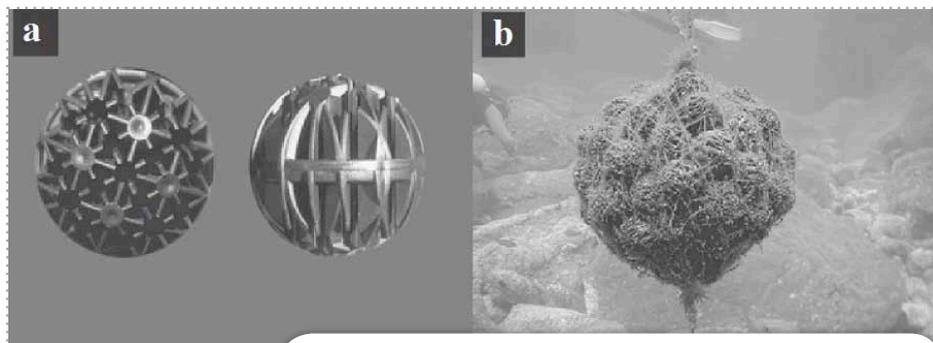


Fig. 1.8 Colector creado por biofiltros (a) utilizado en el estudio realizado por Hernández *et al.*, (2006) (b).

> 1.8 OBJETIVOS

Capítulo 2: Evaluar si la complejidad estructural de sustratos artificiales afecta a los patrones de colonización de post-larvas en hábitats submareales dispuestos en mosaicos.

Capítulo 3: Contrastar si la intensidad de la colonización de organismos bentónicos en una pradera marina difieren entre el día y la noche, así como, entre diferentes fases lunares.

Capítulo 4: Conocer si los patrones de reclutamiento de los equinoideos: *Diadema africanum*, *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*, difieren entre estaciones a lo largo de un ciclo anual y entre cuatro hábitats adyacentes distribuidos en mosaico: praderas de algas y 'blanquiales' sobre fondos rocosos, y parches de arena y 'sebadales' en fondos arenosos.

Capítulo 5: Determinar la variación estacional en los patrones de colonización de gasterópodos prosobranquios en una matriz de cuatro hábitats distribuidos en mosaico: praderas de algas y 'blanquiales' sobre fondos rocosos, y parches de arena y 'sebadales' en fondos arenosos.

Capítulo 6: Estudiar si la variación estacional en los patrones de colonización de crustáceos decápodos difiere entre estaciones a lo largo de un ciclo anual y entre cuatro hábitats adyacentes distribuidos en mosaico: praderas de algas y 'blanquiales' sobre fondos rocosos, y parches de arena y 'sebadales' en fondos arenosos.

➤ 1.9 BIBLIOGRAFÍA

Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Fernández-Palacios, J.M., Rodríguez, A., Sabaté, F., Sánchez, J. 1994. Canarias, economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus (ed.), Islas Canarias, La Laguna. 361 pp.

Alexander, S.E., Roughgarden, J. 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. *Ecological Monographs*, 66: 259-2.

Anderson, M.J., Underwood, A.J. 1997. Effects of gastropod grazers on recruitment and succession of an estuarine assemblage: a multivariate and univariate approach. *Oecologia*, 109: 442-453.

Avendaño, M., Cantillán, M., Thouzeau, G., Peña, J. 2007. Artificial collection and early growth of spat of the scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), in La Rinconada Marine Reserve, Antofagasta, Chile. *Scientia Marina*, 71: 197-205.

Baker, S.M., Mann, R. 1992. Effects of hypoxia and anoxia on larval settlement, juvenile growth, and juvenile survival of the oyster *Crassostrea virginica*. *Biological Bulletin*, 182: 265-269.

Balch, T., Scheibling, R.E., Hars, L.G., Chester, C.M., Robinson, S.M.C. 1998. Variation in settlement of *Strongylocentrotus droebachiensis* in the northwest Atlantic: effects of spatial scale and sampling method. In: Mooi, R., Telford, M. (eds.) Echinoderms: San Francisco. AA Balkema, Rotterdam, pp. 555-560.

Barberá, C., Tuya, F., Boyra, A., Sánchez-Jerez, P., Blanch, I., Haroun, R.J. 2005. Spatial variation in the structural parameters of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows in the Canary Islands: a multiscaled approach. *Botánica Marina*, 48: 122-126.

Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Cantón, M., Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., Almeida, C., Almunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escánez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Laatzee, F., Molina, R., Montero, M.F., Navarro-Pérez, E., Rodríguez, J.M., Van Lenning, K., Vélez, H., Wild, K. 1998. The transition zone of Canary Current up-welling region. *Progress in Oceanography*, 41: 455-504.

Barton, E.D., Arístegui, J. 2004. The Canary Islands coastal transition zone-upwelling eddies and filaments. *Progress in Oceanography*, 62: 67-69.

Bécognée, P., Moyano, M., Almeida, C., Rodríguez, J.M., Fraile-Nuez, E., Hernández-Guerra, A., Hernández-León, S. 2009. Mesoscale distribution of clupeoid larvae in an upwelling filament trapped by a quasi-permanent cyclonic eddy off Northwest Africa. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56: 330-343.

Behrens, S. 1972. The role of wave impact and desiccation on the distribution of *Littorina sitkana* Philippi. *Veliger*, 15: 129-132.

Berntsson, K.M., Jonsson, P.R., Lejhall, M., Gatenholm, P. 2000. Analysis of behavioural rejection of micro-textured surfaces and implications for recruitment by the barnacle *Balanus improvisus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251: 59-83.

Berntsson, K.M., Jonsson, P.R., Larsson, A.I., Holdt, S. 2004. Rejection of unsuitable substrata as a potential driver of aggregated settlement in the barnacle *Balanus improvisus*. *Marine Ecology Progress Series*, 275: 199-210.

Bisler, R., Castagna, M. 1987. Predation on single spat oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin) by blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun and mud crabs *Panopeus herbstii* Milne-Edwards. *Journal of Shellfish Research*, 6: 37-40.

Booth, D.J., Brosnan D.M. 1995. The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef communities, In: Begon, M., Fitter, A.H. (eds.) *Advances in ecological research*. Academic Press, San Diego, pp. 309-385.

Botello, G., Krug, P.J. 2006. Desperate larvae revisited: age, energy and experience affect sensitivity to settlement cues in larvae of the gastropod *Alderia sp.* *Marine Ecology Progress Serie*, 312: 149-159.

Branch, G.M. 1975. Ecology of *Patella* species from the Cape Peninsula, South Africa IV Desiccation. *Marine Biology*, 32: 179-188.

Braun, J.G. 1980. Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 5: 147-154.

Braun, J., Molina, M. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. En varios autores, Geografía de Canarias (2ª ed.). Vol I. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.

Brito, A., Cruz, T., Moreno, E., Pérez, J.M. 1984. Fauna Marina de las Islas Canarias. In: Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario. Ed. Edirca. Las Palmas de G.C. pp. 42-65.

Butler, M.J., Herrnkind, W.F. 1997. A test of recruitment limitation and the potential for artificial enhancement of spiny lobster (*Panulirus argus*) populations in Florida. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 452-463.

Butler IV, M.J., Dolan II, T.W., Hunt, J.H., Rose, K.A., Herrnkind, W.F. 2005. Recruitment in degraded marine habitats: a spatially explicit, individual-based model for spiny lobster. *Ecological Applications*, 15: 902-918.

Butman, C.A. 1987. Larval settlement of soft sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, 25: 113-165.

Carracedo, J.C. 1988. Marco geográfico. En varios autores, Geografía de Canarias (2ª ed.). Vol I. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 10-16.

Carracedo, J.C. 2001. Vulcanismo reciente y riesgo volcánico. In: Fernández-Palacios, J.M., Martín-Esquivel, J.L. (eds.). *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Ed. Turquesa. Sta. Cruz de Tenerife. pp. 65-76.

Chapman, M.G. 2002. Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275: 95-116.

Creese, R.G. 1982. Distribution and abundance of the acmaeid limpet, *Patelloida latistrigata* and its interaction with barnacles. *Oecologia*, 52: 85-96.

Crisp, D.J., Meadows, P.S. 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. *Proceedings of the Royal Society. Series B. Biological Sciences*, 156: 500-520.

Crisp, D.J., Meadows, P.S. 1963. Adsorbed layers: the stimulus to settlement in barnacles. *Proceedings of the Royal Society. Series B. Biological Sciences*, 158: 364-387.

Connell, J.H. 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural population of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monograph*, 31: 61-104.

Connell, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93: 11-45.

Cummings, V.J., Pridmore, R.D., Thrush, S.F. 1996. Effect of the spionid polychaete *Boccardia syrtis* on the distribution and survival of juvenile *Macoma liliiana* (Bivalvia: Tellinacea). *Marine Biology*, 126: 91-98.

Davis, A.K. 1988. Colony regeneration following damage and size-dependent mortality in the Australian ascidian *Podoclavella moluccensis* Sluiter. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 269-285.

Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monograph*, 41: 351-389.

De León, A.R., Braun, J.G., 1973. Annual cycle of primary production and its relation to nutrients in the Canary Islands waters. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 167: 1-24.

Denley, E.J., Underwood, A.J. 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 36: 269-293.

Doherty, P.J. 1987. Light traps: selective but useful devices for quantifying the distributions and abundances of larval fishes. *Bulletin of Marine Science*, 41: 423-431.

Dungan, M.L. 1985. Competition and the morphology, ecology and evolution of acorn barnacles: an experimental test. *Paleobiology*, 11: 165-173.

Ebert, T.A., Schroeter, S.C., Dixon, J.D., Kalvass, P. 1994. Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 111: 41-52.

Eckman, J.E. 1987. The role of hydrodynamics in recruitment, growth, and survival of *Argopecten irradians* (L.) and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within eelgrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 106: 165-191.

Eggleston, D.B. 1990. Foraging behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus*, on juvenile oysters, *Crassostrea virginica*: effects of prey density and size. *Bulletin of Marine Science*, 46: 62-82.

Elkin, C., Marshall, D.J. 2007. Desperate larvae: influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 143-153.

Fairweather, P.G. 1988. Consequences of supply-side ecology: manipulating the recruitment of intertidal barnacles affects the intensity of predation upon them. *Biological Bulletin (Woods Hole)*, 175: 349-354.

Fernández-Palacios, J.M., Martín Esquivel, J.L. 2001. Las islas como experimento de laboratorio. In: *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*, Fernández-Palacios, J.M., Martín-Esquivel, J.L. (eds.). Ed. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 39-44.

Fernández-Palacios, J.M. 2004. Introducción a las islas. In: *Ecología Insular / Island Ecology*, Fernández-Palacios, J.M. y Morici, C. (eds.). AEET/Cabildo Insular de La Palma. pp. 21-55.

Foster, B.A. 1971. On the determinants of the upper limit of intertidal distribution of barnacles (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Animal Ecology*, 40: 33-48.

Gaines, S., Brown, S., Roughgarden, J. 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia*, 67: 267-272.

Gaines, S.D., Bertness, M.D., 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature*, 360: 579-580.

Gosselin, L.A., Chia, F.S. 1995. Characterizing temperate rocky shores from the perspective of an early juvenile snail: the main threats to survival of newly hatched *Nucella emarginata*. *Marine Biology*, 122: 625-635.

Gosselin, L.A., Qian, P. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146: 265-282.

Hatton, H. 1938. Essais de bionomie explicative sur quelques especes intercotidales d'algues et d'animaux. *Annales de l'Institut Oceanographique*, 17: 241-348.

Hawkins, S.J. 1983. Interactions of *Patella* and macroalgae with settling *Semibalanus balanoides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 71: 55-72.

Hawkins, S.J., Hartnoll, R.G. 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 21: 195-282.

Hernandez, J.C., Gonzalez-Lorenzo, G., Garcia, N., Brito, A. 2003. Descripción de las primeras fases juveniles de la forma del Atlántico oriental del erizo *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) (Echinoidea: Diadematidae). *Vieraea*, 31: 39-44.

Hernandez, J.C., Brito, A., Cubero, E., Garcia, N., Girard, D., Gonzalez-Lorenzo, G., Falcon, J.M. 2006. Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* (Echinodermata: echinoidea) in the Canary Islands using an experimental larval collector. *Bulletin of Marine Science*, 78: 271-279.

Hernandez, J.C., Clemente, S., Girard, D., Perez-Ruzafa, A., Brito, A. 2010. Effect of temperature on settlement and postsettlement survival in a barren-forming sea urchin. *Marine Ecology Progress Series*, 413: 69-80.

Hernández-León, S., Gómez, M., Arístegui, J. 2007. Mesozooplankton in the Canary Current System: The coastal-ocean transition zone. *Progress in Oceanography*, 74, 397-421.

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

Highsmith, R.C., Emlet, R.B. 1986. Delayed metamorphosis: effect on growth and survival of juvenile sand dollars (Echinoidea: Clypeasteroidea). *Bulletin of Marine Science*, 39: 347-361.

Hills, J.M., Thomason, J.C. 1996. A multi-scale analysis of settlement density and pattern dynamics of the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series*, 138: 103-115.

Hughes, T.P. 1990. Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case study. *Ecology*, 71: 12-20.

Hunt, H.L., Scheibling, R.E. (1998). Effects of whelk (*Nucella lapillus* (L.)) predation on mussel (*Mytilus trossulus* (Gould), *M. edulis* (L.)) assemblages in tidepools and on emergent rock on a wave-exposed rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 226: 87-113.

Irving, A.D., Tanner, J.E. McDonald, B.K. 2007. Priority effects on faunal assemblages within artificial seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340: 40-49.

Jenkins, S.R., Norton, T.A., Hawkins, S.J. 1999. Settlement and post-settlement interactions between *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) and three species of furoid canopy algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236: 49-67.

Karlson, R.H., Levitan, D.R. 1990. Recruitment-limitation in open populations of *Diadema antillarum* an evaluation. *Oecologia*, 82: 40-44.

Kaufman, L., Ebersole, J., Beets, J. McLvor, C.C. 1992. A key phase in the recruitment dynamics of coral reef fishes: post-settlement transition. *Environ Biol Fishes*, 34: 109-118.

Keough, M.J., Downes, B.J., 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia (Berlin)*, 54: 348-352.

Knight-Jones, E.W. 1951. Gregariousness and some other aspects of settling behaviour of *Spirobis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 30: 201-222.

Knight-Jones, E.W. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during settling in *Balanus balanoides* and other barnacles. *Journal of Experimental Biology*, 30: 584-598.

Krug, P. 2001. Bet-hedging dispersal strategy of a specialist marine herbivore: a settlement dimorphism among sibling larvae of *Alderia modesta*. *Marine Ecology Progress Series*, 213: 177-192.

Landeira, J.M. 2010. Larvas planctónicas de crustáceos decápodos en las Islas Canarias. Tesis doctoral ULL. pp. 138.

Larsson, A.I., Jonsson, P.R. 2006. Barnacle larvae actively select flow environments supporting post-settlement growth and survival. *Ecology*, 87: 1960-1966.

Lubchenco, J., 1983. Littorina and Fucus: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology*, 64: 1116-1123.

Marzol, M.V. 1988. El clima. In: Various editors, Geografía de Canarias (2ª ed.). Vol I. Editorial Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. 157-202.

McShane, P.E., Naylor, J.R. 1995. Depth can affect post-settlement survival of *Haliotis iris* (Mollusca: Gastropoda). *Journal of Experimental Biology*, 187: 1-12.

Menge, B.A., Sutherland, J.P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, 130: 730-757.

Menge, B.A., Farrell, T.M. 1989. Community structure and inter actions webs in shallow marine hard-bottom communities: tests of an environmental stress model. In: Begon, M., Fitter, A.H., Ford, E.D., MacFadigan, A. (eds.) *Advances in ecological research*. Academic Press. London. pp. 189-262.

Menge, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 69-100.

Menge, B.A., Berlow, E.L., Blanchette, C.A., Navarette, S.A., Yarnada, S.B. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64: 249-286.

Milicich, M.J., Meekan, M.G., Doherty, P.J. 1992. Larval supply: a good predictor of recruitment of three species of reef fish (Pomacentridae). *Marine Ecology Progress Series*, 86: 153-166.

Miller, K.M., Carefoot, T.H. 1989. The role of spatial and size refuges in the interaction between juvenile barnacles and grazing limpets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 134: 157-174.

Miller, S.E. 1993. Larval period and its influence on post-larval life history: a comparison of lecithotrophy and facultative planktotrophy in the aeolid nudibranch *Phestilla sibogae*. *Marine Biology*, 117: 635-645.

Mills, A., Fish, J.D. (1980). Effects of salinity and temperature on *Corophium volutator* and *C. arenarium* (Crustacea: Amphipoda), with particular reference to distribution. *Marine Biology*, 58: 153-161.

Minchinton, T.E. 1997. Life on the edge: conspecific attraction and recruitment of populations to disturbed habitats. *Oecologia*, 111: 45-52.

Mitchell, N.C. 1998. Characterising the irregular coastlines of volcanic ocean islands. *Geomorphology*, 23: 1-14.

Mitchell, N.C., Masson, D.G., Watts, A.B., Gee, M.J.R., Urgeles, R. 2002. The morphology of submarine flanks of volcanic islands. A comparative study of the Canary and Hawaiian hotspot island. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 115: 83-107.

Mitchell, N.C., Dade, W.B., Masson, D.G. 2003. Erosion of submarine flanks of the Canary Islands. *Journal of Geophysical Research*, 108: 1-11.

Morgan, G.R., Phillips, B.F., Joll, L.M. 1982. Stock and recruitment relationships in *Panulirus cygnus*, the commercial rock (spiny) lobster of Western Australia. *U.S. Fishery Bulletin*, 80: 475-486.

Moyano, M., Rodríguez, J., Hernández-León, S. 2009. Larval fish abundance and distribution during the late winter bloom in the Canary Island waters. *Fisheries Oceanography*, 18, 51-61.

Moyano, M. 2009. Temporal and spatial distribution of the ichthyoplankton in the Canary Islands. Tesis doctoral ULPGC. pp 293.

Nakamura, Y., Horinouchi, M., Nakai, T. and Sano, M. 2003. Food habits of fishes in a seagrass bed on a fringing coral reef at Iriomote Island, southern Japan. *Ichthyological Research*, 50: 15-22.

Navarrete, S.A., Wieters, E.A. 2000. Variation in barnacle recruitment over small scales: larval predation by adults and maintenance of community pattern. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 253: 131-148.

Olafsson, E.B., Peterson, C.H., Ambrose, W.G.Jr. 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Annual Review: Oceanography Marine Biology*, 32: 65-109.

Olson, R.R. 1983. Ascidian-Prochloron symbiosis: the role of larval photoadaptations in midday larval release and settlement. *Biological Bulletin (Woods Hole)*, 165: 221-240.

Osman, R.W., Whitlatch, R.B., Zajac, R.N. 1989. Effects of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, 54: 61-73.

Paula, J., Silva, I.C., Francisco, S.M., Flores, A.A.V. 2006. The Use of Artificial Benthic Collectors for Assessment of Spatial Patterns of Settlement of megalopae of *Carcinus maenas* (L.) (Brachyura: Portunidae) in the lower Mira Estuary, Portugal. *Hydrobiologia*, 557: 69-77.

Pawlik, J.R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Annual Review: Oceanography Marine Biology*, 30: 273-335.

Pechenik, J.A., Cerulli, T.R. 1991. Influence of delayed metamorphosis on survival, growth, and reproduction of the marine polychaete *Caprellasp.* *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 151: 17-27.

Peterson, C.H. 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons. In: Livingston, R.J. (ed.) *Ecological processes in coastal and marine systems*. Plenum Press, New York, pp. 233-264.

Peterson, C.H. 1982. The importance of predation and intra and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. *Ecological Monographs*, 52: 437-475.

Peterson, C.H., Summerson, H.C. 1992. Basin-scale coherence of population dynamics of an exploited marine invertebrate, the bay scallop: implications of recruitment limitation. *Marine Ecology Progress Series*, 90: 257-272.

Peterson, C.H., Black, R. 1993. Experimental tests of the advantages and disadvantages of high density for two coexisting cockles in a Southern Ocean lagoon. *Journal of Animal Ecology*, 62: 614-633.

Peterson, C.H., Summerson, H.C., Luettich, R.A. 1996. Response of bay scallops to spawner transplants: a test of recruitment limitation. *Marine Ecology Progress Series*, 132: 93-107.

Petratis, P.S. 1983. Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms. *Ecology*, 64: 522-533.

Qian, P.Y., Lau, S.C.K., Dahms, H.U., Dobretsov, S., Harder, T. 2007. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. *Marine Biotechnology*, 9: 399-410.

Qinn, N.J., Kojis, B.L. 1997. Settlement Variations of the Spiny Lobster (*Panulirus argus*) on Witham Collector in Caribbean Coastal Waters of St. Thomas, United States Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science*, 33: 251-262.

Rabalais, N.N., Burditt, Jr.F.R., Coen, L.D., Cole, B.E., Eleuterius, C., Heck, Jr.K.L., McTigue, T.A., Morgan, S.G., Perry, H.M., Truesdale, F.M., Zimmer-Faust, R.K., Zimmerman, R.J. 1995. Settlement of *Callinectes sapidus* megalopae on artificial collectors in four Gulf of Mexico estuaries. *Bulletin of Marine Science*, 57: 855-876.

Raimondi, P.T. 1988a. Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 253-267.

Raimondi, P.T. 1988b. Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal barnacle. *Ecology*, 69: 400-407.

Raimondi, P.T. 1990. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecological Monographs*, 60: 283-309.

Raimondi, P., Keough, M. 1990. Behavioural variability in marine larvae. *Australian Journal of Ecology*, 15: 427-437.

Raimondi, P.T. 1991. Settlement behavior of *Chthamalus anisopoma* larvae largely determines the adult distribution. *Oecologia*, 85: 349-360.

Reed, D.C., Foster, M.S. 1984. The effect of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology*, 65: 937-948.

Robles, C., Sherwood-Stephens, R., Alvarado, M. 1995. Responses of a key intertidal predator to varying recruitment of its prey. *Ecology*, 76: 565-579.

Roughgarden, J., Iwasa, Y., Baxter, C. 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology*, 66: 54-67.

Roughgarden, J., Iwasa, Y. 1986. Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations. *Theoretical Population Biology*, 29: 235-261.

Rowley, R.J. 1990. Newly settled sea-urchins in a kelp bed and urchin barren ground: a comparison of growth and mortality. *Marine Ecology Progress Series*, 62: 229-240.

Rurnrill, S.S. 1989. Population size-structure, juvenile growth, and breeding periodicity of the sea star *Asterina miniata* in Barkley Sound, British Columbia. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 37-47.

Safriel, U.N., Erez, N., Keasar, T. 1994. How do limpets maintain barnacle-free submerged artificial surfaces?. *Bulletin of Marine Science*, 54: 17-23.

Sammarco, P.W. 1980. Diadema and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 45: 245-272.

Scheltema, R.S. 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia jugosl*, 10: 263-29.

Scheltema, R.S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science*, 39: 290-322.

Sogard, S.M. 1989. Colonization of artificial seagrass by fishes and decapod crustaceans: importance of proximity to natural eelgrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 133: 15-37.

Sousa, W.P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monograph*, 49: 227-254.

Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65: 1918-1935.

Sprengel, C., Baumann, K.H., Neuer, S. 2000. Seasonal and interannual variation of coccolithophore fluxes and species composition in sediment traps north of Gran Canaria (29°N 15°W). *Marine Micropaleontology*, 39: 157-178.

Stoner, D.S. 1990. Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs post-settlement processes. *Ecology*, 71: 1682-1690.

Strathmann, R.R., Branscomb, E.S., Vedder, K. 1981. Fatal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of barnacles. *Oecologia*, 48: 13-18.

Stramma, L. 1984. Geostrophic transport in the warm water sphere of the eastern subtropical North Atlantic. *Journal of Marine Research*, 42, 537-558.

Sutherland, J.P., Ortega, S. 1986. Competition conditional on recruitment and temporary escape from predators on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 95: 155-166.

Sutherland, J.P. 1987. Recruitment limitation in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113: 267-282.

Sutherland, J.P. 1990. Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. *Ecology*, 71: 955-972.

Thompson, R., Norton, T., Hawkins, S. 1998. The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids: a comparison between laboratory and field experiments. *Hydrobiologia*, 376: 203-216.

Thorson, G. 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands Journal of Sea Research*, 3: 267-293.

Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Pridmore, R.D., Cumrnings, V.J. 1996. Adult/juvenile interactions of infaunal bivalves: contrasting outcomes in different habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 132: 83-92.

Todd, C.D., Keough, M.J. 1994. Larval settlement in hard substratum epifaunal assemblages: a manipulative field study of the effects of substratum filming and the presence of incumbents. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181: 159-187.

Toonen, R., Pawlik, J. 2001a. Foundations of gregariousness: a dispersal polymorphism among the planktonic larvae of a marine invertebrate. *Evolution*, 55: 2439-2454.

Toonen, R., Pawlik, J. 2001b. Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). II. Testing the desperate larva hypothesis. *Marine Ecology Progress Serie*, 224: 115-131.

Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barberá, C., Haroun, R. 2004. Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia*, 519: 211-214.

Underwood, A.J. 1979. The ecology of intertidal gastropods. *Advances in Marine Biology*, 16: 111-210.

Upston, J., Booth, D.J. 2003. Settlement and density of juvenile fish assemblages in natural, *Zostera capricorni* (Zosteraceae) and artificial seagrass beds. *Environmental Biology of Fishes*, 66: 91-97.

Vinuesa, J.H., Varisco, M., Escriche, F. 2011. Settlement and recruitment of the crab *Halicarcinus planatus* (Crustacea, Decapoda, Hymenosomatidae) in Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91: 685-690.

Virnstein, R.W., Curran, M.C. 1986. Colonization of artificial seagrass versus time and distance from source. *Marine Ecology Progress Series*, 29: 279-288.

Wethey, D.S. 1986. Ranking of settlement cues by barnacle larvae: influence of surface contour. *Bulletin of Marine Science*, 39: 393-400.

Woodin, S.A. 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal of Marine Research*, 34: 25-41.

Zalac, R.N., Whitlatch, R.B., Osman, R.W. 1989. Effects of interspecific density and food supply on survivorship and growth of newly settled benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 127-132.

