

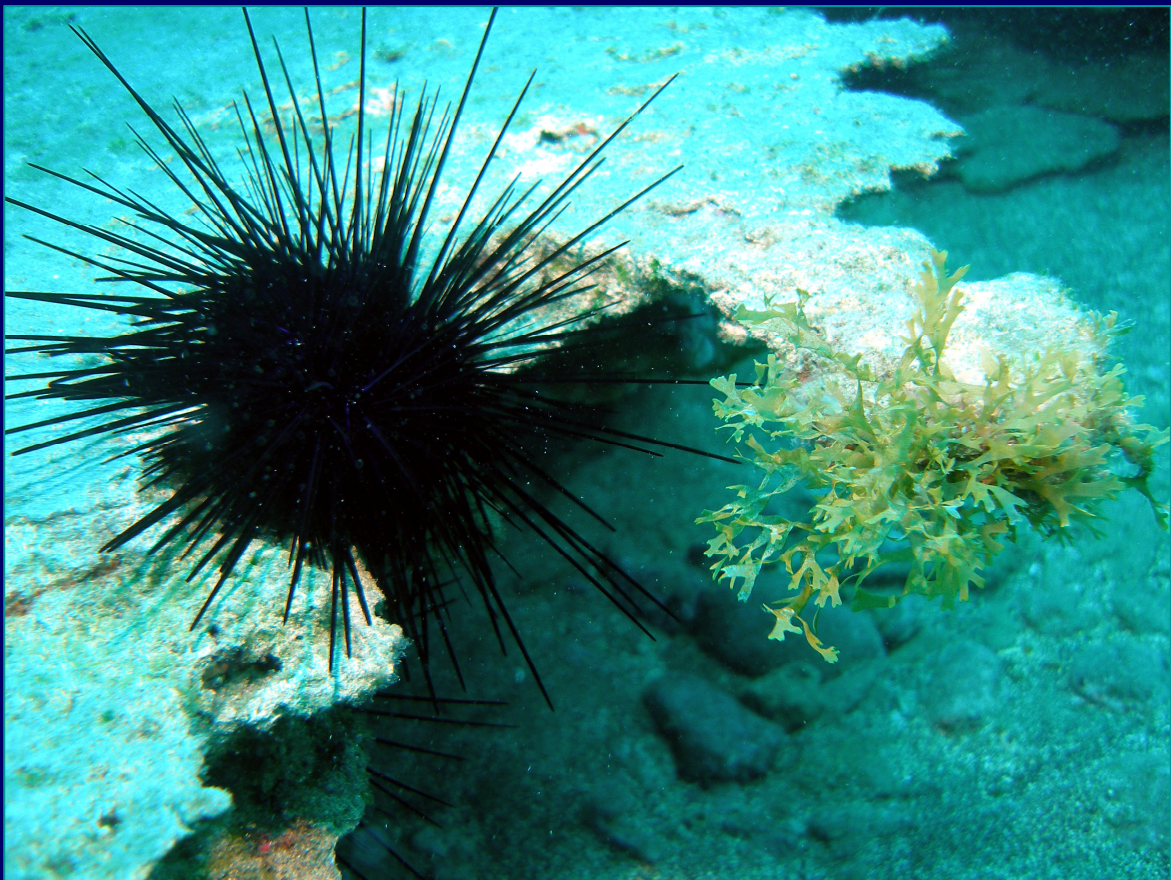


UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS
DE GRAN CANARIA

Departamento de Biología

TESIS DOCTORAL

Ecología y Estatus Trófico del Erizo de Mar
Diadema antillarum (Philippi, 1845)
en los Fondos Rocosos de las
Islas Canarias (Gran Canaria, España).



Nancy Cabanillas Terán

2009



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología

**D. RAFAEL ROBAINA ROMERO, DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO DE
BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE LAS PALMA DE GRAN CANARIA**

CERTIFICA,

Que el consejo de doctores del Departamento, en su sesión de fecha de hoy tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación a la tesis doctoral titulada: **“Ecología y estatus trófico del erizo de mar *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) en los fondos rocosos de las Islas Canarias (Gran Canaria, España)”**, presentada por la doctoranda **D^a. Nancy Cabanillas Terán** y dirigida por el **Doctor Ángel Luque Escalona**.

Y para que conste, y a efectos de lo previsto en el Art. 73.2 del Reglamento de Estudios de Doctorado de esta Universidad, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria a dos de julio de dos mil nueve.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología

PROGRAMA DE DOCTORADO: ECOLOGÍA Y GESTIÓN DE LOS RECURSOS VIVOS
MARINOS.

ECOLOGÍA Y ESTATUS TRÓFICO DEL ERIZO DE MAR
***Diadema antillarum* (PHILIPPI, 1845) EN LOS FONDOS**
ROCOSOS DE LAS ISLAS CANARIAS
(GRAN CANARIA, ESPAÑA).

Tesis Doctoral presentada por la Lcda. en CC. Biológicas **D^a. Nancy Cabanillas Terán**,
dirigida por el **Dr. D. Ángel Luque Escalona**.

Memoria de Tesis Doctoral para obtener el grado de Doctora en Ciencias del Mar por la
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

El Director,

La Doctoranda,

Las Palmas de Gran Canaria, a 14 de julio de 2009.

*Digamos que no tiene comienzo el mar
empieza donde lo hallas por vez primera
y te sale al encuentro por todas partes*

José Emilio Pacheco.

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer a todos aquellos que han hecho posible que esta tesis haya salido adelante. Especialmente deseo agradecer el valioso apoyo de mi director de tesis el Dr. Ángel Luque Escalona, ya que sin su dirección y su apoyo, tanto académico como personal, la realización y conclusión de la tesis no habría sido posible.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología del gobierno mexicano por la beca mantenida durante estos 5 años, sin su ayuda habría sido imposible la realización de esta tesis.

Asimismo deseo agradecer el apoyo de mi asesor el Dr. Javier Caraveo Patiño por sus enseñanzas y su valioso e incondicional asesoramiento en la interpretación de una parte importante de esta tesis.

Un especial agradecimiento a la Dra. Milena Polifrone por la codirección en el planteamiento inicial de este trabajo de investigación, así como su asesoramiento en la identificación de algas.

Me gustaría agradecer a José Antonio Martín García por su apoyo durante todo el trabajo de muestreo y toda la ayuda y facilidades con el equipo de buceo en la parte logística de todos estos años.

Gracias a la Dra. Susi Viera por su enseñanza en la identificación de especies algales, así como todos sus consejos, paciencia y amistad durante todo el tiempo que tengo de conocerla.

Al Dr. Ángelo Santana del Pino por su asesoramiento y siempre buena disposición en la parte estadística.

También agradezco a María Gregori por toda su ayuda en el trabajo de laboratorio de la primera parte de de la tesis; gracias a Francois López, Rocío Bustos, Yolanda García, Marc Sentís, también a Jaime, Laia, María, Agoney, David, Ander y a todos los estudiantes de la asignatura de buceo científico que me ayudaron en los muestreos submarinos.

Agradezco a Ancor Delgado por todos sus consejos y disponibilidad cada vez que tenía una duda de estadística.

A todos los compañeros del departamento que aparte de colegas y amigos siempre estuvieron ahí para echarme un cabo cuando más lo necesité, gracias especiales a Javier Suárez, Miguel Ángel González, Eduardo Juárez, Alicia Escandell, Andrea García la “Tica” y Begoña Rocha y a todos los demás compañeros y amigos del departamento Edna, Elisabeth, Mascha, Pili García, Eva, Fernando, Ayoze... Gracias!

También quiero agradecer a los compañeros de la parte administrativa, de la biblioteca y a la secretaria del departamento de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar por todas las facilidades otorgadas durante el desarrollo de la tesis.

Al Plan de Formación de Personal de Investigación de la universidad de Las Palmas de Gran Canaria, por su apoyo para una estancia de investigación durante los cursos de doctorado, así como para la participación de dos congresos para la difusión del trabajo realizado durante el desarrollo de la tesis.

A la Fundación Universitaria de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por la ayudada brindada para la conclusión de esta tesis.

No puedo finalizar este apartado sin expresar mi profunda gratitud a mis padres Martha Terán Ibarra y Cosme Cabanillas Peñuelas, espero algún día poder compensarles todo el apoyo moral y económico brindado incondicionalmente. Gracias por siempre mamá y papá.

ÍNDICE

RESUMEN.....	iii
I.- INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
I.1 Efecto del erizo <i>D. antillarum</i> en el ecosistema	1
I.2 Los isótopos estables en la naturaleza	7
I.3 Los isótopos estables y las redes tróficas	14
I.4 Investigaciones previas	18
I.5 Objetivos	21
II.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	23
II.1 Zonas de muestreo	23
II.2.1 Muestreos morfométricos	24
II.2.2 Trabajo de laboratorio	25
II.2.3 Censos visuales para la densidad erizos	27
II.2.4 Muestreo de algas	28
II.2.5 Preparación de muestras para el análisis de isótopos estables de algas y erizos.	29
II.3 Análisis de muestras de isótopos estables	30
II.4 Modelos de mezcla	31
II.5 Construcción del espectro trófico	34
II.6 Análisis estadísticos	36
III.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE MORFOMETRÍA Y DENSIDAD ..	37
III.1 Resultados de morfometría	37
III.2 Resultados de densidad poblacional	46
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE ALGAS	63
IV.1 Resultados	63
IV.2 Discusión	79
V.- INVERTEBRADOS.....	83
VI.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE ISÓTOPOS ESTABLES	89
VI.1 Resultados y discusión de las firmas isotópicas en algas	89
VI.2 Resultados y discusión de las firmas isotópicas en <i>D. antillarum</i>	99
VI.3 Posición trófica	103
VI.4 Construcción de los espectros tróficos	112

VII.- CONCLUSIONES.....	133
VIII.- BIBLIOGRAFÍA.....	137
ANEXO 1.....	149
ANEXO 2	173

RESUMEN

La explosión demográfica de erizo *Diadema antillarum* en los ecosistemas sumergidos rocosos del litoral canario está provocando una intensa desertización, generando los popularmente conocidos como fondos de “blanquizales” debido al color blanco que adquiere el recubrimiento calcáreo.

Se analizaron los parámetros morfométricos, de densidad poblacional, ecología trófica e interacción específica de la especie de erizo *D. antillarum* (Philippi, 1845) durante los años 2005, 2006 y 2007 en los fondos rocosos de la isla de Gran Canaria, Islas Canarias, España.

Se evaluaron cuatro blanquizales con diferente orientación geográfica y con características bióticas y abióticas distintas, lo que permitió analizar el papel trófico de *D. antillarum* bajo diferentes condiciones; además de la evaluación de la biomasa de las especies algales halladas en los fondos rocosos donde habita la especie. El estudio hace un especial énfasis en la evaluación de la distribución, discriminación y selección de las diversas fuentes algales consumidas por *Diadema antillarum* a través de un seguimiento de la asimilación de los productores primarios por los consumidores, mediante el uso de los isótopos estables ^{13}C y ^{15}N

Los resultados no mostraron una variación estacional de la morfometría de *D. antillarum*. Sin embargo, si existe una variación respecto al tamaño del erizo con la profundidad. La especie mostró una disminución de su tamaño cuanto mayor era la profundidad. Asimismo los resultados exhibieron una correlación negativa entre la densidad poblacional de *D. antillarum* y el tamaño del erizo. Hay una clara tendencia a hallar las tallas pequeñas de erizos conforme aumenta la maduración o desarrollo de los blanquizales. Se encuentran tallas menores cuando la densidad de erizos supera los 5

erizos $\cdot m^{-2}$. La mayor densidad promedio encontrada en este estudio fue de 12, 83 erizos $\cdot m^{-2}$ y la talla menor fue de un diámetro de caparazón menor a 2 cm y un ancho de la linterna de Aristóteles de 0,8 cm; la categoría de diámetro de caparazón más abundante fue la comprendida en el rango de 3,5-5,4 cm.

Las firmas isotópicas de la fuentes algales y del músculo de *D. antillarum* mediante el uso de modelos de mezcla permitieron concluir que en términos generales el género *Laurencia* resultó un constituyente principal en la dieta de *D. antillarum* en los diferentes blanquiales; los géneros *Colpomenia*, *Padina*, *Sargassum*, *Hypnea*, y *Jania* son constituyentes importantes en la dieta de *D. antillarum* cuando habita en sustratos de blanquiales desarrollados (maduros), de la misma forma que *Dictyota*, *Zonaria*, *Liagora*, *Lobophora*, y *Stypocaulon* constituyen fuentes importantes en los blanquiales menos desarrollados (inmaduros), mostrando un alto grado de solapamiento de fuentes.

D. antillarum presentó una asimilación diferencial, independientemente de la disponibilidad del alimento. La dieta de *D. antillarum* refleja una composición algal específica dependiendo de la etapa de maduración del blanquial

El estudio proporciona una herramienta cuantitativa que permite separar ambientes diferentes - hábitats que experimentan diferentes grados de perturbación- a través de la evaluación de una asimilación diferencial de las algas por parte de *D. antillarum*.

I.- INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1 Efecto del erizo *D. antillarum* en el ecosistema

El erizo *Diadema antillarum* es uno de los herbívoros más importantes de los ecosistemas marinos litorales en toda la zona intertropical y subtropical, llegando hasta las latitudes 30° N y S, viviendo sobre los arrecifes tanto orgánicos (coral) como pétreos.

Su situación taxonómica es:

Phylum: Echinodermata

Clase: Echinoidea

Subclase: Euechinoidea

Infraclase: Acroechinoidea

Orden: Diadematioda

Familia: Diadematoidae



Género y especie: *Diadema antillarum* Philippi 1845.

Diadema antillarum es una especie dioica pero no existe un dimorfismo sexual (Hyman, 1955). Su distribución abarca el Atlántico Oeste desde el Golfo de México, Bermuda, Florida y todo el Caribe hasta el sur de Río de Janeiro y el Atlántico Este en los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde extendiéndose hasta el Golfo de Guinea (Schultz, 2006). Ocupando un amplio abanico de hábitats (arrecifes de coral,

praderas de *Thalassia*, fondos blandos y rocosos, y manglares) prefiriendo las zonas protegidas desde el intermareal hasta los 400 m de profundidad (Hendler *et al.*, 1995).

Son individuos gregarios, que forman grupos para evitar a sus depredadores (Randall *et al.*, 1964). En Canarias se encuentran en las aguas submareales evitando zonas expuestas al oleaje. Durante el día se refugian en cuevas y cavidades y por la noche salen de sus refugios para alimentarse (Tuya *et al.*, 2004). En hábitats de fondos duros con baja presencia de depredadores que controlen sus poblaciones, los erizos tienden a explotar demográficamente el medio, distribuyéndose aleatoriamente por todo el sustrato (Tuya *et al.*, 2004).

Garrido *et al.* (2003) mediante análisis del ADN mitocondrial señala que *D. antillarum*, ha sufrido una especiación alopátrica (debida al aislamiento geográfico) que la ha llevado a separarse genéticamente, distinguiéndose una forma o tipo (a) distribuida por el Atlántico occidental y central y otra forma o tipo (b) en el Atlántico oriental y que por lo tanto es la que habita en el archipiélago Canario.

Diadema antillarum tanto en Atlántico occidental como en el Atlántico oriental es considerada una especie “clave” en el ecosistema (Brito, 2004; Lessios, 2001; Tuya *et al.*, 2005, Underwood, 1992), aunque desempeña distintas funciones ecológicas en ambos sitios. Mientras en la zona del Caribe su función es controlar el crecimiento de algas en el arrecife coralino, contribuyendo al desarrollo del coral; para el caso del Atlántico Oriental, sobre todo en Canarias, Salvajes y Madeira, la respuesta de las comunidades bentónicas litorales al incremento de las poblaciones de erizos es muy diferente, incluso se podría decir que opuesta a la respuesta en el Caribe, al no existir arrecifes coralinos. Teniendo como efecto de este lado del Atlántico la destrucción de la cubierta vegetal, debido a la acción ramoneadora del erizo dando paso a los blanquizales, de tal forma, que lo que vemos en esas zonas son fondos de baja diversidad biológica y con diferentes grados de

desertización, de modo que cuanto mayor es la densidad poblacional de *D. antillarum* menor es la cobertura algal (Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004 y 2005).

En el atlántico Nororiental, en las islas de la región macaronésica y más particularmente en el archipiélago canario, la densidad de *D. antillarum* puede llegar a alcanzar más de 12 individuos \cdot m⁻² (Hernández *et al.*, 2008).

Los erizos pueden alterar los ecosistemas bentónicos mediante la herbivoría o forrajeo, convirtiendo extensos espacios de algas erectas en blanquizales (Sala *et al.*, 1998). Además del efecto de los peces sobre el control poblacional de los erizos y el mantenimiento de las diferentes comunidades algales, también hay otros factores que intervienen en la regulación de la estructura de los mismos, como por ejemplo, el reclutamiento, la contaminación, las enfermedades, los eventos oceanográficos a gran escala, el suministro alimenticio, y la disponibilidad de refugios (Sala *et al.*, 1988).

Diversos estudios han evaluado en las últimas décadas el papel de *D. antillarum* en los fondos canarios debido a que se ha convertido en el consumidor más voraz de la cubierta vegetal en los fondos infralitorales del archipiélago canario (Aguilera *et al.*, 1994; Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2008; Tuya *et al.*, 2007).

Como ya se ha señalado *D. antillarum* también desempeña un papel relevante en el lado Oeste del Atlántico, pero en este caso favoreciendo el desarrollo de los arrecifes coralinos, que han sufrido fuertes cambios en la estructura comunitaria en los últimos 30 años (Hughes, 1994; Gardner *et al.*, 2003; Bellwood *et al.*, 2004).

La mortandad masiva del erizo *D. antillarum* ocurrida en 1983-84 a lo largo del Caribe ha sido uno de los disturbios ecológicos más profundos y persistentes en los ecosistemas arrecifales someros (Hughes *et al.*, 1987; Carpenter, 1990; Lessios, 1988, 2005) con consecuencias en términos de funcionalidad ecológica y salud arrecifal (Knowlton 1992; Mumby 2006; Miller *et al.*, 2009). Así pues en el Caribe, después de la mortalidad y los efectos que se produjeron posteriores a ésta, se está produciendo una lenta recuperación poblacional de este equinoideo (Chiappone *et al.* 2002, Miller, 2009).

En el año 2000 se documentó la recuperación parcial de la población de *D. antillarum* en Jamaica donde las altas densidades del erizo fueron asociadas con la disminución de la cobertura macroalgal (Edmunds & Carpenter, 2001). Fue así que la reaparición de un elevado número de ejemplares de *D. antillarum* representó un factor positivo de la historia reciente de los arrecifes coralinos caribeños (Knowlton, 2001), lo que comenzó como un evento local al norte de Jamaica (Edmunds & Carpenter 2001), ahora es un fenómeno a escala más amplia (4100 km dentro del Caribe) que está favoreciendo el crecimiento de corales escleractinios en lugar del crecimiento de las macroalgas (Carpenter & Edmunds, 2006), iniciando un cambio en la estructura comunitaria mediante efectos top-down favoreciendo un mayor desarrollo de los corales y menor de las macroalgas.

En las islas canarias, el paulatino descenso de la cobertura vegetal del sustrato y el incremento en las poblaciones del erizo *D. antillarum* afectan la fisonomía marina provocando extensas superficies blanquecinas desprovistas de vegetación, zonas conocidas como “urchin barrens” (Lawrence, 1975). La presencia de blanquizales ha sido extensamente documentada en las franjas costeras de los ambientes templados y para las costas subtropicales (Alves, *et al.*, 2001; Brito, *et al.*, 2004; Hernández, 2006). Así como en las regiones tropicales (McClanahan, 1994; Sammarco, 1982).

Estudios recientes que abordan la problemática de los blanquizales en el archipiélago Canario plantean si el problema es un hecho puntual o es algo que debe ser considerado en una escala de tiempo más amplia. Lessios *et al.*, 2001 y Garrido, 2003 en estudios de genética de poblaciones realizados con las poblaciones de *Diadema* a ambos lados del Atlántico mencionan la existencia de explosiones demográficas naturales hace 125.000 años. Mortensen (1940) apuntó que los blanquizales son un ambiente natural en los fondos rocosos de las islas macaronésicas. Es decir que, la explosión demográfica de este equinodermo puede ser un episodio natural que tiene su origen muchos años atrás. Hernández (2006) apunta que no es tarea fácil conocer todos los procesos ecológicos reales que pueden desencadenar estas explosiones demográficas.

Uno de los puntos mencionados para abordar los efectos y las causas de la explosión demográfica de *D. antillarum* son los procesos de regulación de cascada trófica, o “top-down effects” (depredador-herbívoro-alga), así como a los procesos de cascada trófica inversa o “bottom-up effects” (alga-herbívoro-depredador) en el control de la estructura de las comunidades (Hunter & Price, 1992; Hernández, 2006).

Los procesos de regulación de cascada trófica “top-down” o de arriba-abajo se dan en ecosistemas donde la depredación es un factor importante, capaz de mantener en bajas densidades a las poblaciones de herbívoros de forma que la abundancia, la biomasa, y la diversidad biológica de los niveles tróficos inferiores depende de los efectos de los consumidores de los niveles tróficos superiores, lo que permite el desarrollo de las comunidades de algas (Shears & Babcock, 2002). Por el contrario, los procesos de regulación por cascada trófica inversa “bottom-up” de recurso a depredador surgen cuando determinados factores afectan a la abundancia de algas o alimento, extendiendo sus efectos a los niveles tróficos superiores y determinando así la dinámica de las poblaciones de herbívoros y de sus depredadores (Hunter & Price, 1992). El control por los recursos se produce cuando la estructura de la comunidad depende de factores como

la concentración de nutrientes o la disponibilidad de presas, que influyen desde un nivel trófico inferior (Begon, *et al.* 1999).

En las Islas Canarias, dada su situación oceánica subtropical, las características oceanográficas de tipo subtropical-templadas y la influencia del gradiente térmico generado por los afloramientos en la costa africana (Braun & Molina, 1984), aparecen unos ecosistemas con cadenas tróficas relativamente simples y de baja redundancia funcional (Hernández, 2006).

En los fondos rocosos canarios, las algas son el principal sustrato biológico que sostiene al ecosistema litoral y sus procesos tróficos. *D. antillarum* puede llegar a consumir casi por completo la producción primaria bentónica estimada para las costas Canarias y a altas densidades poblacionales, la especie controla la estructura de la comunidad de algas considerando que densidades de 10 erizos.m⁻² pueden colapsar la producción primaria bentónica completamente (Tuya *et al.*, 2004).

En los blanquizales, a grandes rasgos, lo que vemos son fondos de baja diversidad con diferentes grados de empobrecimiento biológico. En estos ambientes encontramos otros invertebrados como holoturias (la más común *Holothuria sanctori*), otras especies de erizos pertenecientes a los géneros *Paracentrotus*, *Arbacia* y *Sphaerechinus* e invertebrados de tipo incrustante como algunas esponjas dominando los géneros *Batzella*, *Ircina*, *Verongia*, *Anchinoe* y *Ulosa*. Asimismo encontramos briozoos de los géneros *Reptadeonella* y *Schizoporella*. como más frecuentes.

Aunque los blanquizales sean un fenómeno natural en el que participan varios procesos a diferentes escalas espaciales y temporales, la sobrepesca y sus consecuencias sobre la desaparición de los depredadores del erizo, se ha señalado como uno los factores principales en su desarrollo (McClanahan & Muthiga, 1989; Sala & Zabala, 1996;

McClanahan, 2000; Knowlton, 2004; Tuya *et al.*, 2004, Hernández, 2006). Se ha encontrado una estrecha correlación negativa entre la presencia de peces depredadores de macroinvertebrados y las densidades de *D. antillarum* (Clemente *et al.*, 2007; Garrido, 2003; Brito *et al.*, 2004). También como factores antrópicos se ha señalado una correlación positiva entre el número de habitantes, número de turistas y la cantidad de barcos de pesca de cada isla con la abundancia de erizos (Hernández *et al.*, 2008).

Cada vez hay mas evidencia de que el proceso de desarrollo del blanquizal no puede ser entendido solo sobre el enfoque de los depredadores, sino que es necesario considerar otros procesos relacionados con el reclutamiento del erizo (Sala *et al.*, 1998), debido a que este fenómeno está también ligado con la disponibilidad de alimento (Hernandez *et al.*, 2006).

Actualmente se considera que dentro del estudio de las interacciones ecológicas (por ejemplo, consumidor y recurso) la nutrición pueden jugar un rol indispensable en la explicación y predicción de las mismas (Behmer & Joern, 2008). Lo anterior hace viable la hipótesis nula de que la composición de la cobertura vegetal dentro del proceso de formación de un blanquizal debe de estar relacionada con las capacidades que tiene el erizo de satisfacer sus necesidades nutricionales y en consecuencia, con la forma particular de asimilar dichos nutrientes en sus tejidos activos.

I.2 Los isótopos estables en la naturaleza

Los isótopos estables son de especial interés en los estudios ecológicos ya que pueden servir de marcadores de la ruta que sigue la materia orgánica. El análisis de la variación natural de los isótopos estables en los sistemas ecológicos está facilitando nuevas vías del conocimiento del funcionamiento de los sistemas a través de un amplio rango de escalas espaciales. (West *et al.*, 2006). Hace más de 20 años que estos métodos empezaron a ser

utilizado para el estudio de las redes tróficas en los ecosistemas marinos (Peterson & Fry, 1987).

Es posible rastrear el origen nutricional y estudiar la emigración de los elementos desde la naturaleza inorgánica, a los vegetales y los animales, ya que, los organismos que componen las redes alimenticias tienen valores isotópicos distintivos y acarrean con ellos información sobre la localización de su alimentación previa (Hobson, 1999).

Las abundancias naturales de los isótopos estables son ahora una herramienta importante en la ecología (Fry 2006; Fry & Sherr 1984; Phillips, 2001; Vander Zanden & Rasmussen, 1996) como marcadores o trazadores en los estudios ambientales (Fry 2006; Fry & Sherr 1984; Phillips & Gregg 2003; Phillips & Koch 2002, DeNiro & Epstein 1981).

Los isótopos estables de un elemento son las diferentes formas atómicas que tienen el mismo número de protones pero difieren en el número de neutrones, esto hace que si bien la carga eléctrica es la misma, la masa del átomo varía en una o dos unidades, por lo tanto las propiedades químicas en los diferentes isótopos de un mismo elemento son iguales, pero difieren en la masa, estos isótopos son denominados estables porque no tienen pérdidas por la emisión de radiación.

Cada elemento en la naturaleza es una mezcla de estos isótopos siendo el isótopo de menor masa (ligero) el que se encuentra en mayor abundancia en la materia y además en una proporción considerablemente mayor (tabla 1.1).

Tabla 1.1. Promedio de la abundancia de los isótopos estables que son de interés para el conocimiento de los sistemas ecológicos (West et al., 2006).

Elemento	Promedio de abundancia (%)
Hidrógeno	
^1H	99.985
^2H	0.015
Carbono	
^{12}C	98.89
^{13}C	1.11
Nitrógeno	
^{14}N	99.63
^{15}N	0.37
Oxígeno	
^{16}O	99.75
^{17}O	0.037
^{18}O	0.204
Azufre	
^{32}S	95.00
^{33}S	0.76
^{34}S	4.22
^{35}S	0.014

La abundancia de los isótopos estables se expresa normalmente con relación a un estándar y como relación entre el isótopo pesado y el ligero utilizando la notación δ seguida del elemento en cuestión, esta abundancia viene dada por la ecuación

$$\delta = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \times 1000$$

Donde R es la relación molar en la muestra analizada del isótopo estable al ligero y R estándar es la relación molar en el estándar utilizado.

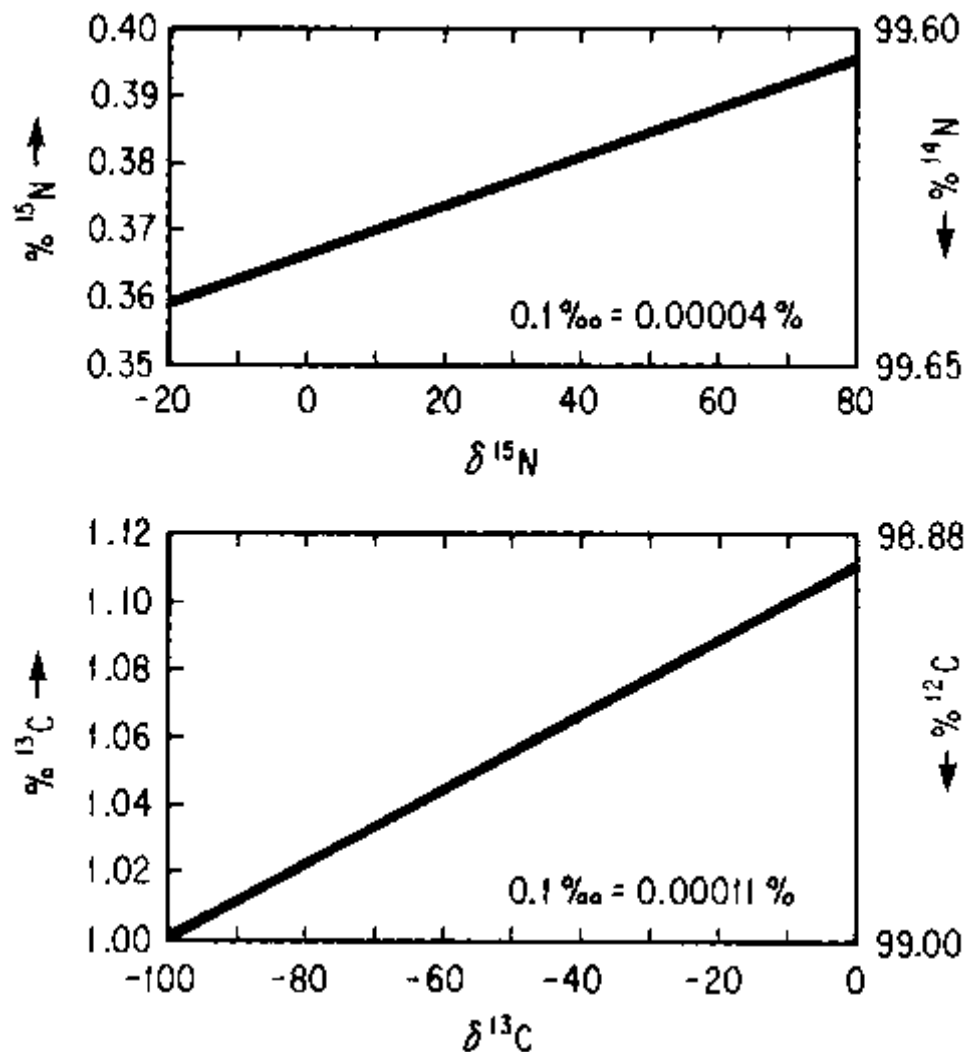


Figura 1.1. Variación de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ respecto a las proporciones de los isótopos ligeros.

Los valores de δ aumentan a medida que aumenta la proporción del isótopo pesado y consecuentemente disminuye la proporción del isótopo ligero (figura 1.1)

Los estándares aceptados y utilizados por la comunidad internacional son para el hidrógeno y el oxígeno el V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) para el carbono el PDB (Pee Dee Belemnite), para el nitrógeno el aire atmosférico y para el azufre el CDT (Canyon Diablo Troilite). Estos estándares los suministra la IEAA y son utilizados por todos los laboratorios para calibrar (Werner & Brand, 2001; Coplen, 1996).

Los organismos vivos se nutren de la mezcla de isótopos de un mismo elemento existente en el recurso que ingieren, pero, los asimilan integrándolos en los tejidos de forma diferencial, ya que, la especificidad de las reacciones enzimáticas hacen que las formas queden en proporciones distintas a las que se encuentran en aquellos sistemas que les sirvieron de alimento, de manera que cada especie dentro de un mismo sistema tiene una relación isotópica distinta a la de otros organismos e incluso el mismo organismo tiene fijaciones diferenciales en sus distintos tejidos.

Fry y Sherr (1984) hacen una revisión bibliográfica de la variabilidad de las $\delta^{13}\text{C}$ en las algas bentónicas señalando que oscilan dentro de un rango de -5 a -30 ‰ (figura 1.2).

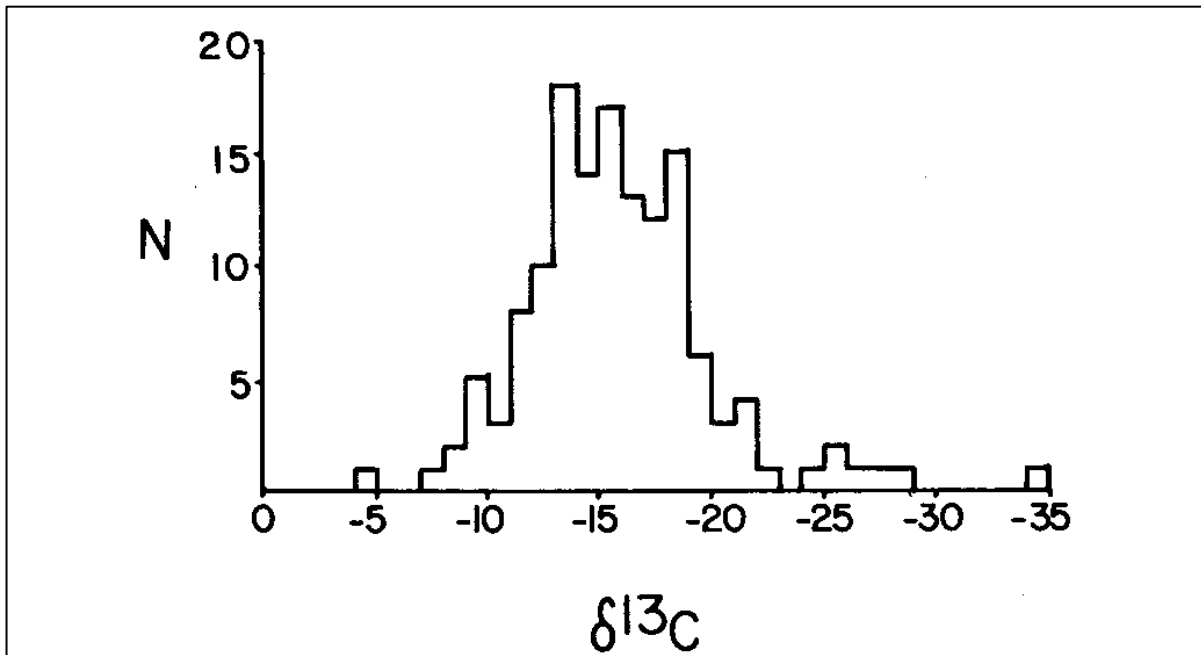


Figura 1.2. $\delta^{13}\text{C}$ en algas bentónicas (Fry & Sherr, 1984).

Los trabajos de DeNiro y Epstein (1978) demuestran que en animales existe una relación directa entre la δ del ^{13}C en el animal y la $\delta^{13}\text{C}$ de su dieta y posteriormente lo demuestran para el Nitrógeno utilizando experimentos de laboratorio aunque esto, depende del tipo de tejido analizado y del tipo de dieta (DeNiro & Epstein, 1981).

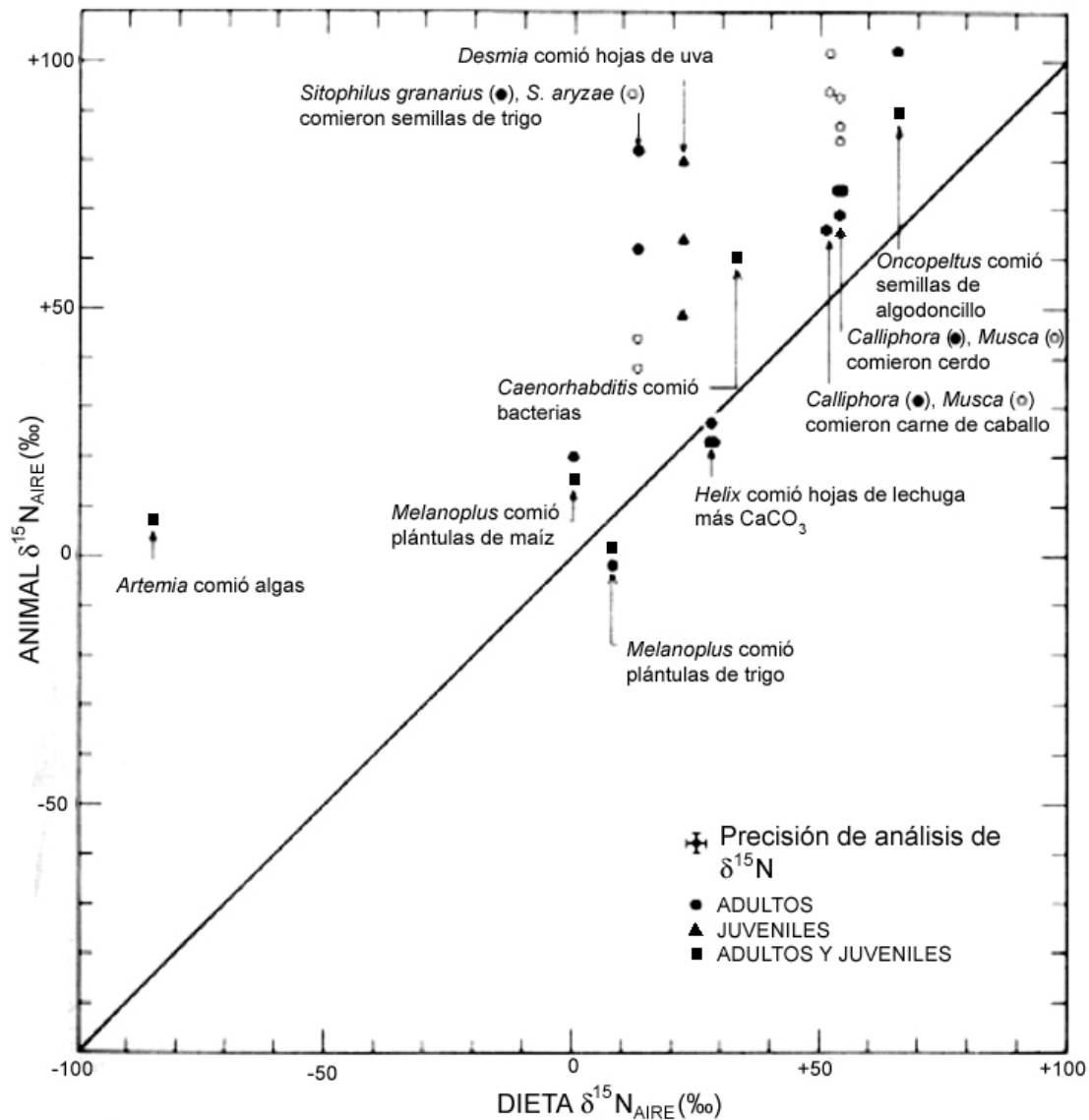


Figura 1.3. δ de ^{15}N en el animal y la δ ^{15}N de su dieta en experimentos de laboratorio (DeNiro & Epstein, 1981).

Así pues los animales tienen para el carbono un fraccionamiento isotópico directamente relacionado con su dieta, pero para el ^{15}N este fraccionamiento incrementa del orden de 3 a 5 ‰ sobre el de la dieta debido a una eliminación mayor del nitrógeno ligero que el pesado, en la excreción de compuestos nitrogenados (Checkley & Entzeroth, 1985; Checkley & Miller, 1986).

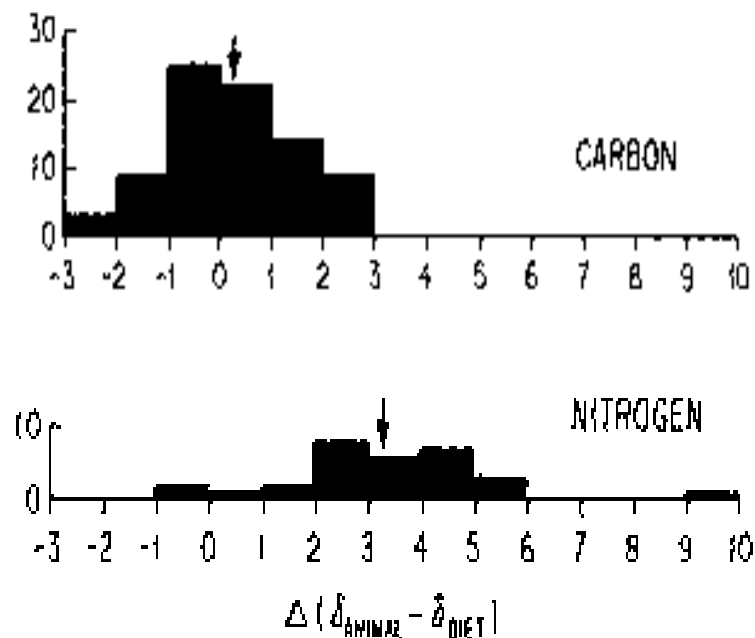


Fig 1.4. Diferencia entre la delta del animal y la de la dieta, considerando la dieta como 0, la flecha marca el valor medio que es de 0.2‰ para el Carbono y de 3.3 ‰ para el Nitrógeno (Peterson & Fry, 1987).

I.3 Los isótopos estables y las redes tróficas

Los isótopos del nitrógeno (^{15}N) y el carbono (^{13}C) son los elementos químicos más utilizados en estudios isotópicos de los ecosistemas marinos. Las proporciones isotópicas de ambos elementos muestran un cambio constante a lo largo de los diferentes niveles tróficos con una media de cambio del tejido del consumidor relativo a su fuente de alimento de aproximadamente 3.4 ‰ (1 S.D. = 1‰) en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y de un 0.4 – 1.3‰ (1 S.D. = 1.3‰) para el $\delta^{13}\text{C}$.

Las proporciones de los isótopos de carbono están estrechamente relacionadas con el origen de la materia orgánica. (Post, 2002; Carabel *et al.*, 2006) y la composición isotópica del carbono de los animales depende de la ingesta. En general, como ya hemos señalado, existe un ligero incremento (0,5 a 1.3 ‰) en el animal respecto a su dieta. Algunos de los procesos que contribuyen a este enriquecimiento son:

- 1) pérdida preferencial de $^{12}\text{CO}_2$ en la respiración,
- 2) captación selectiva de compuestos ^{13}C durante la digestión y
- 3) fraccionamiento metabólico durante la formación de distintos tipos de tejido (pelo, cerebro, músculo, hígado, tejido adiposo, etc).

Por lo tanto esta transferencia conservativa de la composición isotópica ($< 10/00$), del animal con respecto a la dieta, se puede emplear como trazador de la red trófica en sistemas donde existan diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. (DeNiro & Epstein 1981; Post 2002; Carabel *et al.*, 2006).

Se ha visto que entre especies simpátricas también existe un solapamiento de la dieta (Vásquez *et al.*, 1984; Mc Clanahan, 1988) con algunas diferencias interespecificas en la dieta.

La importancia de la omnivoría entre especies hace que en un hábitat encontremos especies muy similares ocupando diferentes posiciones tróficas (Hobson, 1993; Gurney *et al.*, 2001). Una de las formas por la que los erizos pueden tener ventaja en la disponibilidad de alimento es desarrollando la omnivoría (Andrew 1989, Vanderklift 2006).

La evaluación de las posiciones tróficas de los diferentes elementos de un ecosistema es un área primordial de la investigación. Las variaciones en las posiciones tróficas entre individuos de una especie, entre especies y entre poblaciones es una información relevante en el conocimiento de las redes tróficas (Vanderklift, 2006 y 2008)

La posición trófica mediante el uso de isótopos estables se calcula normalmente como una medida continua (Vander Zanden & Rasmussen, 1996, 1999), debido a que las agregaciones tradicionales de los organismos en niveles puntuales pueden originar, en algunos casos, que la posición trófica resulte inespecífica ya que ignora la importancia de situaciones como la omnivoría o el cambio de dieta (Vanderklift *et al.*, 2006).

Muchos ecosistemas hospedan una gran variedad de taxa que ocupan aparentemente posiciones tróficas similares. Algunos hábitats pueden soportar varias especies coexistiendo a altas densidades, como lo demuestran los trabajos de Vanderklift & Kendrick (2004) en algunos arrecifes australianos que presentan hasta más de 3 especies coexistiendo con altas densidades. Es importante señalar que hay varias formas por las cuales estas especies se dividen los recursos para poder coexistir y una vía es dividiéndose las fuentes alimenticias (Vanderklift, 2006).

En este sentido, los isótopos estables ayudan a dilucidar aspectos del origen y transformación de la materia orgánica ingerida (Peterson *et al.*, 1985) además de proveer un medida de tiempo integrada de la posición trófica (Vander Zanden & Rasmussen, 2001).

Los erizos están considerados como herbívoros generalistas y con una moldeable conducta alimenticia adaptándose a la disponibilidad de los recursos modificando su dieta y sus hábitos alimenticios (Lawrence, 1975). Sin embargo pocos estudios han examinado

las posiciones tróficas de los erizos en detalle y la consideración del grado de solapamiento entre especies.

Tomas *et al.* (2006) mediante el uso de isótopos estables de carbono, nitrógeno y azufre demuestran la importancia de la herbivoría en los sistemas de las fanerógamas marinas en el Mediterráneo, en un estudio que concluye resaltando la importancia de los epífitos de las hojas de *Posidonia oceanica* en la nutrición del erizo *Paracentrotus lividus*.

Las variaciones de captación de recursos alimenticios entre individuos de una especie, entre especies y entre poblaciones aportan información relevante para el conocimiento de las redes tróficas (Vanderklift, 2006). En general, las contribuciones proporcionales de $n+1$ fuentes diversas, puede ser determinado por el uso de diferentes sistemas isotópicos (Phillips, 2001; Phillips & Gregg, 2003).

Estas aplicaciones usan ecuaciones de balance de masas y las distintas firmas isotópicas de varias fuentes, para determinar la contribución relativa de la firma del consumidor y un producto final (Ben-David & Schell, 2001; Caraveo *et al.*, 2007; Koch & Phillips, 2002; Michener & Schell, 1994; Tomas *et al.*, 2006).

Para el caso de *D. antillarum*, el conocimiento de una fuerte correlación entre la señal isotópica de los tejidos activos del erizo, sus características morfológicas (como la talla) y la composición particular de la comunidad algal contribuye considerablemente al conocimiento y esclarecimiento del papel de esta especie en las comunidades bentónicas del sustrato rocoso de los fondos canarios.

I.4 Investigaciones previas

La puesta en marcha del análisis de los niveles tróficos, particularmente en el estudio de modelos de mezcla fundamentales para la realización de este trabajo

Caraveo-Patiño, J. and Soto, L. (2005) Stable carbon isotope ratios for the gray whale (*Eschrichtius robustus*) in the breeding grounds of Baja California Sur, México., *Hydrobiologia*, 539: 99-107.

Caraveo-Patiño, J., Hobson, K. A., and Soto, L. (2007) Feeding ecology of gray whales inferred from stable-carbon and nitrogen isotopic analysis of baleen plates, *Hydrobiologia*, 586:17-25. Hernández, J.C. (2006).

Las publicaciones de Hernández estudian las relaciones tróficas de *D. antillarum* utilizando las técnicas clásicas de análisis de vegetación y contenidos estomacales además de otros parámetros de interés que coinciden con los objetivos de este estudio.

Hernández, J.C. (2006). Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna, Tenerife. 261 pp.

Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C, and Brito, A. (2007) Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in marine protected areas compared to a highly fished area (Canary Islands- eastern Atlantic Ocean), *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* , 9999 : n/a

Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C., and Brito, A. (2008) The Key role of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Island (eastern subtropical Atlantic): An spatio-temporal approach, *Marine Environmental Research*, 66 (2) : 259-270

Los trabajos de Phillips y Gregg son los que han puesto a punto la metodología matemática para el estudio de modelos de mezcla en relaciones tróficas, el software empleado procedente de la EPA ha sido creado por el Dr. Phillips y es de uso público.

Phillips, D. L. (2001) Uncertainty in source partitioning using stable isotopes, *Oecologia*, 127 :171-179.

Phillips, D. L. and Gregg, J. W. (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources, *Oecologia*, 136 :261-269.

Este trabajo pone de manifiesto el interés del uso de los isótopos estables en la dilucidación de relaciones tróficas en erizos (*P. lividus*) permitiendo discriminar entre la asimilación de la fanerógama marina y la de sus epífitos.

Tomas, F., Álvarez-Cascos, D., Turon, X., and Romero, J. (2006) Differential element assimilation by sea urchins *Paracentrotus lividus* in seagrass beds: implications for trophic interactions, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 306 :125-131.

Los trabajos de Tuya desarrollan y describen los efectos de la densidad de erizos sobre los ecosistemas rocosos sumergidos de Canarias, aportando diferentes enfoques y causas del desarrollo de blanquizales. Tiene particular interés el análisis de las condiciones hidrodinámicas en la presencia-ausencia de erizos.

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

Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., and Haroun, R. J. (2004a) Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago, *Marine Ecology Progress Series*, 278 :157-169

Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortega-Borges, L., and Haroun, R. J. (2007) Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 481-488

Tuya, F., Ortega-Borges, L., del Rosario-Pinilla, A. B., and Haroun, R. J. (2006) Spatio-temporal variability in a key herbivore, the long-spined black sea urchin (*Diadema antillarum*, Echinodermata : Echinoidea) in the Canary Islands, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86 :791-797

Estos dos trabajos estudian parte de las relaciones tróficas de *D. antillarum* con relación a la superficie de ramoneo y a las preferencias alimenticias en experimentos monodieta y multidieta.

Tuya, F., Martín, J. A., and Luque, A. (2004) Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Phillipi) in Gran Canaria (the Canary Islands, Central East Atlantic Ocean), *Helgol. Mar. Res.*, 58 :26-31

Tuya, F., Martín, J. A., Reuss, G. M., and Luque, A. (2001) Food preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria (Canary Islands, central-east Atlantic Ocean), *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 81: 845-849

Estos dos trabajos de Vanderklif analizan las relaciones tróficas de erizos en ecosistemas bentónicos utilizando isótopos estables, Vanderklif fue el contacto del laboratorio de análisis de isótopos estables en la Universidad de Edith Cowan, Australia.

Vanderklift, M. A. and Ponsard, S. (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis, *Oecologia*, 136 :169-182.

Vanderklift, M. A., Kendrick, G. A., and Smit, A. J. (2006) Differences in trophic position among sympatric sea urchin species, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66 :291-297.

1.5 Objetivos

La posibilidad del uso de los isótopos estables para una interpretación integral de las relaciones tróficas de *D. antillarum* aunada a las brindadas por las observaciones de campo nos brindaban la posibilidad de abordar nuevos enfoques encaminados a conocer más sobre las características ecológicas de *D. antillarum* teniendo en cuenta su efecto en la desertización de los fondos rocosos en Canarias.

En este trabajo se intenta evaluar la ecología trófica de *D. antillarum* a través del seguimiento de isótopos estables, con especial énfasis en los cambios de dieta que experimenta en los diferentes blanquiales donde habita la especie.

Objetivos concretos

- Realizar un análisis comparativo de las características morfométricas y de densidad poblacional entre diferentes blanquiales de la isla (N, S, E y W), con diferente nivel de desarrollo (maduro e inmaduro) a distintas profundidades (5, 10, 20 m) y en diferentes épocas del año (fría y calida).
- Caracterizar la densidad poblacional de *D. antillarum* para saber cuál es el estado actual de la densidad poblacional de esta especie en las diferentes zonas y condiciones de estudio
- Evaluar el recubrimiento algal de cada una de las zonas, en las diferentes profundidades y épocas, tanto en su aspecto cualitativo como cuantitativo, analizando su composición específica y su biomasa
- Analizar los contenidos de los isótopos estables de nitrógeno y carbono (^{15}N y ^{13}C) en algas, invertebrados frecuentes y *D. antillarum* (músculos y gónadas) a efectos de intentar fijar la posición trófica del erizo en el ecosistema.

- Determinar por medio de las concentraciones isotópicas y el balance de masas las fuentes alimenticias de *D. antillarum* en los diferentes blanquizales, si existen diferencias alimenticias entre los mismos, estudiando especialmente si las condiciones de reducción extrema de dieta en los blanquizales maduros conducen a la omnivoría.
- Construir un espectro trófico comparativo para cada zona de muestreo, por la conjunción de las firmas isotópicas de las fuentes algales obtenidas para cada profundidad y temporada de muestreo, durante los tres años de muestreo y para cada localidad

Objetivo general

El trabajo tiene como objetivo general evaluar la importancia de la distribución, discriminación y selección de las diversas fuentes algales consumidas por *Diadema antillarum* bajo diferentes condiciones ecológicas en los blanquizales de Gran Canaria, utilizando el análisis de isótopos estables para evaluar la posición trófica del erizo en la comunidad.

Con el espectro trófico del erizo *D. antillarum* en los diferentes blanquizales esperamos conocer el efecto del equinodermo sobre la estructura de las comunidades de algas, a través de un enfoque sistémico en las diferentes condiciones ambientales, con el fin de intentar comprender y evaluar los factores ecológicos que mitiguen el crecimiento exponencial de dicha especie en estos ecosistemas insulares de elevada fragilidad.

II.- MATERIAL Y MÉTODOS

II.1 Zonas de muestreo

La recolección de las muestras se realizó durante los años 2005, 2006 y 2007 en cuatro zonas distintas de la isla Gran Canaria (Figura 2.1), con el fin de tener representación de zonas con diferentes condiciones oceanográficas.

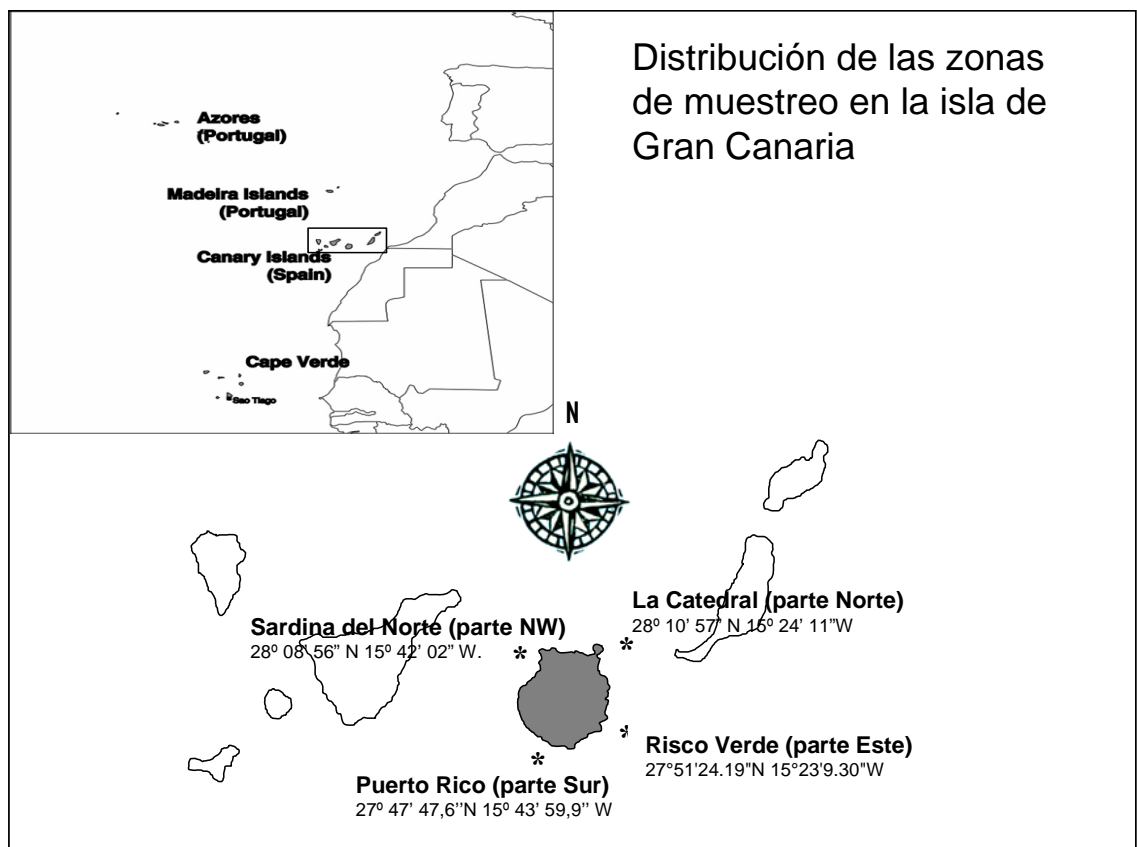


Figura 2.1 Localidades de muestreo para la isla de Gran Canaria.

II.2 Descripción de las técnicas de muestreo

Las muestras y los censos se tomaron en dos épocas del año: cálida (octubre-noviembre) y fría (marzo-abril), coincidiendo con la época en la que la temperatura del agua se encuentra en sus picos máximos (23-24°C) y mínimos (17-18°C).

La temperatura en aguas canarias posee una alta estabilidad térmica a lo largo del año, oscilando normalmente entre máximos de 23-24°C en octubre-noviembre. Y mínimos de 17-18°C en marzo-abril.

En cada muestreo se evaluaron los diferentes parámetros de las condiciones en las que habita *D. antillarum* a diversas profundidades de acuerdo con la características de la zona muestreada (tabla 2.1).

Tabla 2.1- Profundidades de muestreo

Sitio	Profundidad 1	Profundidad 2	Profundidad 3
Risco Verde	2 m	5 m	10 m
Puerto Rico	5 m	10 m	
La Catedral	10 m	20 m	
Sardina del Norte	10 m	20 m.	

II.2.1 Muestreos morfométricos

La recolección de erizos para la toma de datos morfométricos incluyó las temporadas fría y cálida de los años 2005 y 2006, y la temporada fría del 2007. Se recolectaron un total de 792 individuos tomado 25 erizos en cada una de las cuatro zonas de muestreo a dos

profundidades diferentes (para el caso de Risco Verde se consideraron 3 profundidades, de acuerdo a la tabla 2.1).

Los erizos fueron recogidos con equipo de buceo autónomo con la ayuda de pinzas. Los ejemplares en el laboratorio fueron etiquetados de acuerdo con los datos de muestreo y congelados para los posteriores análisis.

II.2.2 Trabajo de laboratorio

En el laboratorio, cada erizo fue pesado íntegramente, antes de abrirlos, las púas fueron eliminadas con la ayuda de tijeras y se midieron los siguientes datos:

- Peso fresco total del erizo,
- Diámetro total del caparazón,
- Altura y longitud del caparazón,
- Longitud y diámetro de la parte posterior de la linterna de Aristóteles,
- Valores de peso fresco de las gónadas
- Valores de peso fresco del contenido estomacal.

Para abrir el erizo, primero se procedía a hacer un corte con tijeras por toda la circunferencia del caparazón. Una vez en dos mitades, se extrajeron las gónadas y el contenido estomacal, con la ayuda de una cuchara.

Se realizaron cortes en los músculos de sostén (ligamentos que se unen en la parte basal pentagonal al caparazón) para la extracción de la linterna de Aristóteles; los músculos

fueron lavados con agua destilada, para limpiarlos de los restos de los contenidos estomacales y etiquetados (imagen 2.1).



Figura 2.1 Linternas de Aristóteles *D. antillarum*.

Cada parte de los erizos fue guardada y etiquetada para su posterior análisis. Las gónadas de la mitad de los erizos fueron conservadas en formol y la otra mitad se secaron en estufa a 80°C por 48 horas; los músculos también fueron secados en una estufa a 50° C durante 24 horas. Una vez obtenido el peso seco de los músculos y las gónadas, fueron triturados con la ayuda de un mortero y fueron guardados y etiquetados en viales para sus posteriores análisis de isótopos estables.

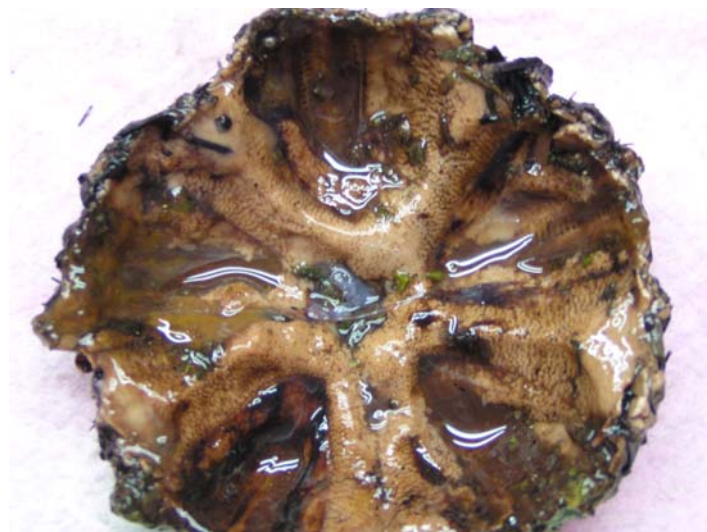


Figura 2.3. Gónadas de *D. antillarum*.

II.2.3 Censos visuales para la densidad erizos

Se hizo un seguimiento de la densidad de población durante los años 2005, 2006 y 2007 en cada una de las zonas, en las dos temporadas, fría y cálida, realizándose un total de 880 censos.

En cada punto de muestreo se realizaron 8 transectos de 5 metros cuadrados a diferentes profundidades, de acuerdo a la tabla 2.1, contándose todos los erizos comprendidos dentro de dicha área (Vanderklif *et al.*, 2004). Asimismo se hizo uso de cuadrantes de 50 x 50 cm y de 1m x 1m para la fotoidentificación y conteo para el caso de zonas más profundas.



Figura 2.4. Uso del transecto de 5 metros para el recuento de erizos en un veril .

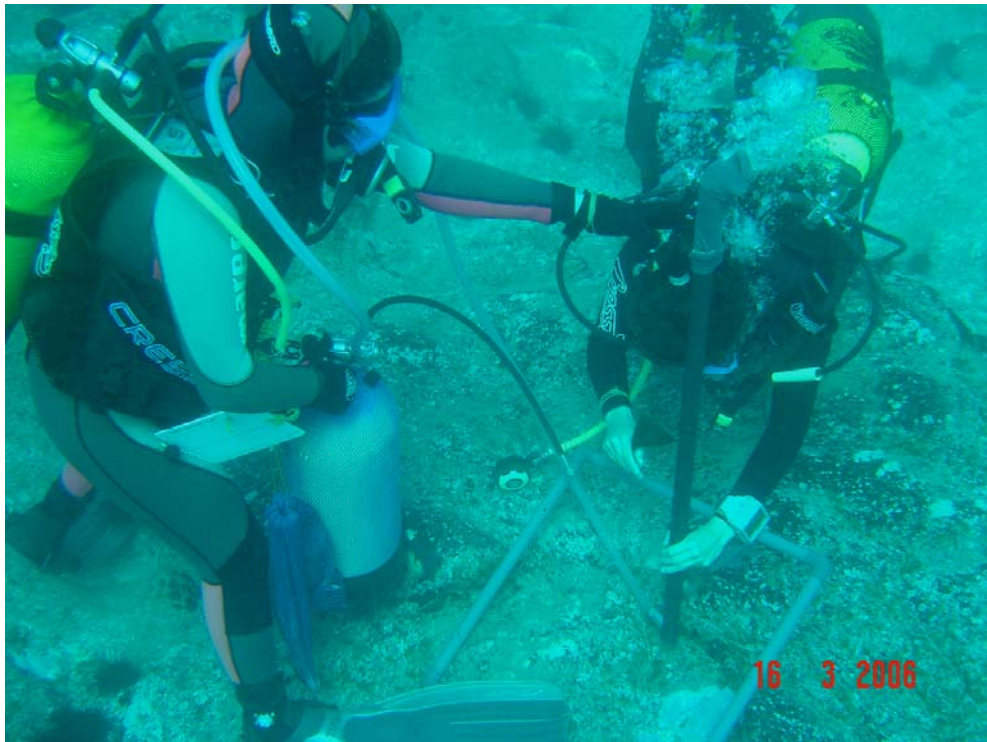


Figura 2.5. Uso de cuadrantales para fotoidentificación y toma de muestras con aspirador

II.2.4 Muestreo de algas

La identificación de algas se hizo al mayor nivel posible (especie y sólo en algunos casos a nivel de género) en cada punto. Para ello se recogieron algas utilizando como marco un cuadrantal de 50 x 50 cm. en los mismos sitios donde se encontraban los erizos (3 cuadrantales por cada punto de muestreo). En las zonas de blanquial donde había muy poca cobertura algal la recolección de éstas se realizó mediante “aspirador” succión y raspado con ayuda de una botella de aire comprimido, un tubo y una malla tupida (fig. 2.5)

Las algas se identificaron en el laboratorio siguiendo la clave analítica de “Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias” (J. Alfonso y M. Sansón, 1999), con un

microscopio óptico y estereoscópico (lupa). Se realizaron preparaciones microscópicas de las algas para su posterior uso en la identificación del contenido estomacal, así como para el acervo ficológico, varios de los especímenes recogidos para este trabajo forman parte de la colección del Herbario BCM de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

II.2.5 Preparación de muestras para el análisis de isótopos estables de algas y erizos.

Las algas recolectadas según se explica en el apartado anterior se lavaron con agua destilada y después se secaron en estufa (24 horas a 50°C. Las muestras trituradas con ayuda de mortero y pic fueron guardadas en viales.

Debido al contenido de carbonatos en algunas algas como *Padina pavonica*, *Lobophora variegata*, *Jania spp.* etc previo al secado, las muestras fueron enjuagadas con NaOH + ácido fórmico, con el fin de eliminar el carbonato de calcio y evitar errores de lectura en el espectrómetro de masas.

Para las muestras de invertebrados, tejido gonadal y tejido de los músculos del aparato bucal provenientes del erizo, se utilizaron 6 erizos por cada zona de muestreo, se extrajeron del animal, se enjuagaron con agua destilada, se lavaron y se secaron en la estufa (24 horas a 50°C para los músculos y 48 horas a 80°C para las gónadas)

Músculos y gónadas fueron elegidos a pesar de que las gónadas son tejidos ricos en lípidos y suelen dar una firma imprecisa en cuanto al aporte de fuentes (Post, 2002), sin embargo, fueron procesadas con el fin de ver las diferencias respecto a las firmas isotópicas algales y conocer cuál era la esquematización de este tejido con funcionalidad diferencial.

II.3 Análisis de muestras de isótopos estables

Las muestras fueron analizadas una parte en el laboratorio de Isótopos Estables en The School of Natural Sciences, Edith Cowan University, Australia y otra por Natural Isotope Stable Laboratory en Western Australia, utilizando ambos la misma técnica.

Se realizaron las determinaciones de % de carbono, % de nitrógeno; $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las algas, los invertebrados, los músculos de la linterna de Aristóteles y las gónadas de *Diadema antillarum*, procedentes de los diferentes sitios de muestreo.

Para los análisis de isótopos estables se toman muestras de material conocido (referencia estándar) para el Nitrógeno es el aire y para el Carbono la referencia estándar es NBS19 definido como VPDB (Viena PDB).

Para hacer las determinaciones, las muestras son convertidas a forma gaseosa por combustión y luego fueron introducidas en el espectrómetro de masas, posteriormente son ionizadas y sus moléculas separadas de acuerdo a su masa. De esta forma la proporción masa/carga fue medida de acuerdo a la proporción (R) de isótopos pesados y las proporciones convertidas a valores delta (δ) en partes por mil, a través de la siguiente fórmula.

$$\delta = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \times 1000$$

II.4 Modelos de mezcla

Para poder identificar de manera efectiva las contribuciones de las diferentes fuentes algales en el erizo *D. antillarum* en cada blanquiazal, se emplearon los enfoques matemáticos de los modelos de mezcla estandarizados, debido a que recientemente se ha corroborado que estos enfoques nos permiten saber con precisión la magnitud con que diferentes fuentes alimenticias constituyen la dieta de una especie. Para esto se siguió la metodología descrita por Phillips (2001),.

Cuando sistemas de n- isótopos son empleados para determinar las contribuciones de más de una fuente para un consumidor, los modelos de mezcla pueden ser empleados para resolver, mediante procedimientos matemáticos, la combinación de proporciones de fuentes que conforman la dieta del depredador o consumidor (Phillips, 2001; Phillips & Gregg, 2003).

Este método está basado en su forma más básica en la siguiente ecuación de balance de masas (sistema de un isótopo y tres fuentes):

$$\delta M = f_A \delta A + f_B \delta B + f_C \delta C$$

$$1 = f_A + f_B + f_C$$

Donde:

δM = Es la firma isotópica de la mezcla (en este caso el tejido del músculo de *D. antillarum*), la mezcla es el depredador o consumidor del que se desea conocer

cuáles son las fuentes principales (presas) que constituyen su dieta con una aportación efectiva.

$f_A + f_B + f_C =$ Son las proporciones de las firmas isotópicas de las diferentes fuentes (en este caso formadas por las fuentes algales).

La ecuación anterior es un sistema matemáticamente indeterminado, ya que hay tres incógnitas (proporciones de A, B y C) de tal forma que no hay una única solución, sino pueden existir múltiples combinaciones posibles entre esas fuentes y si hay más fuentes, el número de combinaciones se incrementa también.

Sin embargo, con estos modelos es posible mediante un sistema de n isótopos y $>n + 1$ fuentes, mantener los principios de conservación del balance de masas para encontrar múltiples combinaciones de proporciones de fuentes permitiendo conocer cuáles son las fuentes viables. Para ello se realizan los siguientes pasos:

1. El primer paso es crear iterativamente cada posible combinación de las proporciones de las fuentes, hasta sumar un 100% mediante pequeños incrementos, conocidos como “incrementos de la fuente”.

2. El segundo paso consiste en predecir las firmas isotópicas y calcular un total de combinaciones siguiendo la siguiente fórmula:

$$\text{No. de combinaciones} = (100/i) + (S-1) / S-1 = [100/i + (s-1)]!(100/i)! (s-1)!$$

Donde $i =$ es el incremento (%) y $S =$ número de fuentes.

3. El tercer paso es comparar las combinaciones de las firmas isotópicas creadas por las múltiples iteraciones con los valores isotópicos de las firmas observadas en la mezcla (M) y si éstas son iguales o muy semejantes (teniendo en cuenta un ajustado margen de tolerancia -señalado como la tolerancia del balance de masas-) entonces se sabe que esa combinación de proporciones de fuente ($\pm 0.1\%$) representa una solución viable.

4. Finalmente la distribución de todas las soluciones posibles es descrita en términos del aporte mínimo hasta un aporte máximo para esa mezcla (M) definido en un rango percentil de su contribución (1 – 99%).

La composición de $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos de un consumidor refleja la composición del alimento asimilado más un ligero enriquecimiento del (0-1.3‰) y generalmente es usado para distinguir las fuentes primarias de nutrición. Por su parte la señal de $\delta^{15}\text{N}$ presenta un mayor enriquecimiento (2-3.4 ‰) utilizado generalmente como una medida de la posición trófica de los organismos (Fry & Sherr, 1984; Minagwa & Wada, 1984; Michener & Schell, 1994).

Para evaluar las diferencias en la asimilación de *D. antillarum* bajo diferentes condiciones, se tuvo en cuenta para todos los cálculos el fraccionamiento isotópico del músculo (enriquecimiento isotópico). Los cocientes isotópicos fueron corregidos en base a la discriminación, la digestión y la asimilación de acuerdo a las ecuaciones de DeNiro & Epstein (1978). Se consideró un enriquecimiento de 1.3 de $\delta^{13}\text{C}$ y de un 3.4 de $\delta^{15}\text{N}$ (Fry & Sherr, 1984; Minagwa & Wada, 1984; Michener & Schell, 1994).

II.5 Construcción del espectro trófico

Con el fin de construir un espectro trófico comparativo para cada zona de muestreo, se consideró la conjunción de las firmas isotópicas de las fuentes obtenidas para cada temporada de muestreo (durante los tres años de muestreo) y para cada localidad.

Es importante señalar que las señales isotópicas de los músculos de *D. antillarum* fueron las que se consideraron para la construcción de los diferentes espectros tróficos, ya que es un tejido que otorga una medida integrativa de las fuentes alimenticias asimiladas (Polunin *et al.*, 2001, Tomas *et al.*, 2006), siendo la gónada una marca isotópica “reciente” dado su dinamismo metabólico.

La complejidad de los sistemas naturales requiere muchas veces de la inclusión de un gran número de fuentes (Phillips & Gregg, 2003) y el caso de los fondos rocosos canarios no fue la excepción. De tal forma que se analizaron numerosas fuentes potenciales.

Para llevar a cabo la construcción y evaluación de los diferentes espectros tróficos de una manera más detallada, se formaron diversos grupos de fuentes teniendo en cuenta el espacio geométrico que ocupa cada una de éstas – es decir, de acuerdo a la posición que les otorga su firma isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$)- con respecto a la posición de la firma del músculo de *D. antillarum* (mezcla), considerando como variables principales la época del año (fría-cálida), profundidad (5, 10 y 20 m), tipo de blanquizal y año de muestreo. (ver ANEXO 1)

Las muestras de algas se homogenizaron promediando los valores, para poder hacer una comparación de las fuentes de acuerdo a la de temporada de muestreo (fría y cálida), profundidad (5 m 10 m y 20 m) y el año de muestreo.

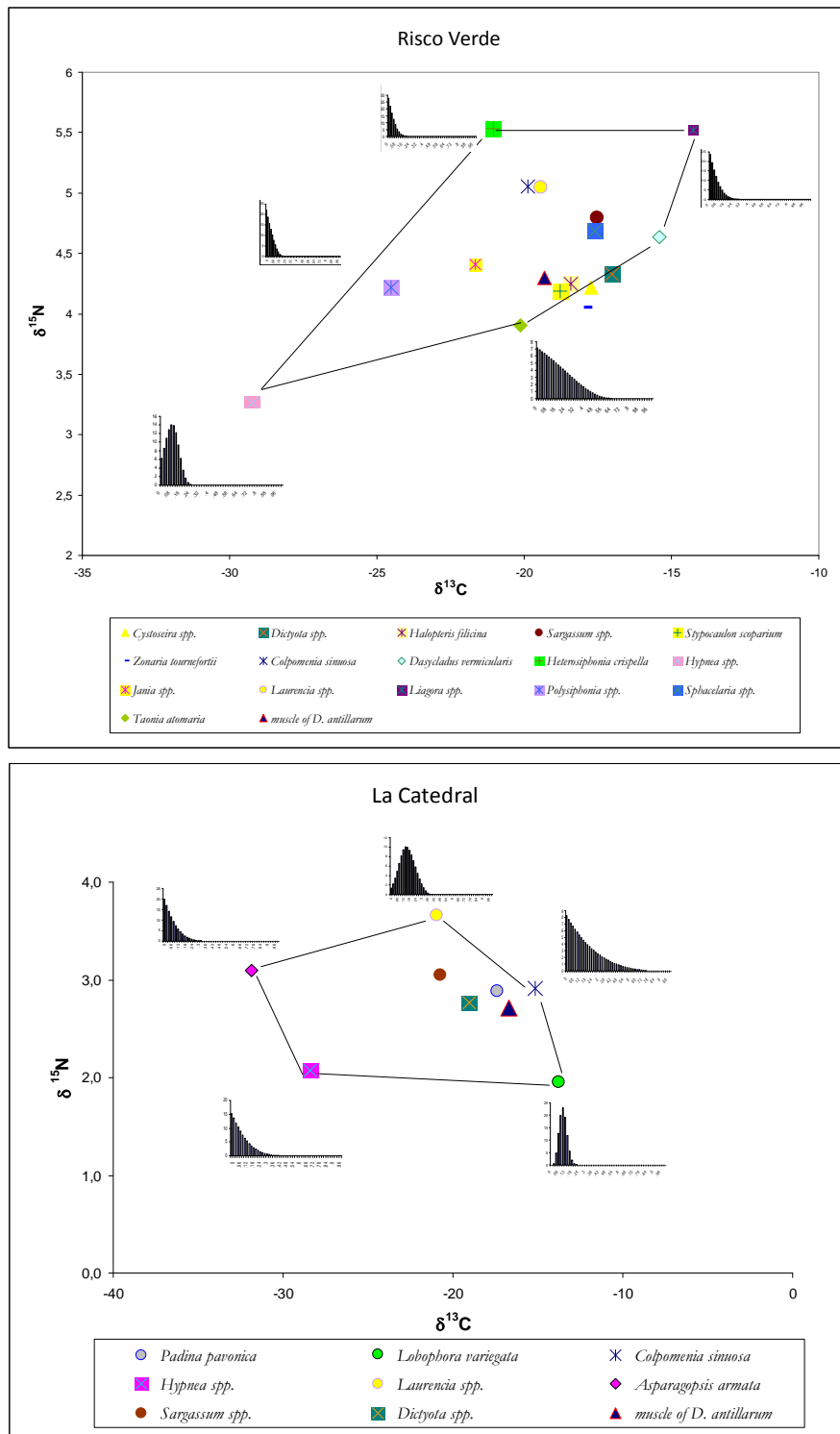


Figura 2.6. Ejemplo de los espectros tróficos de Risco Verde y La Catedral (ambos 10 m fría 2006). Las gráficas representan la contribución de las principales algas que conforman el polígono.

Se hicieron inicialmente agrupaciones de acuerdo a los grupos taxonómicos algales, así como por grupos morfofuncionales, además de esas agrupaciones, se hicieron indagaciones sobre otras formas de diseñar y agrupar los espectros tróficos y se observó que la disposición de las fuentes algales se correspondía con un arreglo geométrico en el espacio matemático, tal como lo sustentan diversos autores (Ben-David *et al.*, 1997; Phillips, 2001; Phillips & Gregg 2003; Szepanski *et al.*, 1999) que respaldan el uso de procedimientos geométricos básicos para priorizar y tomar en cuenta en la cuantificación de las contribuciones de cada fuente (Ver figura 2.6).

II.6 Análisis estadísticos

Para el análisis de los datos se emplearon primeramente estudios descriptivos de las variables, así como análisis de diferencias entre medias (pruebas paramétricas ANOVA-), regresión lineal simple y correlaciones bivariadas con el programa informático SPSS-14.

Previamente a los análisis de ANOVA se comprobó la normalidad de los datos y la homogeneidad de las varianzas mediante los test de Kolmogorov-Smirnov (SPSS 14 y STATISTICA- 6). También se utilizó el programa Biodiversity Professional (V2) para análisis de similitud y los índices de diversidad.

Para los cálculos de balance de masas en los modelos de mezcla, se empleó el Software Isosource desarrollado por Phillips (2001) y disponible a través de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos (EPA).

En cada caso se hizo el tratamiento de datos estadístico que mejor se ajustaba al análisis de los resultados y en cada capítulo de la tesis se detalla el tratamiento de datos y estadísticos realizado.

III.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE MORFOMETRÍA Y DENSIDAD

III.1 Resultados de morfometría

Durante los años 2005, 2006 y 2007, se analizaron un total de 792 especímenes en los cuatro puntos de muestreo referidos, incluyendo las temporadas fría y cálida de los años 2005 y 2006, y la temporada de agua fría del 2007.

Tabla 3.1 - Valores de las variables empleadas para las comparaciones morfométricas.

	N	Valor mínimo	Valor máximo	Media	Desv. típica
Diámetro caparazón (cm)	792	1,78	10,00	5,13	1,12
Peso fresco (g)	792	11,23	302,20	61,31	38,92
Ancho linterna Aristóteles (cm)	792	0,75	3,00	1,83	0,31
Contenido estomacal (g)	430	0,34	32,18	5,87	5,03
IGS	790	0	819,39	6,43	44,02

A todos los parámetros biométricos (peso fresco del erizo, diámetro total del caparazón, altura del caparazón, longitud y diámetro -de la parte posterior- de la linterna de Aristóteles se les realizó una análisis preliminar de Kolmogorov-Smirnov para comprobar la normalidad de los datos.

Los intervalos de tallas (diámetro de caparazón) de los individuos analizados van de 1,78 cm a 10 cm. Se observaron individuos de las diferentes clases de talla, pero la categoría más abundante de acuerdo al diámetro de caparazón fue de entre 5,0-5,50 cm.

Dividimos el tamaño del erizo en categorías de acuerdo al diámetro del caparazón. Teniendo como resultado 4 categorías, como se muestra en la siguiente imagen.

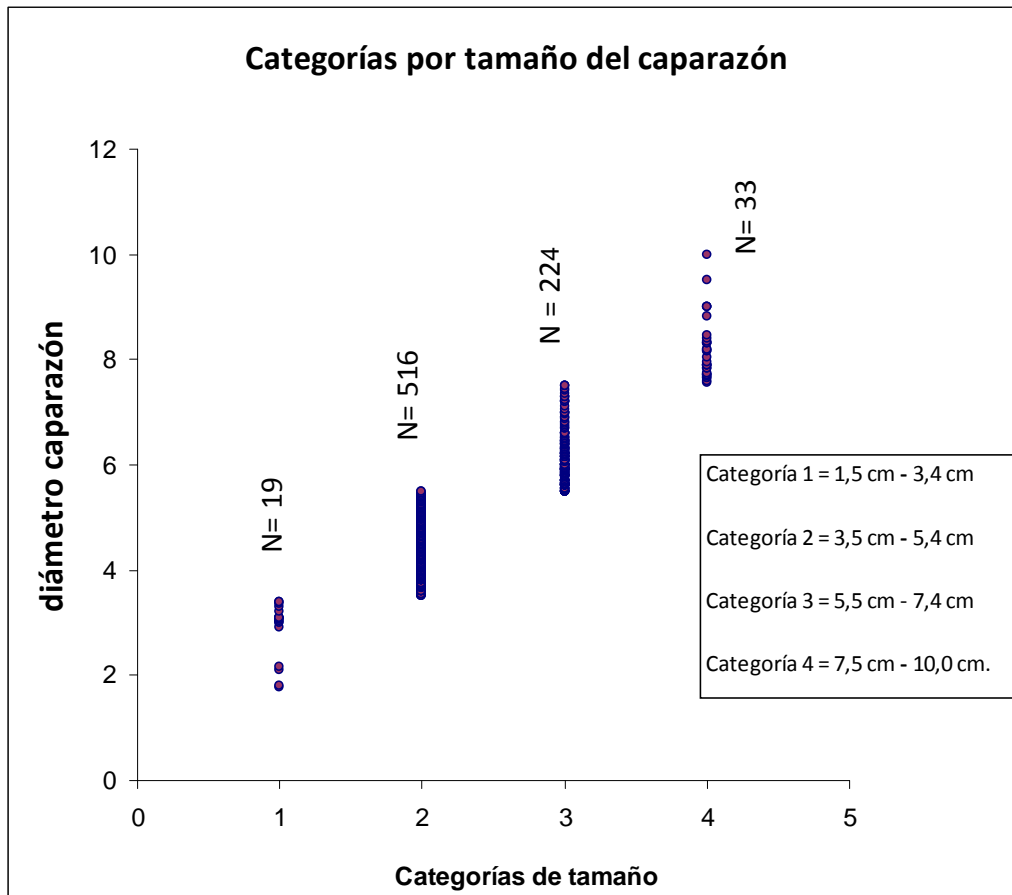


Figura 3.1. Categorías de tamaño de *D. antillarum*. N= 792.

Como puede observarse, la categoría más abundante fue la categoría 2. Cabe destacar que todas las localidades albergaron erizos de esa categoría (Figura 3.1).

Garrido 2003, menciona que la talla más abundante encontrada para *D. antillarum* fue la categoría compuesta por individuos de entre 3.5 y 5.5 cm de diámetro de caparazón tanto en puntos de muestreo en las islas de El Hierro y Gran Canaria (Archipiélago Canario), como en la isla de Boa Vista (Cabo Verde). Ese rango de diámetro de caparazón coincide con la categoría 2 de nuestros resultados, en ese sentido podemos corroborar la alta predominancia de esa talla, en nuestro caso más del 65% de los individuos recolectados

pertenecen a esa categoría (fig. 3.1), además de cómo ya hemos señalado ser una talla presente en todas las localidades muestreadas.

Respecto a las correlaciones más representativas halladas en las determinaciones morfométricas, encontramos que el diámetro del caparazón tiene una elevada correlación con el peso fresco del erizo, con una $R^2 = 0,81$ (Fig. 3.2).

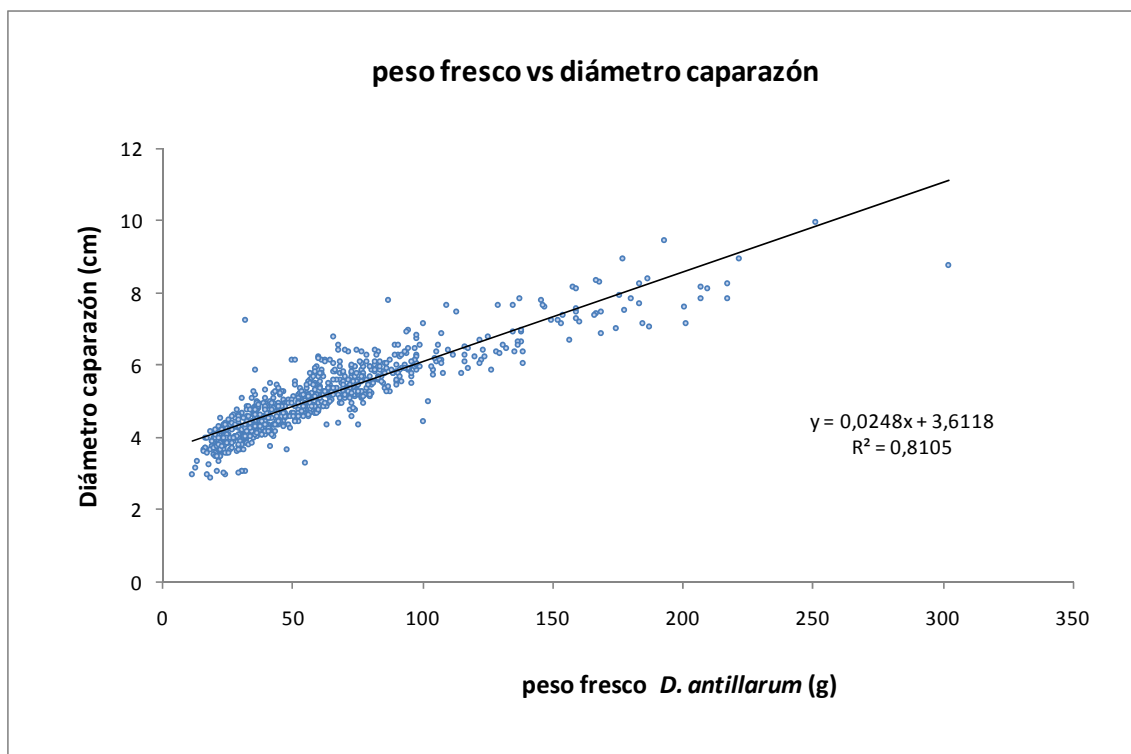


Figura 3.2. Se muestra la correlación entre el peso fresco de *D. antillarum* y el diámetro del caparazón, valores tomados de 2005, 2006 y 2007 (N= 792).

Una estructura importante del erizo es su aparato bucal: La linterna de Aristóteles, es una estructura esquelética pentagonal, formada por cinco pirámides huecas que mediante una serie de músculos se mantienen unidas en forma de cono con base pentagonal formando una eficiente herramienta raspadora para adquirir alimento (Garrido, 2003).

De acuerdo a las observaciones de Garrido 2003, se sabe que *D. antillarum* sufre cambios morfológicos en la linterna de Aristóteles y el tamaño del caparazón. A medida que la especie aumenta su densidad poblacional, disminuye el tamaño de ambas estructuras corporales. Por otro lado, encontramos que existe una fuerte correlación entre el ancho de la linterna de Aristóteles y el peso fresco del erizo ($R^2= 0,82$), como se muestra en la figura 3.3.

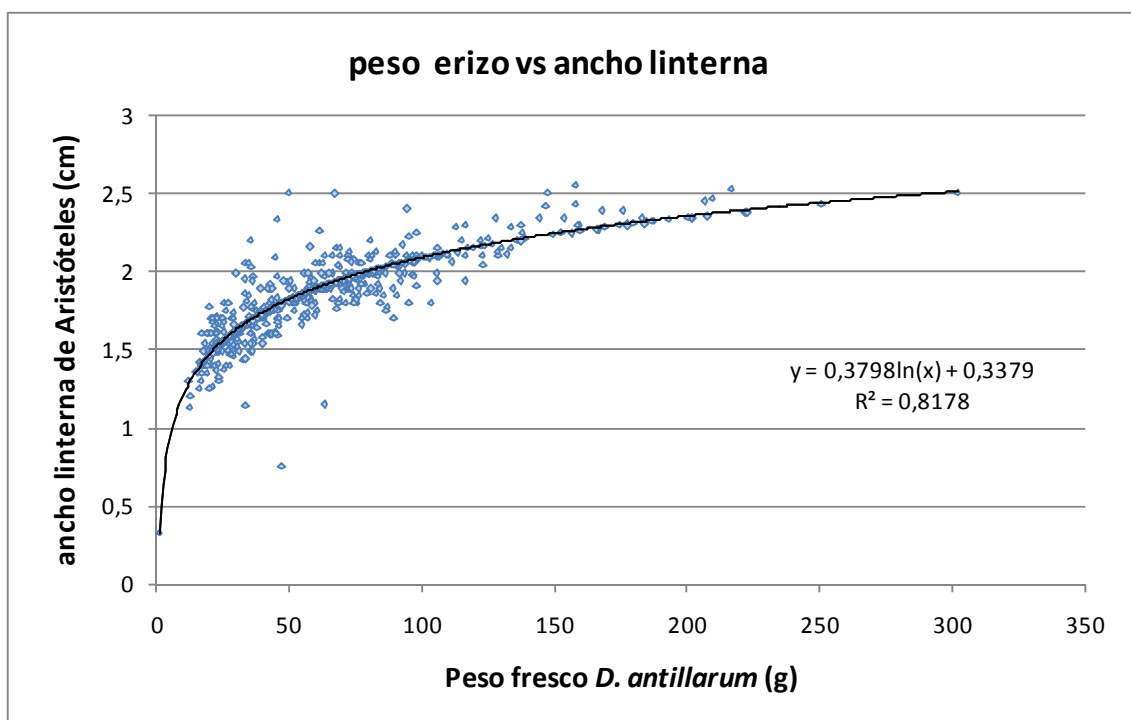


Figura 3.3. Se muestra la correlación entre el peso fresco de *D. antillarum* y el ancho de la linterna de Aristóteles. Valores tomados de 2005, 2006 y 2007 (N= 793).

Sin embargo, si analizamos como variables el peso fresco de las gónadas respecto al tamaño del erizo (usando la linterna de Aristóteles como medida indirecta), notamos que no hay una correlación alta. La figura 3.4 indica que el erizo alcanza la madurez sexual independientemente de la talla del individuo.

Gónadas peso fresco vs ancho linterna de Aristóteles

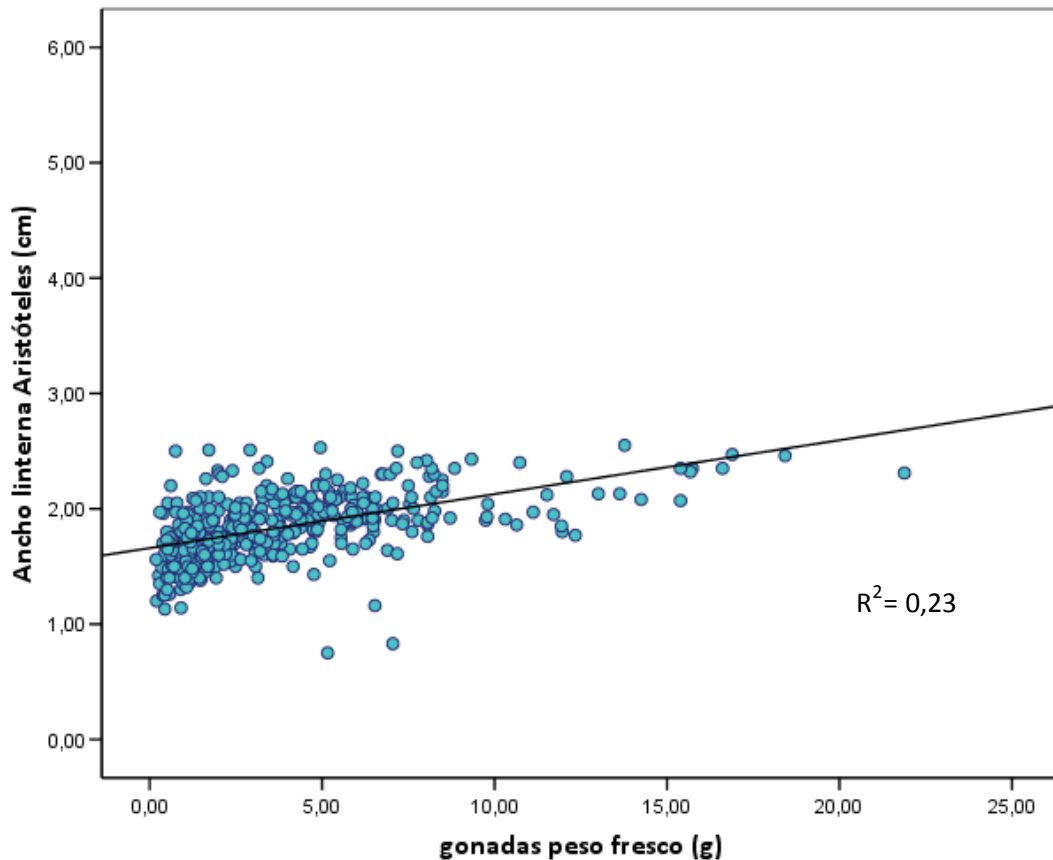


Figura 3.4. Se muestra la correlación entre el peso fresco de *D. antillarum* y el peso fresco de las gónadas. Valores tomados de 2005, 2006 y 2007.

Otra de las variables comparadas fue el peso fresco del contenido estomacal respecto al peso del erizo, ya que es un indicador adicional de cuánto invierte el individuo en funciones de mantenimiento, ya que posee una R^2 de 0,76 (Fig. 3.5).

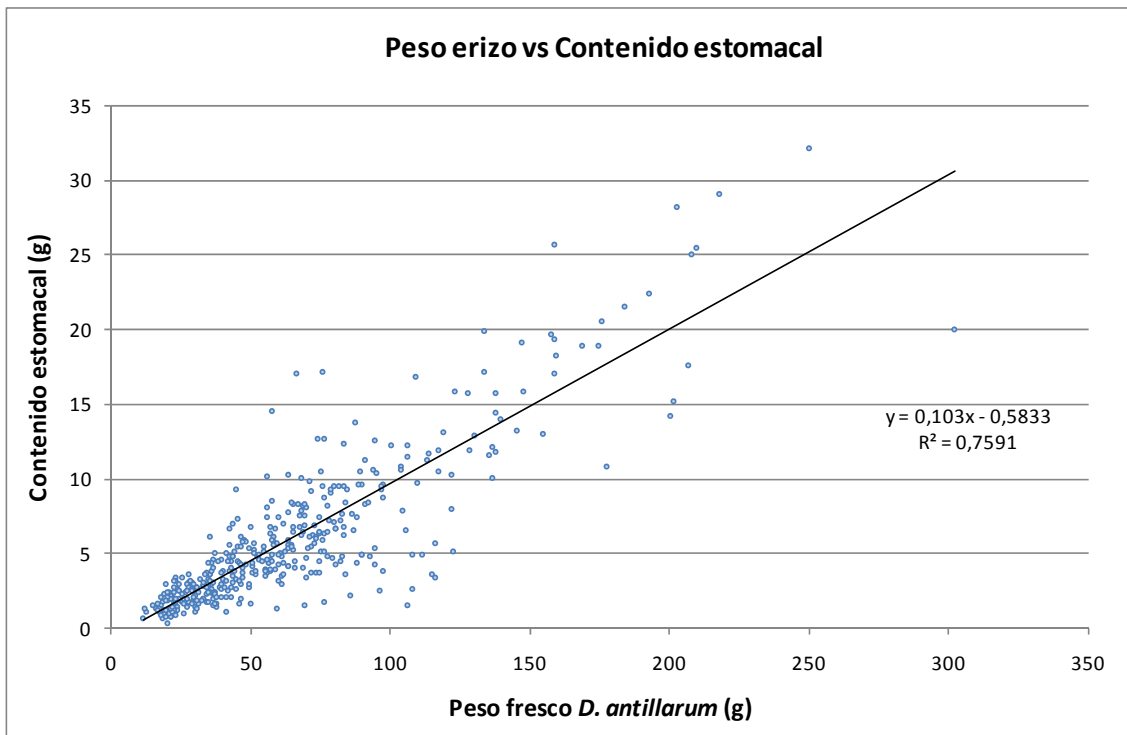


Figura 3.5. Se muestra la correlación entre el peso fresco de *D. antillarum* y el peso fresco del contenido estomacal. Valores tomados de 2005, 2006 y 2007.

No obstante, debido a las fluctuaciones del tipo de dieta y las variaciones del % de agua, que no aportan alimento al erizo y que pueden modificar el valor real total, consideramos como medida más fiable el ancho de la linterna de Aristóteles, que muestra un índice de regresión igual al del peso fresco del erizo, pero más alto que del contenido estomacal y además no está sometido a fluctuaciones en el contenido de agua.

Es importante destacar que en este estudio los parámetros morfométricos evaluados no fueron dependientes de la temporalidad $p > 0,5$ (Fig. 3.6). Sin embargo, al evaluar la profundidad y la interacción profundidad*localidad si encontramos diferencias significativas ($F=8,43$; $P<0,01$).

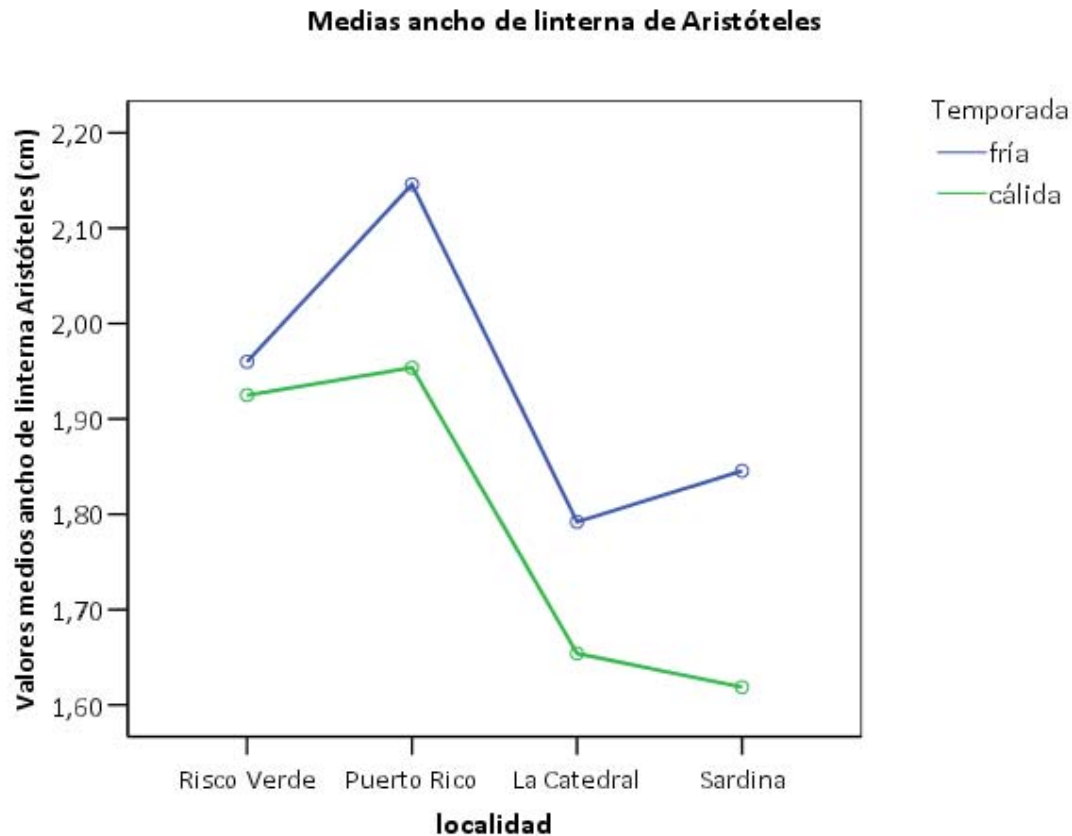


Figura 3.6. Tendencia del valor medio del ancho de linterna de Aristóteles en las temporadas cálida y fría.

Como puede observarse en la Fig 3.7 la tendencia del tamaño del erizo respecto a la profundidad, disminuye a medida que incrementa la profundidad. Lo cual está en concordancia con diversos estudios que señalan que a mayor profundidad el alimento es un factor limitante y por consiguiente *D. antillarum* disminuye su caparazón (Alves *et al.* 2001; Garrido, *et al.*, 2001 y Garrido 2003; Hernández *et al.*, 2005; Levitan 1998). Asimismo se corrobora la alta estabilidad temporal de esta especie descrita por Brito, 1997, Tuya 2002, Tuya *et al.*, 2006. Además se corresponde con el hecho de que la temperatura en aguas canarias no muestra grandes variaciones a lo largo del año, por el contrario, muestra una alta estabilidad con picos mínimos de 17-18°C en los meses de diciembre-marzo y máximos de 23-24°C de septiembre-noviembre.

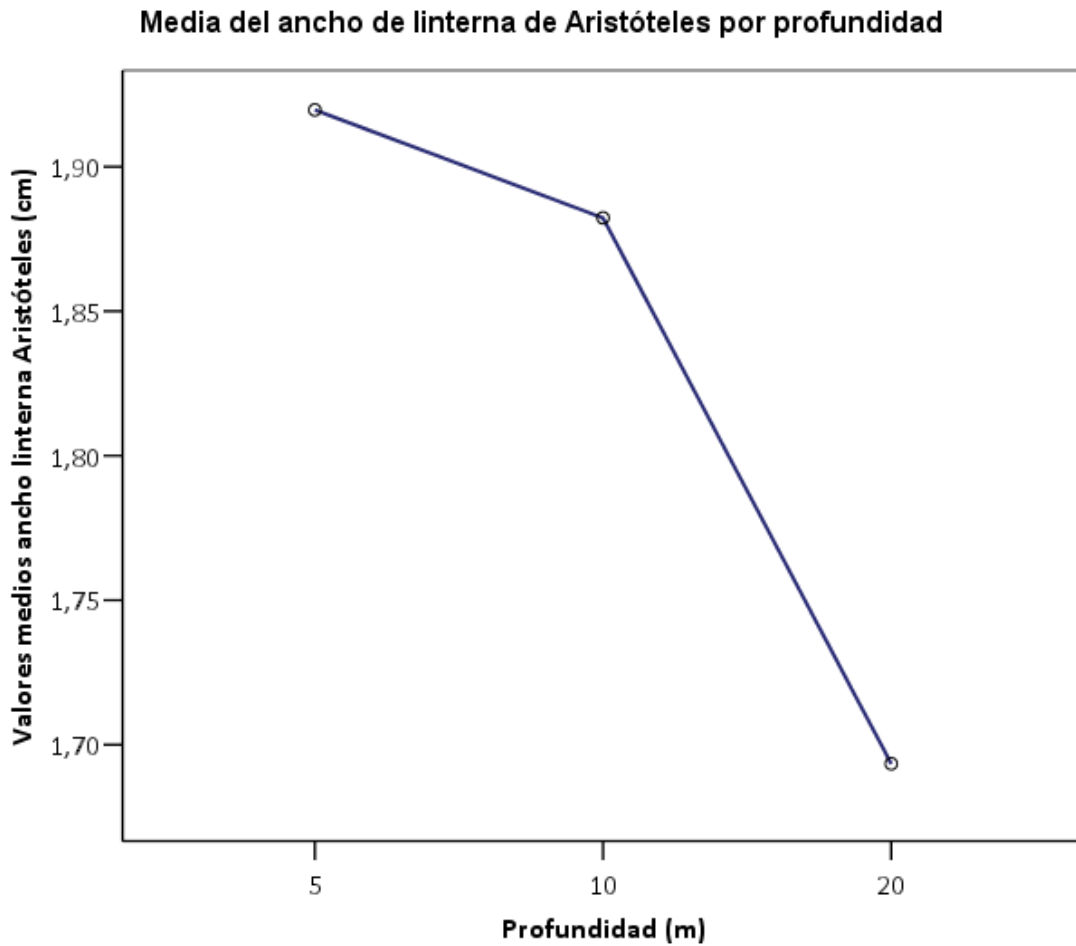


Figura 3.7. Tendencia del valor medio del diámetro del caparazón a diferentes profundidades.

La figura 3.8 muestra la variación de las medidas del ancho de la linterna de Aristóteles de *D. antillarum* en las diferentes localidades, durante las temporadas fría y cálida de los años 2005, 2006 y 2007.

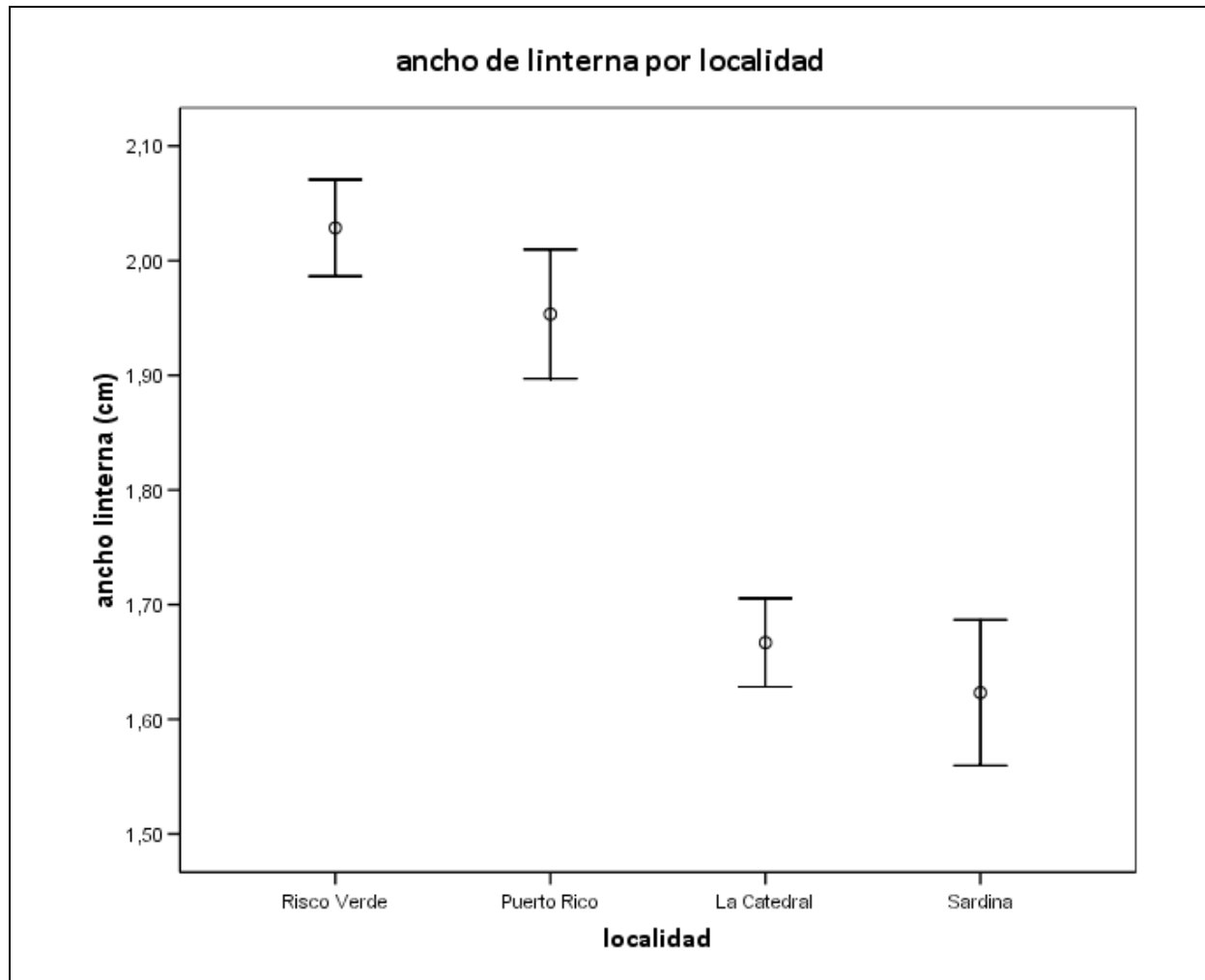


Figura 3.8. Se muestra el valor promedio del ancho de la linterna y sus desviaciones estándar por localidad uniendo la época fría y cálida, ya que no encontramos diferencias significativas entre ambas épocas de muestreo.

Como puede observarse en la figura 3.8 el ancho de la linterna es menor en las zonas de La Catedral y Sardina y mayor en las zonas de Risco Verde y Puerto Rico. Se realizó una ANOVA para comprobar la diferencia significativa de la linterna de Aristóteles respecto a la localidad y efectivamente hay una diferencia significativa entre localidades ($P < 0,01$).

Sin embargo, la diferencia se detecta a nivel de grupos o subconjuntos de localidades, tanto al evaluar el ancho de linterna de Aristóteles, como el diámetro del caparazón y el peso fresco del erizo. Mediante análisis Post-Hoc, detectamos que dichas diferencias nos

dan dos grupos diferentes de acuerdo al diámetro del caparazón y ancho de linterna, por un lado tenemos las zonas de Risco Verde y Puerto Rico, y por el otro lado las zonas de La Catedral y Sardina del Norte (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%).

III.2 Resultados de densidad poblacional

Los equinodermos están considerados como uno de los componentes principales de las comunidades bentónicas, su distribución espacial se ha relacionado con una gran variedad de factores, como la depredación (Dayton, 1981; Sala 1997), asentamiento y reclutamiento (Young & Chia 1982), disponibilidad de los recursos tróficos (Menge, 1992), interacciones competitivas (Hagen & Mann, 1992), etc. También la estructura física del hábitat puede tener una gran influencia sobre los patrones espaciales.

El análisis de la variabilidad espacial de la abundancia de equinodermos es esencial en la identificación del rango de procesos ecológicos de la comunidad bentónica, sea cual sea el objetivo específico de estudio. Por ello, para este estudio se hizo un seguimiento de la densidad poblacional durante los años 2005, 2006 y 2007 para las zonas de La Catedral, Risco Verde, Puerto Rico y Sardina del Norte pertenecientes a la isla Gran Canaria, en las dos temporadas de temperatura de agua fría (18°C y cálida 23-24°C) y a diferentes profundidades. Realizándose un total de 880 censos.

De acuerdo a los resultados evaluados *D. antillarum* mostró una densidad media de 8 erizos m^{-2} ($\pm 0,60$). La densidad máxima se encontró para la zona de Sardina del Norte, temporada de agua fría en el año 2005 a una profundidad de 10 m. con una densidad media de 12,83 individuos $\cdot m^{-2}$ ($\pm 0,36$). La abundancia mínima exhibida se halló en la

localidad de Risco Verde, para el año 2006 durante la temporada fría y a una profundidad de 2 m. con una densidad media $1 \text{ individuo} \cdot \text{m}^{-2} (\pm 0,17)$.

En términos globales, la localidad con las densidades promedio más bajas fue la zona de Puerto Rico con una media de $3 \text{ erizos} \cdot \text{m}^{-2}$ y la localidad con la media más elevada fue para la zona de Sardina del Norte con $9,20 \text{ erizos} \cdot \text{m}^{-2}$. (Figura 3.9).

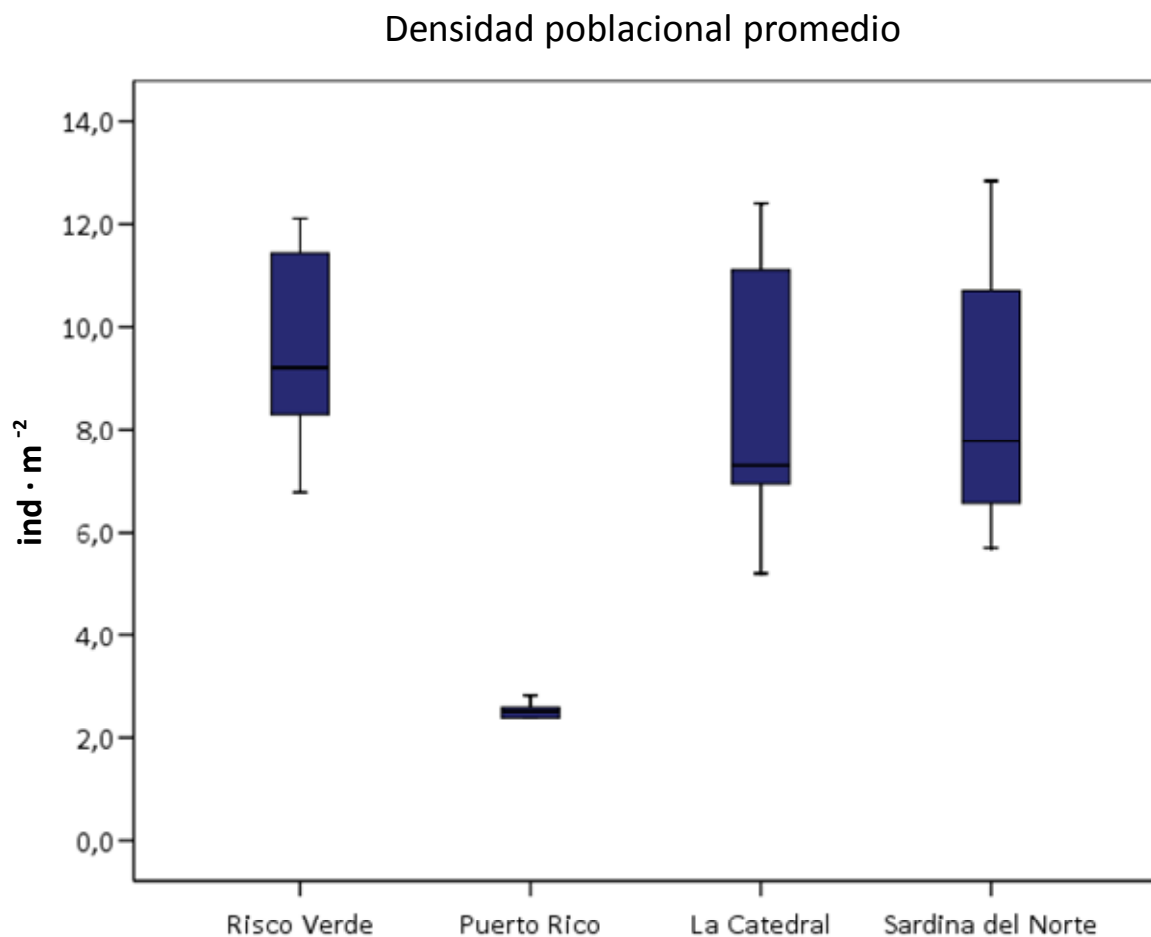


Figura 3.9 Resultados promedios de densidad poblacional en las cuatro zonas de muestreo y sus desviaciones típicas.

Las profundidades de muestreo (material y métodos) se adaptaron a la topografía de cada zona, siendo los 10 m la profundidad común para todos los sitios de muestreo.

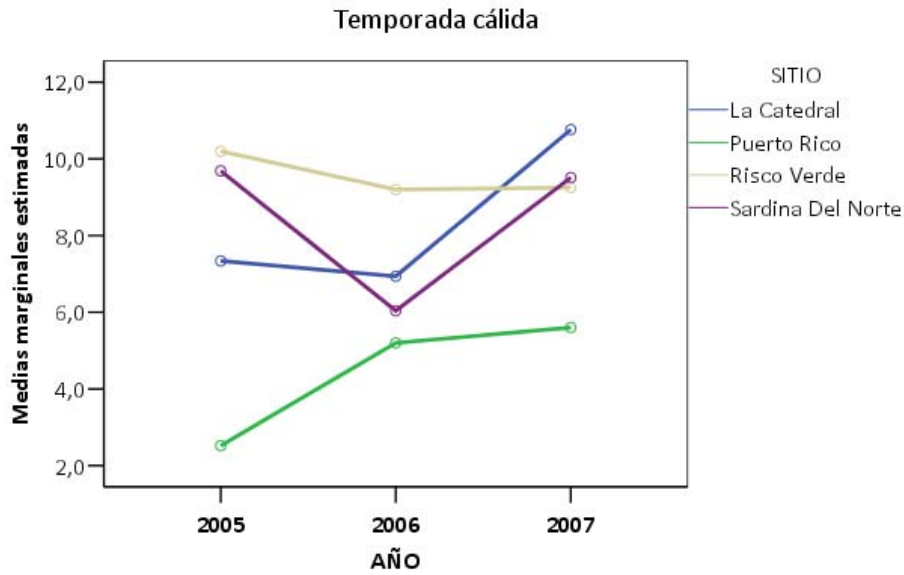
La presencia de erizos comenzó a partir de los 5 metros de profundidad en las zonas donde el mar bate, a esas profundidades se refugian en oquedades, mientras que a mayor profundidad se encuentran dispersos sobre el fondo. Cabe señalar que en el caso de Risco Verde hacemos referencia a la presencia de erizos desde los 2 metros de profundidad, pero a esta profundidad la densidad media no fue mayor a 3 erizos $\cdot m^{-2}$. A esa profundidad el sustrato está cubierto por *Cystoseira abies-marina* con una cobertura prácticamente del 100%. De los 3 m a los 7 m de profundidad encontramos la mayor presencia de diferentes algas (capítulo IV) y la mayor concentración de *D. antillarum* de los 5-10m de profundidad.

En las zonas ocupadas por arena (como en el caso de Puerto Rico) no se observó la presencia de erizos, sino que únicamente fueron hallados en los sustratos duros. En la mayoría de los fondos rocosos (a partir de aproximadamente los 7 m. de profundidad) *D. antillarum* comparte sustrato con las esponjas, principalmente del género *Verongia* y con la esponja roja *Batzella inops* (esta última presente en todos los blanquizales muestreados) y con el briozoo *Reptadeonella violacea*.

Lo primero que se hizo fue analizar que las varianzas presentaran homogeneidad, una vez comprobado, se estudiaron las diferencias de la densidad poblacional por zonas, temporada de muestreo (cálida y fría), así como por profundidades.

Mediante el test ANOVA ($p > 0,05$) de un factor se comprobó que no aparece una diferencia temporal significativa de la densidad de *D. antillarum*. Este resultado (fig. 3.10) coincide con la alta estabilidad temporal de esta especie señalada por Brito (1997), Tuya (2002), Tuya *et al.* (2006 y 2007, que también encuentran que la temporalidad no juega un papel consistente en las fluctuaciones de las medias de la abundancia de esta especie.

Medias marginales estimadas de densidad poblacional



Medias marginales estimadas de la densidad poblacional

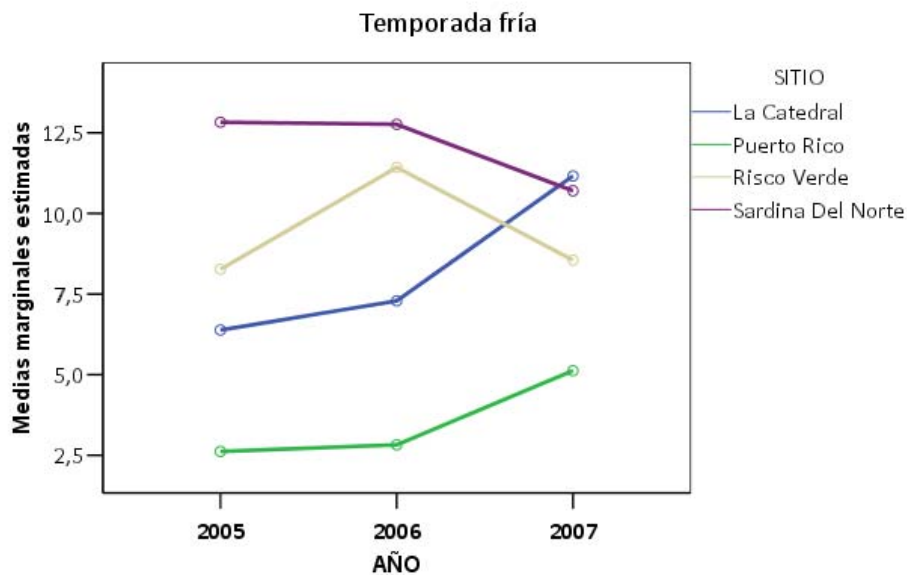


Figura 3.10. Comparación de las variaciones de densidad *D. antillarum* en las épocas cálida y fría en cada punto de muestreo en los años 2005, 2006 y 2007.

Teniendo en cuenta que la variación de la temperatura a lo largo del año en Canarias no afecta a la densidad, a continuación se muestra la variación de la densidad entre cada localidad de acuerdo con la profundidad (fig 3.11).

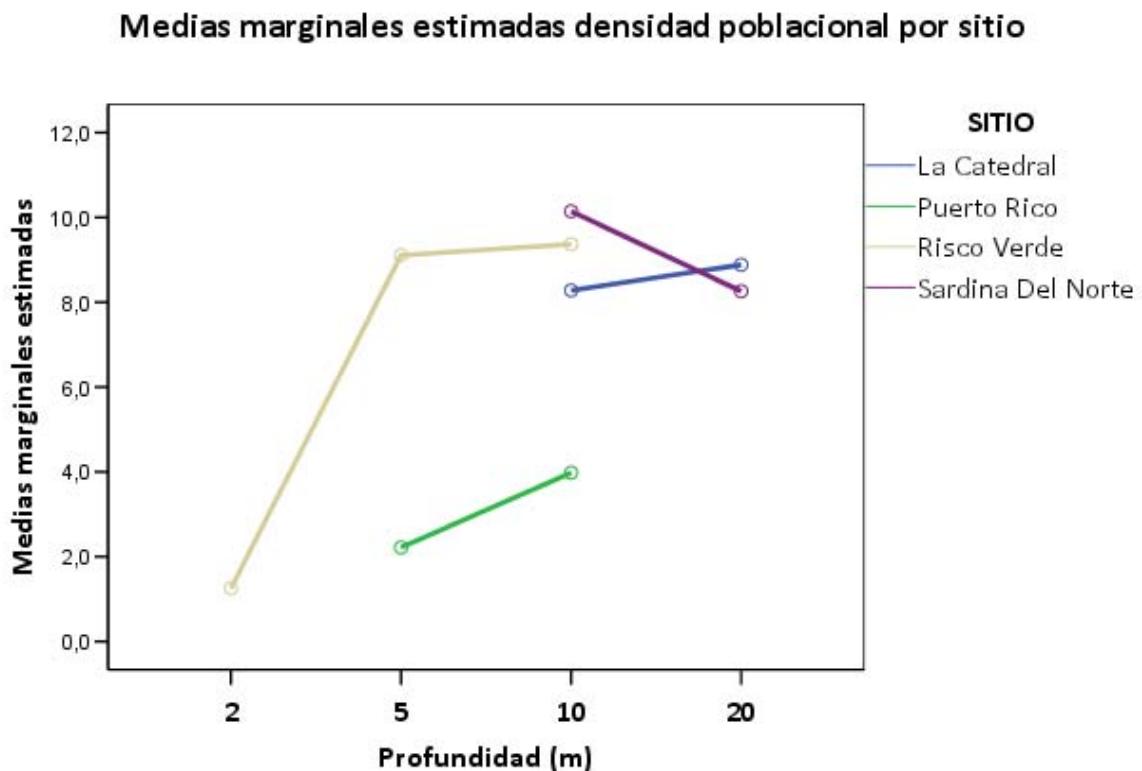


Figura 3.11. Variación de la densidad poblacional de *D. antillarum* a diferentes profundidades.

Como puede verse, a excepción de Sardina del Norte, todas las localidades muestran una tendencia a incrementar la densidad poblacional a medida que aumenta la profundidad. Como primer análisis de observación, a estas profundidades, los resultados coinciden con los encontrados por Brito *et al.* (2004), Hernández (2005), Tuya *et al.* (2004, 2006), en el archipiélago canario, sin embargo, Entrambasaguas *et al.* (2008), señala que *D. antillarum*

es más abundante a profundidades someras en otras zonas de la Macaronesia (Cabo Verde).

De acuerdo con nuestros resultados, encontramos diferencias significativas ($p < 0,05$) en la densidad poblacional en cuanto a las zonas de muestreo y con una prueba de Scheffé detectamos que las diferencias más acusadas se presentan entre las localidades de Puerto Rico y Sardina del Norte.

Mediante la ANOVA de un factor encontramos globalmente que aunque no existen diferencias significativas entre la densidad poblacional y la profundidad pero sí las hay dentro de las localidades exceptuando Puerto Rico.

En las zonas de La Catedral y Sardina del Norte se hallaron diferencias significativas con la profundidad ($p < 0,05$). Sin embargo, en la zona de Puerto Rico no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$). Mediante una prueba de Scheffé se observa que para el caso de Risco Verde las diferencias de densidad poblacional se localizan están entre los 2 y 10 metros de profundidad. Sin embargo, no hay diferencias significativas entre 5 y 10 metros. Para esta localidad el mayor número de erizos se encontró a 5 metros de profundidad ($12,11 \text{ ind } \cdot \text{ m}^{-2} \pm 1,16$ durante el año 2005).

En el caso de La Catedral y Sardina del Norte el mayor número de erizos se presentó a los 20 y 10 metros de profundidad respectivamente: $11 \text{ ind } \cdot \text{ m}^{-2} (\pm 0,45)$ temporada cálida del año 2007 en el veril de 20 m en la zona de La Catedral, y una densidad media de $12,8 \text{ ind } \cdot \text{ m}^{-2} (\pm 0,35)$, siendo además la máxima densidad poblacional promedio señalada hasta el momento para la cara Norte de la isla Gran Canaria, durante la temporada fría en la Zona de Sardina del Norte, que presenta un sustrato de blanquizar maduro con una pendiente no mayor a los 45° de inclinación a 10 m de profundidad (Fig. 3.15)

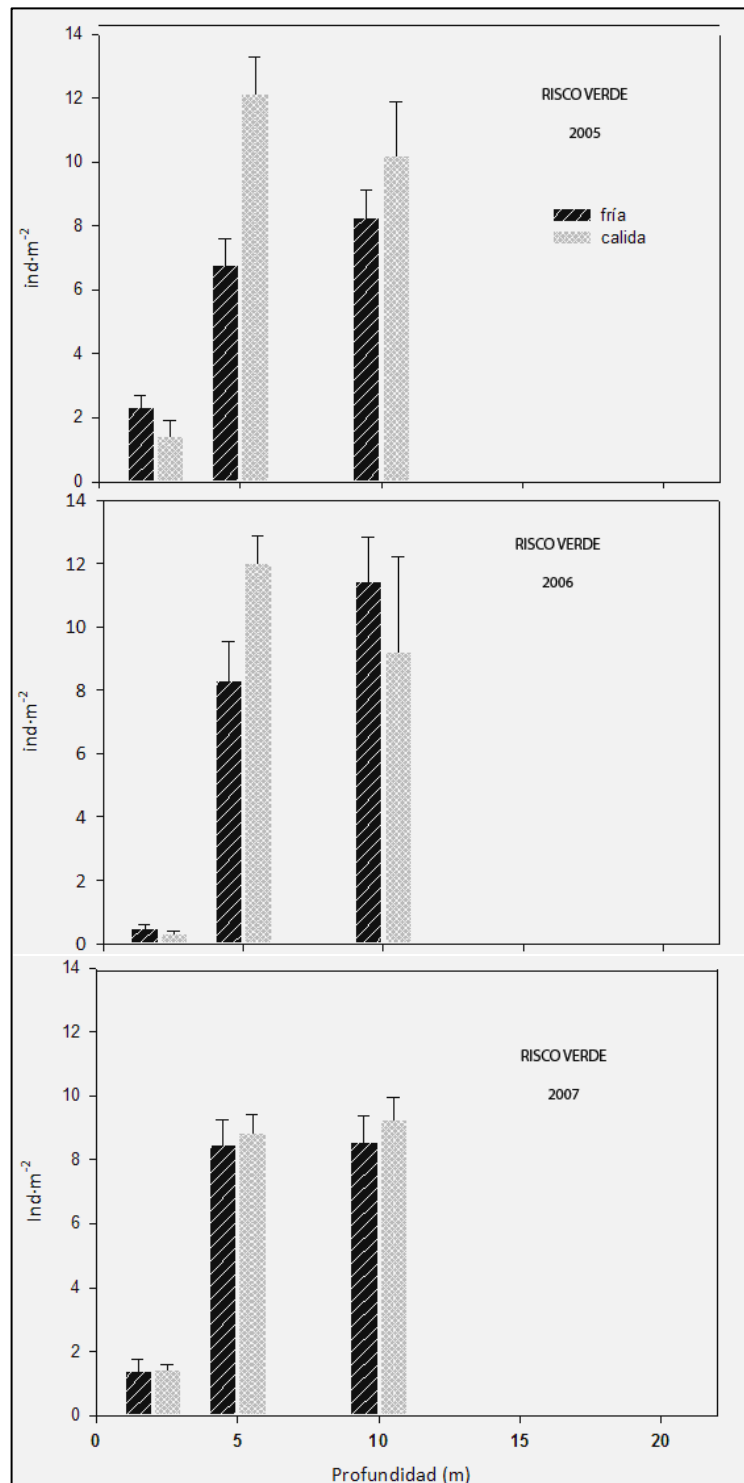


Figura 3.12. Variación de la densidad poblacional de *D. antillarum* en la zona de Risco Verde en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestra el promedio y el error de la media para las temporadas fría y cálida de los años 2005, 2006 y 2007.

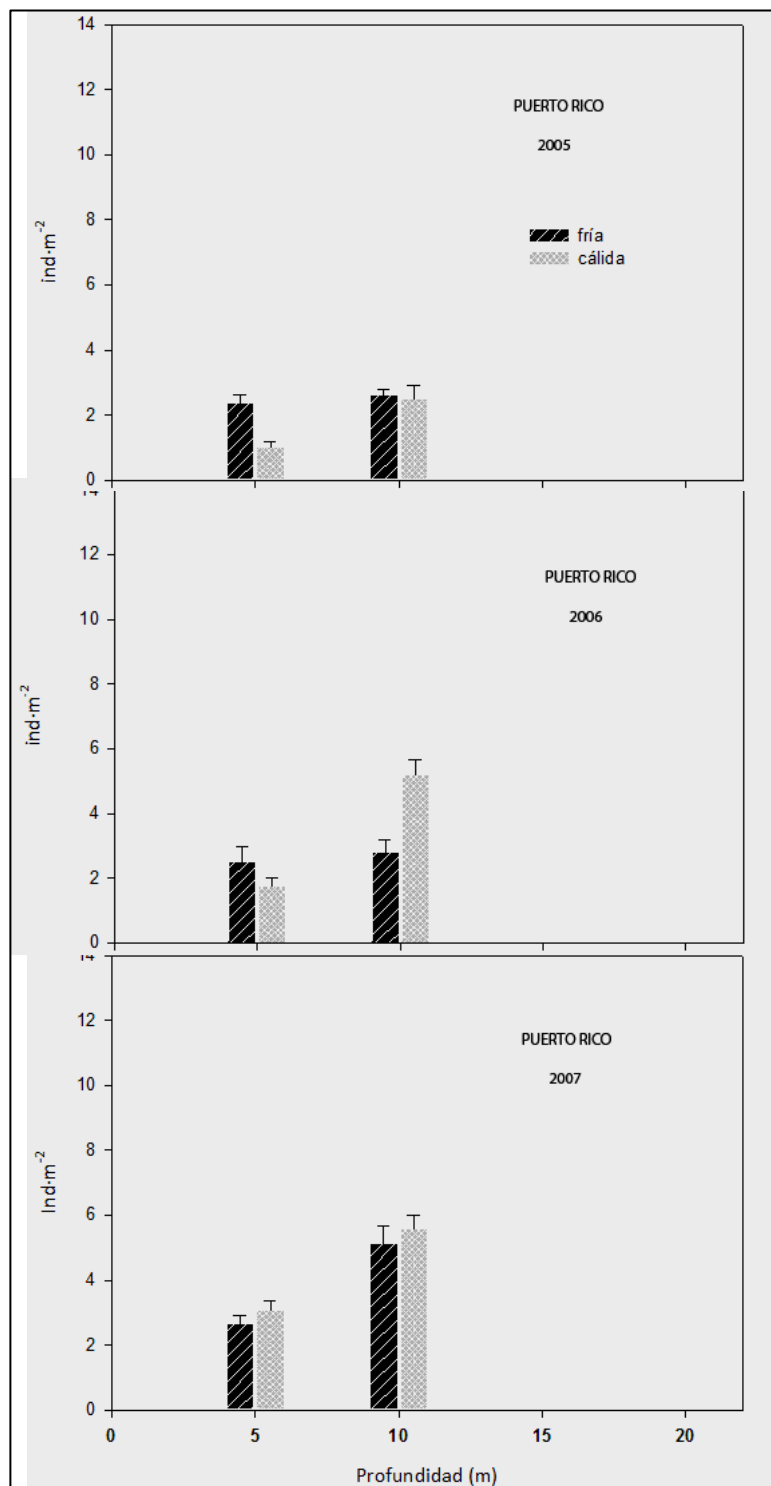


Fig 3.13. Variación de la densidad poblacional de *D. antillarum* en la zona de Puerto Rico en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestra el promedio y el error de la media para las temporadas fría y cálida de los años 2005, 2006 y 2007.

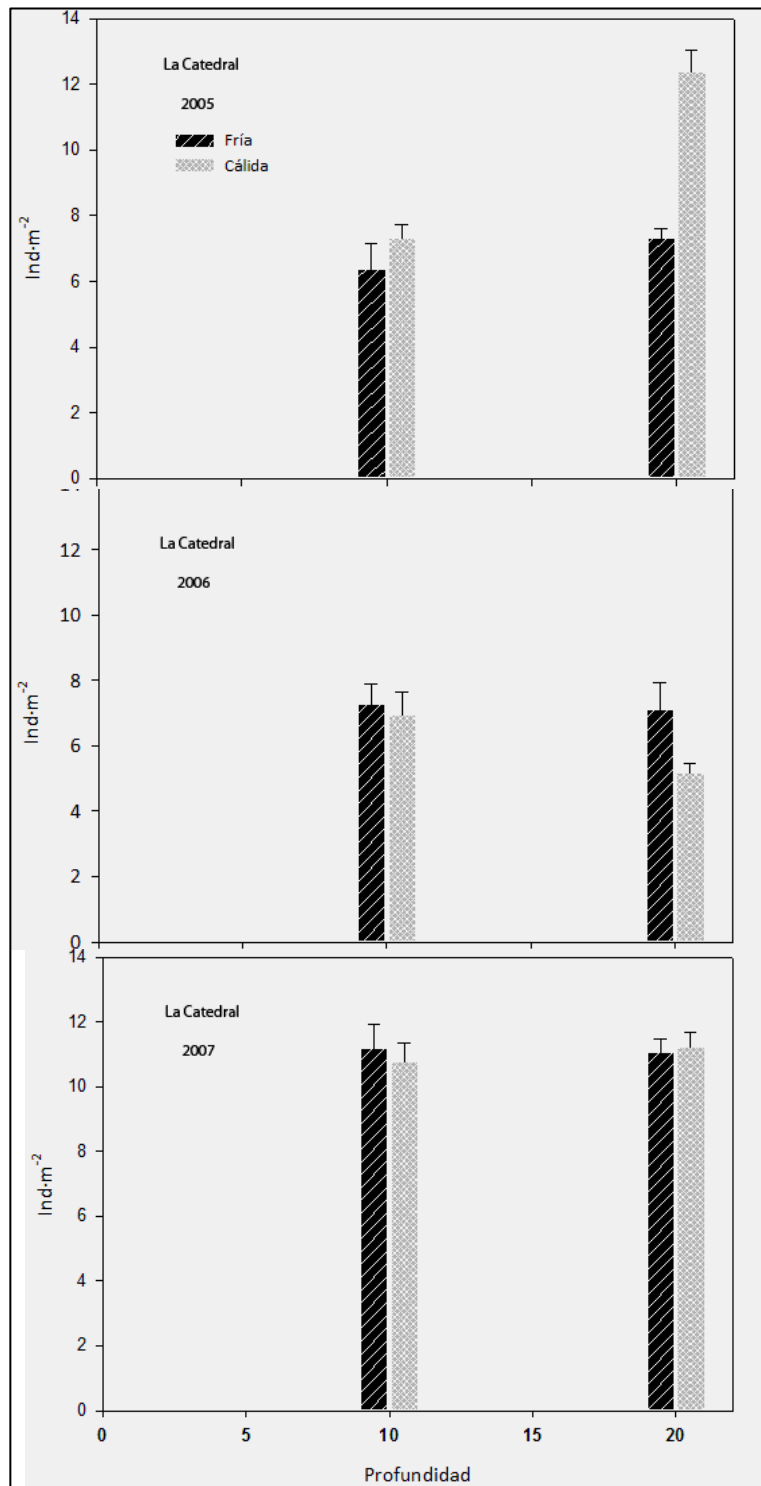


Fig 3.14. Variación de la densidad poblacional de *D. antillarum* en la zona de La Catedral en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestra el promedio y el error de la media para las temporadas fría y cálida de los años 2005, 2006 y 2007.

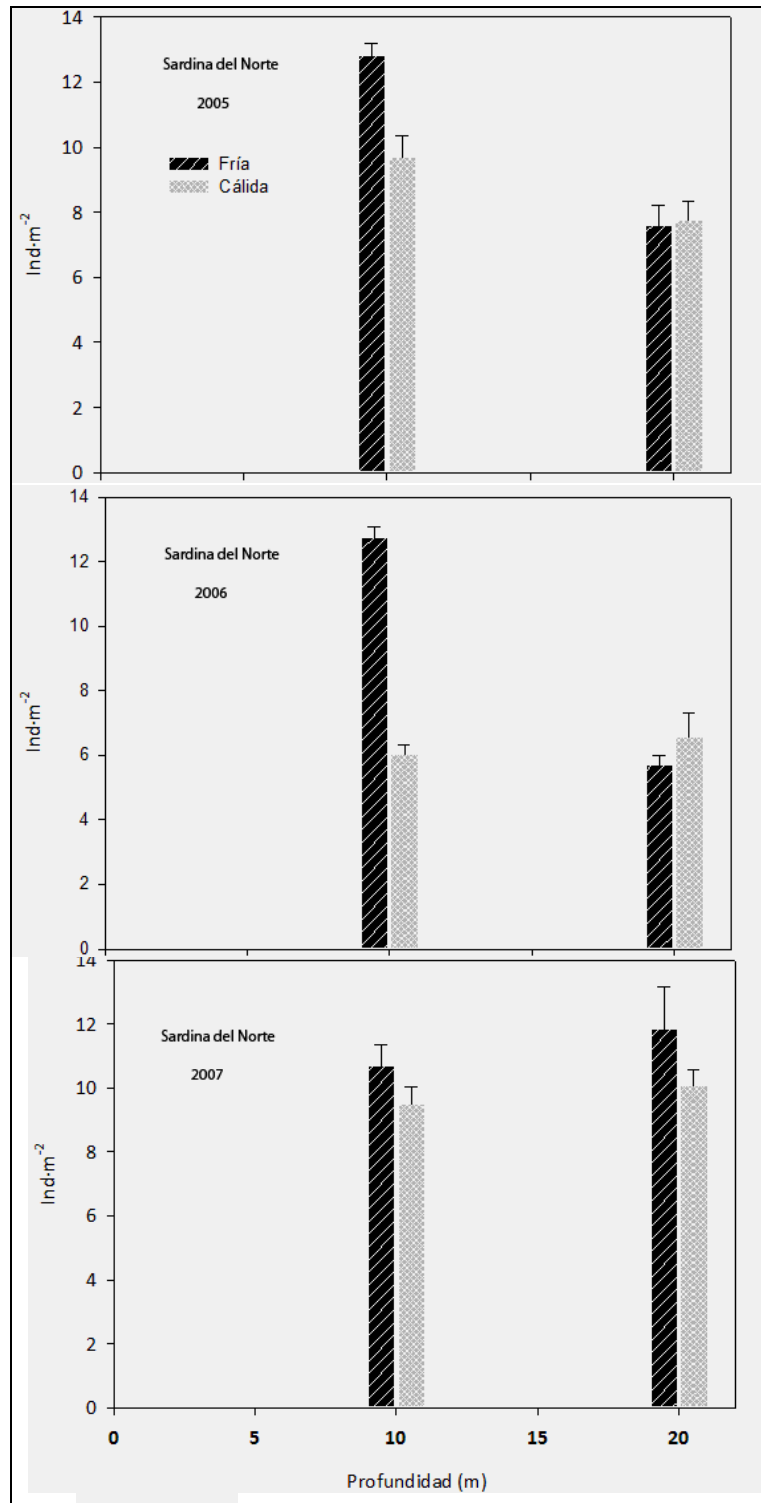


Fig 3.15. Variación de la densidad poblacional de *D. antillarum* en la zona de Sardina del Norte en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestra el promedio y el error de la media para las temporadas fría y cálida de los años 2005, 2006 y 2007.



Figura 3.16. Detalle de una blanquizal maduro en Sardina del Norte.

Tuya *et al.* (2004) apuntó que densidades de 10 erizos $\cdot m^{-2}$ pueden colapsar la producción bentónica completamente, de acuerdo a los resultados de este trabajo, varios puntos de muestreo superaron ese valor. En las figuras 3.12 a 3.15 se observa que las zonas más densas, tomando como referencia los 10 m de profundidad fueron Sardina del Norte (figura 3.16) y La Catedral salvando el dato encontrado en Risco Verde el año 2005 en la época fría.

Nuestros resultados mostraron una clara tendencia a encontrar las tallas pequeñas de erizos conforme aumenta la maduración del blanquizal, es decir, que la talla del erizo es inversamente proporcional a la maduración del blanquizal.

Pudimos constatar que las localidades con diámetro de caparazón más pequeño (La Catedral y Sardina del Norte), son las que poseen densidades medias más elevadas.

Garrido (2003) apunta que existe una correlación negativa entre el tamaño del caparazón de *D. antillarum* y la densidad, así pues nuestros resultados corroboran dichas observaciones. Al comparar conjuntamente los resultados, encontramos una relación negativa entre el tamaño del erizo y la densidad poblacional. Aunque esta correlación es más evidente al hacer las comparación por localidades. Lo que sugiere que en las zonas de muestreo existe una disponibilidad de alimento en diferente grado como factor limitante, y el tamaño del erizo es un índice de dicha disponibilidad de alimento.

III.3. Discusión de morfometría y densidad poblacional

La categoría más abundante de diámetro de caparazón fue la 2 de entre 3,5-5,4 cm., asimismo, observamos una elevada correlación entre la el tamaño del caparazón con el peso del erizo. Garrido (2003) señala que la talla más abundante encontrada para *D. antillarum* fue la de los individuos entre 3.5 y 5.5 cm de diámetro de caparazón tanto en puntos de muestreo en las islas de El Hierro y Gran Canaria (Archipiélago Canario) así como en la isla de Boa Vista (Cabo Verde). En este estudio se contrastó el predominio de esta talla, puesto que más del 65% de los individuos recolectados pertenecían a esta categoría, que estaba presente en todas las localidades muestreadas y además tenemos que señalar que la media de los resultados globales fue de 5.13 cm. De forma independiente a las zonas de muestreo, épocas y profundidad, sólo encontramos un 2,4 % de individuos con Ø de caparazón inferior a 3,5 cm.

Como se expone en los resultados (fig. 3.6) el tamaño del erizo disminuye a medida que incrementa la profundidad. Lo cual está en concordancia con diversos estudios que señalan que a mayor profundidad el alimento es un factor limitante y por consiguiente *D. antillarum* disminuye su talla (Alves *et al.* 2001; Garrido, *et al.*, 2001 y Garrido 2003; Hernández *et al.*, 2005; Levitan 1998).

Diversos estudios previos han demostrado a través de muestreos extensivos que no hay una diferencia en la densidad de este equinodermo en función de la estacionalidad. Los resultados de la densidad poblacional (ANOVA ($p > 0,05$; (fig. 3.10) no mostraron una diferencia estacional de *D. antillarum*. La constante presencia del erizo, el mantenimiento de la talla y su constante rango de densidad, confirman la alta estabilidad temporal de esta especie ya señalada por Brito (1997), Tuya (2002), Tuya *et al.* (2006 y 2007).

El hecho que *D. antillarum* tenga una reproducción permanente con ligeros picos estacionales y que no presente época delimitada de madurez reproductiva (Garrido *et al.*, 2000), produce generaciones continuas con una clara estrategia de la *r*, manteniendo el stock de población constante durante todo el año. Asimismo Hernández *et al.*, (2004) menciona que las larvas planctónicas de este invertebrado en las zonas de blanquizales, pueden fijarse consistentemente durante de todo el año, por lo tanto esta reproducción continua explica la permanencia de sus poblaciones y por consiguiente su éxito reproductivo.

A esta situación también colabora la estabilidad de los parámetros físicos, como la temperatura, la salinidad, la densidad y el contenido de clorofila de la aguas, que en aguas canarias muestra una alta estabilidad, que se corresponde con un entorno oceánico.

Al analizar las variaciones de la densidad de erizos con la profundidad, aparecen diferencias dentro de cada localidad (ver figura 3.11). En general, existe tendencia a un incremento del número de erizos con la profundidad, por lo que los blanquizales comienzan a desarrollarse a partir de los 6 metros de profundidad, donde la dinámica del oleaje intermareal ya ha disminuido. Las fuerzas hidrodinámicas en los ambientes intermareales y submareales inciden en los patrones de zonación de los organismos marinos, básicamente los efectos del hidrodinamismo decrecen al aumentar la profundidad (Roberts *et al.*, 2006; Tuya *et al.*, 2007). Los experimentos de Tuya *et al.* (2007) demostraron que *D. antillarum* es poco resistente a las fuerzas hidrodinámicas

unidireccionales presentando por consiguiente un una alto grado de desplazamiento, debido a que su morfología no le permite una gran superficie de adhesión al sustrato

La figura 3.17 perteneciente a la localidad de Risco Verde muestra bien esta tendencia, cabe destacar que en esta localidad la mayor cobertura algal se localiza en los primeros metros de profundidad, donde la densidad de erizos es menor, por lo que también se corrobora el hecho que el mayor hidrodinamismo origina menor densidad de erizos permitiendo una mayor diversidad vegetal.

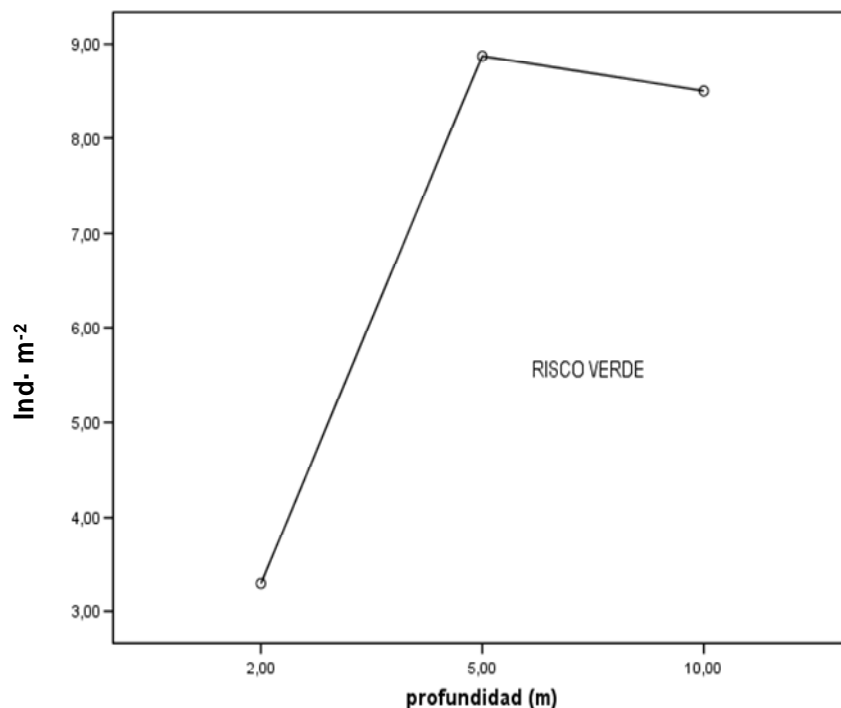


Figura 3.17. Densidad poblacional *D. antillarum* a diferentes profundidades en Risco Verde.

La densidad es más homogénea en los sitios de muestreo que presentan blanquiales más desarrollados (La Catedral y Sardina del Norte) en comparación con las otras dos zonas de muestreo caracterizadas por ser blanquiales menos desarrollados, con una mayor cobertura vegetal (Risco Verde y Puerto Rico). Como se mencionará en el capítulo de

resultados de algas ha sido ampliamente demostrado que en los blanquiales la diversidad algal es inversamente proporcional a la densidad de erizos.

La distribución del erizo sobre el fondo varía con la profundidad, siendo agregada en fondos someros y dispersa en fondos profundos (Alves *et al.*, 2001; Tuya *et al.* 2007), es en estos fondos profundos donde se producen los blanquiales más desarrollados, debido al ramoneo permanente del erizo en toda la superficie a lo largo de todo el día mientras que en fondos someros sólo ramonea cuando se lo permite la dinámica marina y normalmente en las horas de la noche (Tuya *et al.* 2004b).

Este trabajo no incluía el estudio de la dispersión por zonas o profundidades, sin embargo, permanentemente hemos observado la distribución agregada a poca profundidad (fig.3.18) y dispersa a mayor profundidad (fig. 3.19).



Figura 3.18. Distribución agregada

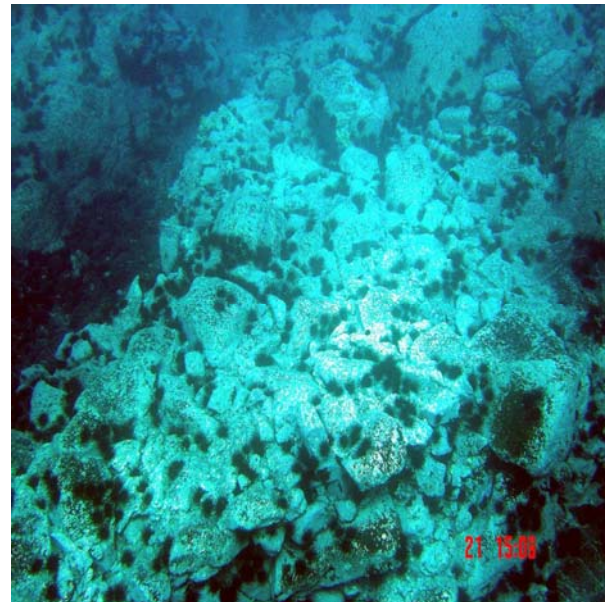


Figura 3.19. Distribución dispersa

A su vez, en profundidad, la producción primaria de los macrófitos disminuye con lo que hay menos recursos alimenticios disponibles. Hay una clara tendencia a encontrar las tallas pequeñas de erizos conforme aumenta la densidad de éstos y la maduración del blanquizal, es decir, que la talla del erizo es inversamente proporcional a la maduración del blanquizal.

A igualdad de dinámica marina, que como se ha señalado es un factor limitante del asentamiento de *D. antillarum*, el mayor grado de desarrollo del blanquizal, con menor cobertura de algas, es el factor limitante de la biomasa de erizos, ya que existe una menor cantidad de recursos alimenticios disponibles, lo cual coincide con estudios previos de equinoideos, Black *et al.*, 1982; Ebert, 1983; Levitan, 1998; Mc Clanahan & Curtis, 1991 y Garrido, 2003.

Garrido (2003) apunta que existe una correlación negativa entre el tamaño del caparazón de *D. antillarum* y la densidad, nuestros resultados confirman dichas observaciones ya que globalmente encontramos una correlación negativa entre el tamaño del erizo y su densidad. Esta correlación es más evidente al hacer la comparación por localidades. La presencia de altas densidades va unida a tallas pequeñas, lo que indica que la disponibilidad recursos alimenticios por individuo es distinta en las diferentes zonas de muestreo, convirtiéndose en este caso el tamaño en un índice de la disponibilidad de alimento, ya que de acuerdo con Levitan, (1991) *D. antillarum* ajusta el tamaño de su cuerpo en función de los recursos disponibles como estrategia adaptativa, para protegerse de los efectos nocivos del aumento de la densidad demográfica.

Aunque el aumento de densidad disminuya los recursos disponibles por individuo, esto podría no ser un factor perjudicial para la población, puesto que ha sido documentado, para diferentes especies de erizos que habitan en zonas templadas y en hábitats desprovistos de cobertura algal y en blanquizales, que el reclutamiento puede verse

favorecido cuando prevalece una alta densidad entre congéneres, protegiendo el asentamiento larvario contra la depredación, favoreciendo la supervivencia de los juveniles (Balch & Scheibling, 2000 & Tuya, *et. al.* 2006b).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE ALGAS

IV.1 Resultados

Partiendo de los estudios de Tuya *et al.* (2001) que mediante experimentos de mono-dieta y multi-dieta pusieron de manifiesto las preferencias alimenticias de *D. antillarum* en Canarias a través de la determinación de tasas de ingesta, así como los estudios de Hernández *et al.*, 2006 y 2007 donde se evalúan las coberturas algales y la intensidad de ramoneo de la especie sobre las diferentes algas, mediante el análisis de los contenidos estomacales, se decidió determinar las especies de algas características de cada zona de muestreo con el fin de establecer los diferentes espectros algales de los que se alimenta *D. antillarum*.

Se obtuvo inicialmente una relación de la frecuencia por especie, además de una relación de la presencia-ausencia de las especies halladas para los 4 puntos de muestreo de la isla Gran Canaria. (Tabla 4.1).

Los taxones más abundantes en los fondos en los que habita *D. antillarum* independientemente del sitio de muestreo, de la profundidad y de la época del año fueron: *Dictyota dichotoma*, *Lobophora variegata*, *Cystoseira-abies-marina* y *Sargassum spp.*, la especie con mayor frecuencia de aparición fue *Dictyota dichotoma* (fig. 4.1 y tabla 4.1).

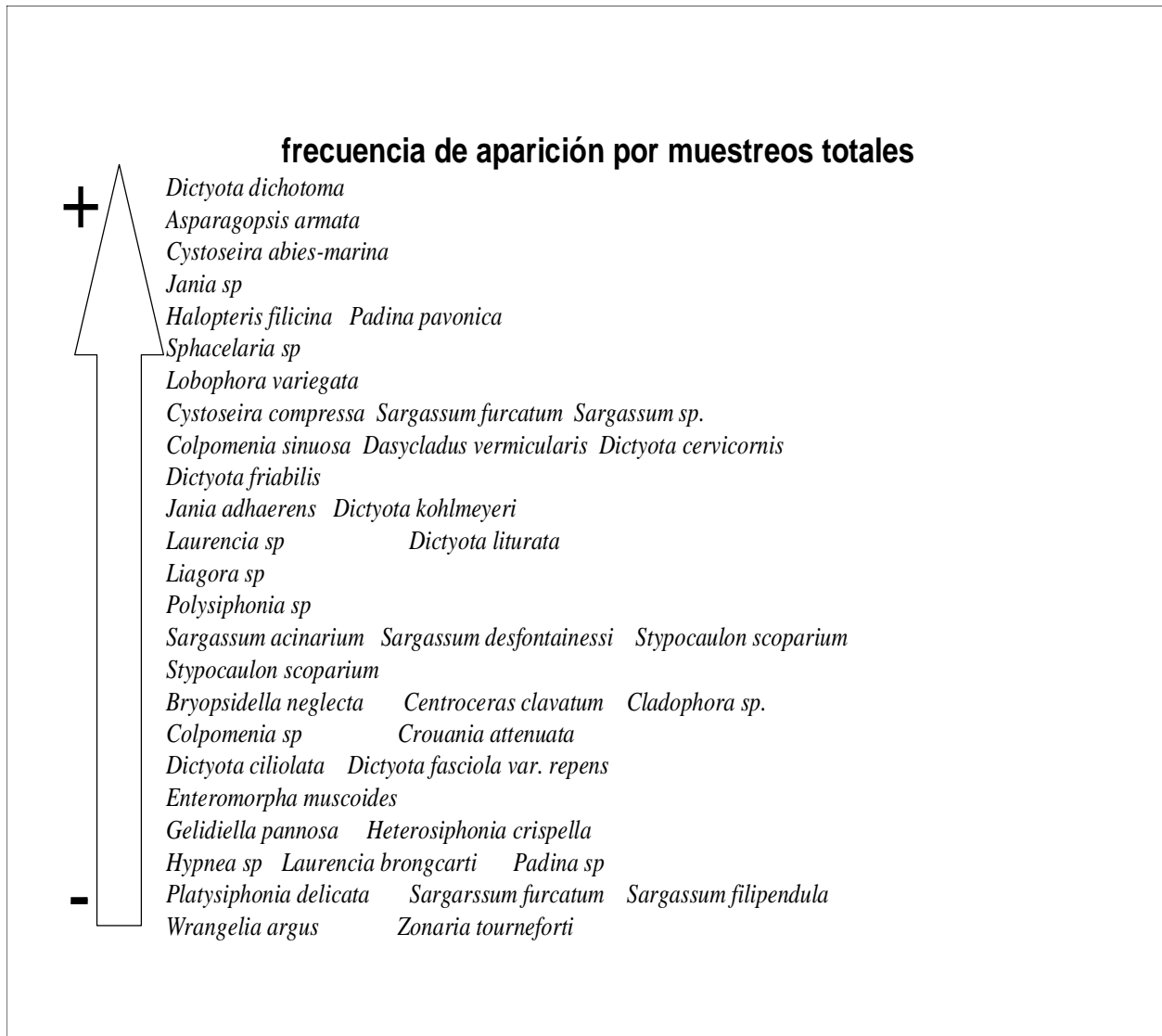


Figura 4.1. Frecuencia de presencia de las especies de algas en las 4 localidades muestreadas (datos globales).

Tabla 4.1 Presencia-ausencia de las especies de algas y morfotipos en todas las localidades. Datos relativos a los años 2005, 2006 y 2007 uniendo temporadas fría y cálida y las diferentes profundidades.

Especie	MORFOTIPO	RISCO VERDE	PUERTO RICO	LA CATEDRAL	SARDINA DEL NORTE
<i>Acrochaetium</i> spp	cespitosa		X	X	X
<i>Asparagopsis armata</i>	erecta ramificada		X	X	X
<i>Bryopsidella neglecta</i>	cespitosa		X		
<i>Centroceras clavatum</i>	cespitosa	X			
<i>Cladophora</i> spp	cespitosa				X
<i>Cladostephus spongiosus</i>	erecta ramificada	X			
<i>Codium effusum</i>	erecta ramificada				X
<i>Colpomenia sinuosa</i>	costrosa no calcárea	X		X	X
<i>Crouania attenuata</i>	erecta globosa				X
<i>Cystoseira abies-marina</i>	cespitosa	X			
<i>Cystoseira compressa</i>	erectas ramificadas	X	X		
<i>Dasycladus vermicularis</i>	erectas ramificadas	X			
<i>Dictyota cervicornis</i>	erecta esponjosa	X	X		
<i>Dictyota ciliolata</i>	erecta ramificada	X			
<i>Dictyota crenulata</i>	erecta ramificada			X	
<i>Dictyota dichotoma</i>	erecta ramificada	X	X	X	X
<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i>	erecta ramificada	X	X	X	
<i>Dictyota fasciola</i> var. <i>repens</i>	erecta ramificada	X	X		
<i>Dictyota friabilis</i>	erecta ramificada	X	X	X	X
<i>Dictyota köhlmeyeri</i>	erecta ramificada	X			
<i>Dictyota liturata</i>	erecta ramificada		X		X
<i>Ectocarpus</i> spp	filamentosa		X		
<i>Enteromorpha muscoides</i>	cespitosa	X			
<i>Gelidiella pannosa</i>	cespitosa	X	X		
<i>Halopteris filicina</i>	erecta ramificada	X	X		X
<i>Heterosiphonia crispella</i>	cespitosa	X			X
<i>Heterosiphonia</i> spp	cespitosa	X	X	X	X
<i>Hypnea</i> spp	filamentosa	X	X	X	X
<i>Jania adhaerens</i>	erecta calcificada		X	X	
<i>Jania rubens</i>	erecta calcificada	X	X	X	X
<i>Jania</i> spp	erecta calcificada	X	X	X	X
<i>Laurencia brongniarti</i>	erecta ramificada	X	X	X	X
<i>Laurencia</i> spp	erecta ramificada	X			X
<i>Liagora</i> spp	erecta calcificada	X			
<i>Lobophora variegata</i>	erecta laminar	X	X	X	X
<i>Padina pavonica</i>	erecta laminar	X	X	X	X
<i>Platysiphonia delicata</i>	cespitosa	X			
<i>Polysiphonia flexella</i>	cespitosa	X		X	X
<i>Polysiphonia sertularioides</i>	cespitosa	X	X	X	X
<i>Polysiphonia</i> spp	cespitosa	X	X	X	X
<i>Rizoclonium tortuosum</i>	filamentosa	X			
<i>Sargassum furcatum</i>	erecta ramificada	X			
<i>Sargassum acinarium</i>	erecta ramificada	X			
<i>Sargassum desfontainesii</i>	erecta ramificada	X			
<i>Sargassum filipendula</i>	erecta ramificada	X			
<i>Sargassum</i> spp	erecta ramificada	X		X	
<i>Sargassum vulgare</i>	erecta ramificada	X		X	
<i>Sphacelaria</i> spp	cespitosa	X	X		
<i>Stypocaulon scoparium</i>	erecta ramificada	X			
<i>Taonia atomaria</i>	erecta ramificada	X	X	X	X
<i>Wrangelia argus</i>	cespitosa		X		
<i>Zonaria toumefortii</i>	erecta laminar	X			

En las cuatro localidades de los fondos rocosos canarios se caracterizaron 53 especies algales pertenecientes a 32 géneros (tabla 4.1).

El contenido de la tabla 4.1 queda mejor explicado mediante un “cluster” de presencia-ausencia, el cual nos muestra el rango de similitud entre las zonas de muestreo, considerando solamente como factor la composición específica de algas (fig. 4.2).

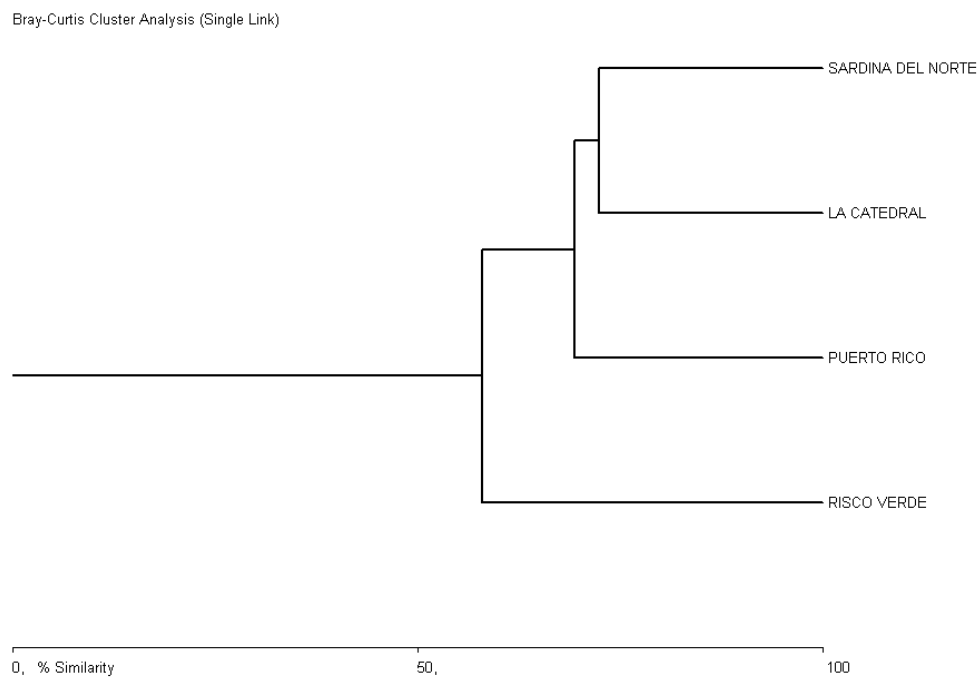


Figura 4.2. “cluster” de similitud usando la composición específica de los diferentes puntos de muestreo.

Aunque cada localidad tiene una composición específica de algas distinta, La Catedral y Sardina tienen 75% de similitud y la que muestra mayores diferencias es Rico Verde que casi alcanza el 50 % de disimilitud de especies.

Se puede observar que con un nivel de similitud mayor al 70%, las zonas de Sardina del Norte y La Catedral son las más similares entre sí, asimismo podemos distinguir que Risco Verde posee mayor similitud con Puerto Rico, y las zonas más distintas entre sí de acuerdo a las especies algales halladas son Risco Verde y Sardina del Norte.

Sin embargo, solamente considerando la composición específica de algas no se observa una separación por subgrupos. Para obtener mayor información acerca de las características específicas que definen cada zona de muestreo en las que se distribuye *D. antillarum*, se evaluó la biomasa algal a nivel de género, para las zonas de Risco Verde, La Catedral, Sardina del Norte y Puerto Rico (tabla 4.2).

Tabla 4.2. Variación de la biomasa algal promedio presente en los diferentes sitios de muestreo.

LOCALIDADES	Biomasa algal promedio	
	peso seco (g/m ²)	STD
Risco Verde	294,63	20,8
Puerto Rico	77,52	8,3
La Catedral	51,97	5,2
Sardina del Norte	41,44	3,7

Como se observa en la tabla 4.2, las localidades con menor biomasa algal son La Catedral y Sardina del Norte, y las localidades que presentaron la mayor biomasa fueron Puerto Rico y Risco Verde, siendo esta última, la localidad que presentó la mayor biomasa algal (295 g peso seco · m⁻²).

La figura 4.3 muestra la tendencia de la biomasa algal promedio de acuerdo al sitio de muestreo. Se distingue claramente que la zona de Risco Verde es la que posee el mayor valor de biomasa promedio.

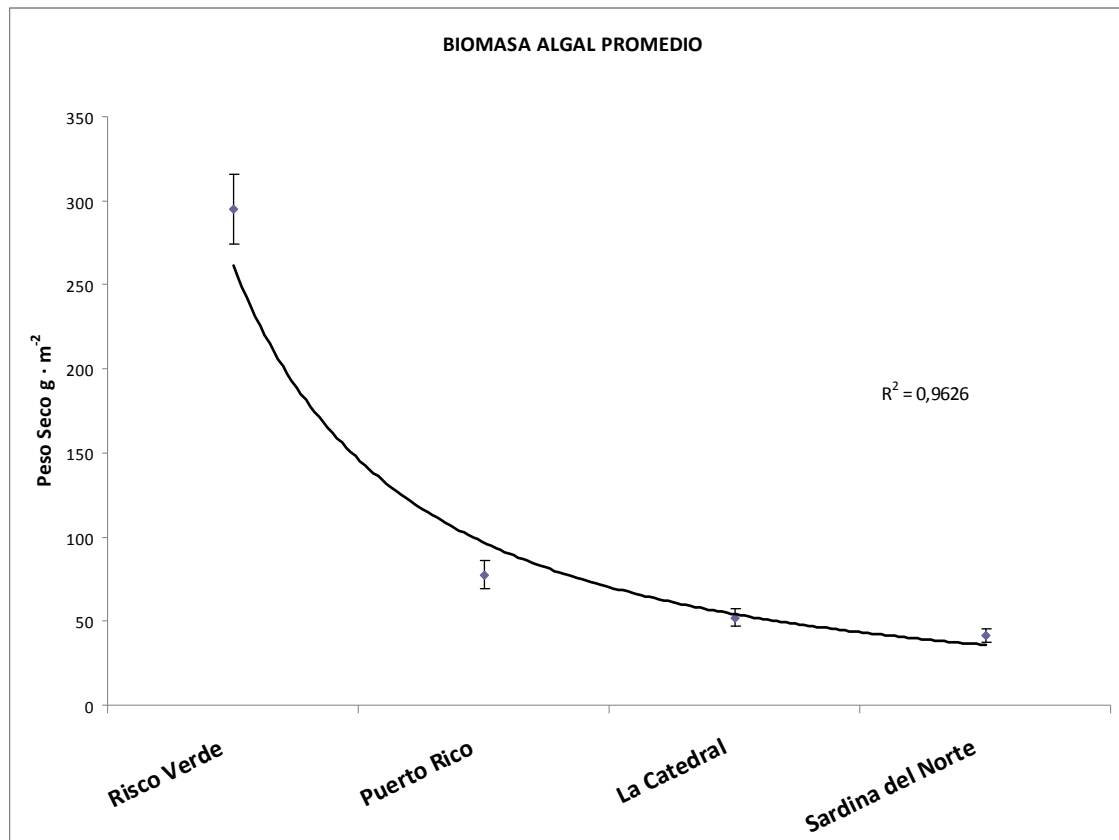


Figura 4.3. Tendencia de la relación de la variación de los diferentes géneros algales. La gráfica representa el promedio de 3 años de muestreo (2005, 2006 y 2007).

La tendencia de la relación de la variación de biomasa de las algas está de acuerdo con el grado de maduración de los blanquizontes (fig. 4.3). Podemos observar que en los blanquizontes que poseen menor biomasa, la desviación estándar también es menor, no sólo en valor absoluto, lo que es lógico, sino en valor relativo, por lo que puede asumirse mayor homogeneidad en cuanto a la biomasa en las zonas de muestreo de menor presencia algal (blanquizontes maduros).

En cuanto a las algas de las zonas de muestreo evaluadas se halló que la mayor diferencia entre localidades se encuentra entre las zonas de Sardina del Norte y Risco Verde (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%), resultado que está en consonancia

con el grado de desarrollo de los blanquizaes, ya que de esos 4 puntos estudiados el blanquizal más maduro de acuerdo a la biomasa vegetal y a la abundancia de erizos en un gradiente de profundidad, se localiza en la zona de Sardina del Norte y el menos desarrollado se encuentra en la zona somera de Risco Verde.

De acuerdo con los valores de biomasa es posible distinguir claramente 2 subgrupos. A un nivel de similitud de 44% se separan visiblemente los formados por La Catedral y Sardina del Norte, y los conformados por Puerto Rico y Risco Verde (fig. 4.4).

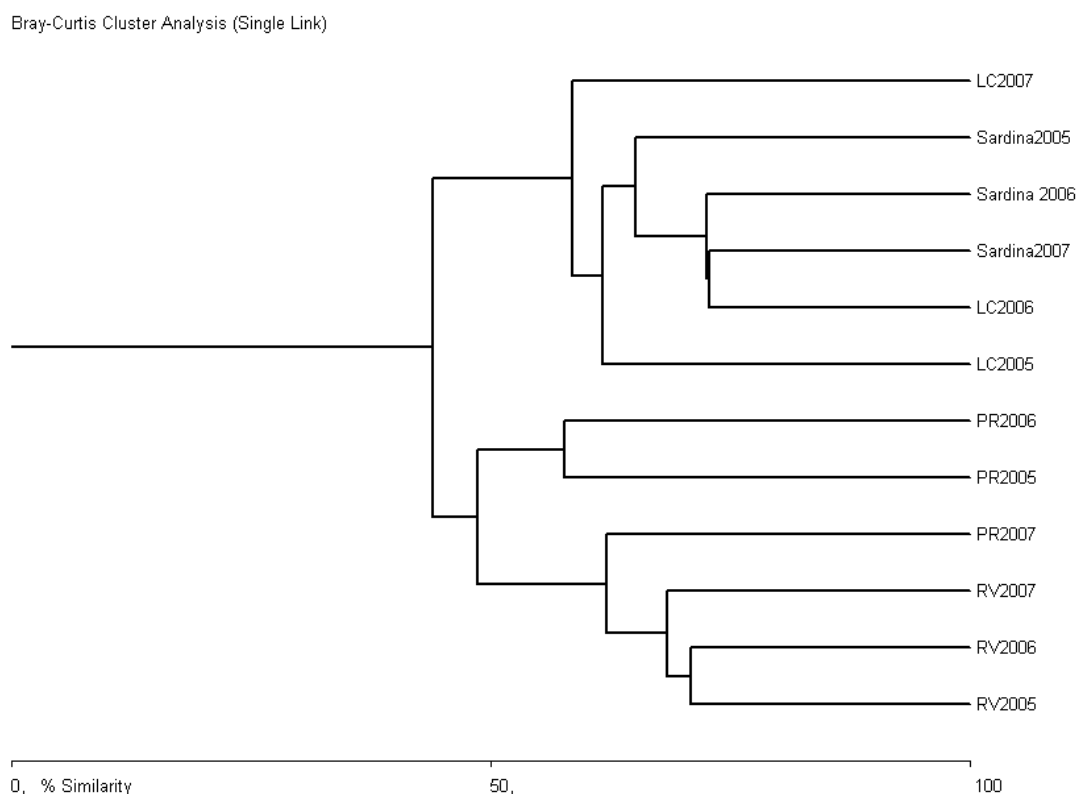


Figura 4.4. “cluster” de biomasa algal a nivel de género de cada localidad, midiendo su grado de similitud a través del análisis Bray-Curtis (Log. Base10).

Los resultados de este trabajo distinguen por un lado a las zona que presentaron una biomasa algal menor de 60 g de peso seco algal \cdot m⁻² (La Catedral y Sardina del Norte) y

por otro lado a los sitios con una biomasa algal mayor a $77 \text{ g de peso seco algal} \cdot \text{m}^{-2}$ (Puerto Rico y Risco Verde).

La densidad de *D. antillarum* incide decisivamente sobre el control de la organización de las comunidades de macroalgas en los fondos rocosos de las Islas Canarias (Hernández *et al.* 2005; Sangil *et al.* 2008). Se sabe que a altas densidades poblacionales de la especie (densidades medias de $11 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) las coberturas de macroalgas se reducen drásticamente (Aguilera *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2005; Tuya *et al.*, 2004), a pesar de que puedan intervenir otros procesos en la reducción de la cubierta vegetal (Sala *et al.*, 1998).

Las figuras de 4.5 a 4.8 muestran las correlaciones de la cobertura algal total con respecto a la densidad poblacional de *D. antillarum* para cada sitio de muestreo en las diferentes profundidades.

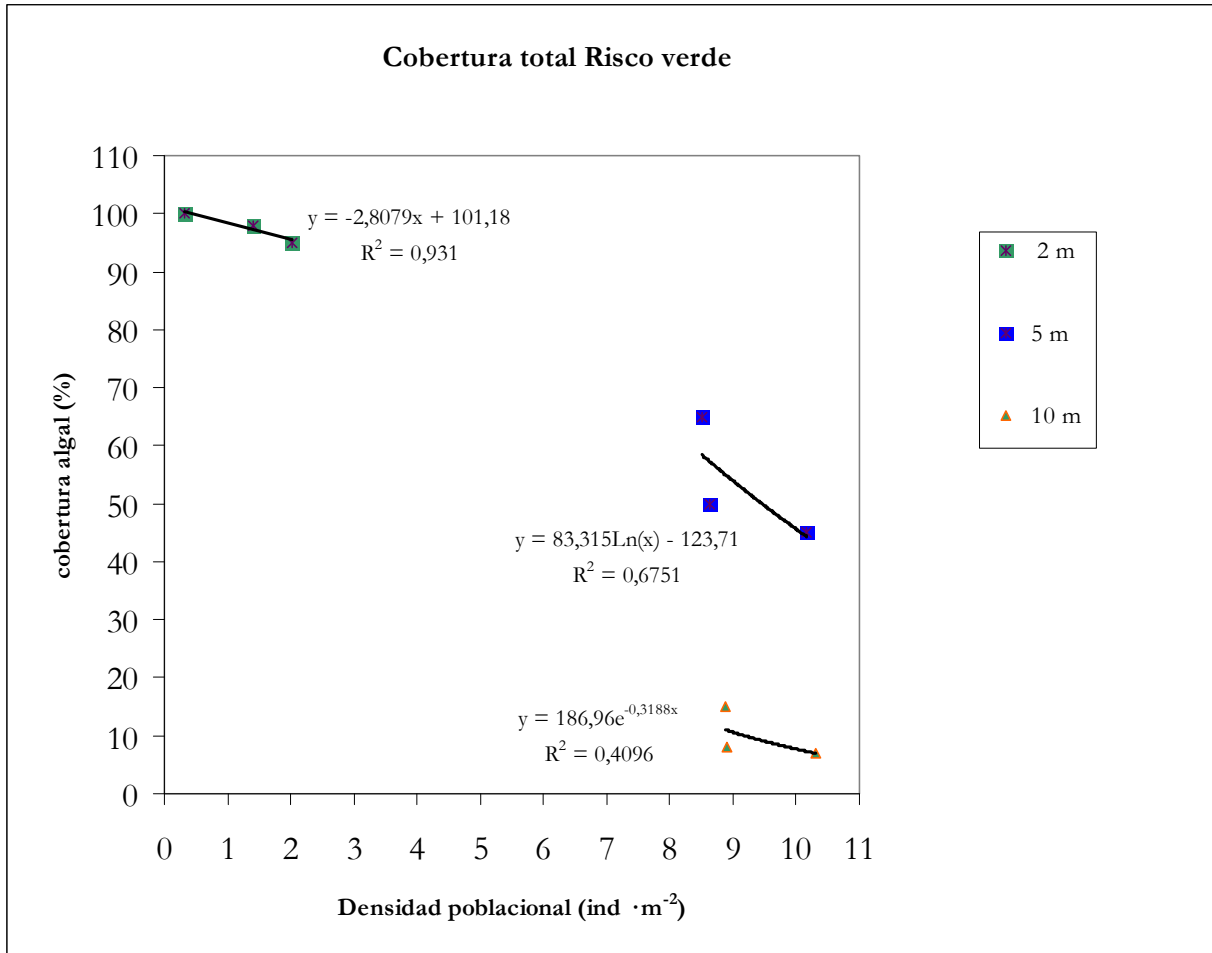


Figura 4.5 Correlación de la densidad poblacional de *D. antillarum* y la cobertura algal total en la zona de Risco Verde en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestran los valores promedio uniendo los años 2005, 2006 y 2007.

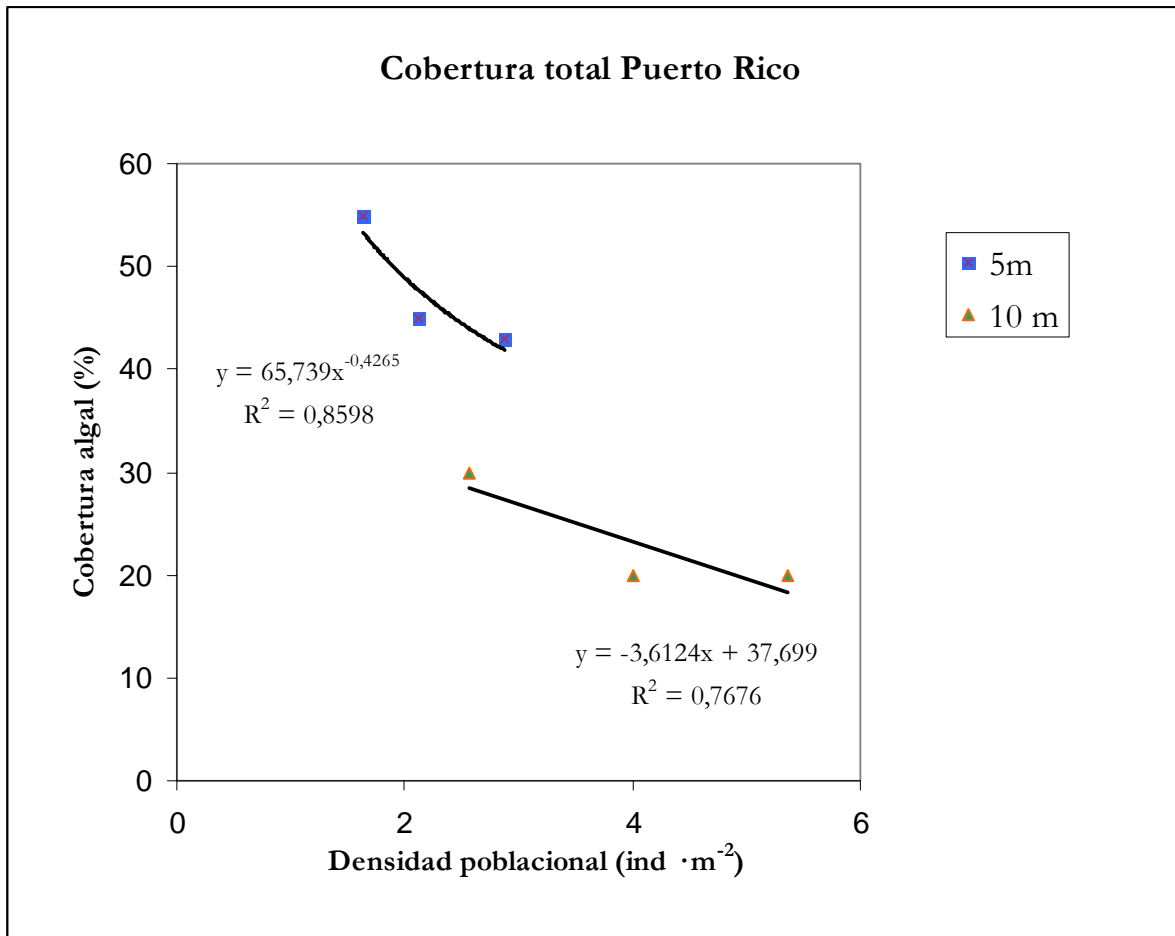


Figura 4.6 Correlación de la densidad poblacional de *D. antillarum* y la cobertura algal total en la zona de Puerto Rico en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestran los valores promedio uniendo los años 2005, 2006 y 2007.

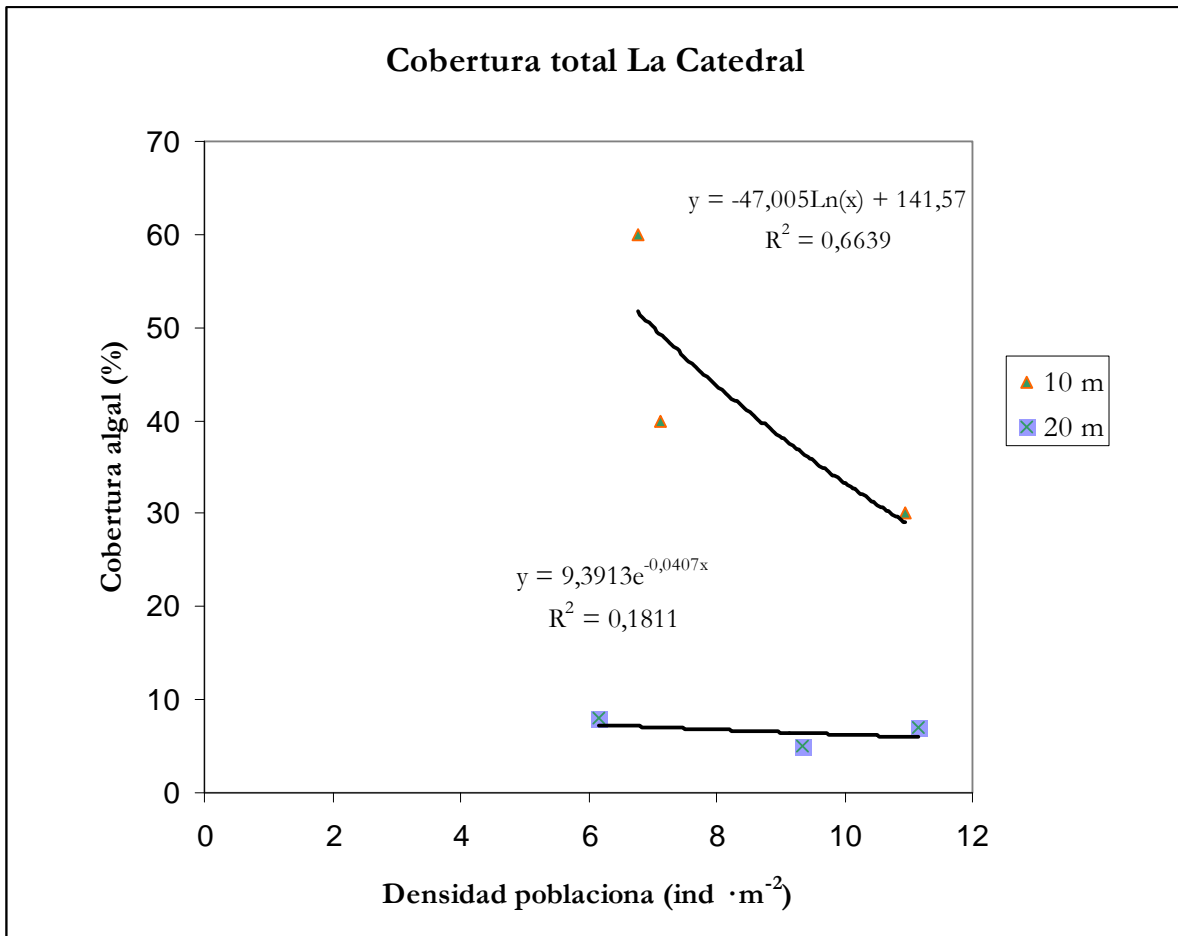


Figura 4.7 Correlación de la densidad poblacional de *D. antillarum* y la cobertura algal total en la zona de La Catedral en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestran los valores promedio uniendo los años 2005, 2006 y 2007.

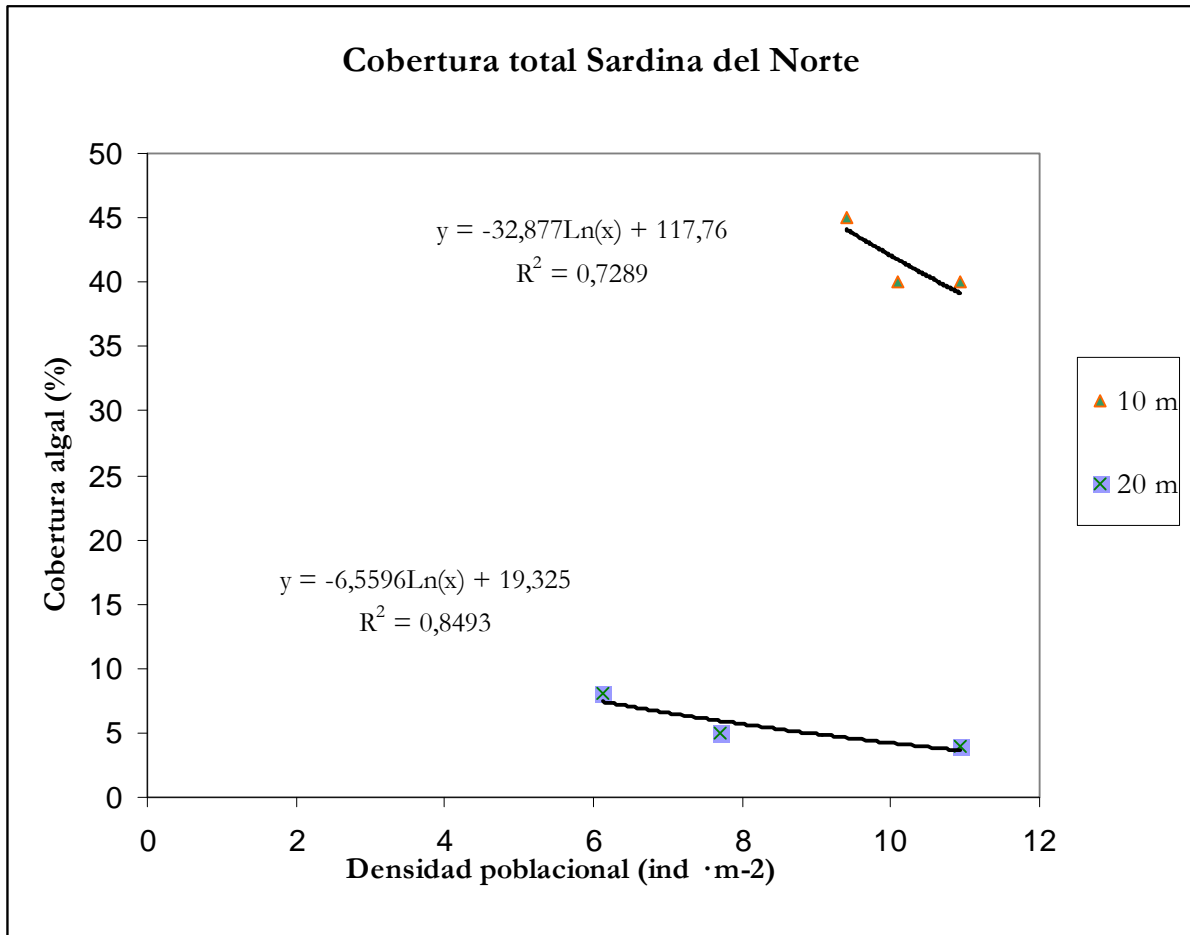


Figura 4.8 Correlación de la densidad poblacional de *D. antillarum* y la cobertura algal total en la zona de Sardina del Norte en las diferentes profundidades muestreadas. Se muestran los valores promedio uniendo los años 2005, 2006 y 2007.

Con relación a las coberturas algales en los diferentes sitios de muestreo, los resultados de este trabajo son consistentes con los de la literatura, en donde se ha demostrado ampliamente que a bajas densidades de erizos, las comunidades de macroalgas presentan elevadas coberturas. Sin embargo, a altas densidades del equinoideo las macroalgas son prácticamente inexistentes (Aguilera *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2005; Sangil, *et al.*, 2008; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2007).











Al comparar conjuntamente los resultados, encontramos una relación negativa entre la cobertura algal y la densidad poblacional. Aunque esta correlación es más evidente al hacer la comparación por localidades (fig. 4.5 a 4.8). Lo que sugiere una vez más que entre las zonas de muestreo existen diferencias en la disponibilidad de alimento. Asimismo, la cobertura algal al igual que la biomasa son un indicador del grado de desarrollo de un blanquizal, tal como han señalado otros autores (Hernández *et al.*, 2005, 2008; Sala *et al.*, 1998; Sangil, *et al.*, 2008).

Cabe señalar que para analizar con precisión la biomasa y la cobertura algal, se deben tener en cuenta tanto los géneros (tabla 4.3) como los grupos morfofuncionales, que conforman los fondos de macroalgas en que habita *D. antillarum*, debido a las diferencias que prevalecen a escala local y por el rol que confiere cada grupo algal al hábitat.

Tabla 4.3 Variación de la biomasa algal peso seco $g \cdot m^{-2}$ por género en las zonas de muestreo de Gran Canaria (RV = Risco Verde; PR= Puerto Rico; LC = La Catedral; Sar= Sardina del Norte) uniendo las diferentes profundidades y las temporadas de muestreo. Se muestran los valores promedio y las desviaciones estándar de los años 2005, 2006 y 2007.

Género	Biomasa algal total por géneros (peso seco g/m^2)											
	RV2005	RV2006	RV2007	LC2005	LC2006	LC2007	Sar 2005	Sar 2006	Sar 2007	PR 2005	PR 2006	PR 2007
<i>Acrochaetium</i>											2,12	
<i>Asparagopsis</i>				10	8,8	63,48	16	12	16			
<i>Bryopsisidella</i>										0,8	1,08	
<i>Centroceras</i>	3,2		0,24									
<i>Cladophora</i>							0,2					
<i>Cladostephus</i>		0,96										
<i>Codium</i>								6,4				
<i>Colpomenia</i>	40		4	4	3,2	3,2	0,32	3	3,2			
<i>Crouania</i>						0	3,2	8				
<i>Cystoseira</i>	160	44,4	16,68			1,68						14,8
<i>Dasycladus</i>	2	0				0						
<i>Dicyota</i>	48	37,8	16	4	6,8	2	2,8	6	7,2	3,2	3,2	13,6
<i>Enteromorpha</i>	0,4	0										
<i>Gelidium</i>										0,8		
<i>Halopteris</i>	3,2	8	62				0,8			1,2	0,8	66,64
<i>Heterosiphonia</i>	0,4	0,52				0,4						
<i>Hypnea</i>	0,4					2,16						
<i>Jania</i>	1,2	0,88	4	1,2	0,84	3	1,68	1,72		2,2	2,6	2,4
<i>Laurencia</i>	2	0,4	0,92		4,8	2,32	4	6,8			1,76	
<i>Liagora</i>	4					0						
<i>Lobophora</i>	80	56	35,6		8	2,72		7,2	16,6	26	24	29,6
<i>Padina</i>	1,6	4		6	0,64	1,48	0,8	0,4		8		1,6
<i>Platysiphonia</i>	0,24											
<i>Polysiphonia</i>	0,4	1,2	0,8								2,8	15,2
<i>Rizoclonium</i>		0,6									3,8	
<i>Sargassum</i>	20	2,8	27,6	10	2,4							
<i>Sphacelaria</i>	2,4				1,6					1,6		
<i>Stypocaulon</i>	58,4	40	64									
<i>Taonia</i>			16			1,2						
<i>Wrangella</i>										1,24		
<i>Zonaria</i>	2,4	1,6	6,64								1,52	
biomasa algal total	430,24	199,16	254,48	35,2	37,08	83,64	29,8	51,52	43	45,04	43,68	143,84
STD	20,85	9,94	11,64	1,83	1,76	3,97	1,48	2,44	2,42	2,18	1,97	7,53

Tabla 4.4. Representación de la frecuencia de grupos morfofuncionales algales en las diferentes localidades, el porcentaje fue estandarizado a un 100%. Los morfotipos están detallados en la tabla 5.1 (* no se distinguen profundidades ni época de muestreo).

		Sardina del Norte	La Catedral	Puerto Rico	Risco Verde
		ANCHO LINTERNA: 1,62 BIOMASA ALGAL : 41,44 g/m2 ASIMILIACIÓN PREFERENCIAL:	ANCHO LINTERNA: 1,67 BIOMASA ALGAL : 51,97 g/m2 ASIMILIACIÓN PREFERENCIAL:	ANCHO LINTERNA:1,95 BIOMASA ALGAL : 77,52 g/m2 ASIMILIACIÓN PREFERENCIAL:	ANCHO LINTERNA: 2,03 BIOMASA ALGAL : 294,63 g/m2 ASIMILIACIÓN PREFERENCIAL:
MORFOTIPO		%			
	Cespitosa	31,82	37,5	37,04	22,22
	Erecta ramificada	36,36	33,33	37,04	46,67
	Erecta calcificada	13,64	8,3	11,1	4,4
	Erecta laminar	9,09	8,3	7,4	17,8
	Costrosa no calcárea	0	4,2	0,0	0,0
	Erecta globosa	4,55	4,2	0,0	2,2
	Filamentosa	4,55	4,2	7,4	4,4
	Erecta esponjosa	0	0,0	0,0	4,4
	<i>Diadema antillarum</i> *				

Como puede observarse en la tabla 4.4, que es un análisis de presencia relativa, hay una dominancia de algas ramificadas erectas, así como de las erectas laminares para la localidad de Risco Verde, que sin embargo fue la localidad con la presencia más baja de erectas calcificadas. Cabe destacar que las localidades de Sardina del Norte, La Catedral y Puerto Rico mostraron una misma tendencia, exhibiendo la máxima dominancia de algas de tipo cespitosa. Todas las localidades presentaron la misma presencia relativa de algas de tipo filamentoso, aunque existe un pequeño aumento en Puerto Rico.

La parte inferior de la tabla muestra la tendencia de la densidad poblacional de *D. antillarum* por localidades de mayor a menor número de individuos $\cdot m^{-2}$, como se expuso en el apartado de densidad de *D. antillarum*, se sabe que la densidad máxima se encontró en la zona de Sardina del Norte con 12,83 individuos $\cdot m^{-2}$ ($\pm 0,36$) y la abundancia mínima en la localidad de Risco Verde, con 1 individuo $\cdot m^{-2}$ ($\pm 0,17$) -.

Aparece claramente un patrón de variación, que va desde la dominancia de algas erectas ramificadas y laminares, cuando la densidad de *D. antillarum* es baja a la dominancia de las algas cespitosas, cuando las densidades del erizo son altas, ésto, sin considerar la presencia de las algas costrosas coralináceas no identificadas, que son las que predominan en el sustrato cuando los fondos aparecen desprovistos de macroalgas no costrosas.

IV. 2 Discusión

Se detectó una correlación negativa significativa entre las zonas de muestreo y la biomasa de las macroalgas no costrosas (fig 4.3). El gráfico de la tendencia muestra una mayor variación de la desviación estándar de la biomasa en las zonas donde hay mayor cobertura algal, que además coincide con los niveles más bajos de densidad de erizos, apareciendo la misma tendencia en todas las localidades (figs 4.5 a 4.8).

En las zonas de muestreo evaluadas hemos encontrado que la mayor diferencia entre localidades se encuentra entre las zonas de Risco Verde y Sardina del Norte, este resultado concuerda con el grado de maduración de los blanquizales, ya que de los 4 puntos estudiados, el blanquizal más maduro con menor cobertura vegetal y mayor densidad de erizos en un gradiente de profundidad, es Sardina del Norte y el de menor desarrollo, con una mayor cobertura algal es el de Risco Verde.

Esta relación inversa entre la presencia de *D. antillarum* y la biomasa de algas se ha observado también en el Atlántico occidental (Caribe) pues después del grave episodio de mortalidad de *D. antillarum*, (1980s) por causas aún no claramente determinadas (agente patógeno), en las comunidades donde el erizo había sido abundante, su desaparición originó un aumento de la cobertura y biomasa de las algas de aguas someras, siendo los cambios menos marcados en las comunidades donde el erizo antes de la mortandad presentaba bajas densidades (Hughes *et al.* 1987; Carpenter, 1988; Morrison, 1988; Forcucci, 1994; Hughes, 1994). Las comunidades coralinas experimentaron cambios en la composición y aumento de la abundancia de las especies de algas, de tal forma que las

macroalgas pasaron a dominar sobre las algas filamentosas y costrosas coralináceas en la mayoría de los arrecifes. El crecimiento excesivo de las algas redujo la tasa de reclutamiento de coral y provocó una disminución de la cobertura coralina (Carpenter 1990).

En el Caribe después de varios años de la desaparición de *D. antillarum* se ha observado una lenta recuperación de sus poblaciones en muchas localidades, aunque no han alcanzado todavía las densidades anteriores a la mortandad. En Panamá, 10 años después de este evento, la densidad de *Diadema* era menor del 0.3 % de los niveles pre-mortandad (Lessios, 1995) y 20 años después era de 6.5 % (Lessios, 2005). Esta recuperación de las poblaciones de erizos no es ni mucho menos uniforme ya que por ejemplo en Costa Rica, Alvarado *et al.* (2004) registraron densidades de 0.7 ind/m² en 1999 y 0.3 ind/m² en el año 2003 y en los cayos de Florida (EEUU) las densidades máximas registradas fueron de 0.05 ind/m² en 1999 y 0.03 ind/m² en el 2000, con lo que no está clara su recuperación. En Dry Tortugas las densidades alcanzaron hasta 0.8 ind/m² (Chiappone *et al.*, 2001, 2002). En Jamaica se ha registrado la mayor recuperación de todo el Caribe con densidades de hasta 5-12 ind/m² (Cho & Woodley, 2000, Edmunds & Carpenter, 2001). En todos estos casos la recuperación del erizo ha ido unida a la disminución de la cobertura algal y el consiguiente desarrollo del arrecife coralino.

Sin embargo, en Canarias no ha existido tal mortandad y lo que se observa es la dominancia de algas cespitosas y filamentosas cuando la poblaciones de *D. antillarum* superan los 5 erizos.m⁻² y las erectas ramificadas desaparecen al alcanzarse densidades medias de 4 erizos.m⁻². (Hernández *et al.*, 2007). En tabla 4.4 se exponen las diferencias halladas en las diferentes zonas de muestreo con lo que se confirman los datos de la bibliografía previa.

Para el caso de Risco Verde se muestrearon 3 profundidades, una profundidad somera caracterizada por un cinturón algal y baja presencia de erizos (aquí se encontró el pico más bajo de la densidad poblacional de erizo), asimismo fueron considerados 5 y 10 metros de profundidad. La localidad con las densidades promedio de erizo más bajas fue Puerto Rico, es de destacar que es una zona caracterizada por formar blanquizales a pesar de presentar bajas densidades de erizo, esto posiblemente debido a que se trata de una zona con una rugosidad de sustrato muy baja, alto contenido de arenas y se sabe que las zonas de fondo rocoso, sin arena y con alta rugosidad favorecen a las poblaciones de *D. antillarum* (Hernández *et al.*, 2006, Clemente *et al.*, 2007, Sangil *et al.*, 2008).

La zona de Puerto Rico posee la misma diversidad de sustrato a cualquier profundidad, con un bajo hidrodinamismo y no existe una diferencia significativa de las poblaciones de erizo en relación a la profundidad. Sin embargo, la zona de Risco Verde posee una zonación definida en cuanto a la diversidad del sustrato. Los cambios más notorios del cambio de composición algal comenzaron a partir de los 5 m observamos que a esa profundidad comienzan a desaparecer las macroalgas erectas ramificadas y en esa transición de profundidad aparecen densidades medias de erizos por encima de los 5 erizos·m⁻². (fig. 3.13), mientras que a profundidades someras en esa localidad, la cobertura algal era mayor del 80% (Figura 4.6).

En este sentido, los resultados están de acuerdo con los expuestos en el trabajo previo de Clemente *et al.* (2007) que encontraron que las algas erectas ramificadas desaparecen cuando se alcanzan densidades medias de 4 erizos·m⁻², mientras que las algas costrosas mantienen coberturas altas, aunque las poblaciones de erizo incrementen. También son consistentes con el trabajo de Sangil, *et al.*, 2008 que encuentra la misma variación de los grupos morfofuncionales de las algas, que van desde la dominancia de algas erectas a bajas densidades de erizos al predominio de las macroalgas costrosas a densidades medias (3

erizos $\cdot m^{-2}$). En este caso la dominancia de las algas erectas se presentó en Risco Verde que es la zona que exhibió las densidades de erizo más bajas (fig 3.12).

Nuestro trabajo confirma que las densidades superiores a los 4 erizos $\cdot m^{-2}$ reducen las comunidades de macroalgas no costrosas, formándose el hábitat característico de los blanquizales maduros, en donde el funcionamiento del sistema está controlado por el erizo (Hernández *et al.*, 2007, Clemente *et al.*, 2007). Aunque esto no implica que se colapse por completo la producción bentónica, ya que Tuya *et al.* (2004b) señala que es a partir de densidades de 10 erizos $\cdot m^{-2}$ cuando la producción bentónica puede colapsarse completamente.

Finalmente, el hecho de que se presente una correlación negativa entre la cobertura algal y la densidad poblacional al analizar conjuntamente los resultados (fig 4.5 a 4.8), sugiere nuevamente que en las zonas de muestreo existe una diferenciación de la disponibilidad de alimento en diferentes grados. Asimismo, la cobertura algal al igual que la biomasa son indicadores del grado de desarrollo de un blanquizal, tal como han apuntado otros autores (Hernández *et al.*, 2005, 2008; Lawrence 1975; Sala *et al.*, 1998; Sangil, *et al.*, 2008).

V.- INVERTEBRADOS

Considerando que algunas especies de poríferos y briozoos conviven con las poblaciones de erizos y considerando que no hay estudios sobre la relación de estos invertebrados con *D. antillarum*, especie con la que “comparten” el blanquizal, es interesante conocer las diferencias en la cobertura de estos invertebrados, dependiendo de las características de sustrato, así como otras variables bióticas para tener una idea más precisa de cómo se entrelazan las relaciones tróficas en las que *D. antillarum* mantiene un papel preponderante de la comunidad.

Se llevó a cabo una cuantificación de los principales invertebrados incrustantes con los que *D. antillarum* cohabita. Se consideraron 8 especies de Porifera, 1 especie de hidrozoo y 2 equinodermos. Las especies más abundantes fueron *Batzella inops*, *Reptadeonella violacea*, *Shizomavella auriculata*, *Anchinoe fictitius* y *Ulosa digitata* (fig. 5.1 a 5.4).

Para evaluar la cobertura en los diferentes sitios de muestreo, consideramos el tipo de fondo (blanquizal, piedra, algas fotófilas y veril).

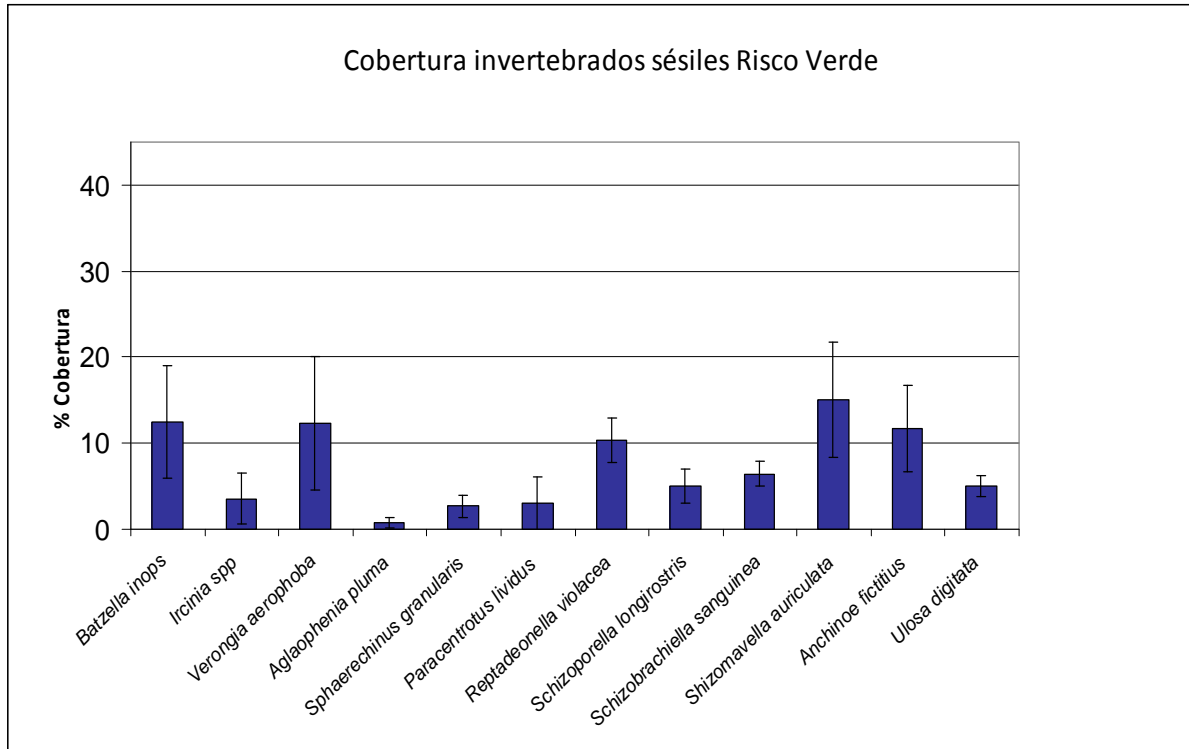


Figura 5.1 Valores promedio del porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles para la zona de Risco Verde, se muestra la desviación típica.

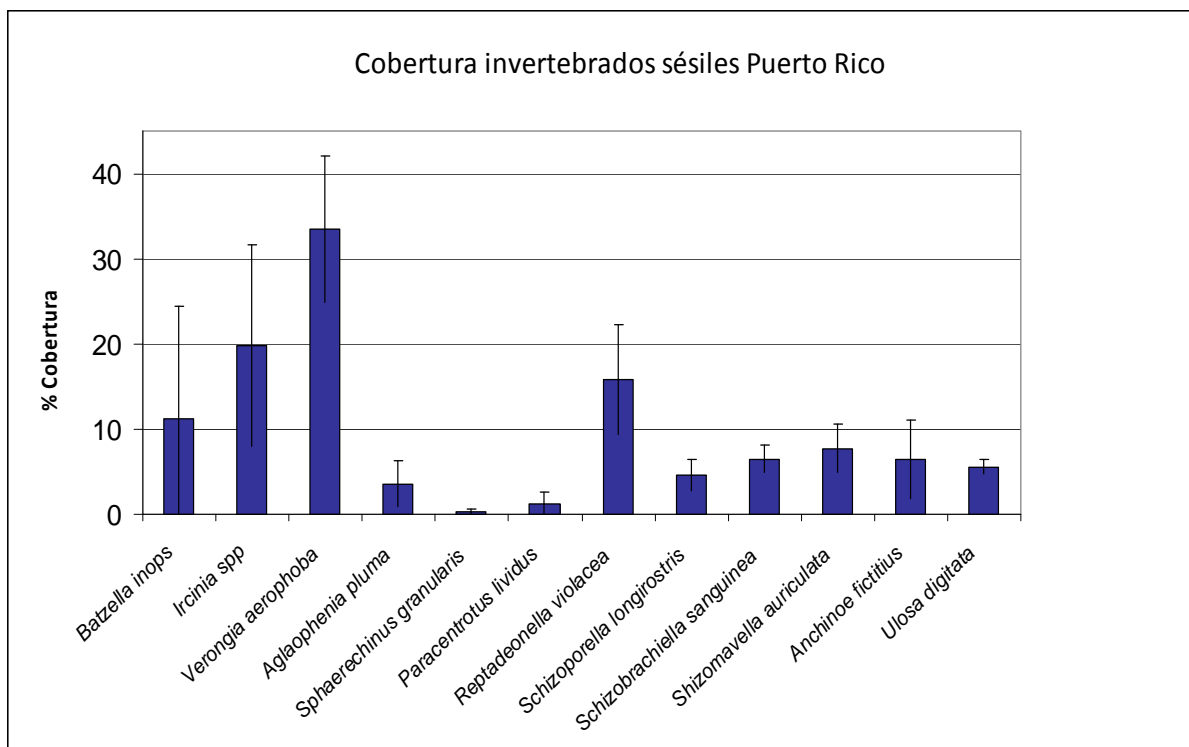


Figura 5.2 Valores promedio del porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles para la zona de Puerto Rico, se muestra la desviación típica.

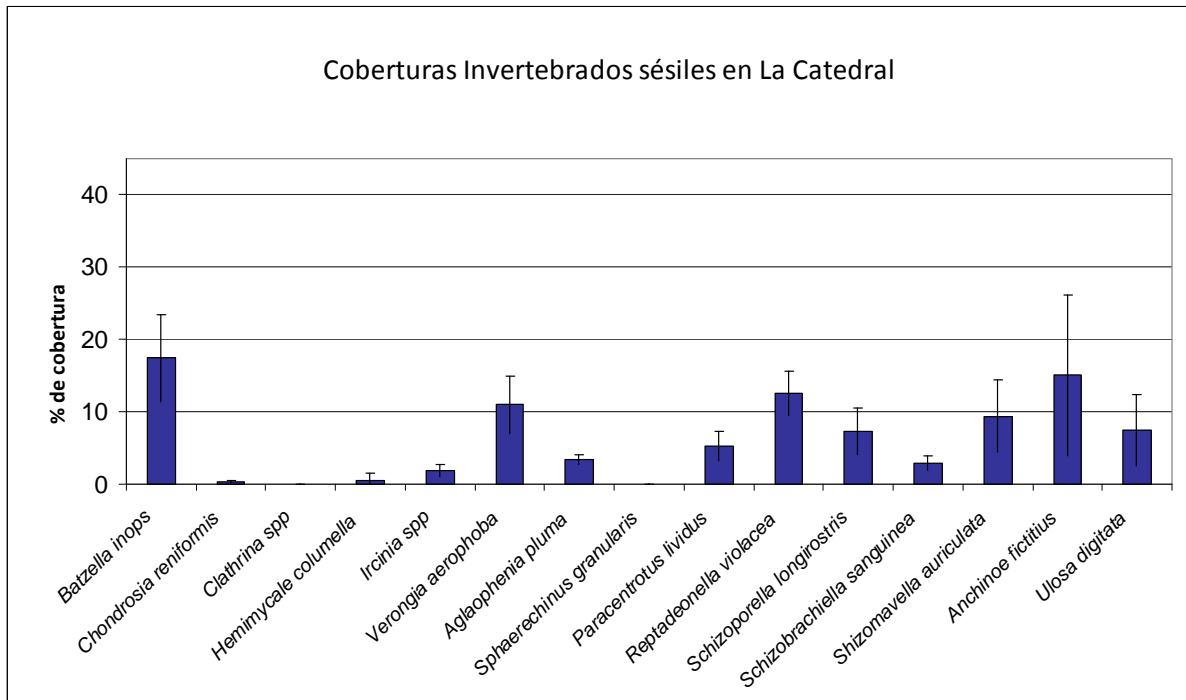


Figura 5.3 Valores promedio del porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles para la zona de La Catedral, se muestra la desviación típica.

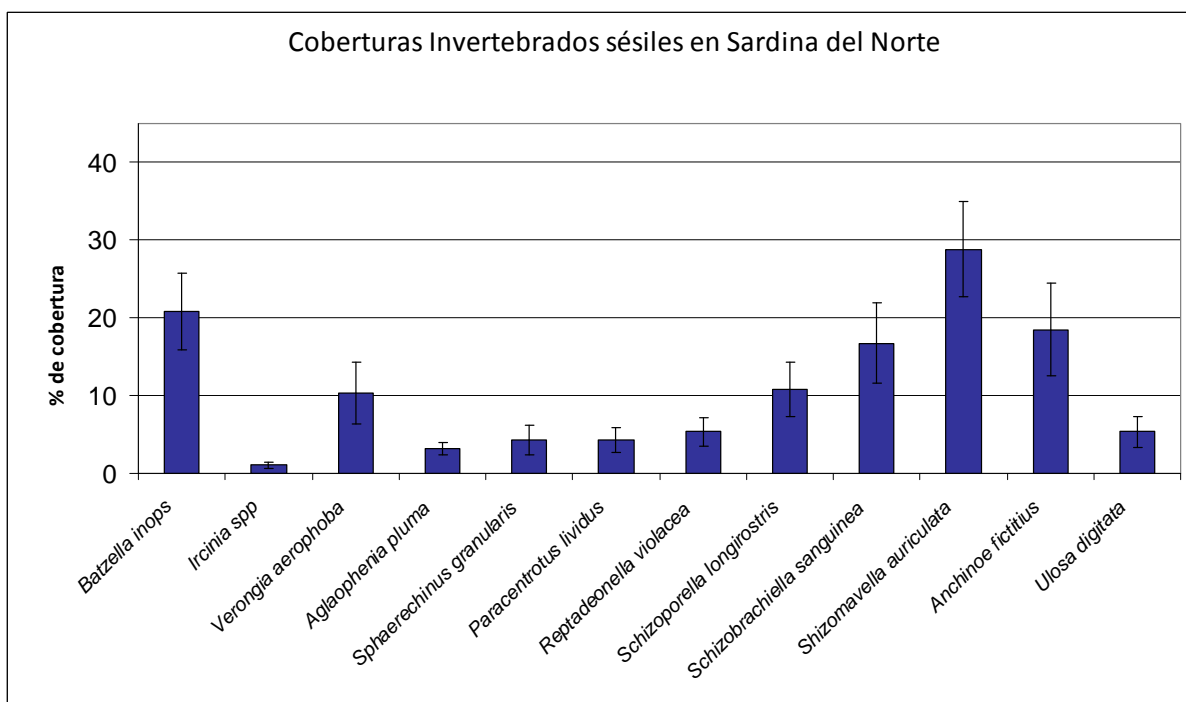


Figura 5.4 Valores promedio del porcentaje de cobertura de invertebrados sésiles para la zona de Sardina del Norte, se muestra la desviación típica.

De acuerdo con los resultados de ANOVA de una vía, pudimos detectar que especies como *Batzella inops*, *Aglaophenia pluma* y *Reptadeonella violacea*, no mostraron una afinidad específica por el tipo de sustrato, por lo que pueden presentarse en los diferentes tipos de fondo de manera indistinta ($P > 0,05$).

Por el contrario, mostraron relación con el sustrato las esponjas *Ircina spp.*, *Anchinoe fictitius* y *Verongia aerophoba*. Aunque ambas especies se encuentran tanto en las praderas de algas como en los blanquizales, de acuerdo a nuestros resultados su presencia fue más conspicua en los fondos de piedra, como es el caso de Puerto Rico.

Las especies de erizo *Sphaerochinus granularis* y *Paracentrotus lividus* fueron más abundantes en los fondos someros (especialmente en la localidad de Risco Verde), así como en los fondos rocosos, resultó común encontrarlos en los primeros metros de profundidad en las praderas de *Cymodocea nodosa* en la localidad de Risco Verde. *Paracentrotus lividus* también se encontró en fondos de blanquizal, en las grietas de las rocas.

El briozoo *Schizomavella auriculata* está asociado a los fondos de blanquizal, recubriendo las paredes de veriles, así como rocas y piedras, es común hallarlo recubriendo la misma pared con el briozoo negro *Reptadeonella violacea*.

De acuerdo con lo resultado de este trabajo, se desprende que a excepción de las especies de equinodermos que están asociadas a los primeros metros de profundidad (incluida también la especie *Arbacia lixula*) el resto de invertebrados no compiten por los recursos con *D. antillarum*. Por el contrario, comparten hábitat, y en el caso de las esponjas y briozoos contribuyen de manera significativa a la biocenosis del blanquizal al constituir

considerables volúmenes de biomasa animal. Hay que considerar que estos organismos son filtradores y por lo tanto no compiten tróficamente con el erizo, sin embargo, la disminución de algas provocada por la herbivoría les facilita lugares de asentamiento que previamente podrían estar ocupados por algas erectas y filamentosas.

VI.- RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE ISÓTOPOS ESTABLES

VI.1 Resultados y discusión de las firmas isotópicas en algas

En la figura 6.1 presentamos un cuadro general de los valores isotópicos de ^{15}N y ^{13}C de las algas, agrupándolas en los diferentes grupos, pardas (Pheophytas), rojas (Rhodophytas) y verdes (Chlorophytas). Las algas pardas presentan tanto en $\delta^{15}\text{N}$ como en $\delta^{13}\text{C}$ unos valores más bajos que las rojas, mientras que los valores de las verdes se sitúan en una posición intermedia.

Las firmas isotópicas algales, mostraron un rango de variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que va desde -31.9‰ a -10.85‰ , que está dentro de los límites señalados por Fry y Sherr (1984, 1989) de $\delta^{13}\text{C}$ (-30 a -10) que hacen una revisión de los contenidos de isótopos estables en macrófitos marinos a partir de los trabajos de diferentes autores.

Los valores de ^{15}N en este trabajo tienen un rango de $0,94\text{‰}$ a $5,54\text{‰}$, que concuerda con los rangos de variación de la literatura (Owens, 1987). Las variaciones están en función de las diferencias ambientales, de la actividad metabólica, así como por los cambios durante las variaciones estacionales (Fourqurean *et al.*, 1997; Baeta *et al.*, 2009; Cole *et al.*, 2004; Pruell *et al.*, 2006).

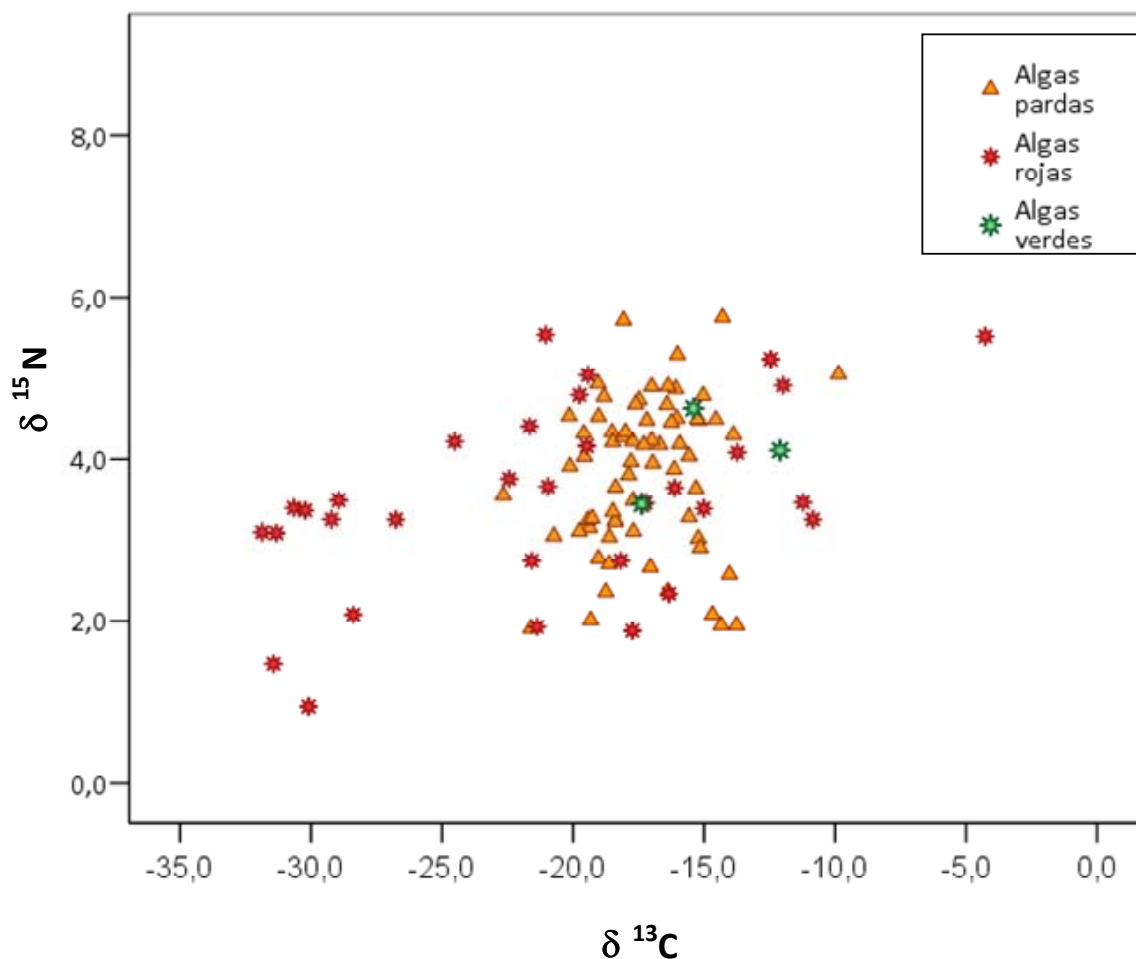


Figura 6.1. Distribución isotópica global de las fuentes algales. Se muestran los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para los grupos de macrofitos hallados.

Jennings *et al* (1997) en algas del Mediterráneo encuentran valores de las δ de ^{15}N y entre 1,5 y 3,3 que son bastante similares a los encontrados en este trabajo y de $\delta^{13}\text{C}$ entre -12,8 y -16,3 más bajos que los encontrados en este estudio, particularmente con las algas rojas. Un resultado similar al nuestro encuentran Bode *et al* (2006) en aguas del Atlántico

donde las algas rojas tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos que las algas verdes y pardas y además con valores absolutos más próximos a los obtenidos por nosotros, estos autores señalan que los contenidos de ^{15}N están influenciados por la emisiones costeras de origen urbano, explicando así los valores tan elevados de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados.

Las variaciones tanto de ^{15}N y de ^{13}C en algas son el reflejo de múltiples procesos, biogeoquímicos, ecológicos, características tanto del hábitat como de las variaciones temporales (Baeta *et al.*, 2009; Gannes, 1997; Post, 2002; Vander Zanden & Rasmussen 1996, 2001; Vanderklif, 2006).

Teniendo en cuenta que el $\delta^{15}\text{N}$ de los macrófitos marinos varía espacial y temporalmente (Baeta *et al.*, 2009; Jennings *et al.*, 1997; Minagawa & Wada, 1984; Vander Zanden *et al.* 1997; Vander Zanden & Rasmussen 2001) los resultados isotópicos de las fuentes algales para este estudio están de acuerdo con esa premisa.

Respecto a la variación estacional señalada por Jennings *et al.*, 1997; Post, 2002; Vander Zanden & Rasmussen, 2001. Los resultados mostraron una diferencia significativa entre las temporadas fría y cálida (ANOVA $F= 8, 67; P= 0,004$). En este contexto cabe destacar la variación isotópica de la rodofita *Asparagopsis spp.*, ya que exhibió una considerable variación para la zona de La Catedral mostrando un valor promedio de 3,1 ‰ de $\delta^{15}\text{N}$ durante la temporada de agua fría, mientras que para la temporada cálida mostró 1,47 ‰ de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 6.1).

Teniendo en cuenta que *D. antillarum* es un herbívoro generalista que puede pastar sobre cualquier alga (Carpenter, 1981; Sammarco, 1982) y de acuerdo con el “cluster” de biomasa algal (Figura 4.4) en donde los subgrupos se distinguen claramente a nivel de género, se agruparon las 53 especies de algas analizadas en géneros a efectos de analizar las marcas isotópicas en temporada fría y temporada cálida por localidad muestreo (Tabla 6.1).

El rango de variación de $\delta^{13}\text{C}$ va desde -31,9 ‰ para *Asparagopsis* a -10,85 ‰ para *Jania*. Respecto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$, *Heterosiphonia* fue el género que mostró el valor máximo de $\delta^{15}\text{N}$ (5,54 ‰) mientras que *Polysiphonia* fue el género con el valor más bajo de $\delta^{15}\text{N}$ hallado (0,94 ‰). Al comparar entre las temporadas fría y cálida se encontró que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ muestran una diferencia significativa entre localidades ($F= 19,92$. ANOVA $P < 0,05$). Risco Verde fue la localidad con los valores promedio más altos de $\delta^{15}\text{N}$ así como los menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ (5,54‰ y -10,85‰ respectivamente). A pesar de que el valor más bajo de $\delta^{15}\text{N}$ fue hallado para la zona de Puerto Rico (0,94 ‰), la localidad de La Catedral fue la que exhibió los valores promedio más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ y además se detectó allí el valor más negativo de $\delta^{13}\text{C}$ con -31,9‰. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ mostraron una diferencia significativa entre las temporadas fría y cálida ($F= 8,67$; ANOVA $P= 0,004$), algunos género exhibieron una amplia variación (e.g. *Asparagopsis* en La Catedral presentó un valor de 3,1 ‰ de $\delta^{15}\text{N}$ durante la temporada de agua fría, sin embargo, para la temporada cálida mostró 1,47 ‰ de $\delta^{15}\text{N}$). En este caso se observa que a un nivel de similitud de 54,4 % los valores de $\delta^{15}\text{N}$ separan visiblemente por un lado el subgrupo formado por La Catedral y Sardina del Norte, y por otro lado el conformado por Puerto Rico y Risco Verde (fig. 6.2), los mismos que resultan de los análisis de similitud por biomasa y por composición específica (fig 4.2 y 4.3).

Los valores de ^{15}N mostraron una variación significativa entre zonas y por temporadas de muestreo (ANOVA $F= 19,92$. $P < 0,05$). Risco Verde fue la localidad con los valores promedio más altos de $\delta^{15}\text{N}$ seguida de Puerto Rico, mientras que las zonas de La Catedral y Sardina del Norte presentaron valores promedio más bajos de $\delta^{15}\text{N}$.

Las diferencias significativas se manifestaron al hacer las comparaciones múltiples, detectándose diferencias a nivel de subconjuntos por localidades (Figura 6.2). Mediante un análisis Post-Hoc se detectó que se separan dos grupos de acuerdo a los valores de $\delta^{15}\text{N}$, por un lado las zonas de Risco Verde y Puerto Rico y por el otro las zonas de La Catedral y Sardina del Norte (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%).

Los análisis de ANOVA demostraron que existe una diferencia significativa entre las localidades muestreadas, lo que pone de manifiesto que cada zona posee características específicas y que se reflejan a través de las firmas isotópicas de las algas que las caracterizan (figs. 6.6 a 6.9)

La figura 6.6 representa los valores isotópicos de los macrófitos que componen la localidad de Risco Verde y su posición respecto a las firmas isotópicas de las gónadas y de los músculo de *D. antillarum*. Esta figura refleja una variación considerablemente acotada, si vemos las nube de puntos que conforman las firmas algales (especialmente las algas pardas), en comparación con las otras localidades (figs. de 6.7 a 6.9) pues aunque el rango

va de -14.3 a -29,22 ‰ de ^{13}C la nube de puntos en el eje de abscisas de las phaeophytas se sitúa en un rango de variación que va de -15 a -25 ‰ de ^{13}C (Figura 6.6).

Las diferentes algas que componen la comunidad de Risco Verde poseen firmas isotópicas más cercanas entre sí, lo cual indica que existe un entramado trófico más complejo que el del resto de las comunidades algales de las otras localidades (Puerto Rico, La Catedral y Sardina del Norte), de acuerdo con la interpretación de resultados de diversos autores (Mc Clanahan, 1988, Phillips & Gregg 2003; DeNiro & Epstein, 1981; Hobson, 1993; Vander Zanden, 2000; Vanderkluft, 2006).

Respecto a las diferencias halladas en las firmas isotópicas de ^{15}N por lo localidades, podemos decir que éstas pueden estar influidas en términos generales por dos factores principales, uno que tiene que ver con las variaciones del Nitrógeno disuelto en el medio, aunque esto suele afectar principalmente a las comunidades algales microscópicas o bien a las comunidades que vivan cerca de afluentes o en zonas de afloramiento (upwelling) (Jennings *et al.*, 1997; Pinnegar & Polunin, 2002) y el otro factor es el impacto antropogénico (Bode, *et al* 2006), en este último sentido, la emisiones costeras de origen urbano, inciden más sobre aquellas comunidades que están cerca de la línea de costa.

Tabla 6.1. Valores promedio de todas las firmas isotópicas a nivel de género de las fuentes algales. Se muestran los sitios de muestreo.

ALGAS (géneros)	F R Í A		C Á L I D A	
Risco Verde	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Colpomenia</i>	5,05	-19,87		
<i>Cystoseira</i>	4,22	-17,74	3,46	-17,43
<i>Dasycladus</i>	4,63	-15,41		
<i>Dictyota</i>	4,33	-17,00	4,07	-15,20
<i>Halopteris</i>	4,25	-18,41		
<i>Heterosiphonia</i>	5,54	-21,05	3,76	-22,44
<i>Hypnea</i>	3,26	-29,22		
<i>Jania</i>	4,41	-21,66	3,25	-10,85
<i>Laurencia</i>	5,05	-19,43		
<i>Liagora</i>	5,52	-14,27		
<i>Lobophora</i>			3,95	-16,96
<i>Polysiphonia</i>	4,22	-24,52		
<i>Sargassum</i>	4,80	-17,52	4,11	-17,69
<i>Sphacelaria</i>	4,68	-17,61	4,16	-19,48
<i>Stypocaulon</i>	4,18	-18,78		
<i>Taonia</i>	3,91	-20,12		
<i>Zonaria</i>	4,05	-17,97		
La Catedral	F R Í A		C Á L I D A	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Asparagopsis</i>	3,1	-31,9	1,47	-31,44
<i>Colpomenia</i>	2,9	-15,1	2,90	-15,20
<i>Dictyota</i>	2,8	-19,1	2,01	-19,33
<i>Hypnea</i>	2,1	-28,4		
<i>Jania</i>			1,93	-21,38
<i>Laurencia</i>	3,7	-21,0	1,88	-17,74
<i>Lobophora</i>	2,0	-13,8		
<i>Padina</i>	2,9	-17,4	3,20	-18,40
<i>Sargassum</i>	3,1	-20,7	3,50	-22,60
Sardina del Norte	F R Í A		C Á L I D A	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Asparagopsis</i>	3,12	-25,26	2,75	-21,58
<i>Codium</i>	4,11	-12,10		
<i>Colpomenia</i>	3,29	-15,57	3,30	-15,60
<i>Crouania</i>	3,26	-26,77	3,30	-26,77
<i>Dictyota</i>	2,70	-17,50	2,37	-16,38
<i>Halopteris</i>	3,03	-15,22	3,03	-15,22
<i>Jania</i>	3,46	-17,23	3,46	-11,23
<i>Laurencia</i>	3,64	-16,12	3,64	-16,10
<i>Lobophora</i>	1,91	-21,61	1,90	-21,60
<i>Padina</i>	2,58	-14,03	2,60	-14,00
Puerto Rico	F R Í A		C Á L I D A	
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Bryopsisidella</i>			3,45	-17,38
<i>Dictyota</i>	4,50	-15,20	4,67	-15,23
<i>Halopteris</i>	4,07	-18,65	3,90	-16,38
<i>Jania</i>	4,26	-18,80	4,92	-11,99
<i>Laurencia</i>			2,34	-16,34
<i>Lobophora</i>	5,11	-15,27	4,23	-17,00
<i>Polysiphonia</i>	3,09	-31,33	0,94	-20,10
<i>Sphacelaria</i>			4,18	-17,30

En el caso de este estudio, las comunidades más afectadas por el impacto antropogénico son Puerto Rico y Risco Verde. La zona de muestreo de Puerto Rico se encuentra en un área turística rodeada de grandes complejos hoteleros y de emisarios submarinos, con lo que hay un incremento del nitrógeno en el agua superficial, de la misma forma, la localidad de Risco Verde se encuentra dentro de una zona urbana, se sabe que las emisiones costeras de origen humano así como el impacto antropogénico en general, incrementan los nitratos y el amonio pudiendo provocar procesos de eutrofización (Nixon, 1995; Cloern, 2001).

Los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en Risco Verde los presentan las dos especies de rodófitas durante la temporada de agua cálida *Heterosiphonia spp* y *Liagora spp*. Ambas especies mostraron biomasa media-baja respecto a las otras macroalgas (tabla 4.1), sin embargo, como se verá más adelante pese a su escasa presencia, no resultan despreciables en la dieta de *D. antillarum* y contribuyen de manera significativa tanto en períodos de agua cálida como de agua fría (tablas 6.6 y 6.7).

El género *Lobophora* (la especie identificada para los sitios de muestreo es alga parda *Lobophora variegata*) muestra los picos más bajos de ^{15}N tanto en La Catedral como en Sardina del Norte (2.0 ‰ y 1,91‰ respectivamente) valores que no mostraron diferencias significativas (ANOVA $P > 0,05$), mientras que para la zona de Puerto Rico presentó los valores más altos (5,11 ‰ ^{15}N). Estos resultados concuerdan con la amplia variación espacial de ^{15}N en los ecosistemas costeros (Vizzini & Mazzola, 2002, 2003), además en sitios donde hay mayor cantidad de nitratos de origen antrópico, los valores de ^{15}N suelen ser más altos (Wada *et al.*, 1975; Michener & Schell, 1994).

Cabe resaltar la importancia de *Lobophora variegata* en los fondos canarios pues la extensión de sus poblaciones son importantes elementos de los ecosistemas del fondo rocoso litoral, mostrando un alto grado de persistencia en las últimas décadas (Brito *et al.*, 1984)

Finalmente respecto a las variaciones en las firmas isotópicas de los macrófitos era de esperar las diferencias encontradas ya que tanto los análisis de biomasa como lo referente la composición específica *per se* de cada zona, habían mostrado que las comunidades algales eran diferentes, y que además fue comprobado con los análisis de ANOVA y de similitud (fig. 4.2, 4.4 y de 4.5 a 4.8) por lo que se corrobora que las localidades de este estudio poseen también valores isotópicos diferentes debido a que cada sistema tiene una estructura diferente, como se ve en la figura 6.2.

De acuerdo a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en algas, fue posible distinguir claramente 2 subgrupos. A un nivel de similitud de más del 50 % se separan visiblemente los formados por La Catedral y Sardina del Norte, y los formados por Puerto Rico y Risco Verde (Fig. 6.2).

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)

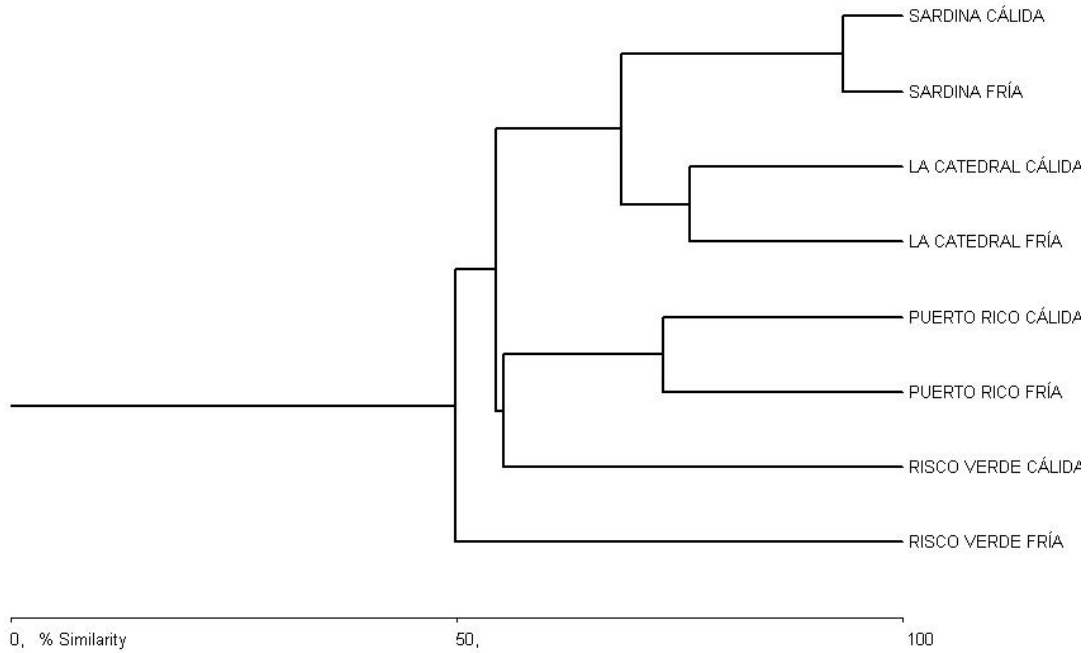


Figura 6.2. “cluster” de similitud usando las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de las diferentes fuentes algales por localidades. Se distingue que a un nivel de similitud de 54,4 % se separan 2 subgrupos. (La Catedral y Sardina del Norte) y (Puerto Rico y Risco Verde). Datos transformados (Log_{10}).

VI.2 Resultados y discusión de las firmas isotópicas en *D. antillarum*

Las siguientes tablas y figuras muestran las señales isotópicas del músculo de la linterna de Aristóteles de *D. antillarum*, que fueron los que posteriormente se utilizaron para evaluar las variaciones de la dieta en los diferentes sitios de muestreo distinguiendo entre las temporadas de agua cálida y agua fría.

Como se verá más adelante las señales isotópicas en gónadas mostraron valores más bajos que los registrados en músculos, por lo que las descartamos como tejido de un consumidor (ver fig. 6.4). Por lo tanto sólo se presentan y discuten los resultados de las firmas isotópicas del tejido muscular.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de *D. antillarum* exhibieron un rango de 5.7- 8.4 ‰. La Catedral exhibió el valor más bajo durante la temporada fría durante el año 2005 con un valor de 5.7 ± 0.3 ‰. La localidad que mostró el valor más alto fue Risco Verde durante la temporada fría durante el año 2007 con un valor de 8.4 ± 0.4 ‰ (Tablas 6.2 y 6.3).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron significativamente diferentes (ANOVA $p < 0,05$) por localidades y mediante un análisis Post-Hoc se detectaron diferencias entre zonas, siendo Risco Verde la única zona diferente al resto, por lo que considerando únicamente los valores de $\delta^{15}\text{N}$ las zonas de Puerto Rico, La Catedral y Sardina del Norte no son diferentes entre sí. (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%).

Tabla 6.2. Valores promedio (\pm STD) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular de *D. antillarum*. Se muestran la localidad, año de muestreo y profundidad para la temporada de agua fría. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ \neq localidades (ANOVA $p < 0,05$; (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%).

Promedio (\pm STD) de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para <i>D. antillarum</i> TEMPORADA FRÍA								
Profundidad (m)	Risco Verde							
	2005		2006		2007			
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
5	8,1 \pm 0,4	-17,3 \pm 0,58	8 \pm 0,3	-13,5 \pm 0,37	8,4 \pm 0,43	-12,6 \pm 0,93		
10	7,4 \pm 0,5	-16,5 \pm 1,4	7,7 \pm 0,25	-18 \pm 0,7	8 \pm 0,32	-15,4 \pm 2,39		
	La Catedral							
10	5,7 \pm 0,3	-14,9 \pm 0,40	6,1 \pm 0,14	-15,4 \pm 0,98	7 \pm 0,24	-15,5 \pm 0,8		
20	5,8 \pm 0,55	-15,5 \pm 0,89	7,5 \pm 0,65	-16,6 \pm 1,24	8,1 \pm 0,12	-19,3 \pm 0,31		
	Sardina							
10	6,6 \pm 0,22	-15,6 \pm 0,27	6,6 \pm 0,22	-15,6 \pm 0,26	6,9 \pm 0,73	-14,2 \pm 0,85		
20	7,9 \pm 0,11	-15,1 \pm 0,52	7,9 \pm 0,12	-15,1 \pm 0,51	7,4 \pm 0,37	-14,3 \pm 1		
	Puerto Rico							
10	6,2 \pm 0,32	-13,5 \pm 1,1	8,3 \pm 0,45	-15,4 \pm 0,38	7,7 \pm 0,41	-15,7 \pm 0,89		

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ coinciden con los valores de otros equinoideos que tienen un rango de 5-13 ‰ de $\delta^{15}\text{N}$ (Vanderklift *et al.*, Tomas *et al.*, 2006).

Aunque las diferencias halladas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los músculos de *D. antillarum* fueran significativamente diferentes entre localidades y por temporada de muestreo, el patrón de variación entre localidades no fue igual al hallado en las firmas isotópicas algales, donde los valores de $\delta^{15}\text{N}$ revelaron similitudes por zonas (Fig. 6.2), hecho que no sucede si sólo consideramos los valores en bruto de $\delta^{15}\text{N}$ de los músculos de *D. antillarum* (fig. 6.3)

Tabla 6.3. Valores promedio (\pm STD) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular de *D. antillarum*. Se muestran la localidad, año de muestreo y profundidad para la temporada de agua cálida. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ \neq localidades (ANOVA $p < 0,05$; (DHS Tukey y Scheffé con un intervalo de confianza al 95%).)

Promedio (\pm STD) de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para <i>D. antillarum</i> TEMPORADA CÁLIDA								
Profundidad (m)	Risco Verde				2006			
	$\delta^{15}\text{N}$	(\pm STD)	$\delta^{13}\text{C}$	(\pm STD)	$\delta^{15}\text{N}$	(\pm STD)	$\delta^{13}\text{C}$	(\pm STD)
5	7,2	$\pm 0,24$	-14,9	$\pm 1,8$	7,8	$\pm 0,3$	-13,6	$\pm 0,2$
10	7,6	$\pm 0,46$	-17,1	± 2	7,8	$\pm 0,2$	-16,2	$\pm 1,6$
La Catedral								
10	6,4	$\pm 0,36$	-13,9	$\pm 0,65$	6,5	$\pm 0,4$	-14,1	$\pm 0,16$
20	6,7	$\pm 0,4$	-17,2	$\pm 0,65$	6,7	$\pm 0,4$	-16,4	$\pm 0,85$
Sardina								
10	7	$\pm 0,14$	-15,7	$\pm 0,37$	7,5	$\pm 0,2$	-14,4	$\pm 1,5$
20	6,7	$\pm 0,53$	-14,9	$\pm 0,38$	7	$\pm 0,2$	-14,6	$\pm 0,3$
Puerto Rico								
10	5,8	$\pm 0,39$	-14	$\pm 1,4$	6,1	$\pm 0,6$	-12,1	$\pm 0,4$

La razón por la que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos musculares por si solos no sean capaces de distinguir los mismos subgrupos como hasta ahora se habían corroborado con las otras variables (Figuras 4.2, 4.4 y 6.2) se explica por el hecho de que para que el consumidor refleje lo que ha ingerido (DeNiro & Epstein, 1981) no bastan los datos en bruto sino que es necesario corregir el enriquecimiento isotópico para que las proporciones naturales de los isótopos estables puedan reflejar los cambios de dieta en la composición de sus tejidos (Ben-David & Schell, 2001; Caraveo & Hobson, 2007; Koch & Phillips, 2002; Michener & Schell, 1994; Tomas *et. al.*, 2007).

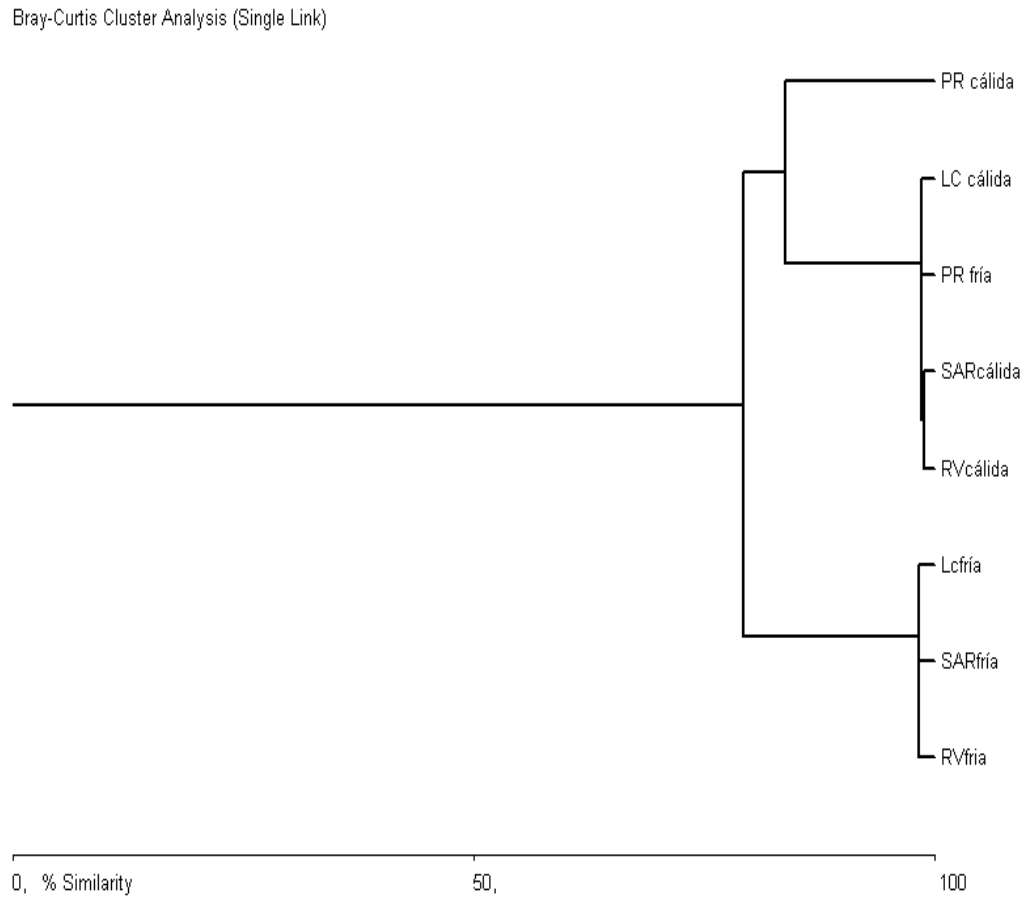


Figura 6.3. “cluster” de similitud usando las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *D. antillarum* por localidades. Datos transformados Log_{10}

VI.3 Posición trófica

Para evaluar la disponibilidad de los recursos alimenticios, las fuentes disponibles y cuáles son las que efectivamente el erizo incorpora en su cuerpo, evaluamos las diferencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de algas, gónadas y músculos para tener inicialmente una idea general de cómo es la posición trófica -otorgada por el $\delta^{15}\text{N}$ (Vanderklift 2006; Vander Zander & Rasmussen 1996)- de los diferentes grupos de tejidos evaluados. La figura 6.4 muestra los valores agrupados de los diferentes tejidos analizados (algas, gónadas y músculos de *D. antillarum*)

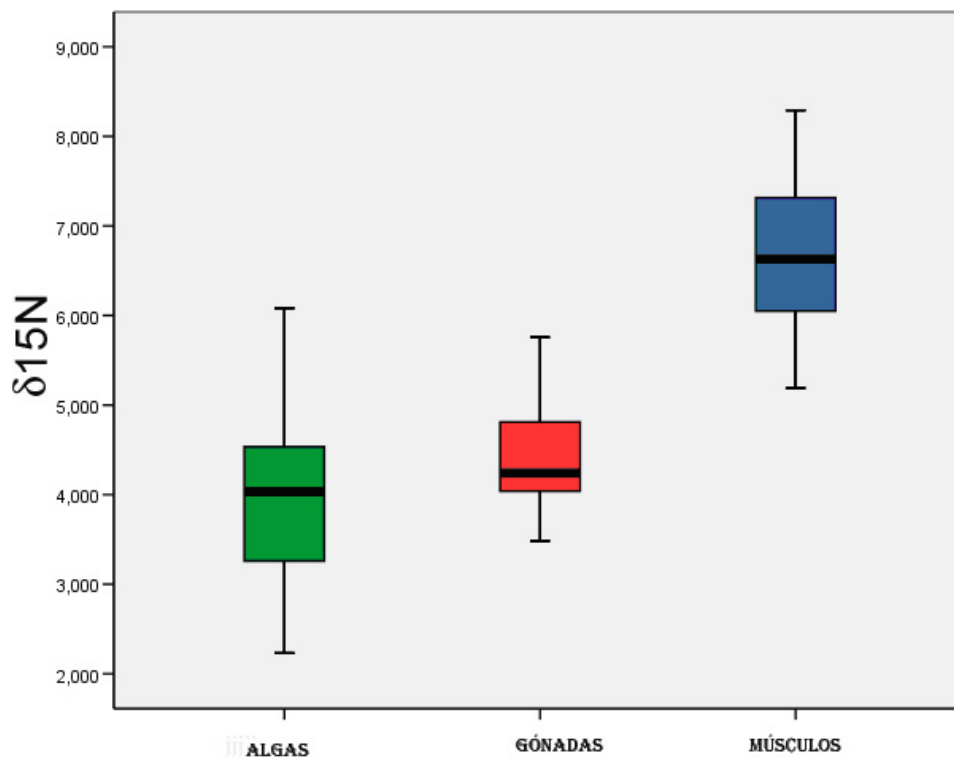


Figura 6.4. Diagramas de caja de las medias de $\delta^{15}\text{N}$ de las categorías de tejido uniendo todas las zonas (Risco Verde, Puerto Rico, La Catedral y Sardina del Norte). Las barras de error, representan la desviación estándar.

Existe una diferencia significativa entre el $\delta^{15}\text{N}$ de algas, y los músculos de erizo. (ANOVA de un factor $P < 0,05$). Mientras que no se aprecia una clara diferencia entre las gónadas y las algas, las firmas isotópicas no son muy diferentes entre esas dos categorías de tejido y en algunos casos incluso las firmas de las algas son mayores a las del tejido gonadal. Lo cual queda corroborado al hacer la comparación por sitio, en donde no hay diferencia significativa (ANOVA $P > 0,05$) entre los $\delta^{15}\text{N}$ de las gónadas y las firmas isotópicas de las algas.

Cabe destacar que teniendo en cuenta que *D. antillarum* en los blanquizales coexiste con otros invertebrados de tipo incrustante, decidimos evaluar los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los mismos. A continuación se muestra la distribución general de las algas pardas, rojas y verdes, así como los invertebrados incrustantes respecto a los dos tejidos del erizo (Fig 6.5).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los invertebrados analizados se sitúan en valores intermedios de las algas. Sin embargo, por una lado su posición dentro de los polígonos, el caso de *Batzella inops* queda fuera de las fuentes potenciales, y en el caso de *Aglaophenia pluma* los resultados de contribución mostraron que no tiene contribución al tejido del consumidor, lo cual es lógico ya que los invertebrados considerados son filtradores, por lo que su fuente alimenticia, materia orgánica en suspensión viva o muerta, es diferente a la del erizo. Por otro lado, su convivencia con el erizo, incluso a altas densidades de éste, nos indican la existencia de nichos ecológicos diferentes sin que haya relaciones de competencia trófica o depredación.

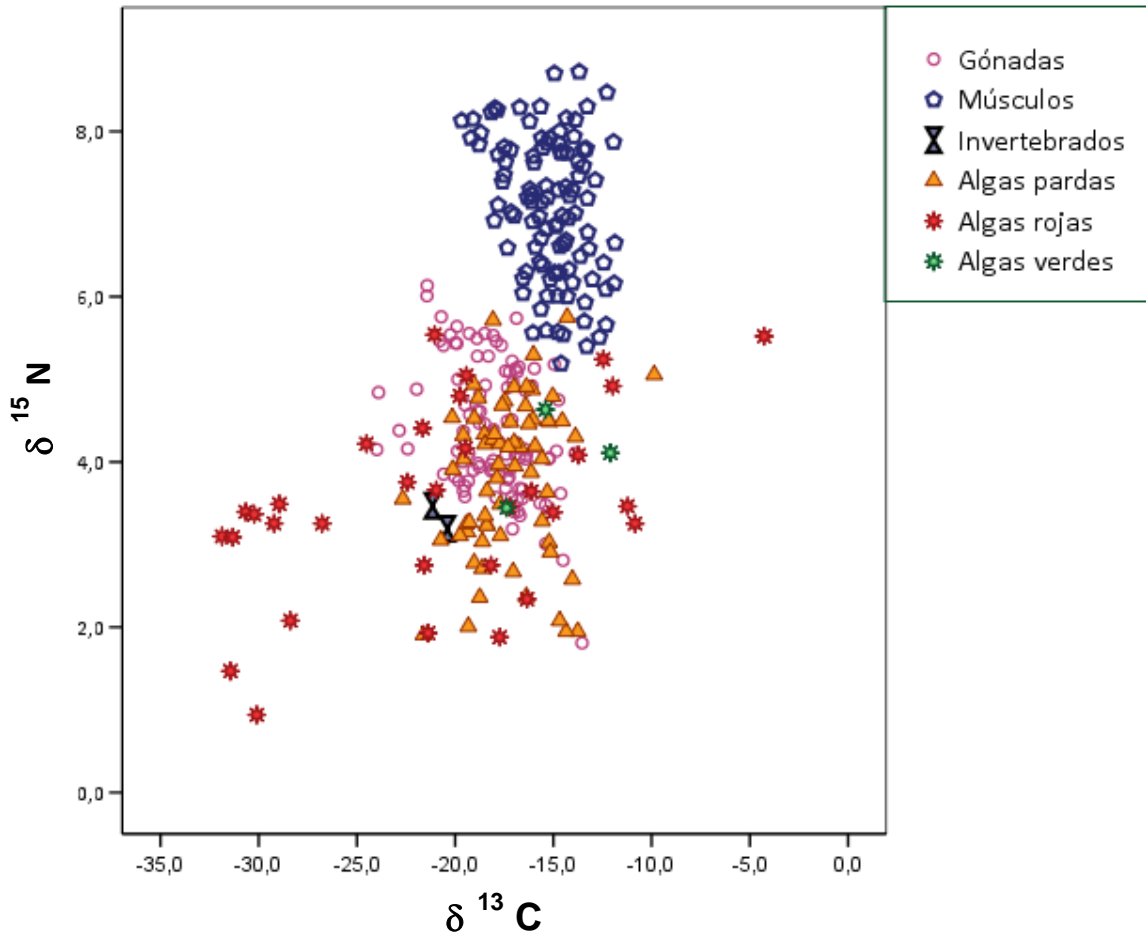


Figura 6.5. Distribución general de las algas rojas, pardas y verdes, de invertebrados y de las gónadas y músculos de *D. antillarum*. Datos de 2005, 2006 y 2007 juntando todas las zonas de muestreo.

Una vez caracterizadas las fuentes de ^{13}C y ^{15}N para cada sitio de muestreo (entendiéndose a éste como el punto de muestreo considerando una profundidad, temporada de muestreo y año específicos). Se evaluaron las diferencias de las posiciones tróficas por localidad.

De manera preliminar a la aplicación de los criterios empleados en los modelos referidos por Vander Zanden & Rasmussen (1999) se caracterizó para cada sitio de muestreo todo el abanico de fuentes halladas. Se presentan a continuación los datos promedio por localidad sin realizar ningún cálculo de discriminación ni fraccionamiento isotópico (figuras de 6.6 a 6.9).

En las figuras de 6.6 a 6.9 se muestra que existe una estructura trófica distinta en función de la posición de las diferentes firmas isotópicas, además se comprueba que el músculo de *D. antillarum* efectivamente se encuentra en una posición de consumidor primario.

Las gónadas, por el contrario, no representaron una posición trófica de consumidor lo que pone de manifiesto que debido a la naturaleza lipídica de dicho tejido, no es posible usar su firma isotópica para rastrear la migración de las fuentes alimenticias, dado que posee una discriminación hacia el ^{12}C durante la lipogénesis (Van Dover *et al.*, 1992) lo cual afecta la lectura espectrométrica al tener una disminución del isótopo estable de ^{13}C (Post, 2002).

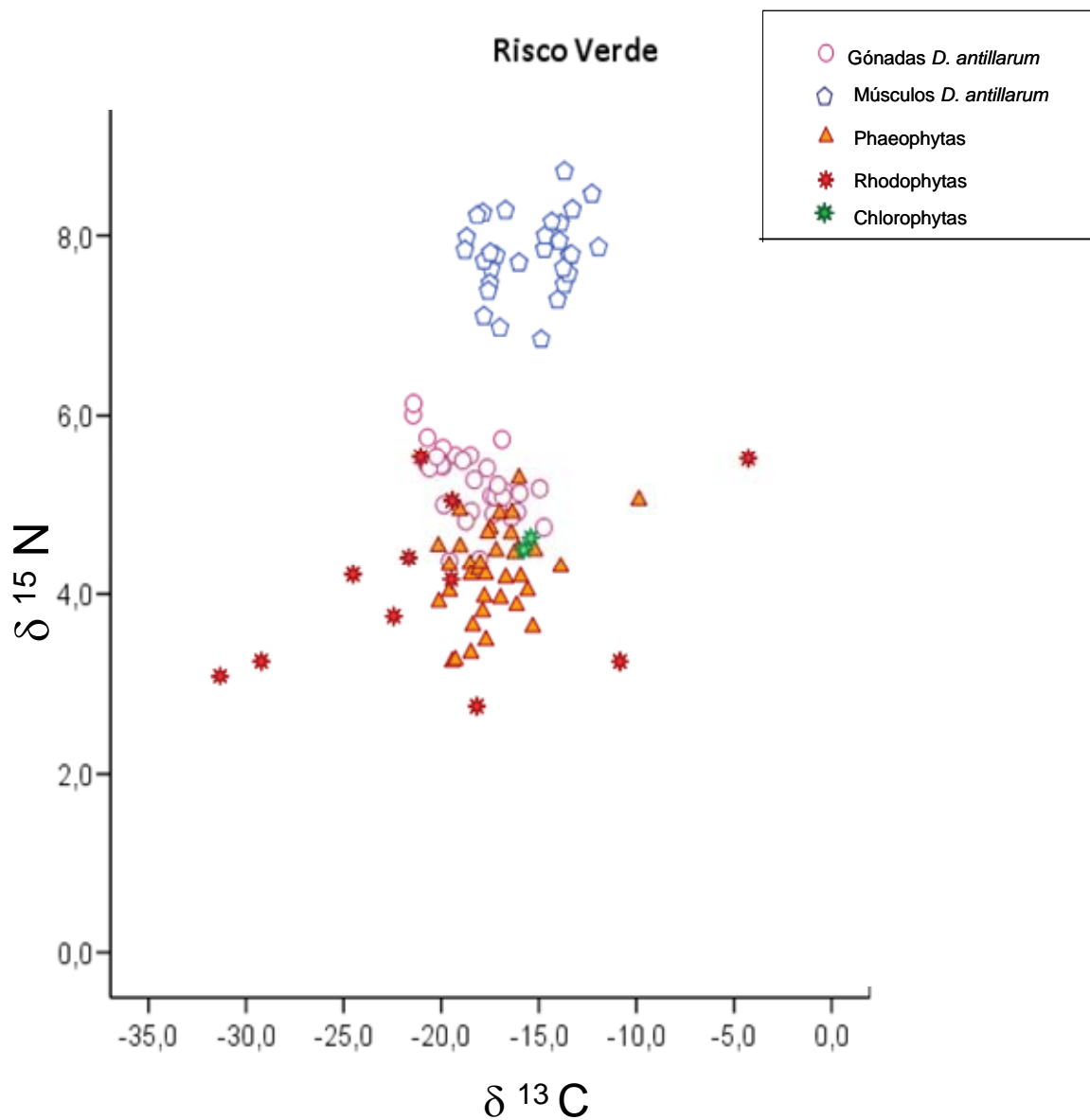


Figura 6.6. Disposición de las firmas isotópicas de las algas (representadas por colores de acuerdo a la división algal) para la zona de Risco Verde considerando los valores del músculo (símbolos azules) y gónadas (símbolos rosas) de *D. antillarum*.

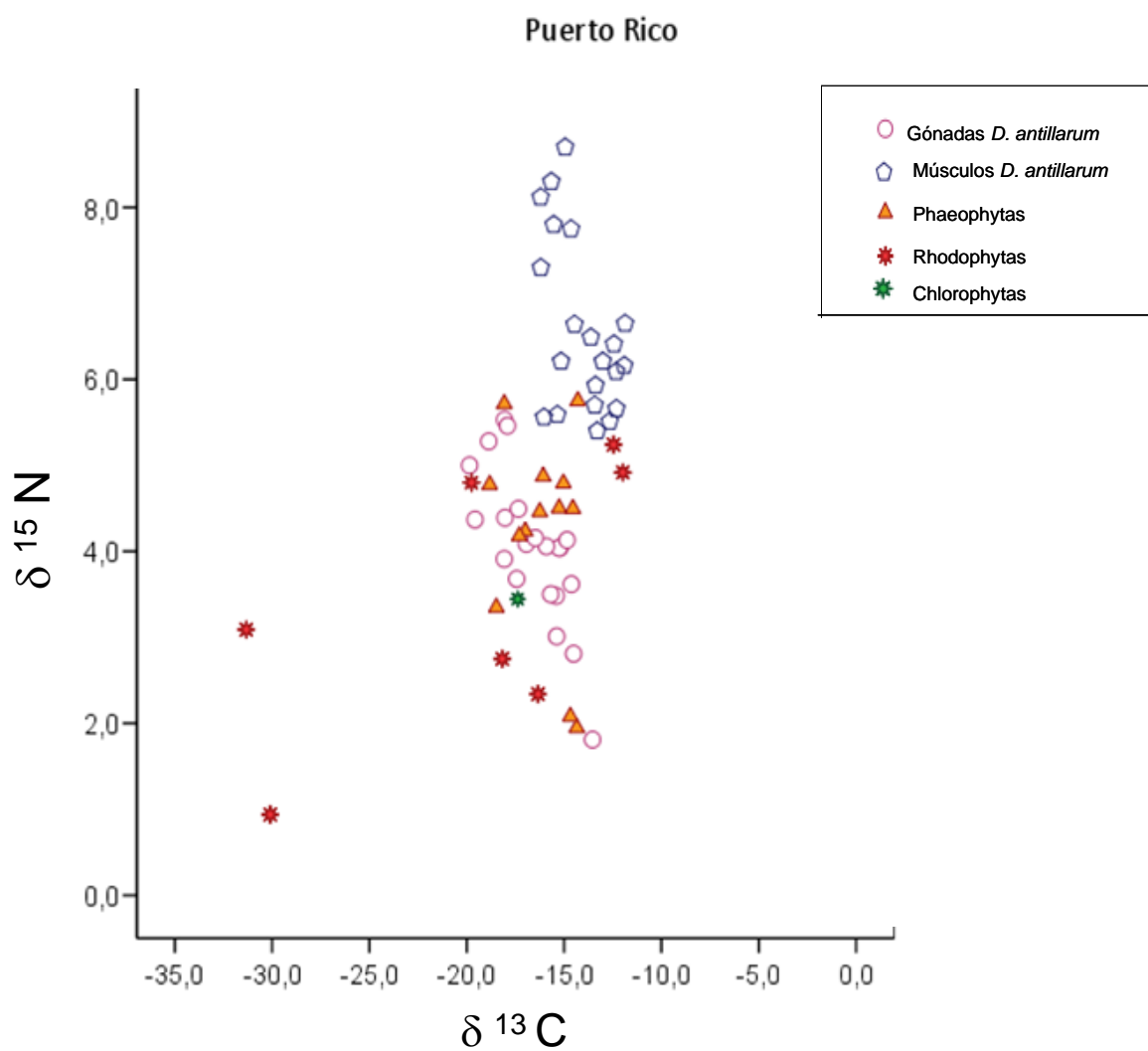


Figura 6.7. Disposición de las firmas isotópicas de las algas (representadas por colores de acuerdo a la división algal) para la zona de Puerto Rico considerando los valores del músculo (símbolos azules) y gónadas (símbolos rosas) de *D. antillarum*.

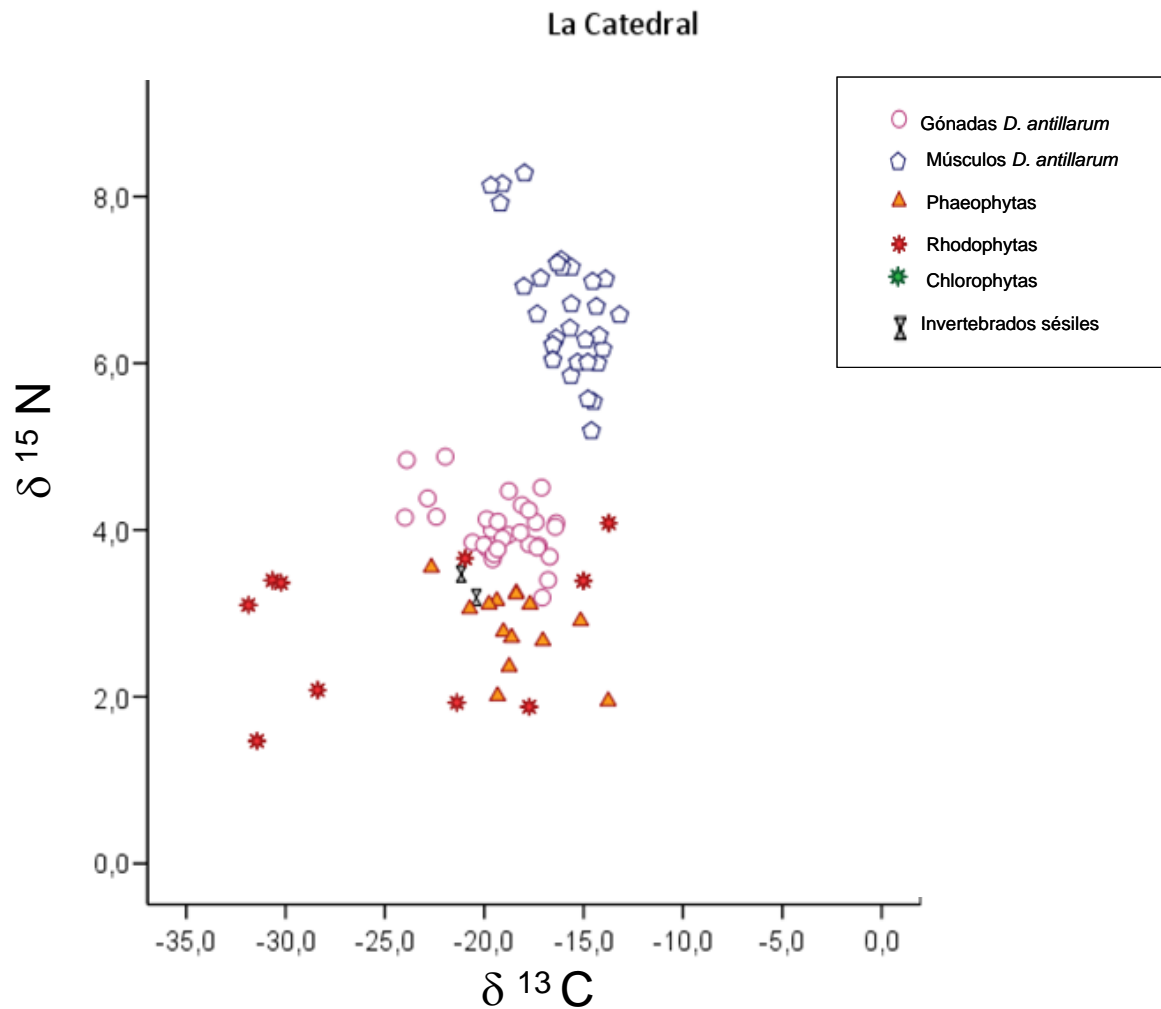


Figura 6.8. Disposición de las firmas isotópicas de las algas (representadas por colores de acuerdo a la división algal) para la zona de La Catedral considerando los valores del músculo (símbolos azules) y gónadas (símbolos rosas) de *D. antillarum*.

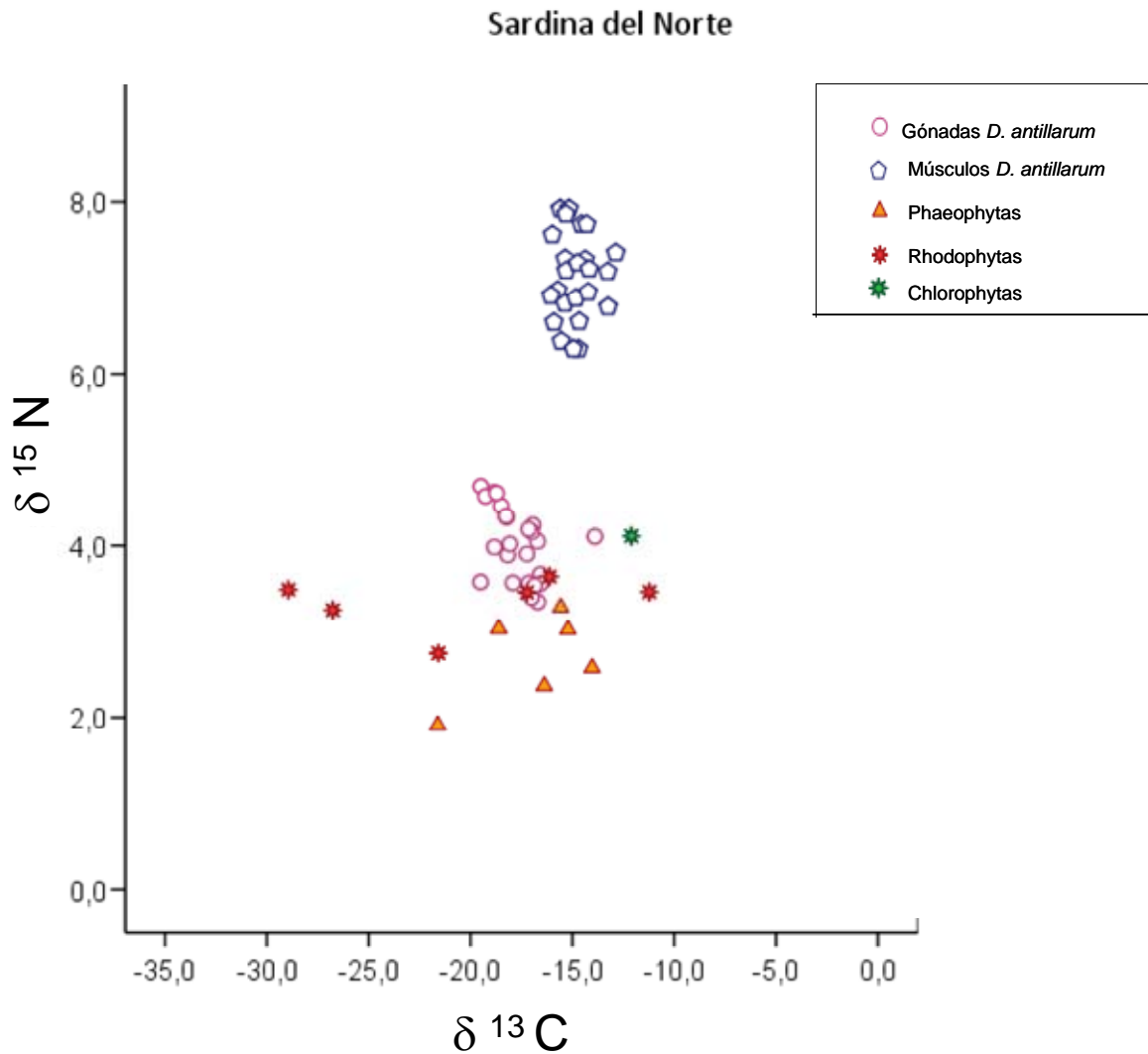


Figura 6.9. Disposición de las firmas isotópicas de las algas (representadas por colores de acuerdo a la división algal) para la zona de Sardina del Norte considerando los valores del músculo (símbolos azules) y gónadas (símbolos rosas) de *D. antillarum*.

A partir de las figuras que acabamos de presentar, pudimos comprobar que el arreglo grupal de las firmas isotópicas de las fuentes además de corresponderse con una clasificación ecológica y morfológica, podían ser agrupadas mediante criterios geométricos. Para ello, se realizaron diversos esquemas generales de cómo se distribuye cada una de las fuentes en el espacio ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) teniendo en cuenta la profundidad, temporada de muestreo y año.

VI.4 Construcción de los espectros tróficos

Para poder determinar con precisión cuáles fueron las fuentes alimenticias de *D. antillarum* y corroborar si existían diferencias alimenticias en blanquiales con diferentes grados de maduración a través del análisis de isótopos estables, se analizó la contribución de cada una de las posibles fuentes de C y N asimiladas en los tejidos del erizo.

Se tuvieron en cuenta los cálculos de fraccionamiento isotópico del músculo, por lo que los cocientes isotópicos fueron corregidos en base a la discriminación, la digestión y la asimilación de acuerdo con las ecuaciones de DeNiro & Espstein (1978) considerando un enriquecimiento de 1,3 para el $\delta^{13}\text{C}$ y de un 3,4 para el $\delta^{15}\text{N}$ (Fry & Sherr, 1984; Minagwa & Wada, 1984; Michener & Schell, 1994).

Diversos autores (Ben-David *et al.*, 1997; Phillips 2001; Phillips & Gregg 2003; Szepanski *et al.*, 1999) proponen el uso de procedimientos geométricos básicos para realizar la cuantificación de las contribuciones de las diferentes fuentes consumidas. La disposición de las fuentes algales se correspondía con un arreglo geométrico en el espacio matemático (polígonos) que permiten visualizar las relaciones entre el herbívoro y sus diversas fuentes de alimento. Por ello se construyó un polígonos para cada situación de muestreo, con el fin de saber cuál era la distribución y la agrupación de las fuentes, y así finalmente seleccionar las fuentes de acuerdo a la diversidad algal que componen la dieta de *D. antillarum*.

Los polígonos se construyeron atendiendo al sitio de muestreo, la profundidad, la temporada de muestreo y el año del mismo. En las figuras de 6.10 a la 6.12 mostramos 3 ejemplos de los polígonos creados.

La denominación de los polígonos evaluados se muestran en la tabla 6.4 y la totalidad se incorpora en el anexo 1 del trabajo.

Tabla 6.4. Polígonos que se evaluaron pertenecientes a las Zonas de Risco Verde (RV), LC (La Catedral), Puerto Rico (PR) y Sardina del Norte (SAR) de la isla Gran Canaria, durante los años 2005, 2006 y 2007. Profundidad 5, 10 y 20 m., temporada F=fría y Cali= cálida.

Temporada fría

Risco Verde	La Catedral	Puerto Rico	Sardina del Norte
RVPOL5MF05	LCPOL10MF05	PRPOL5MF05	SPOL10MF05
RVPOL10MF05	LCPOL20MF05	PRPOL10MF05	SPOL20MF05
RVPOL5MF06	LCPOLC10MF06	PRPOL5MF06	SPOL10MF06
RVPOL10MF06	LCPOLC20MF06	PRPOL10MF06	SPOL20MF06
RVPOL5MF07	LCPOL10MF07	PRPOL5MF07	SPOL10MF07
RVPOL10MF07	LCPOL20MF07	PRPOL10MF07	SPOL20MF07

Temporada cálida

Risco Verde	La Catedral	Puerto Rico	Sardina del Norte
RVPOL5Mcali05	LCPOL10Mcali05	PRPOL5Mcali05	SPOL10Mcali05
RVPOL10Mcali05	LCPOL20Mcali05	PRPOL10Mcali05	SPOL20Mcali05
RVPOL5Mcali06	LCPOL10Mcali06	PRPOL5Mcali06	SPOL10Mcali06
RVPOL10Mcali06	LCPOL20Mcali06	PRPOL10Mcali06	SPOL20Mcali06

Risco Verde 10 m fría 2006

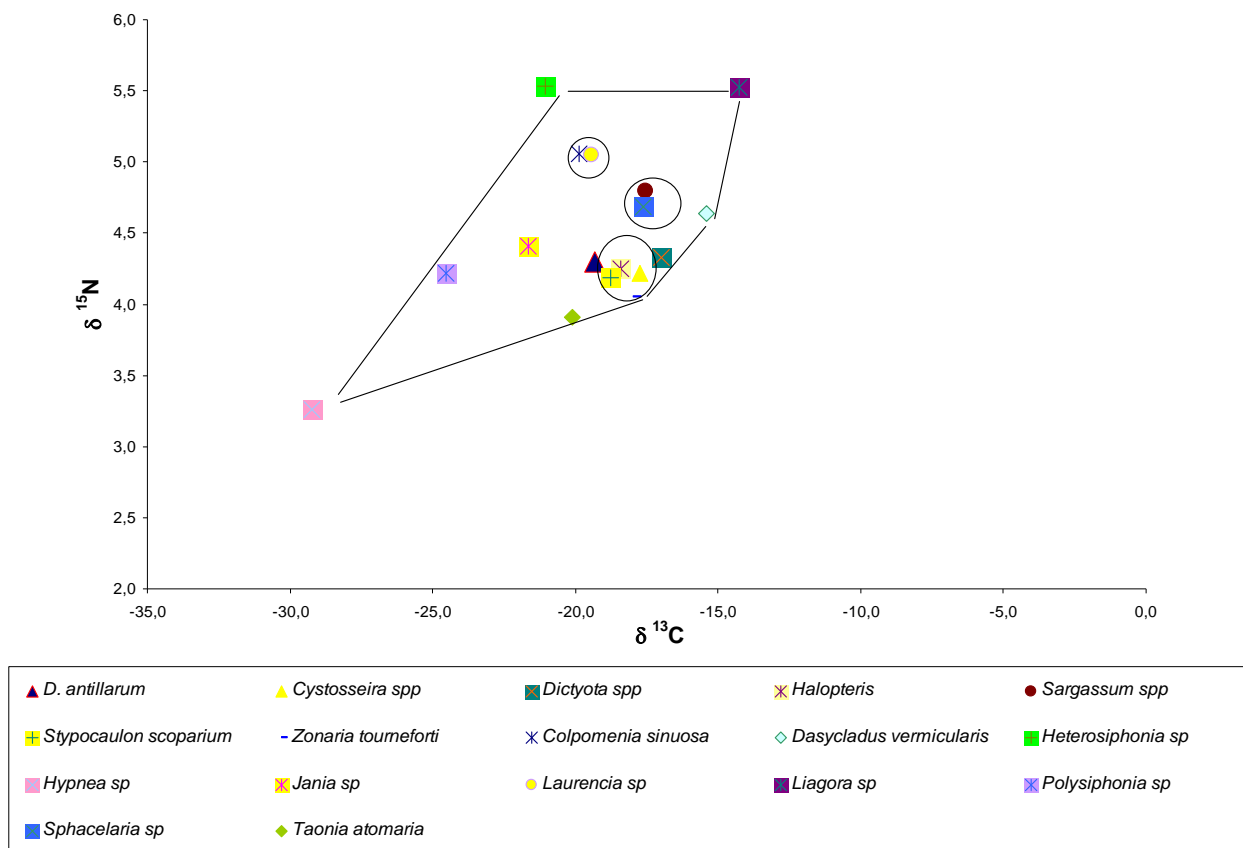


Figura 6.10 Polígono perteneciente a la zona de Risco Verde 10 m. temporada fría del año 2006. Se representa *D. antillarum* (triángulo) tomando en cuenta su fraccionamiento isotópico (-1.3 de $\delta^{13}\text{C}$ y -3.4 de $\delta^{15}\text{N}$) y los demás símbolos representan todas las algas que fueron consideradas como viables para formar parte de la dieta del consumidor.

En la figura 6.10 se observa un gran número de fuentes cercanas entre sí, y algunas incluso solapadas, con estas agrupaciones o consorcios de algas (enmarcadas en los

círculos), que compartían casi el mismo espacio geométrico, comprobamos posteriormente si otorgaban un aporte muy similar al tejido del consumidor. Los consorcios son *Colpomenia—Laurencia*; *Sargassum—Sphacelaria* y *Stypocaulon—Halopteris—Cystosseira*. En este caso era de esperar que las algas que más contribuyeran fueran las de este último consorcio por estar más cercanas al tejido del herbívoro, sin embargo, no fue así, ya que no todas las fuentes cumplen los principios de que las fuentes más cercanas son las que ejercen mayor aporte -Ben-David *et al.* (1997) Szepanski *et al.* (1999) - como se discutirá más adelante.

Otra aspecto a destacar del polígono de la figura 6.10 es la forma del polígono, es decir, cuánto más geométrico sea, más precisión se tiene en cuanto a las algas seleccionadas, sin embargo, no se descartaron en este caso las algas más distantes como *Hypnea* o *Polysiphonia*, ya que se quería comprobar si efectivamente tenían o no una contribución significativa en la dieta del erizo.

En el polígono de la figura 6.11 podemos observar que las algas que se encuentran más cercanas al tejido de *D. antillarum* son *Sphacelaria spp.*, *Cystosseira spp.* y *Heterosiphonia crispella*. La especie más alejada en este caso es *Jania spp.*, se observa también que las fuentes más cercanas entre sí son *Sargassum spp* y *Lobophora variegata*, con lo que se intuyó que los posteriores análisis de contribución (usando los modelos de mezcla) darían un resultado similar en aquellas fuentes que ocuparan similares espacios geométricos de acuerdo a sus firmas isotópicas.

Risco Verde 10 m cálida 2005

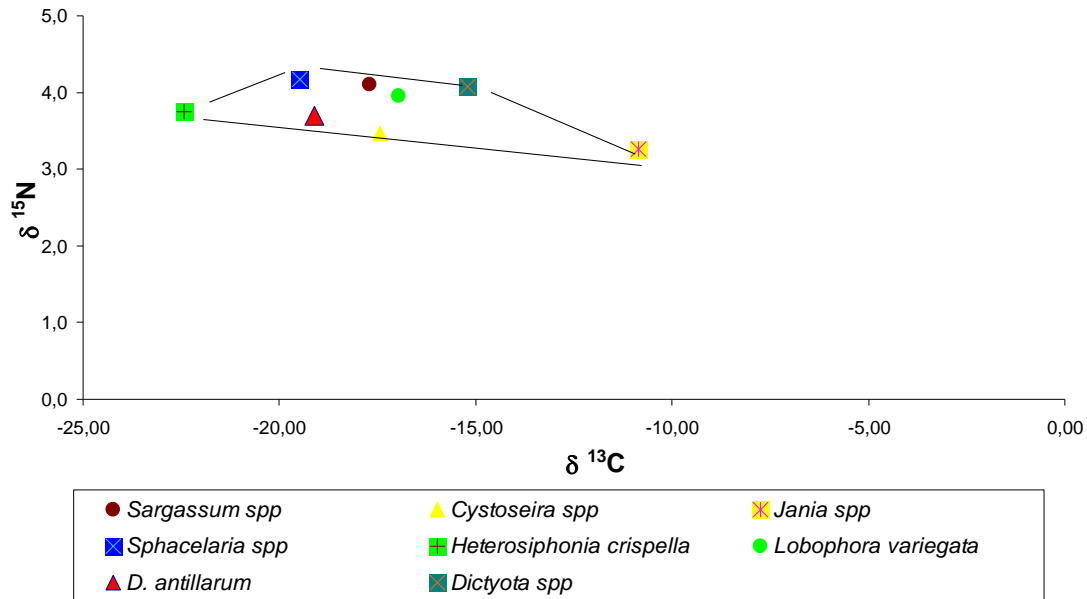


Figura 6.11. Polígono perteneciente a la localidad de Risco Verde 10 m, temporada cálida año 2005. Se representa *D. antillarum* (triángulo) tomando en cuenta su fraccionamiento isotópico (-1.3 de $\delta^{13}\text{C}$ y -3.4 de $\delta^{15}\text{N}$) y los demás símbolos representan todas las algas que fueron consideradas como viables para formar parte de la dieta del consumidor.

En el polígono de la figura 6.12. Se observa que la fuente más cercana al tejido de *D. antillarum* es la que engloba a las del género *Dictyota*; y las más lejanas *Crouania attenuata* y *Asparagopsis spp.*

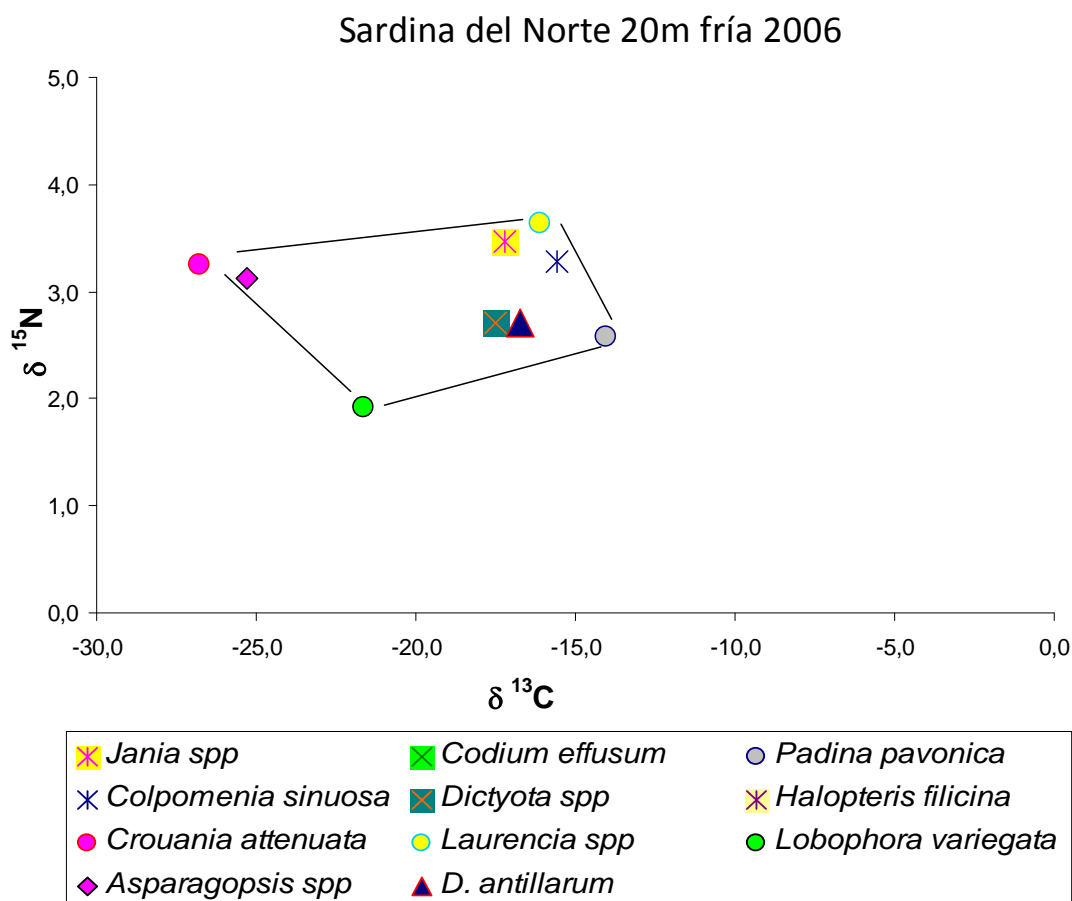


Figura 6.12. Polígono perteneciente a la localidad de Sardina del Norte 20 m. temporada fría año 2006. Se representa *D. antillarum* (triángulo) tomando en cuenta su fraccionamiento isotópico (-1.3 de $\delta^{13}\text{C}$ y -3.4 de $\delta^{15}\text{N}$) y los demás símbolos representan todas las algas que fueron consideradas como viables para formar parte de la dieta del consumidor.

Estos tres polígonos tienen la firma isotópica del tejido de *D. antillarum* dentro del polígono, lo que supone en principio, que todas las algas pueden ser posibles fuentes alimenticias según lo establecido por las reglas básicas para la determinación de fuentes potenciales de acuerdo a Phillips (2001), que dice que si el tejido del depredador queda

fuera del vértice del polígono, no tiene solución posible, pero en estos casos (figuras de 6.10 a 6.12) se observa que la firma del erizo está dentro del área del polígono.

Hay que resaltar que en los modelos tróficos, la depredación es la que liga a los diferentes grupos de un ecosistema dando las pautas para entender el funcionamiento trófico del ecosistema. Para una modelización trófica, se requieren medidas basadas en el peso, en el volumen o bien en los contenidos energéticos de las presas. Los polígonos nos permitieron corroborar que en términos de espectros tróficos, existe una variabilidad espacial y temporal de la dieta de los erizos.

Los resultados obtenidos de los polígonos, una vez realizados los cálculos de fraccionamiento isotópico -capítulo de material y método- tal como lo sustentan Ben-David *et al.*, 1997; Phillips 2001; Phillips & Gregg, 2003; Szepanski *et al.*, 1999; ratificaron el arreglo geométrico entre presas y depredadores

A partir de la construcción de los polígonos y la distribución de las algas respecto a la alga *D. antillarum*, se eligieron las firmas isotópicas de las fuentes para, mediante el balance de masas de los modelos de mezcla, calcular las posibles contribuciones de cada alga en la nutrición, siguiendo la metodología descrita por Phillips 2001; Phillips & Gregg, 2003 (capítulo de material y métodos).

La tabla 6.5 muestra el resultado los cálculos de las iteraciones para una fuente (en este caso se muestra la de *Liagora* en Risco Verde a 5 m de profundidad y en temporada fría para el año 2007). En esta ocasión fueron necesarias un total de 24, 253 combinaciones.

Los valores obtenidos a partir de los modelos de mezcla nos permitieron obtener datos precisos sobre todas las contribuciones del espectro algal para cada sitio de muestreo. Las tablas 6.6 y 6.7 presentan la lista de contribuciones (referentes al percentil 99) de las diferentes fuentes algales (a nivel de género) que consume *D. antillarum* por la localidad, el año y profundidad para las temporada de agua fría y agua cálida respectivamente, donde podemos ver las diferencias halladas en cuanto a las contribuciones que fueron viables para las diferentes zonas de muestreo, y sus variaciones dependiendo del tipo de blanquiazal.

Por lo tanto, la disposición geométrica de las algas con relación al tejido de *D. antillarum* observada a través de los diferentes polígonos, nos dio la pauta para saber cuáles serían en principio las fuentes dominantes. Según Ben-David *et al.* (1997) Szepanski *et al.* (1999) se asume que las firmas isotópicas de las presas preferidas están más cerca de la firma isotópica del depredador, como la figura 6.10 perteneciente a la zona de Risco Verde a 10 m. temporada fría del año 2006 son las algas más cercanas al tejido del consumidor las que más contribuyen y las más lejanas las que menos contribuyen (tabla 6.6).

Sin embargo, esa regla no fue del todo cierta de acuerdo con los resultados que posteriormente obtuvimos en las proporciones de las fuentes ingeridas. Por ejemplo si volvemos a la figura 6.11, el polígono muestra que las algas que tienen las firmas más

cercanas a las del tejido de *D. antillarum* son *Sargassum* y *Sphacelaria*, sin embargo, para ese caso, las que más contribuyeron de acuerdo con los análisis de los modelos de mezcla, fueron los géneros *Sphacelaria* y *Heterosiphonia* (Tabla 6.7) que se encuentra más alejada que *Sargassum*. Para el polígono de Sardina del Norte a 20 metros de profundidad en temporada fría el año 2006 (fig. 6.12) la fuente más cercana es *Dyctiota* y sin embargo, las que puede llegar a contribuir hasta con casi un 60% en la dieta del erizo son *Jania* y *Colpomenia* que se encuentran más alejadas (Tabla 6.6).

El hecho que se hayan encontrado variaciones en la disposición de las fuentes algales respecto a las contribuciones principales a la dieta de *D. antillarum* concuerda con los estudios de Phillips (2001), Fry y Sherr (1984) Phillips y Gregg (2003), donde explican la importancia de la construcción de polígonos, aunque señalan que las contribuciones de las presas pueden venir de fuentes distales y a veces sólo existe una pequeña o incluso nula contribución de las fuentes próximas al depredador, pero esto sólo puede ser comprobado al realizar todos los cálculos del balance de masas para los modelos de mezcla (Tablas 6.6 y 6.7)

Situaciones como las mencionadas anteriormente se producen en cada uno de los polígonos, y por ello más que discutir aquí caso por caso lo que sucede en cada uno, lo que cabe resaltar es la importancia de los mismos como un paso previo a la resolución de los modelos de mezcla, pues nos esquematizan de una manera general cómo está organizado el espectro trófico.

Tabla 6.5 Cálculos de las iteraciones para Risco Verde 5m temporada fría 2007. Se señalan las combinaciones viables para el género *Liagora*

INC (1-99)	<i>Heterosiphonia</i>	<i>Liagora</i>	<i>Dasycladus</i>	<i>Zonaria</i>	<i>Taonia</i>	<i>Hypnea</i>	<i>Colpomenia</i>	<i>Sphacelaria</i>	<i>Halopteris</i>	<i>Jania</i>	<i>Cystosseira</i>	<i>Laurencia</i>	<i>Sargassum</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Polysiphonia</i>	<i>Stypocaulon</i>
0	14793	0	3755	9812	13349	21712	12810	8618	10356	15473	10356	14114	10026	9469	22304	10356
.02	6665	0	3474	6313	6524	2470	6721	5869	6351	6192	6866	8201	6996	6866	6139	6041
.04	2273	0	3161	3816	2852	71	3085	3885	3699	2025	4347	4273	4764	4813	1014	3306
.06	484	0	2791	2176	1095	0	1201	2495	2029	487	2640	1940	3127	3246	64	1682
.08	38	0	2428	1158	343	0	360	1532	1032	73	1512	734	1993	2120	0	780
.1	0	0	2068	577	79	0	70	898	483	3	826	218	1214	1328	0	322
.12	0	0	1745	258	11	0	6	500	204	0	420	40	706	801	0	116
.14	0	0	1431	103	0	0	0	258	74	0	194	1	380	456	0	33
.16	0	0	1125	33	0	0	0	123	22	0	82	0	189	241	0	6
.18	0	0	860	6	0	0	0	50	3	0	29	0	83	114	0	0
.2	0	0	607	1	0	0	0	19	0	0	8	0	32	48	0	0
.22	0	0	396	0	0	0	0	5	0	0	1	0	9	16	0	0
.24	0	0	228	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	3	0	0
.26	0	0	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.28	0	0	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.3	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.32	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.62	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.64	0	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.66	0	215	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.68	0	525	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.7	0	965	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.72	0	1456	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.74	0	1968	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.76	0	2469	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.78	0	3018	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.8	0	3524	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.82	0	3742	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.84	0	3221	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.86	0	1983	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.88	0	815	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.9	0	236	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.92	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.94	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 6.6. Lista de contribuciones (referentes al percentil 99) de las diferentes fuentes algales (a nivel de género) que consume *D. antillarum*. Cálculos hechos mediante los modelos de mezcla (Phillips 2001; Phillips & Gregg 2003). Se muestra la localidad, año y profundidad para la temporada de agua fría.

TEMPORADA FRÍA GÉNEROS	R I S C O V E R D E						L A C A T E D R A L						S A R D I N A						P U E R T O R I C O		
	2005		2006		2007		2005		2006		2007		2005		2006		2007		2005	2006	2007
	5m	10m	5m	10m	5m	10m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	10m	10m
<i>Asparagopsis</i>							22	24	26	50	44	48	33	8	27	36	21	3			
<i>Codium</i>													42	0	48		60	0			
<i>Colpomenia</i>	54	14	42	22	8	46	54	54	64	12	24	45	54	24	51	58	48	62			
<i>Cystoseira</i>	38	62	27	50	14	38															
<i>Crouania</i>													33	8	27	34	21	32			
<i>Dasycladus</i>	38	40	51	40	24	62															
<i>Dyctiota</i>	14	60	30	46	16	22	44	48	52	10	24	48	39	8	27	54	27	38	96	18	82
<i>Halopteris</i>	40	54	24	52	12	36							12	0	9		9		22	20	52
<i>Heterosiphonia</i>	50	10	42	16	6	44															
<i>Hypnea</i>	22	14	15	20	2	18	28	32	34	6	12	24	54	52	60	56	48	56			
<i>Jania</i>	42	22	30	36	6	36							54	92	63	58	60	60	20	30	44
<i>Laurencia</i>	54	14	45	24	8	42	28	28	34	46	46	30									
<i>Liagora</i>	40	16	63	20	90	48															
<i>Lobophora</i>							32	28	18	0	4	6	24	4	18	44	15	18	12	88	14
<i>Padina</i>							48	54	58	12	26	51	21	6	15	30	15	32	4	8	10
<i>Polysiphonia</i>	34	16	24	27	4	34															
<i>Sargassum</i>	52	24	48	36	16	50	36	40	44	28	58	69									
<i>Sphacelaria</i>	52	28	45	38	14	52															
<i>Stypocaulon</i>	38	58	21	54	10	32															
<i>Taonia</i>	32	52	24	54	8	32															
<i>Zonaria</i>	8	68	12	50	12	12															

Tabla 6.7. Lista de contribuciones (referentes al percentil 99) de las diferentes fuentes algales (a nivel de género) que consume *D. antillarum*. Cálculos hechos mediante los modelos de mezcla (Phillips 2001; Phillips & Gregg 2003). Se muestra la localidad, año y profundidad para la temporada de agua cálida.

TEMPORADA CÁLIDA GÉNEROS	RISCO VERDE				LA CATEDRAL				SARDINA				PUERTO RICO	
	2005		2006		2005		2006		2005		2006		2005	2006
	5m	10m	5m	10m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	20m	10m	10m
<i>Asparagopsis</i>					0	12	2	0	6	36	24	33		
<i>Bryopsisidella</i>													20	18
<i>Colpomenia</i>					90	62	96	64	9	54	60	57		
<i>Crouania</i>									3	33	24	33		
<i>Cystoseira</i>	54	48	4	6										
<i>Dictyota</i>	64	32	92	54	12	12	6	0	9	51	27	48	14	12
<i>Halopteris</i>									9	27	9	18	18	16
<i>Heterosiphonia</i>	30	58	2	8										
<i>Jania</i>	42	20	12	4	4	24	4	2	15	48	69	51	24	32
<i>Laurencia</i>					22	32	14	2	9	51	60	57	64	56
<i>Lobophora</i>	58	44	10	28					6	39	15	30	14	12
<i>Padina</i>					6	74	8	78	96	30	27	30		
<i>Polysiphonia</i>													64	56
<i>Sargassum</i>	52	50	10	68	2	34	4	34						
<i>Sphacelaria</i>	42	68	6	52									14	12

A partir de los datos de estas tablas se realizaron las gráficas de las posibles aportaciones de cada fuente (que se exponen en su totalidad en el anexo 2) y se muestra el rango de contribución desde un mínimo a un máximo en un rango percentil de su aportación (1-99 percentil). El eje de las abscisas está representado por la contribución de la fuente y el eje de las ordenadas hace referencia al porcentaje de frecuencia de las combinaciones viables. Se muestran a continuación cuatro ejemplos (uno por localidad) de las gráficas (fig. 6.13, 6.14, 6.15 y 6.16) con los porcentajes de los rangos de un 1-99 percentil de los géneros que tuvieron la contribución más alta para cada localidad, de acuerdo a su aportación al tejido de *D. antillarum*. Se especifica el año, la profundidad y la temporada de muestreo, ya que el mismo género podía mostrar una distribución diferente dependiendo de la localidad, profundidad, temporada de muestreo y año. En cada gráfica el eje de las abscisas es la proporción de la fuente.

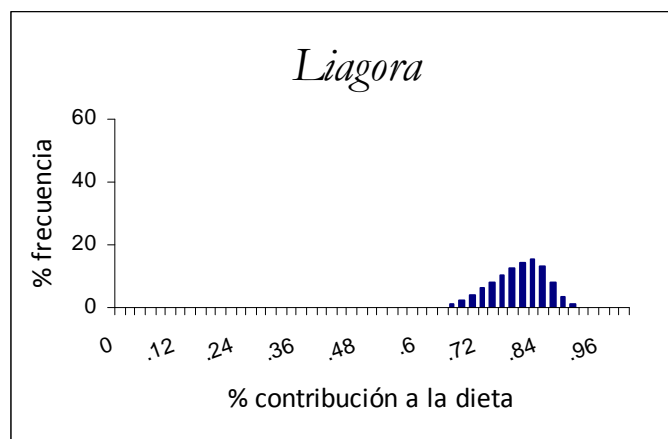


Figura 6.13. Risco Verde : *Liagora* (66% - 90 %) 5 m temporada fría 2007.

Para el caso de Risco verde *Liagora* tiene una contribución de 66-90 %, también fueron importantes para esta localidad los géneros *Cystoseira* y *Dictyota spp.* La gráfica lo que muestra es que desde las primeras combinaciones viables la contribución de la fuente es muy alta. La suma de todas las barras da un 100%. El aporte de del género *Liagora* tiene un mínimo de 66% hasta un máximo de 90 %. Por lo que para ese caso (Risco Verde 5 m temporada fría en el año 2007) *Liagora* fue su principal fuente de alimento.

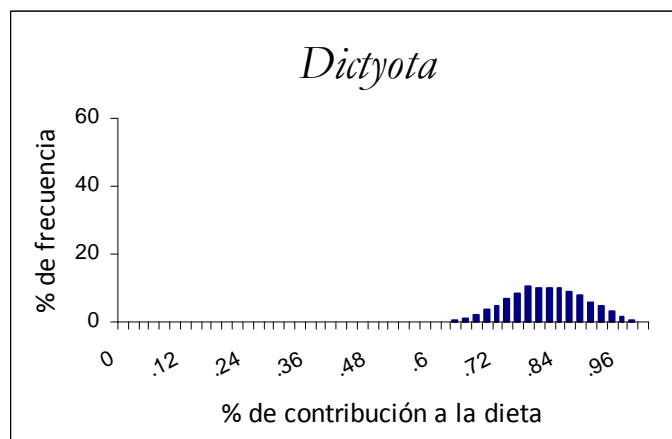


Figura 6.14. Puerto Rico: *Dictyota* (66% hasta 96%) a 10 m y en temporada fría 2005

En Puerto Rico a 10 m de profundidad en temporada fría el año 2005, la fuente principal es *Dictyota* que contribuye desde 66% hasta 96%, también fueron importantes para esta localidad *Laurencia*, *Polysiphonia* y *Lobophora*.

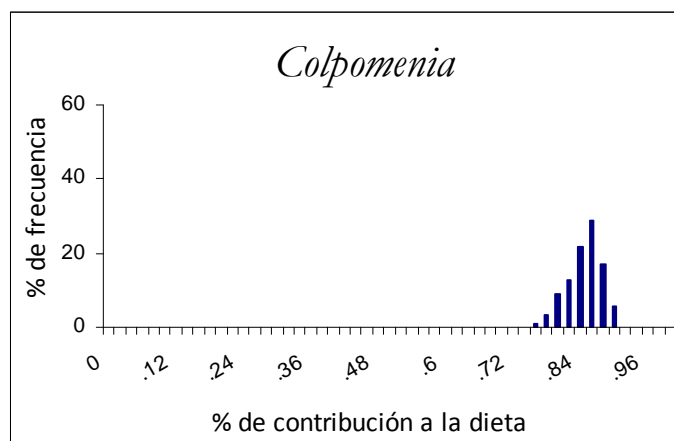


Figura 6.15. La Catedral: *Colpomenia* (76% hasta 90%) a 10 m y en temporada cálida 2005

En La Catedral a 10 m de profundidad y en temporada cálida el año 2005 *Colpomenia* (contribuye desde un 76% hasta 90%); también fueron importantes para esta localidad los géneros *Sargassum* y *Padina*.

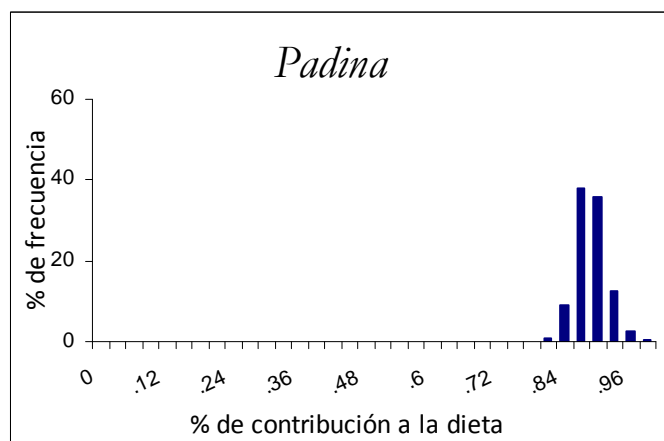


Figura 6.16. Sardina del Norte *Padina* (81 % hasta 90 %) a 10 m y en temporada cálida 2005

En Sardina del Norte a 10 m de profundidad y en temporada cálida el año 2005 *Padina* contribuye desde 81% hasta 90%, también fueron importantes para esta localidad los géneros *Jania*, *Codium* e *Hypnea*.

De los resultados de las contribuciones, podemos destacar que independientemente del año, los resultados mostraron que para Risco Verde *Halopteris filicina*, *Laurencia spp.*, *Liagora spp.*, *Stypocaulon scoparium*, *Taonia atomaria*, *Zonaria tourneforti*, constituyen las fuentes principales de alimento (54-90%) seguidas de *Cystoseira spp.*; *Dasycladus spp.*, *Heterosiphonia spp.*, *Jania spp.*, *Polysiphonia spp.*, *Sargassum spp.*, *Sphacelaria spp.*, (36-50%) que son vistas como fuentes secundarias y el resto de las especies que contribuyen con menos del 30% se consideran de menor cuantía (Tablas 6.6 y 6.7).

También llama la atención en Risco Verde que para todos los años de la época fría, la contribución de *Cystoseira abies-marina*, *Dictyota spp.*, *Haloptersis filicina*, *Stypocaulon scoparium* y *Taonia tournefortii* (tabla 6.6), es siempre mayor en la profundidad 10 m ésto puede ser el reflejo de la capacidad de movimiento de *D. antillarum*, pues considerando que es a la profundidad de 10 metros donde hay una menor biomasa, resulta paradójico que consuma una mayor proporción, lo que nos indica que el erizo al desplazarse por la noche hacia profundidades someras consume las algas más disponibles, en este sentido, *Halopteris filicina* muestra una biomasa considerable (Tabla 4.3) además de ser una alga erecta ramificada, característica también de Risco Verde (tabla 4.4).

Para el caso de La Catedral, *Colpomenia sinuosa*, *Padina pavonica* y *Sargassum* son las fuentes principales de la dieta (contribuciones que van desde un 50 hasta un 70 %); *Asparagopsis*,

Dictyota spp. y *Laurencia spp.* son fuentes secundarias (~30-50%), mientras que las otras fuentes representan valores despreciables para la contribución en la dieta (tablas 6.6 y 6.7).

En Puerto Rico *Dictyota spp.* y *Lobophora variegata* constituyen las principales fuentes de alimento, cabe destacar que esta localidad fue la más pobre en cuanto a riqueza algal (Tablas 6.6 y 6.7).

Para Sardina del Norte las algas más destacables son *Colpomenia sinuosa* y *Jania spp.* (55-92%) y las otras fuentes forman parte de una dieta secundaria (por ejemplo en esta localidad el alga *Halopteris spp.* representa una muy baja contribución en la dieta de *D. antillarum*, en contraste con lo que ocurre en Risco Verde (tablas 6.6 y 6.7).

En términos generales el género *Laurencia* resultó ser un constituyente principal de la dieta de *D. antillarum* en los blanquizales. Los géneros *Colpomenia*, *Padina*, *Sargassum*, *Hypnea*, y *Jania* son constituyentes importantes de la dieta de *D. antillarum* cuando habita en sustratos de blanquizales maduros; *Dictyota*, *Zonaria*, *Stypocaulon*, *Liagora*, *Lobophora*, y *Stypocaulon* constituyen fuentes importantes en los blanquizales inmaduros, mostrando un alto grado de solapamiento entre fuentes.

De manera global podemos especificar que las algas más importantes para cada localidad teniendo en cuenta la temporada de muestreo, pero independientemente de la profundidad y del año. De acuerdo con su contribución, las algas principales como fuente de alimento para *D. antillarum* están expuestas en la tabla 6.8.

Tabla 6.8 constituyentes algales primordiales de la fuente de alimento de *D. antillarum*.

Localidad	Temporada fría	Temporada cálida
Risco verde	<i>Liagora, Cystoseira, Dictyota</i>	<i>Dictyota</i>
La Catedral	<i>Sargassum, Colpomenia</i>	<i>Colpomenia, Padina pavonica</i>
Sardina del Norte	<i>Jania, Colpomenia, Codium, Hypnea</i>	<i>Padina, Jania, Laurencia, Colpomenia</i>
Puerto Rico	<i>Dictyota Lobophora</i>	<i>Laurencia, Polysiphonia</i>

De acuerdo a los resultados obtenidos de los análisis de asimilación diferencial se puede decir que los datos de preferencias alimenticias resultantes de este estudio no coinciden con los de Tuya *et al.* (2001) básicamente debido a que ellos no tomaron en cuenta la asimilación real en el tejido del herbívoro, sino que fue mediante tasas de ingesta (consumo) y no de asimilación.

Los resultados ponen de manifiesto la importancia de conocer cuáles son las fuentes alimenticias disponibles y cuáles se incorporan efectivamente en el cuerpo del erizo. Queda claramente demostrada una asimilación diferencial de *D. antillarum* dependiente del grado de desarrollo del blanquizal.

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)

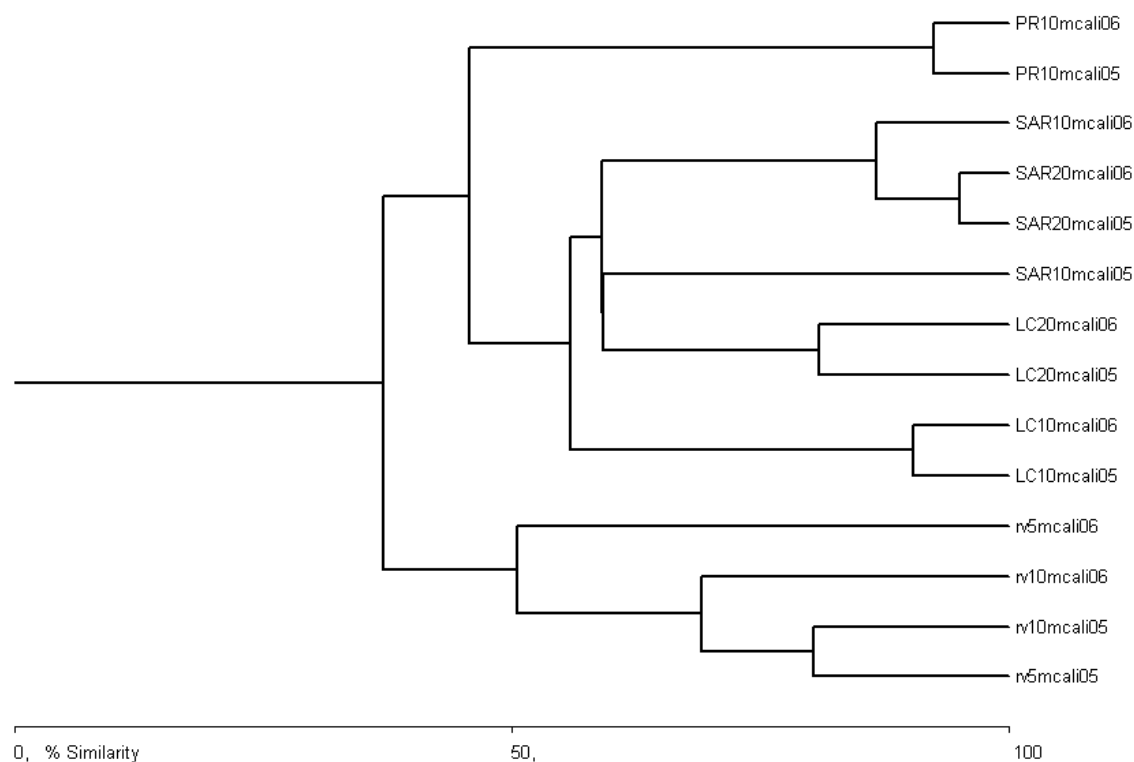


Figura 6.17 “cluster” de contribución de las fuentes algales (percentil 99) para la temporada cálida. Datos transformados (Log_{10}).

Si tenemos en cuenta la contribución de las algas en la nutrición del erizo bajo diferentes condiciones, se destaca una clara separación entre los blanquizales, tanto en época cálida como en época fría. Se observa que Risco Verde queda como un grupo claramente separado del resto. Es destacable en todos los sentidos la peculiaridad de Risco Verde, pues en esta localidad también se presentó la mayor biomasa.

A un nivel de similitud mayor al 50% (época cálida) y con casi un 75% de similitud (época fría) se encuentran en el mismo grupo los dos blanquizales maduros: La Catedral y Sardina del Norte.

Bray-Curtis Cluster Analysis (Single Link)

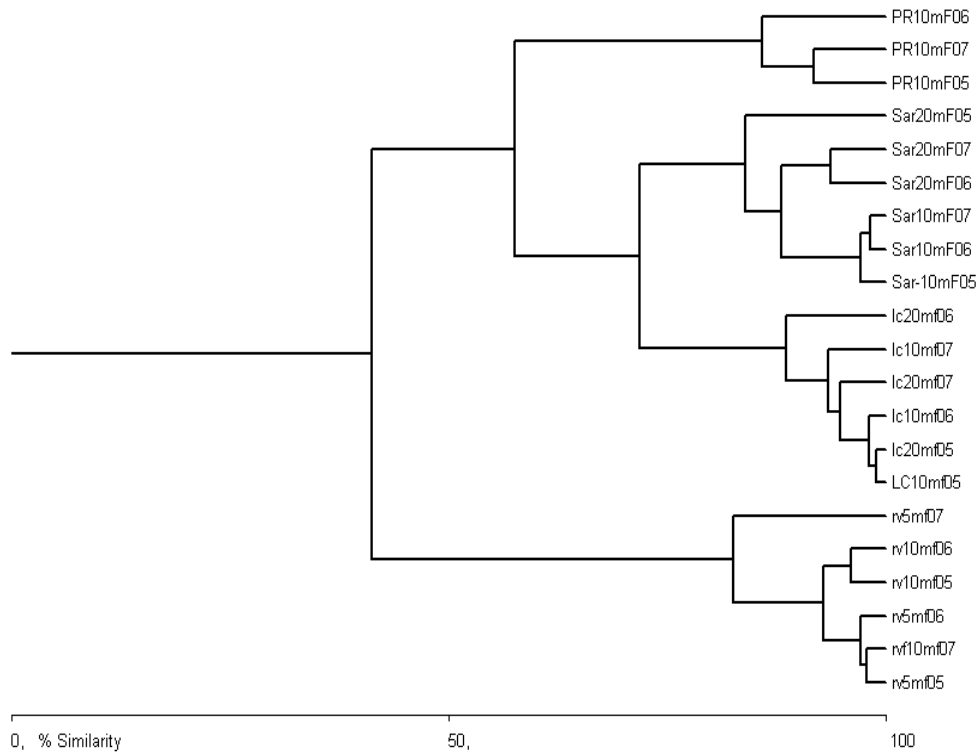


Figura 6.18 “cluster” de contribución de las fuentes algales (percentil 99) para la temporada fría. Datos transformados (Log_{10}).

Los resultados aquí expuestos sugieren que hay tres grupos de sustratos diferentes entre sí. Por un lado distinguimos los blanquizales maduros de La Catedral y Sardina del Norte, en el lado opuesto Risco Verde que podríamos definir como inmaduro, y en tercer lugar Puerto Rico que podemos considerar como una comunidad en transición de lo que es un blanquizal inmaduro hacia un blanquizal maduro.

Estos resultados muestran que la dieta de *D. antillarum* posee una composición específica y está formada por proporciones diferenciales dependiendo de la etapa de maduración de un blanquizal.

Si bien con los datos en bruto de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo de *D. antillarum* no fue posible observar la similitud entre las diferentes zonas. Al hacer los análisis de contribución de fuentes algales se vuelve a poner de manifiesto esta similitud, destacando que la asimilación diferencial de las algas realizada por *D. antillarum* permite identificar y separar blanquizales en diferentes grados de desarrollo o maduración.

Los resultados de las contribuciones de las fuentes algales disponibles para *D. antillarum*, permitieron sustentar el mismo patrón de similitud entre las localidades, como se había detectado al analizar los parámetros antes evaluados con las firmas isotópicas algales (Figuras, 4.2, 4.4, 6.2).

De acuerdo con la contribución de las algas, se desprende una asimilación diferencial por parte de *D. antillarum*, que aparece estrechamente ligada con el tipo de sustrato sobre el cual se alimenta y lo más relevante es que teniendo en cuenta las contribuciones algales obtenidas de los modelos de mezcla, esta asimilación diferencial queda claramente demostrada al comparar las figuras 6.7 y 6.8 con los clusters de composición específica (fig. 4.2), el de biomasa algal (fig. 4.4) y el de firmas isotópicas algales (fig. 6.2). La asimilación del erizo por lo tanto está estrechamente relacionada con el grado de desarrollo del blanquizal.

Es de destacar que la utilización de los isótopos estables para estudiar la asimilación de algas por parte de *D. antillarum* es una herramienta perfectamente válida para identificar y separar blanquiales con diferentes grados de maduración.

Los resultados obtenidos con los modelos de mezcla demuestran que los erizos “comen lo que hay” los recursos son incorporados de manera diferencial y no importa lo que hayan comido, ya que no todos los recursos poseen las propiedades necesarias para ser asimiladas y formar parte del tejido del animal de la misma forma, asimismo las fuentes que efectivamente forman parte de la dieta tampoco lo hacen bajo las mismas proporciones, por lo que entonces hacemos referencia a la frase de DeNiro y Epstein (1981) “we are what we eat”.

D. antillarum ha sido considerado como un herbívoro generalista (Sammarco, 1982) y además como el herbívoro principal de los macrófitos bentónicos, sin embargo, Carpenter (1981) señaló que aunque su alimento preferencial fueran las algas bentónicas y macroalgas cespitosas, cuando esos recursos no estaban disponibles, consumían otro tipo de materia. De hecho en los contenidos estomacales realizados en este trabajo (datos no mostrados) aparecían restos de esponjas, pero aunque los ingiera, las marcas isotópicas indican, que no los asimila.

Los análisis realizados sobre las proporciones naturales de los isótopos pesados de nitrógeno y carbono permiten mediante la cuantificación de la contribución proporcional de los diferentes macrófitos marinos que conforman las diferentes dietas de *D. antillarum*. confirman que es una especie herbívora estricta y por lo tanto con un nivel trófico de consumidor primario, ya que las diferencias en su estructura trófica están directamente relacionadas con las diferentes comunidades algales presentes.

VII.- CONCLUSIONES

1. Los parámetros morfométricos evaluados en *D. antillarum* no fueron dependientes de la temporalidad.
2. El diámetro del erizo disminuye a medida que incrementa la profundidad. Lo cual está en concordancia con diversos estudios que señalan que a mayor profundidad el alimento es un factor limitante.
3. Los resultados mostraron una clara tendencia a encontrar las tallas pequeñas de erizos conforme aumenta la maduración del blanquizal, existiendo una correlación negativa entre el tamaño del caparazón de *D. antillarum* y la densidad poblacional
4. La localidad con la mayor densidad promedio fue la zona de Sardina del Norte, con una densidad media de 12,83 individuos·m⁻² ($\pm 0,36$) y la menor Puerto Rico con una densidad promedio de 3,0 individuos·m⁻² ($\pm 0,16$).
5. Los resultados de la densidad poblacional no mostraron una diferencia estacional de *D. antillarum*. La constante presencia del erizo, el mantenimiento de la talla y su constante rango de densidad, confirman la alta estabilidad temporal de esta especie ya señalada por otros autores.

6. El hecho que *D. antillarum* tenga una reproducción permanente con ligeros picos estacionales sin presentar época delimitada de madurez reproductiva, produce generaciones continuas con una clara estrategia de la “r”, manteniendo el stock de población constante durante todo el año. Lo que explica la estabilidad de los parámetros de talla y densidad de sus poblaciones y por consiguiente su éxito reproductivo.
7. Las comunidades algales presentes en los fondos rocosos canarios son considerablemente específicos para cada biotopo, variando la biomasa presente y la comunidad algal con el grado de desarrollo del blanquizal.
8. De acuerdo a los valores de biomasa y a la composición específica de algas es posible distinguir claramente 2 subgrupos de blanquizales:
 - a. Los blanquizales maduros formados por La Catedral y Sardina y
 - b. los blanquizales inmaduros los conformados por Puerto Rico y Risco Verde
9. Las especies más conspicuas de invertebrados sésiles encontradas en los fondos canarios son *Batzella inops*; *Reptadeonella violacea*, *Shizomavella auriculata*, *Anchinoe fictitius* y *Ulosa digitata*.

10. A excepción de las especies de equinodermos que están asociadas a los primeros metros de profundidad (incluida también la especie *Arbacia lixula*) el resto de invertebrados no compiten por los recursos con *D. antillarum*, sino que comparten hábitat contribuyendo de manera significativa a la biocenosis del blanquizal al constituir considerables volúmenes de biomasa animal.

11. *D. antillarum* exhibe una asimilación diferencial, independientemente de la disponibilidad de alimento. A pesar de no existir una preferencia particular de *D. antillarum* por algún grupo de alga, hay fuentes algales que tienen una contribución relevante a la dieta del erizo bajo determinadas circunstancias.

12. En términos generales el género *Laurencia* resultó un constituyente permanente de la dieta en los diferentes blanquizales, los géneros *Colpomenia*, *Padina*, *Sargassum*, *Hypnea*, y *Jania* son constituyentes importantes de la dieta de *D. antillarum* cuando habita en sustratos de blanquizales maduros y *Dictyota*, *Zonaria*, *Liagora*, *Lobophora*, y *Stypocaulon* constituyen fuentes importantes en los blanquizales inmaduros, mostrando un alto grado de solapamiento de fuentes.

13. Si bien con los datos en bruto de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del músculo de *D. antillarum* no fue posible diferenciar las zonas de muestreo y los diferentes tipos de blanquizal, al utilizar los resultados de las contribuciones de fuentes algales se vuelve a poner de manifiesto esta diferenciación por zonas, por lo que podemos concluir que la asimilación diferencial de las algas realizada por *D. antillarum* permite identificar y separar blanquizales en diferentes grados de desarrollo o maduración.

14. Los análisis realizados sobre las proporciones naturales de los isótopos pesados de nitrógeno y carbono permiten concluir que *D. antillarum* es una especie herbívora estricta y por lo tanto con un nivel trófico de consumidor primario, ya que las diferencias en su estructura trófica están directamente relacionadas con las diferentes comunidades algales presentes y no con los invertebrados presentes.

15. De acuerdo con la contribución de las algas, se desprende una asimilación diferencial por parte de *D. antillarum*, que aparece estrechamente ligada con el tipo de sustrato sobre el cual se alimenta, estando estrechamente relacionada con el grado de desarrollo del blanquizal. Esta asimilación diferencial queda claramente demostrada al comparar los cluster de composición específica, el de biomasa algal y el de firmas isotópicas algales.

16. Los resultados de isótopos estables y su tratamiento para calcular la utilización de diversas fuentes potenciales nos permiten identificar y clasificar blanquizales, mediante el valor de la asimilación diferencial del herbívoro clave. La asimilación es una robusta herramienta para identificar y separar hábitats, lo que proporciona una herramienta cuantitativa que aporta valores que nos permiten separar ambientes con diferentes grados de perturbación por parte de *D. antillarum*.

VIII.- BIBLIOGRAFÍA

- Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Fernández Palacios, J. M., Rogríguez, A., Sabaté, F., & Sánchez, J. (1994). *Canarias, economía, ecología y medio ambiente* Francisco Lemus Editor, La Laguna., 361 pp.
- Alvarado, J. J., Cortes, J. & E. Salas. (2004). Population densities of *Diadema antillarum* Philippi at Cahuita National Park (1977-2003) Costa Rica. *Carib. J. Sci.* **40**: 257-259.
- Alves, F. M. A., Chicharo, L. M., Serrão, E. & A. D. Abreu (2003). Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina* **67** (3): 307-311.
- Alves, F. M. A., Chicharo, L. M., Serrão, E., & Abreu, A. D. (2001) Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). *Scientia Marina* **65** (4): 383-392.
- Andrew, N. L. (1989). Contrasting ecological implications of food limitation in sea urchins and herbivorous gastropods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 189-193.
- Bacallado, J. J., Brito, A., Cruz, T., Carrillo, M. & J. Barquín (1987). *Proyecto Bentos II. Anexo: Estudio de la biología del Erizo de Lima (Diadema antillarum)*. Informes de la Consejería de Agricultura y Pesca del Gobierno de Canarias.
- Baeta, A., Pinto, R., Valiela, I., Richard P., Niquil, N., Marques, J. C. (2009). ^{15}N and ^{13}C in the Mondego estuary food web: seasonal and short-term variation in producers and consumers. *Marine Environmental Research* **67**: 109–116.
- Balch, T., Scheibling, R. E., Harris, L. G., Chester, C. M. & S. M. C. Robinson (1998). *Variation in settlement of Strongylocentrotus droebachiensis in the northwest Atlantic: Effect of spatial scale and sampling method*. En: Mooi & Telford (eds) *Echinoderms*. Balkema, Rotterdam.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. (1999). *Ecología. Individuos, poblaciones comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 886 pp.
- Behmer, S. T. & A. Joern (2008). Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **105**: 1977-1982.

- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & M. Nyström (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429** (24): 827-836.
- Ben-David, M. & D. M. Schell (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia* **127**: 180-184.
- Black, R., Johnson, M. S. & Trendall, J. T. (1982). Relative size of Aristotle's lantern in *Echinometra mathaei* occurring at different densities. *Mar. Biol.* **71**: 101-106.
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., & Varela, M. (2006). Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **318**: 89-102.
- Braun, J. G. & R. Molina (1984). *El Mar. El Atlántico en el área de Canarias*. En: Hernández (2006). *Geografía de Canarias: geografía física*. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife: 18-28.
- Brito, A., Cruz, T. Moreno, E. & J. M. Pérez (1984). *Fauna Marina de las Islas Canarias*. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*. Ed. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria: 42-65.
- Brito, A., Hernández, J.C., Falcón, J. M., García, N., González-Lorenzo, G., Gil-Rodríguez, M. C., Cruz-Reyes, A., Herrera, G., Sancho, A., Clemente, S., Cubero, E., Girard, D. & J. Barquín (2004). El Erizo de lima (*Diadema antillarum*) una especie clave en los fondos rocosos litorales de Canarias. *Makaronesia* **6**: 68-86.
- Carabel, S., Godínez-Dominguez, E., Verísimo, L. F., & J. Freire (2006). An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 254-261.
- Caraveo-Patiño, J. & L. Soto (2005). Stable carbon isotope ratios for the gray whale (*Eschrichtius robustus*) in the breeding grounds of Baja California Sur, México. *Hydrobiologia* **539**: 99-107.
- Caraveo-Patiño, J., Hobson, K. A., & L. Soto (2007). Feeding ecology of gray whales inferred from stable-carbon and nitrogen isotopic analysis of baleen plates. *Hydrobiologia* **586**: 17-25
- Carpenter, R. C. & P. J. Edmunds (2006). Local and regional recovery of *Diadema* promotes recruitment of juvenile corals. *Ecology Letters* **9**: 271-280.
- Carpenter, R.C. (1990). Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea

- urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.* **104**: 67-77
- Casañas, A., Larsen, H. H. & R. Haroun (1998). Developmental stages of blanquizar to herbivory by the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi (Echinoidea: Diadematidae) in the Canary islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal* **5**: 139-146.
- Clemente, S. Hernández, J. C., Toledo, K., & A. Brito (2007). Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* in barren grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina* **71** (4): 745-754.
- Cloern, J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **210**: 223-253.
- Cole, M. L., Valiela, I., Kroeger, K. D., Tomasky, G. L., Cebrian, J. C., Wigand, J., McKinney, R. A., Grady, S. P., Silva, M. H. C. (2004). Assessment of a $\delta^{15}\text{N}$ isotopic method to indicate anthropogenic eutrophication in aquatic ecosystems. *Journal of Environmental Quality* **33**: 124–132.
- Coplen, T. B. (1996) Guidelines for the Reporting of Stable Hydrogen, Carbon, and Oxygen Isotope-Ratio Data. *Paleoceanography* **11**: 369-370.
- Checkley, D. M. & C.A. Miller (1989). Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep-Sea Res.* **36** (10): 1449-1456.
- Checkley, D. M. & L. Entzeroth (1985). Elemental and isotopic fractionation of carbon and nitrogen by marine, planktonic copepods and implications to the marine nitrogen cycle. *J. Plankton Res.* **7**(4): 553–568.
- Chiappone, A. White, D. W. Swanson & S. L. Miller (2002). Occurrence and biological impacts of fishing gear and other marine debris in the Florida keys. *Marine Pollution Bulletin* **44**: 597–604.
- Chiappone, M., Miller, S. L., Swanson, D. W., Ault, J. S. & S. G. Smith. (2001). Comparatively high densities of the long-spined sea urchin in the Dry Tortugas, Florida. *Coral Reefs* **20**: 137-138.
- Cho, L. L. & J. D. Woodley. (2000). Recovery of reefs at Discovery Bay, Jamaica and the role of *Diadema antillarum*. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* **1**: 331-337.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**: 341-351.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein (1978). Influence of diet on the distribution of carbon

- isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**: 495-506.
- Ebert, T. A. (1983). *Recruitment in echinoderms*. pp. 169–203 in M. Jangoux & J. M. Lawrence, eds. *Echinoderm studies*, A. A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands.
- Edmunds, P. J. & R. C. Carpenter. (2001). Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**: 5067-5071.
- Entrambasaguas, L., A. Pérez-Ruzafa, García-Charton, J.A., B. Stobart & J.J. Bacallado (2008). Abundance, spatial distribution and habitat relationships of echinoderms in the Cabo Verde Archipelago (eastern Atlantic). *Marine and Freshwater Research* **59**(6) 477-488
- Forcucci, D. (1994). Population density, recruitment and 1991 mortality event of *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.* **54**: 917-928.
- Fourqurean, J. W., Moore, T. O., Fry, B., Hollibaugh, J. T. (1997). Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series* **157**: 147–157.
- Fry, B. & E. B. Sherr (1989). ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* **27** (1989): 13–47.
- Fry, B. & E. Sherr. (1984). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* **27**: 15-47.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer Science. 308 pp.
- Fry, B., Cieri, M., Hughes, J., Craig, T., Deegan, L. A., & B. Peterson (2008) Stable isotope monitoring of benthic-planktonic coupling using salt marsh fish. *Marine Ecology Progress Series* 369: 193-204.
- Gannes, L., O'Brien, D. & C. del Rio (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*. **78**: 1271-1276.
- Gardner, S. C. & S. Chávez-Rosales (2000). Changes in the relative abundance and distribution of gray whales (*Eschrichtius robustus*) in Magdalena Bay, Mexico, during an El Niño event. *Marine Mammal Science* **16**: 728–738.

- Garrido, M. J. (2003). *Contribución al conocimiento de Diadema antillarum Philippi 1845, en Canarias*. Director: Ricardo J. Haroun Tabraue. Tesis doctoral inédita. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Departamento de Biología. 107 pp.
- Garrido, M. J., Haroun, R. J. & H. A. Lessios (2000). Annual reproductive periodicity of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in the Canary Islands. *Bulletin of Marine Science* **67** (3): 989-996.
- Gurney, L. J., Froneman, P. W., Pakhomov, E. A. & C. D. McQuaid (2001). Trophic positions of three euphausiid species from the Prince Edward Islands (Southern Ocean): implication for the pelagic food web structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **217**: 167-174.
- Hendler, G., Miller, J. Pawson, D., Porter, M. (1995). *Echinoderms of Florida and the Caribbean Sea Stars, Sea Urchins and allies* Smithsonian Institution, 390 pp.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C., & A. Brito (2008). The Key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Island (eastern subtropical Atlantic): An spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research* **66** (2) : 259-270.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C., Brito, A. (2007). Actual status of *Diadema* aff. *antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands–Eastern Atlantic Ocean). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. doi: 10.1002/aqc.903.
- Hernández, J. C., Brito, A., García, N., Gil-Rodríguez, M. C., Herrera, G., Cruz-Reyes, A., & J. M. Falcón (2006). Spatial and seasonal variation of the gonad index of *Diadema antillarum* (Echinodermata :Echinoidea) in the Canary Islands, *Scientia Marina* **70** (4): 689-698.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Falcón, J. M., Brito, A., & Barquín, J. (2005a) Valoración de las reservas marinas de Canarias como herramientas de ordenación para el control de las poblaciones de erizo *Diadema antillarum* (Echinoidea : Diadematidae). *Vieraea* **33**: 399-418.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Brito, A., Falcon, J. M., García, N., & J. Barquin (2005b). Estado de las Poblaciones de *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) y del recubrimiento de macroalgas en las Reservas Marinas de Canarias: patrones de distribución espacial. *Vieraea* **33**: 367-383.

- Hernández, J. C., González-Lorenzo, G., García, N., & A. Brito (2003). Descripción de las primeras fases juveniles de la forma del Atlántico oriental del erizo *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) (Echinoidea : Diadematidae). *Vieraea* **31**: 39-44.
- Herrera, R. (1998). *Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguín (Gran Canaria) y Lanzarote*. Director: Ricardo J. Haroun Tabraue y Alberto Brito Hernández. Tesis doctoral inédita. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Departamento de Biología. 309 pp.
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**: 314-326.
- Hobson, K. A. (1993). Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **95**: 7-18.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, Phase Shifts and Large-Scale Degradation of a Caribbean Coral Reef *Science* **265**: 1547-1551.
- Hughes, T. P., Reed, D. C., Boyle, M.-J. (1987). Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea-urchins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **113**: 39–59.
- Hunter, M. D. & P. W. Price (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**: 724-732.
- Hyman, L. H. (1955). *The invertebrates: Echinodermata*. McGraw-Hill, New York
- Jennings, S., Renones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N. V. C., Moranta, J., Coll, J., (1997). Spatial variation in the ¹⁵N and ¹³C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **146**: 109-116.
- Knowlton, N. (1992). Thresholds and Multiple Stable States in Coral Reef Community Dynamics. *American Zoologist* **32**: 674-682.
- Knowlton, N. (2001). Coral reef biodiversity-habitat size matters. *Science* **292** (5521):1493-1495.
- Knowlton, N. (2004) Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **60**: 387-396.

- Koch, P. L. & D.L. Phillips (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Robbins, Hilderbrand & Farley (2002). *Oecologia* **133**: 14-18.
- Lawrence, J. M. (1975). On the relationships between marine plants and sea urchins, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **13**: 213-286.
- Lessios, H. A. (2005). *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs* **24**: 125–127.
- Lessios, H. A., Garrido, M. J. & B. D. Kessing (2001a). Demographic History of *Diadema antillarum*, a Keystone Herbivore on Caribbean reefs. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268** (1483): 2347-2353.
- Lessios, H. A., Kessing, B. D., & J. S. Pearse (2001b). Population structure and speciation in tropical seas: Global phylogeography of the sea urchin *Diadema*, *Evolution* **55** (5): 955-975.
- Lessios, H. A. (1995). *Diadema antillarum* 10 years after mass mortality: still rare, despite help from a competitor. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **259**: 331-337.
- Lessios, H. A. (1988) Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 371–393.
- Levitan, D. R. (1989). Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* **70**: 1414-1424.
- McClanahan, T. R. (2000). *Coral reef use and conservation*. En: T.R. McClanahan, *Coral reef of the Indian Ocean. Their ecology and conservation*. Oxford University Press, New York: 39-80.
- McClanahan, T. R. (1994). Kenyan coral reef lagoon fish: Associations with reef management, complexity and sea urchins. *Coral Reefs* **13**: 231-241.
- McClanahan, T. R. & N. A. Muthiga (1989). Patterns of predation on a sea urchin, *Echinometra mathaei* de Blainville on Kenyan coral reefs. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **126**: 77-94.
- McClanahan, T. R. (1988). Seasonality in East Africa's coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*

44: 191-199.

- Michener, R. H. (1994). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* Blackwell Publishing, 316 pp.
- Michener, R. H., & D. M. Schell. (1994). *Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs*: 138–157. In K. Lajtha & R. Michener [eds.], *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific.
- Miller, M. W, Kramer, K. L., Williams, S. M., Johnston, L. & A. M. Szmant (2009). Assessment of currents rates of *Diadema antillarum* larval settlement. *Ecological Modelling* **220** (9-10): 1305-1314.
- Minagawa, M. & E. Wada (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Ac.* **48**: 1135-1140.
- Morrison, D. (1988). Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology* **69**: 1367-1382.
- Mortensen, T. (1940). *A monograph of the Echinoidea*. Volume III. 1, Aulodonta. C. A. Reitzel, Copenhagen.
- Mortensen, T. H. (1927). *Handbook of the Echinoderms of the British Isles*. Humphrey Milford, Oxford University Press: 471 pp.
- Mumby, P. J., Dahlgren, C. P., Harbone, A. R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D. R., Holmes, K. E., Mendes, J. M., Broad, K., Sanchirico, J. N., Buch, K., Box, S., Stoffle, R. W., & A. B. Gill (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* **311**: 98-101.
- Nixon, S. W. (1995). Coastal Marine Eutrophication: A Definition, Social Causes, And Future Concerns. *OPHELLA* **41**: 199-219.
- Owens, N. J. P. (1987). Natural variation in ^{15}N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.* **24**: 390-451.
- Peterson, B. J. & B. Fry (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 293-320.
- Peterson, B. J., Howarth R. W. & R. H. Garritt. (1985). Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter flow in estuarine food webs. *Science* **227**: 1361-1363.

- Phillips, D. L. & J. W. Gregg (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* **127**: 171-179.
- Phillips, D. L. & J. W. Gregg (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* **136**: 261-269.
- Phillips, D. L. & P. L. Koch (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Robbins, Hilderbrand & Farley (2002). *Oecologia* **130**: 114-125.
- Phillips, D. L. & P. M. Eldridge (2006). Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia* **147**: 195-203.
- Phillips, D. L. (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* **127**: 166-170.
- Pinnegar, J. K., Campbell, N. & N. V. C Polunin (2002). Unusual stable isotope fractionation patterns observed for host-parasite trophic relationships. *Journal of Fish Biology* **59**: 494-503.
- Polunin, N.V.C. Polunin, B. Morales-Nin, W.E. Pawsey, J.E. Carles, J.K. Pinnegar & J. Moranta ((2001). Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **220**: 13–23.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions. *Ecology* **83** (3): 703-718.
- Pruell, R. J., Taplin, B. K., Lake, J. L., Jayaraman, S. (2006). Nitrogen isotope ratios in estuarine biota collected along a nutrient gradient in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Marine Pollution Bulletin* **52**: 612–620.
- Randall, J. E., Schroeder, R. E. & W. A. Starck (1964). Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribb. J. Sci.* **4** (2-3): 421-433.
- Roberts, D. E., Cummins, S. P., Davis, A. R., Chapman, M. G. (2006). Structure and dynamics of sponge-dominated assemblages on exposed and sheltered temperate reefs. *Marine Ecology Progress Series* **321**: 19-30.
- Sala, E. & M. Zabala (1996). Fish predation and the structure of sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog.Ser.* **140**: 71-81.

- Sala, E., Boudouresque, C. F. & M. Harmelin-Vivien (1998). Fishing, Trophic cascades and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* **82**: 425-439.
- Sammarco, P. W. (1982). Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: Whole reef manipulations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **61**: 31-55.
- Sangil, C., Díaz-Villa, T., Hernández, J. C., Clemente, S. J., Afonso-Carrillo, J. & Sansón, M. (2008). Estructura y composición de las comunidades de macroalgas en n de las comunidades de macroalgas en blanquiales de Tenerife (Islas Canarias). XV Simpósio Ibérico de Estudos em Biologia Marinha.
- Schultz, H. (2006). *Sea urchins . a guide to worldwide shallow water species*. Heinke + Peter Schultz Partner Scientific Publications. 484 pp.
- Shears, N. T. & R. C. Babcock (2002). Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia* **132**: 131-142.
- Sheppard, C. R. C., Obura, D. O. (2000). *Coral reefs of the Indian Ocean : their ecology and conservation*. Oxford University Press: New York.
- Sherr, B. F., Sherr, E. B. & S. Y. Newell (1984). Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters. *J. Plank. Res.* **6**: 195-202.
- Szepanski, M. M., Ben-David, M., Van Ballenberghe V. (1999). Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia* **120**: 327-335.
- Tomas, F., Álvarez-Cascos, D., Turon, X. & J. Romero (2006). Differential element assimilation by sea urchins *Paracentrotus lividus* in seagrass beds: implications for trophic interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **306**: 125-131.
- Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortega-Borges, L. & R. J. Haroun (2007). Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **73**: 481-488.
- Tuya, F., García-Diez, C., Espino, F. & R. J. Haroun (2006a). Evaluación de la efectividad de dos reservas marinas de las Islas Canarias (Atlántico oriental), *Ciencias Marinas* **32** (3): 505-522.
- Tuya, F., Ortega-Borges, L., del Rosario-Pinilla, A. B. & R. J. Haroun (2006b). Spatio-temporal variability in a key herbivore, the long-spined black sea urchin (*Diadema*

- antillarum*, Echinodermata : Echinoidea) in the Canary Islands. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **86**: 791-797.
- Tuya, F., Sanchez-Jerez, P. & R. J. Haroun (2005). Influence of fishing and functional group of algae on sea urchin control of algal communities in the eastern Atlantic, *Marine Ecology Progress Series* **287**: 255-260.
- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C. & R. J. Haroun (2004a). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* **278**: 157-169.
- Tuya, F., Boyra, A., Sánchez-Jerez, P., Barbera, C. & R. J. Haroun (2004b). Can one specie determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hidrobiologia* **519**: 211-214.
- Tuya, F., Martin, J. A. & A. Luque (2004c). Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Phillipi) in Gran Canaria (the Canary Islands, Central East Atlantic Ocean)., *Helgol. Mar. Res.* **58**: 26-31.
- Tuya, F., Martín, J. A., Reuss, G. M. & A. Luque (2001). Food preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria (Canary Islands, central-east Atlantic Ocean), *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **81**: 845-849.
- Underwood, A. J. (1992). *Competition and marine plant-animal interactions*. En: D. M. John, S. J. Hawkins & J. H. Price (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford Clarendon Press, Oxford: 443-476.
- Van Dover CL, Grassle JF, Fry B, Garrit RH, Starczak VR (1992). Stable isotope evidence for entry of sewage derived organic material into a deep-sea food web. *Nature* **360**:153–155.
- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* **46** (8): 2061-2066.
- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen (2000). Within and among population variation in the trophic position of the aquatic top predator, lake trout. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 725-731.

- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80** (4): 1395-1404
- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen (1996). A trophic position model of pelagic food webs: Impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* **66**: 451-477.
- Vanderklift, M. A. & T. Wernberg (2008). Detached kelps from distant sources are a food subsidy for sea urchin *Oecologia* **157**: 327-335.
- Vanderklift, M. A., Kendrick, G. A. & A. J. Smith (2006). Differences in trophic position among sympatric sea urchin species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**: 291-297.
- Vanderklift, M. A. & G. A. Kendrick (2004). Variation in abundances of herbivorous invertebrates in temperate subtidal rocky reef habitats, *Marine and Freshwater Research* **55**: 93-103
- Vanderklift, M. A. & S. Ponsard (2003). Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**: 169-182.
- Vásquez J. A., Castilla, J. C., Santelices, B. (1984). Distributional patterns and diets of four species of sea urchins in giant kelp forest (*Macrocystis pyrifera*) of Puerto Toro, Navarino Island, Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **19**: 55-63.
- Vizzini, S., Mazzola, A. (2005). Feeding ecology of the sand smelt *Atherina boyeri* (Risso 1810) (Osteichthyes, Atherinidae) in the western Mediterranean: evidence for spatial variability based on stable carbon and nitrogen isotopes. *Environ. Biol. Fish.* **72**: 259-266.
- Wada, E. Kadonaga, T. & S. Matsuo (1975). ^{15}N abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint. *Geochemical Journal* **9**: 139-148.
- Werner, R.A., Brand, W. A. (2001). Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **15**: 501-519
- West, J. B., Bowen, G. J., Cerling, Th. E., & J. R. Ehleringer (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders, *Trends in Ecology and Evolution* **21** (7): 408-414.

ANEXO 1

POLÍGONOS

Tabla 6.4. Polígonos que se evaluaron pertenecientes a las Zonas de Risco Verde (RV), LC (La Catedral), Puerto Rico (PR) y Sardina del Norte (SAR) de la isla Gran Canaria, durante los años 2005, 2006 y 2007. Profundidad 5, 10 y 20 m., temporada F=fría y Cali= cálida.

Temporada cálida			
Risco Verde	La Catedral	Puerto Rico	Sardina del Norte
RVPOL5Mcali05	LCPOL10Mcali05	PRPOL5Mcali05	SPOL10Mcali05
RVPOL10Mcali05	LCPOL20Mcali05	PRPOL10Mcali05	SPOL20Mcali05
RVPOL5Mcali06	LCPOL10Mcali06	PRPOL5Mcali06	SPOL10Mcali06
RVPOL10Mcali06	LCPOL20Mcali06	PRPOL10Mcali06	SPOL20Mcali06
Temporada fría			
Risco Verde	La Catedral	Puerto Rico	Sardina del Norte
RVPOL5MF05	LCPOL10MF05	PRPOL5MF05	SPOL10MF05
RVPOL10MF05	LCPOL20MF05	PRPOL10MF05	SPOL20MF05
RVPOL5MF06	LCPOLC10MF06	PRPOL5MF06	SPOL10MF06
RVPOL10MF06	LCPOLC20MF06	PRPOL10MF06	SPOL20MF06
RVPOL5MF07	LCPOL10MF07	PRPOL5MF07	SPOL10MF07
RVPOL10MF07	LCPOL20MF07	PRPOL10MF07	SPOL20MF07

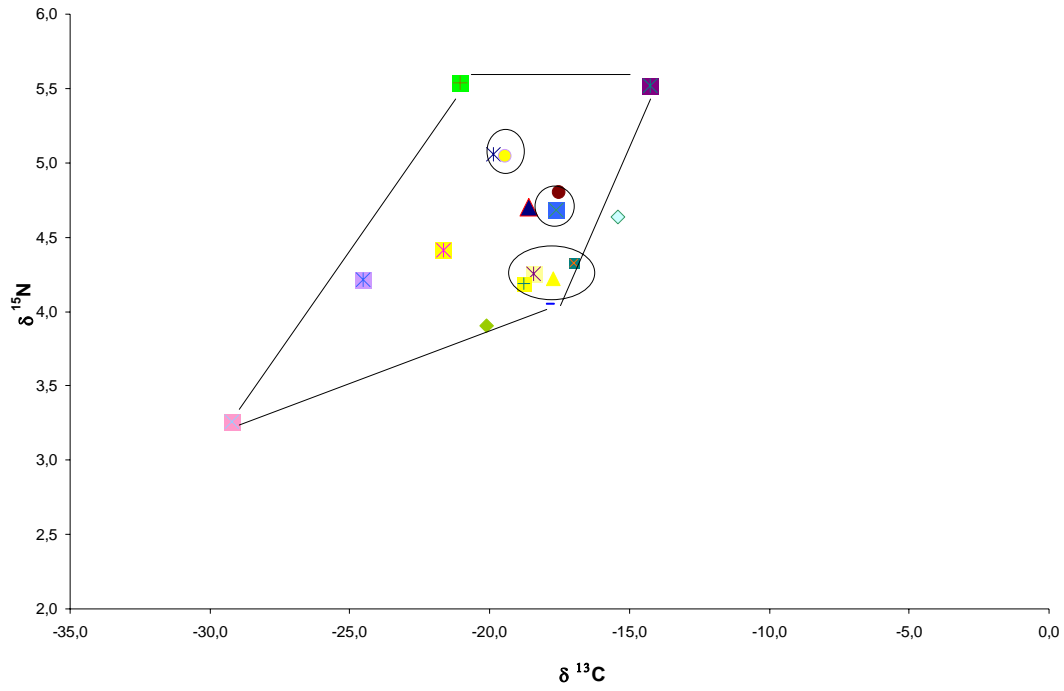
A partir de las fuentes organizadas como se muestra en las siguientes gráficas, se construyeron los diferentes polígonos; en algunos casos encontramos agrupaciones de algas (a las que nombramos consorcios –algas enmarcadas en el círculo-), que eran fuentes

algales que compartían casi el mismo espacio geométrico y posteriormente comprobamos que además otorgaban un aporte muy similar al tejido del consumidor.

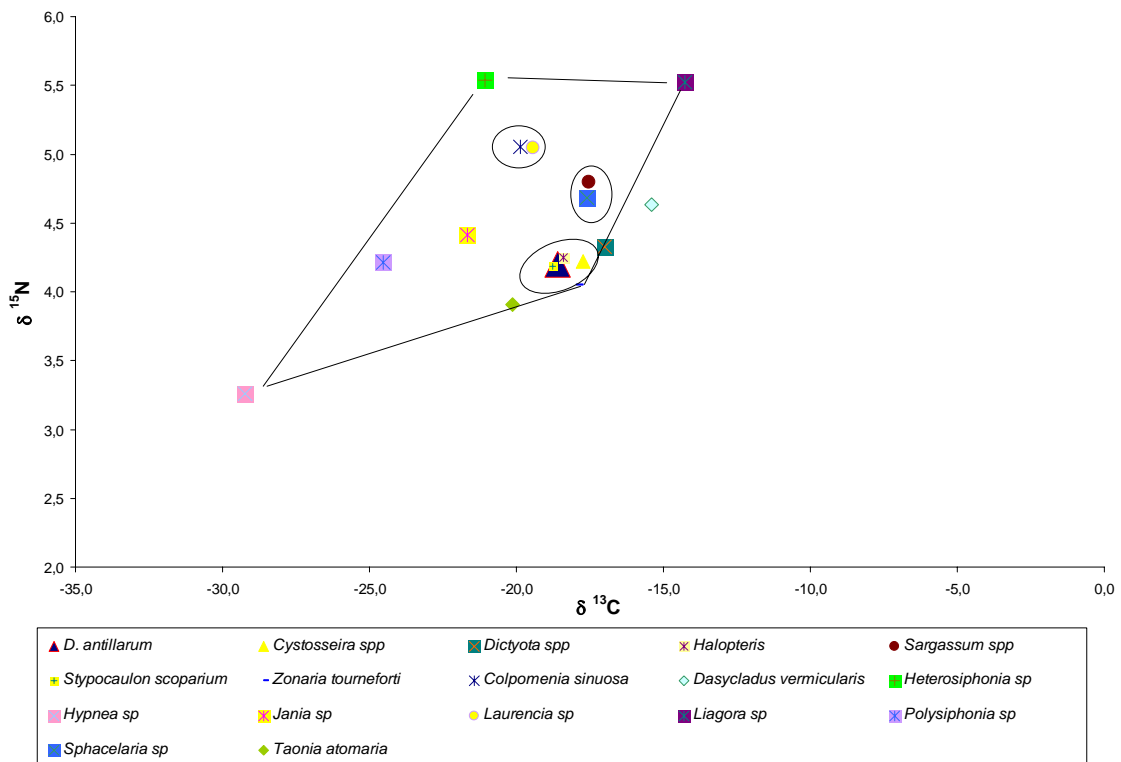
A continuación mostramos los polígonos creados para nuestro estudio. La mezcla (*D. antillarum*) considera el fraccionamiento isotópico y los símbolos representan todas las algas que fueron consideradas como viables para formar parte de la dieta de *D. antillarum*

Los polígonos son el primer paso para poder apreciar las conexiones entre el depredador y las fuentes.

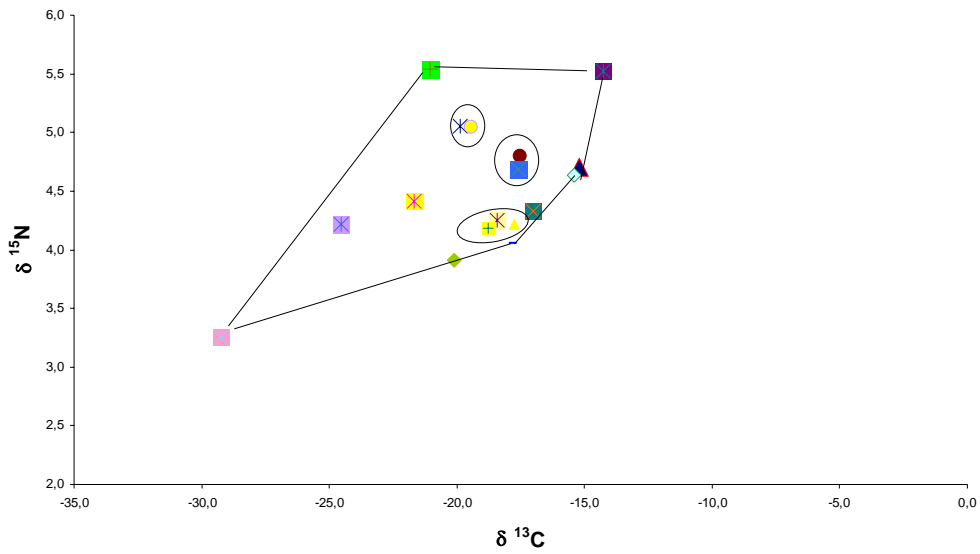
Risco Verde 5 m fría 2005



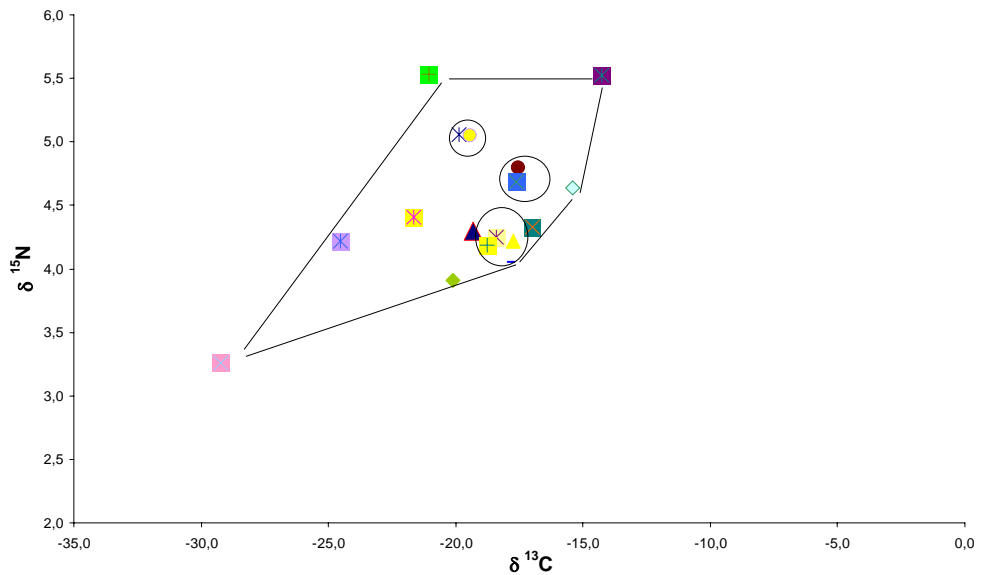
Risco Verde 10 m fría 2005



Risco Verde 5 m fría 2006

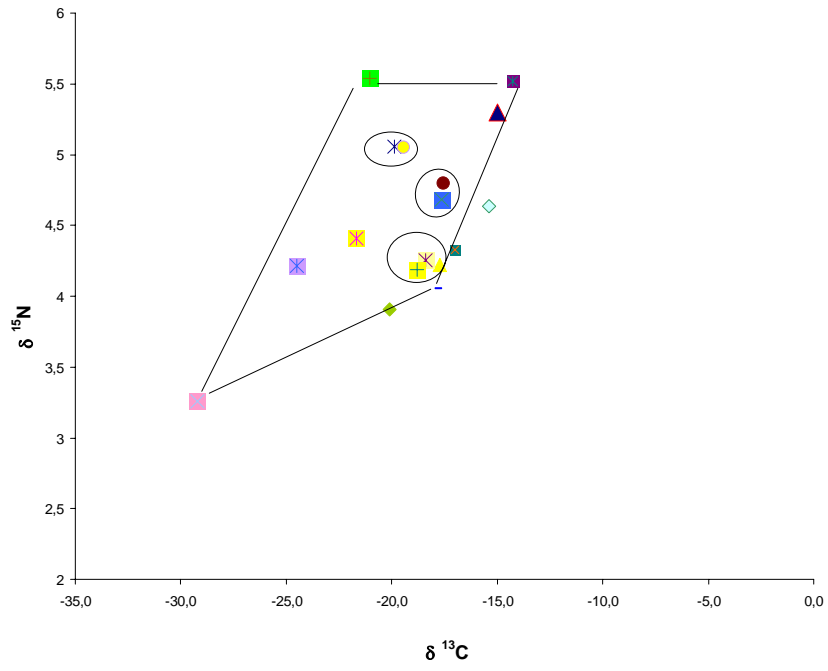


Risco Verde 10 m fría 2006

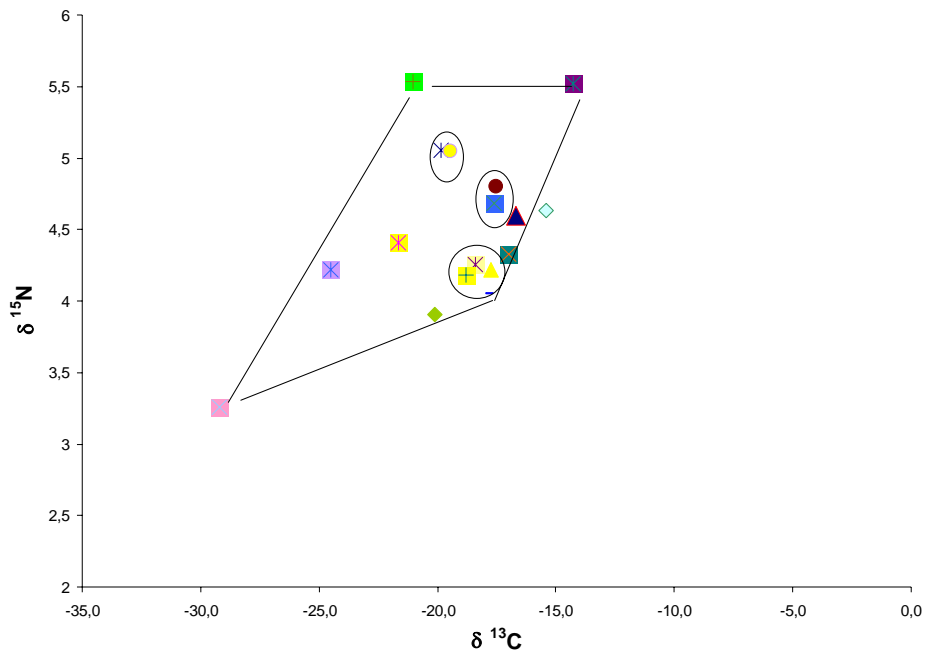


▲ <i>D. antillarum</i>	▲ <i>Cystosseira spp</i>	■ <i>Dictyota spp</i>	× <i>Halopteris</i>	● <i>Sargassum spp</i>
■ <i>Stypocaulon scoparium</i>	- <i>Zonaria tourneforti</i>	× <i>Colpomenia sinuosa</i>	◇ <i>Dasycladus vermicularis</i>	■ <i>Heterosiphonia sp</i>
■ <i>Hypnea sp</i>	■ <i>Jania sp</i>	● <i>Laurencia sp</i>	■ <i>Liagora sp</i>	× <i>Polysiphonia sp</i>
■ <i>Sphacelaria sp</i>	◆ <i>Taonia atomaria</i>			

Risco Verde 5 m fría 2007

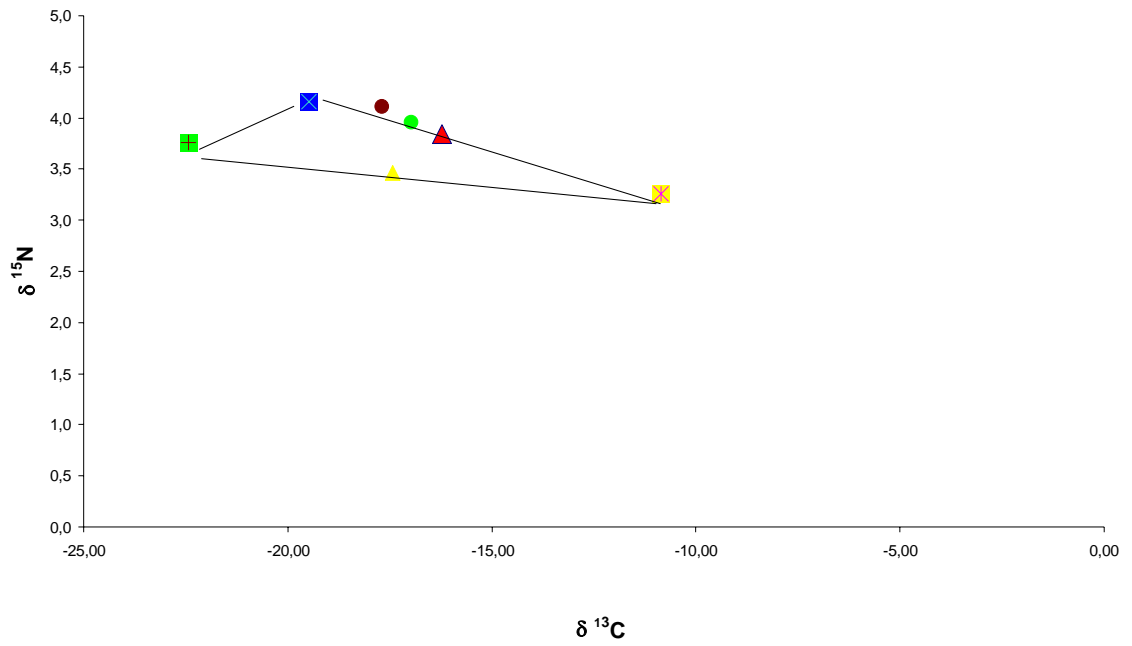


Risco Verde 10 m fría 2007

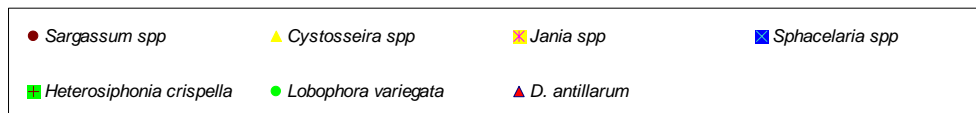
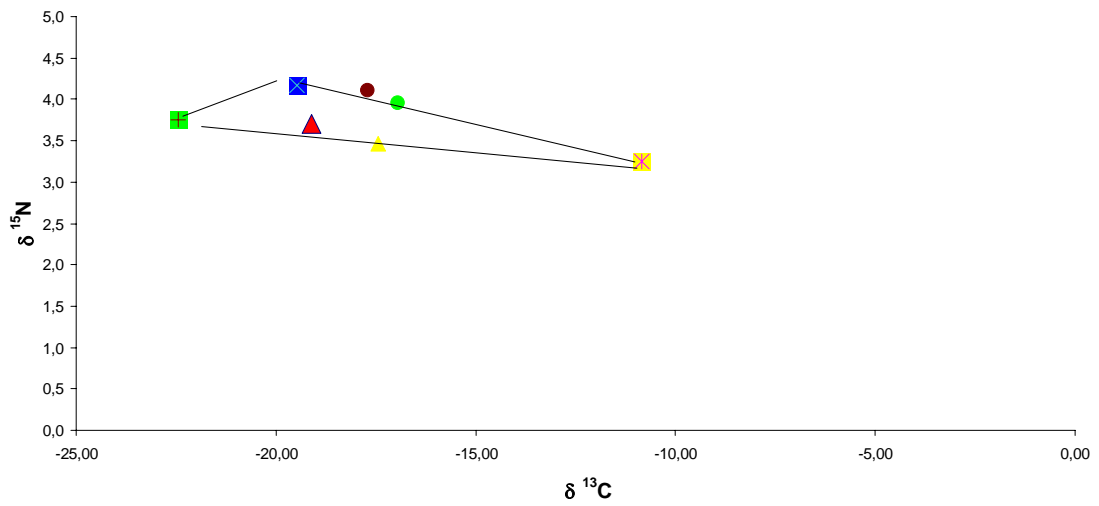


▲ <i>D. antillarum</i>	▲ <i>Cystoseira</i> spp	■ <i>Dictyota</i> spp	× <i>Halopteris</i>
● <i>Sargassum</i> spp	■ <i>Stypocaulon scoparium</i>	- <i>Zonaria tourneforti</i>	× <i>Colpomenia sinuosa</i>
◇ <i>Dasycladus vermicularis</i>	■ <i>Heterosiphonia</i> sp	■ <i>Hypnea</i> sp	■ <i>Jania</i> sp
● <i>Laurencia</i> sp	■ <i>Liagora</i> sp	× <i>Polysiphonia</i> sp	■ <i>Sphacelaria</i> sp
◆ <i>Taonia atomaria</i>			

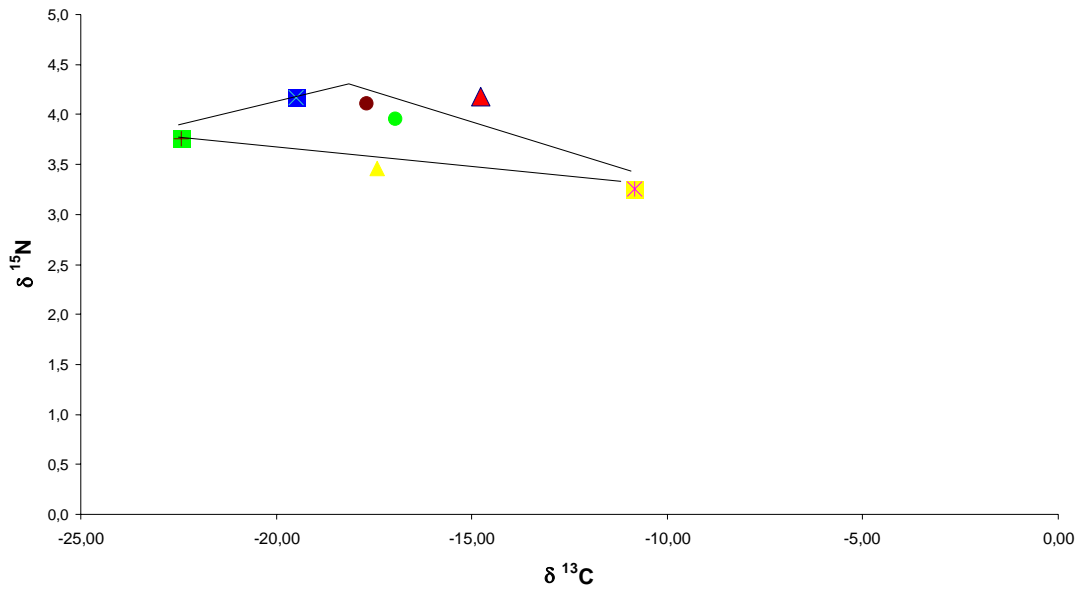
Risco Verde 5 m cálida 2005



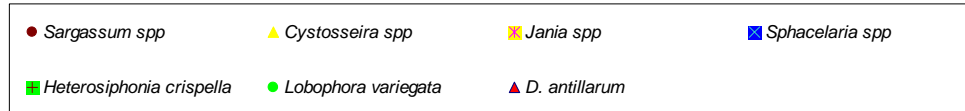
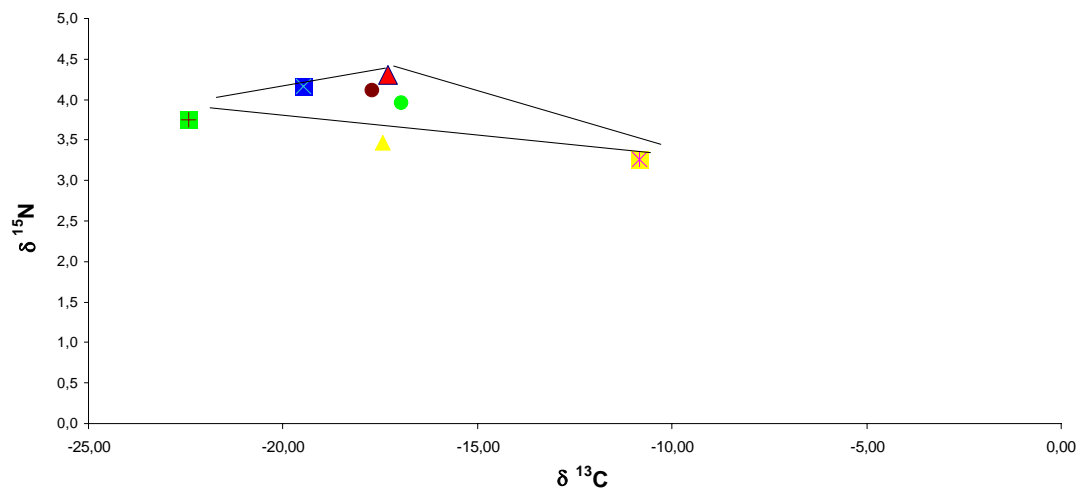
Risco Verde 10 m cálida 2005



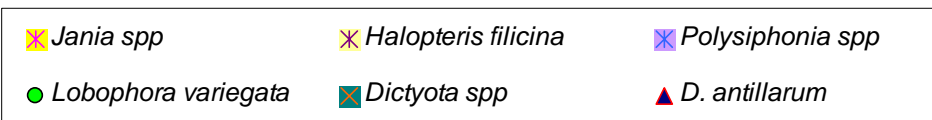
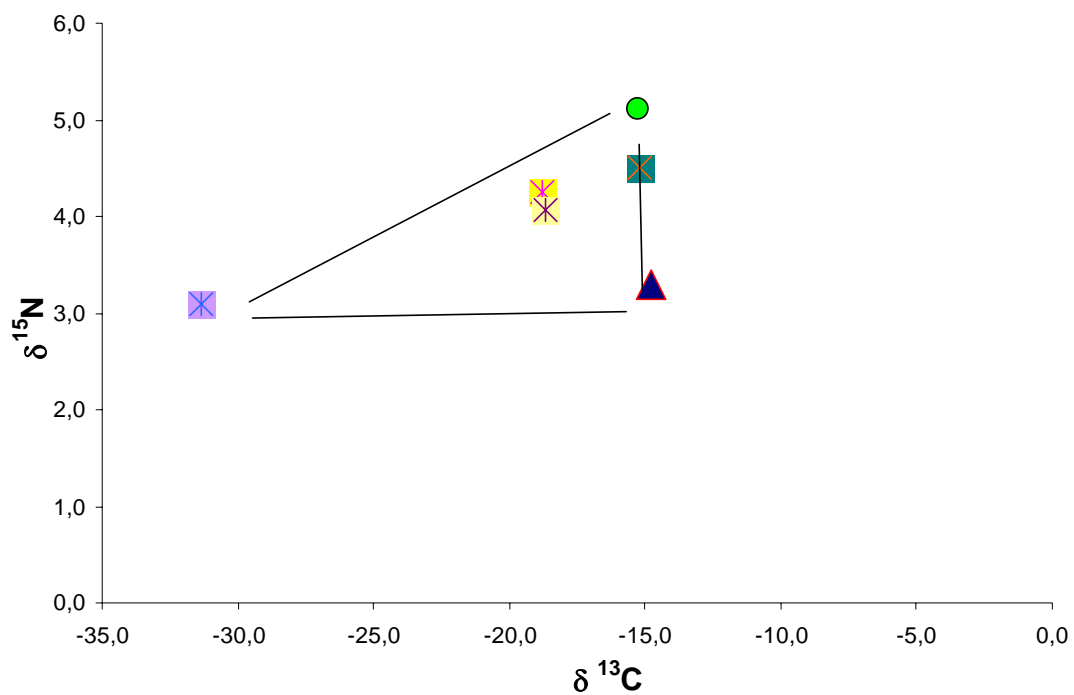
Risco Verde 5 m cálida 2006



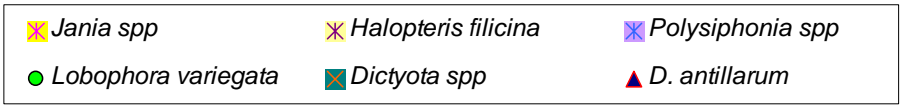
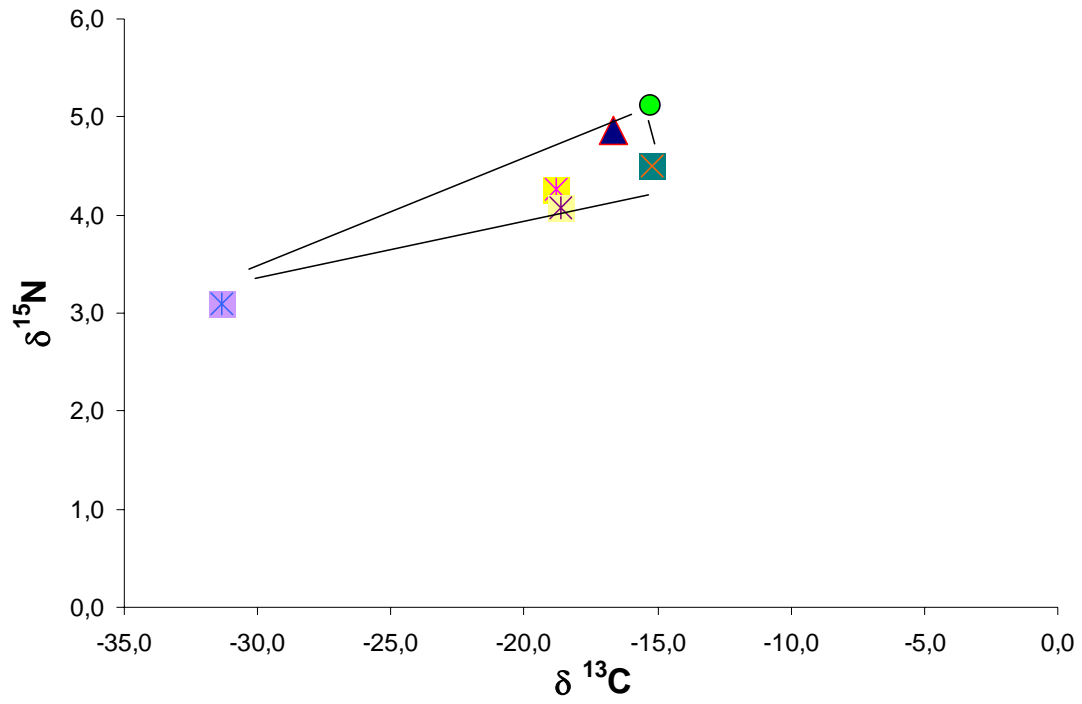
Risco Verde 10 m cálida 2006



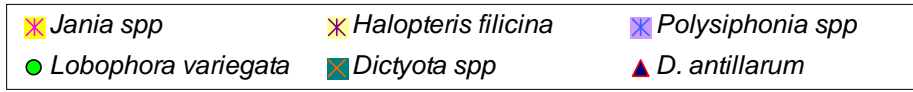
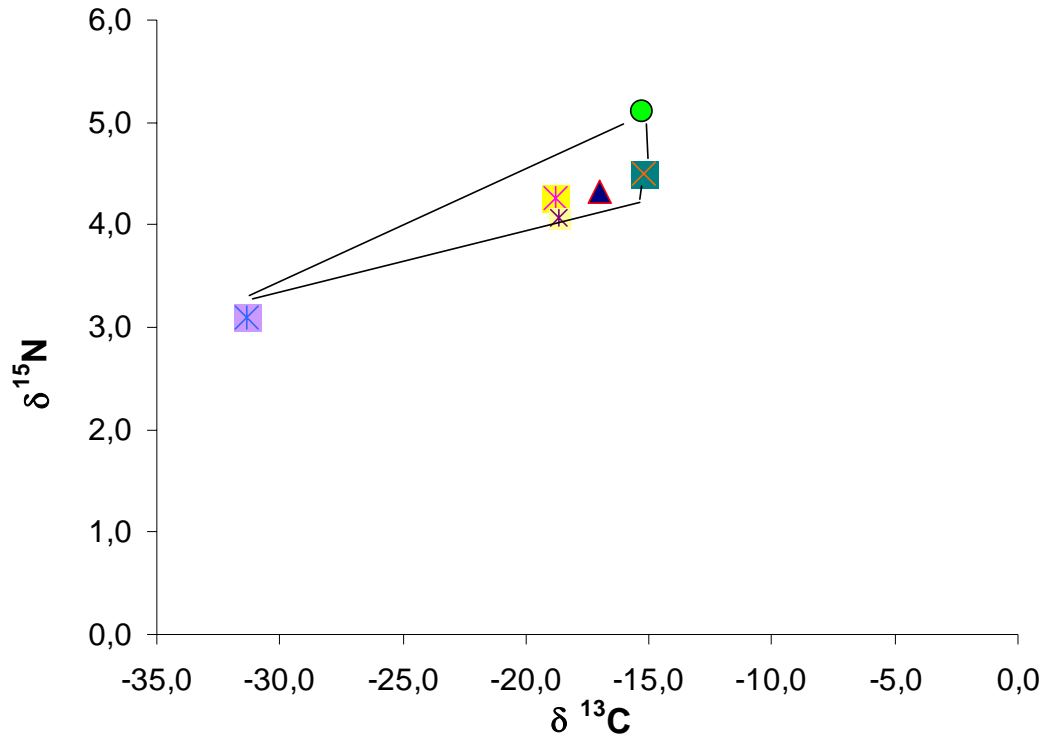
Puerto Rico 10m Fría 2005



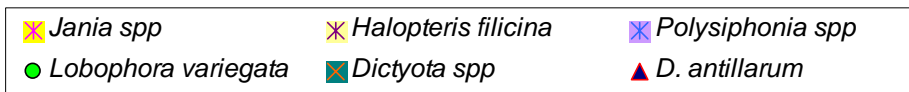
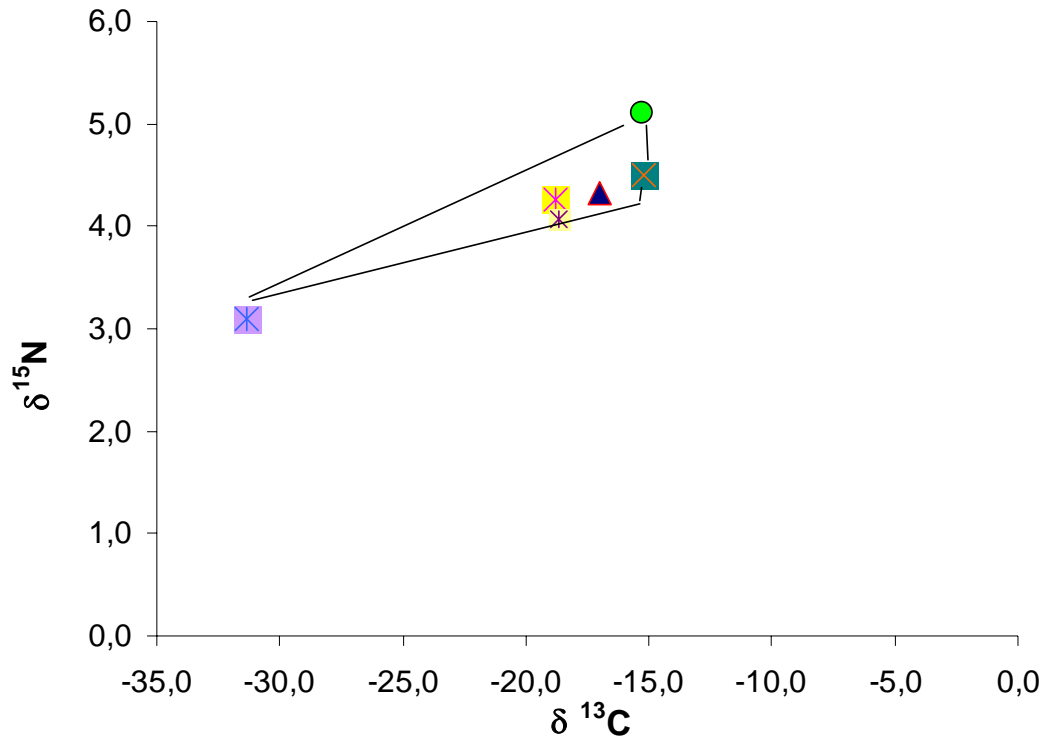
Puerto Rico 10m Fría 2006



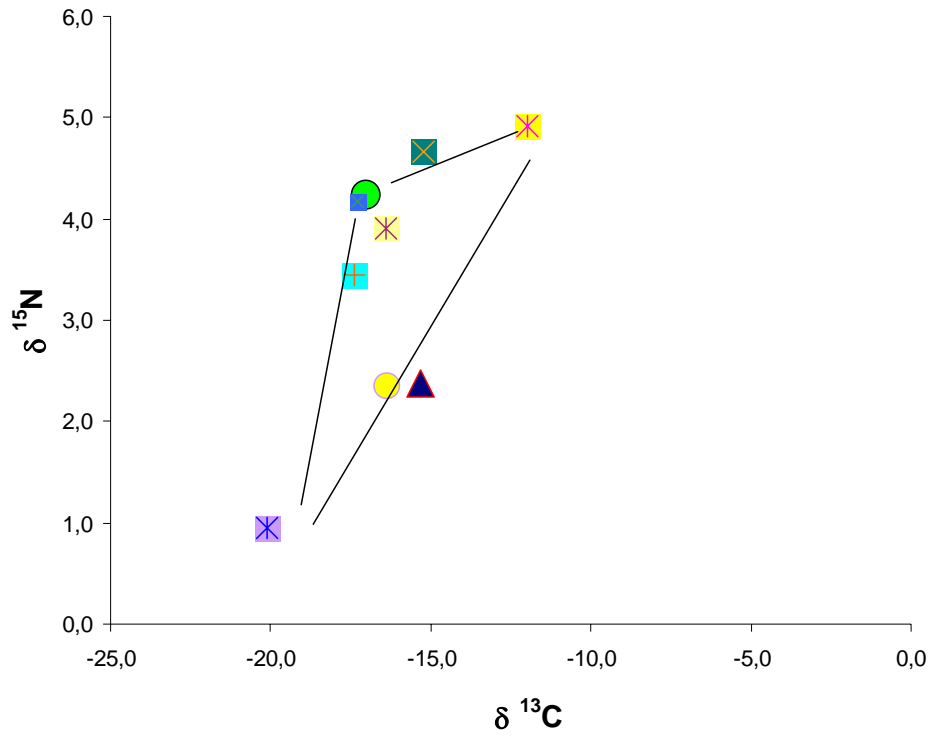
Puerto Rico 10m Fría 2007



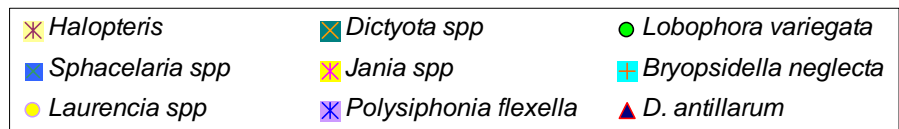
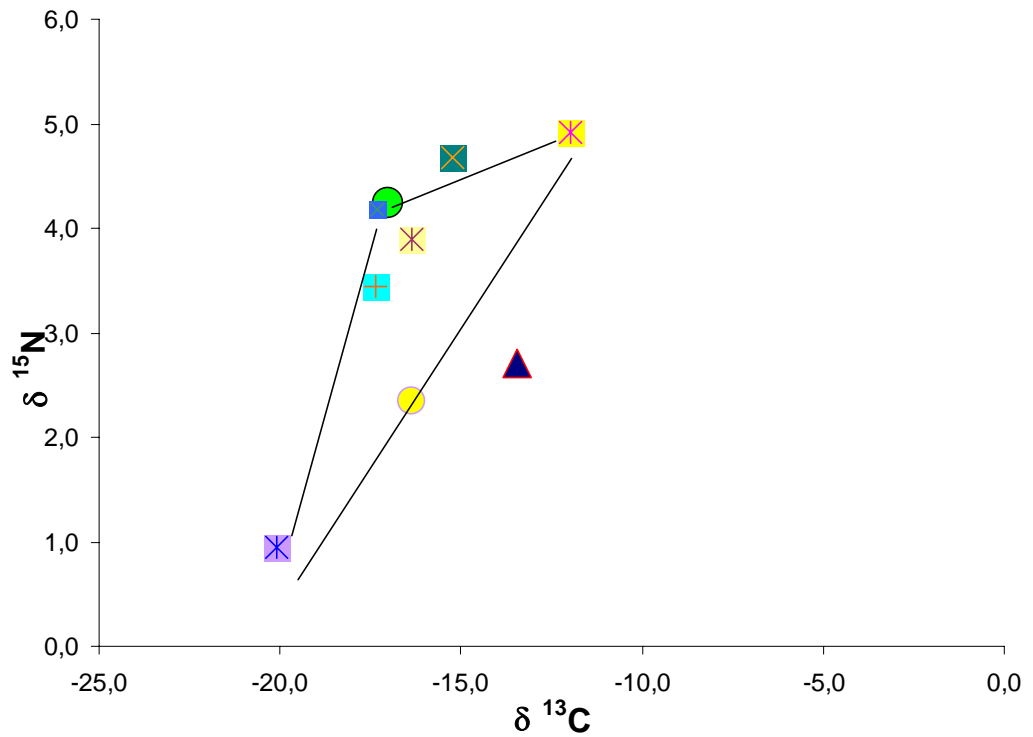
Puerto Rico 10m Fría 2007

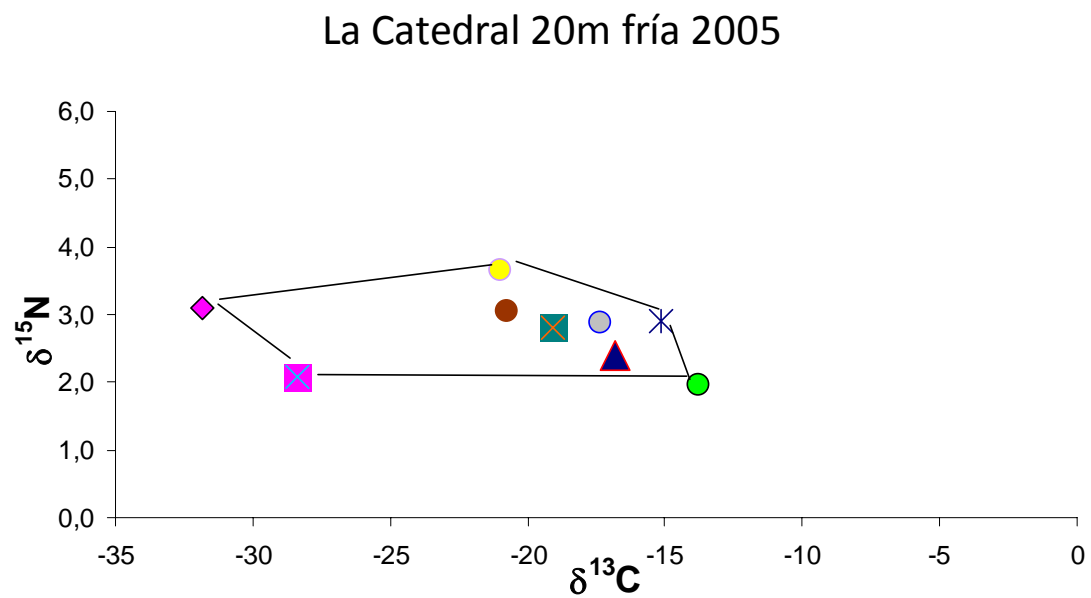
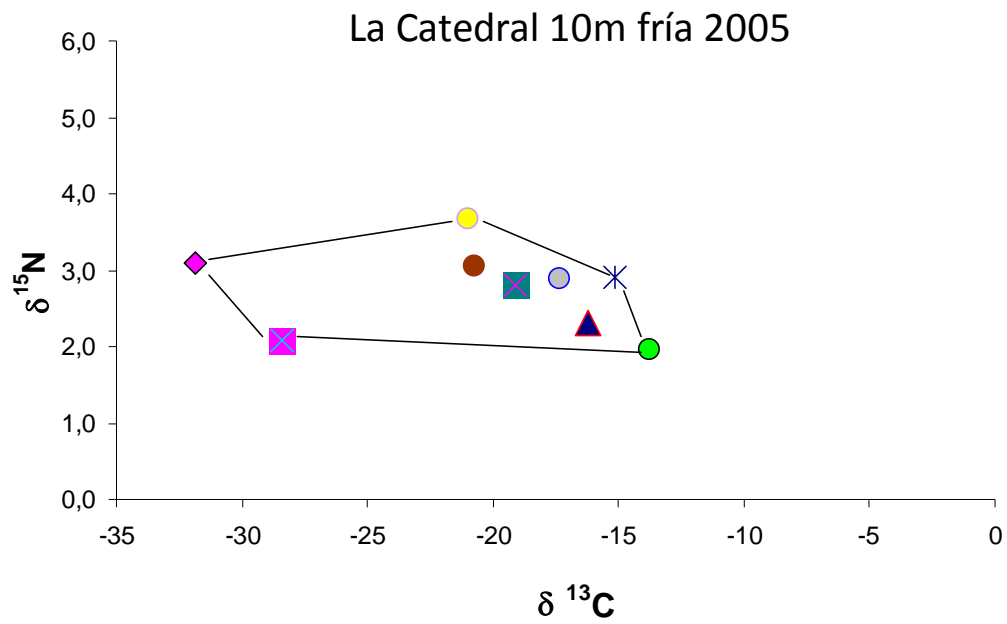


Puerto Rico 10m cálida 2005



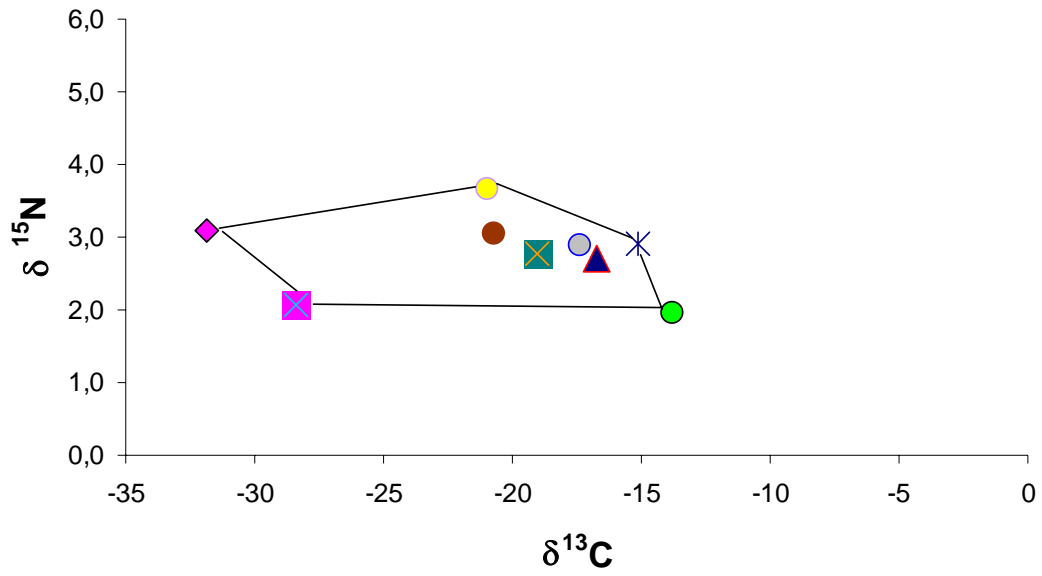
Puerto Rico 10m cálida 2006



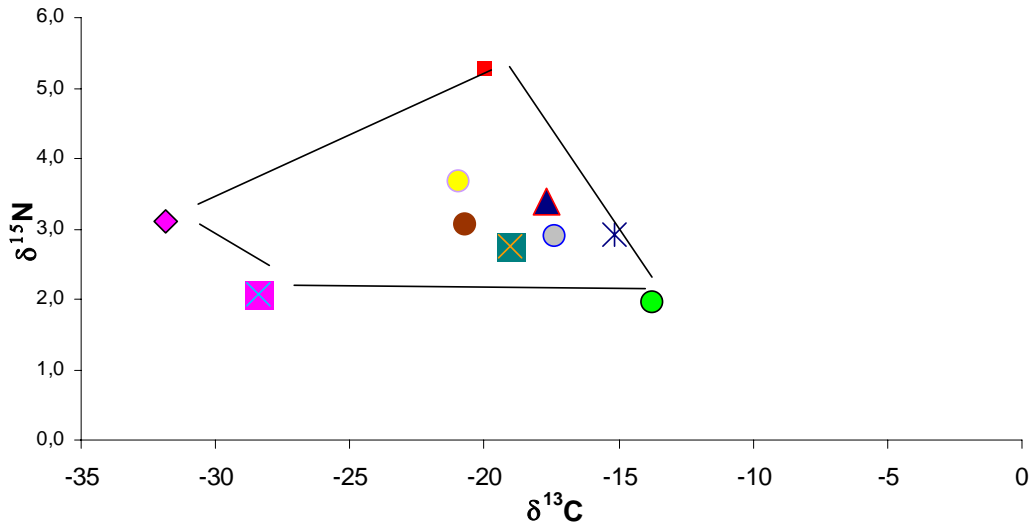


<i>Padina pavonica</i>	<i>Lobophora variegata</i>	<i>Colpomenia sinuosa</i>
<i>Hypnea</i> spp.	<i>Laurencia</i> spp.	<i>Asparagopsis armata</i>
<i>Sargassum</i> spp.	<i>D. antillarum</i>	<i>Dictyota</i> pp

La Catedral 10m fría 2006

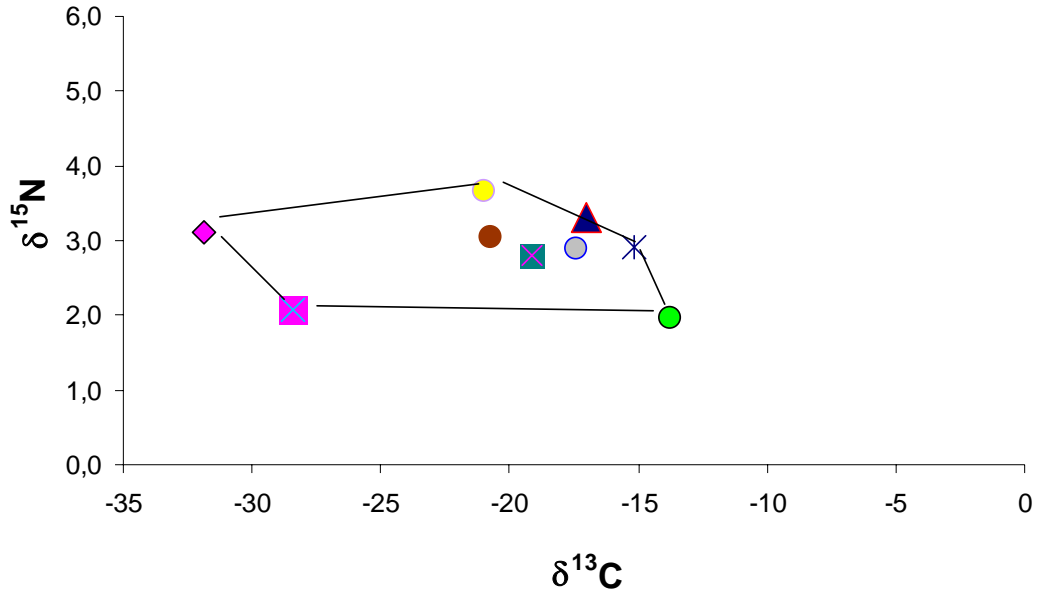


La Catedral 20m fría 2006

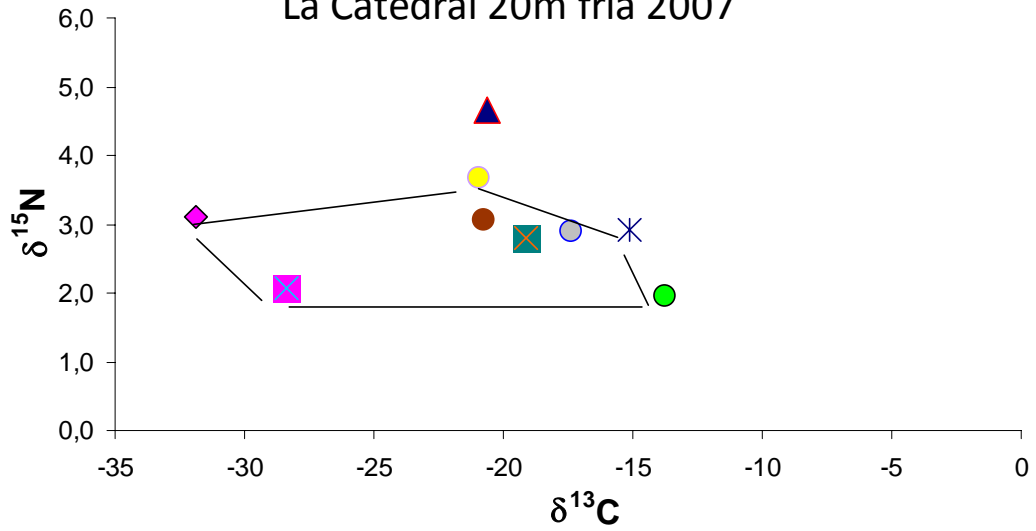


- | | | |
|------------------------|----------------------------|----------------------------|
| <i>Padina pavonica</i> | <i>Lobophora variegata</i> | <i>Colpomenia sinuosa</i> |
| <i>Hypnea</i> spp. | <i>Laurencia</i> spp. | <i>Asparagopsis armata</i> |
| <i>Sargassum</i> spp. | <i>D. antillarum</i> | <i>Batzella inops</i> |
| <i>Dictyota</i> spp. | | |

La Catedral 10m fría 2007

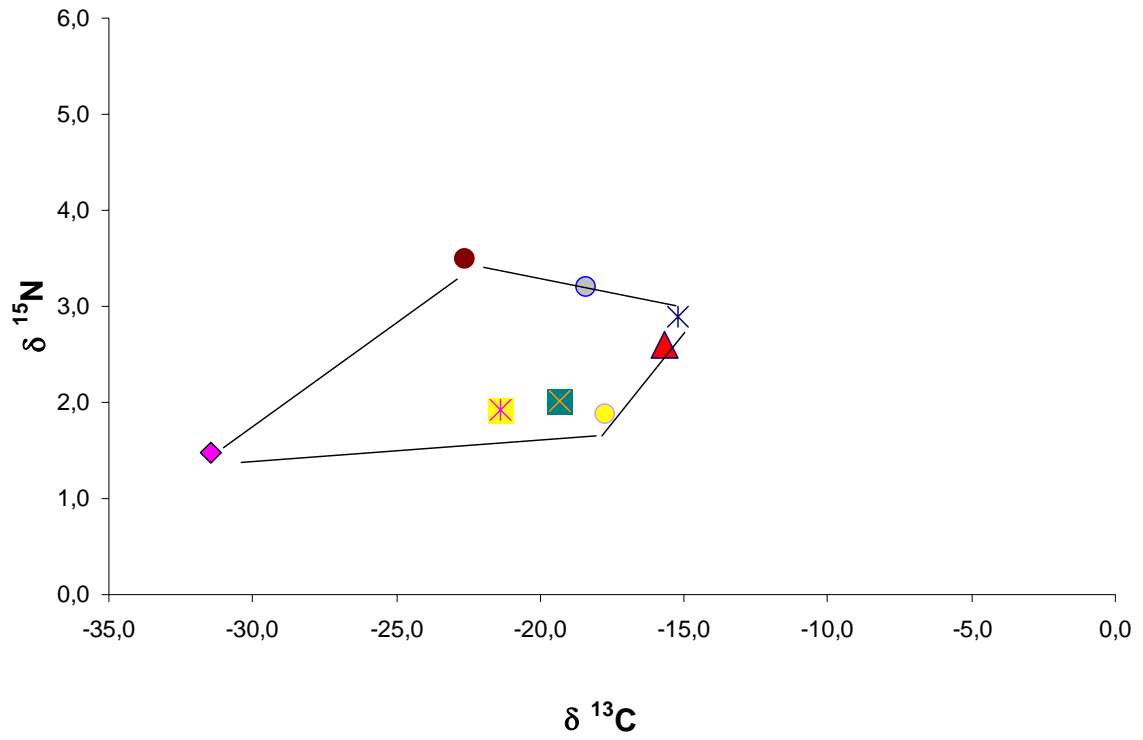


La Catedral 20m fría 2007

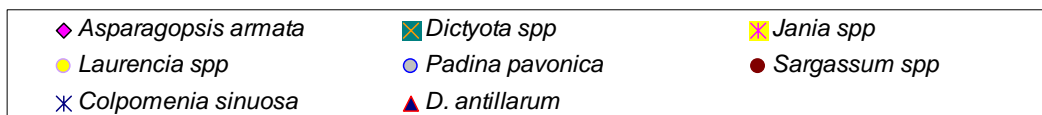
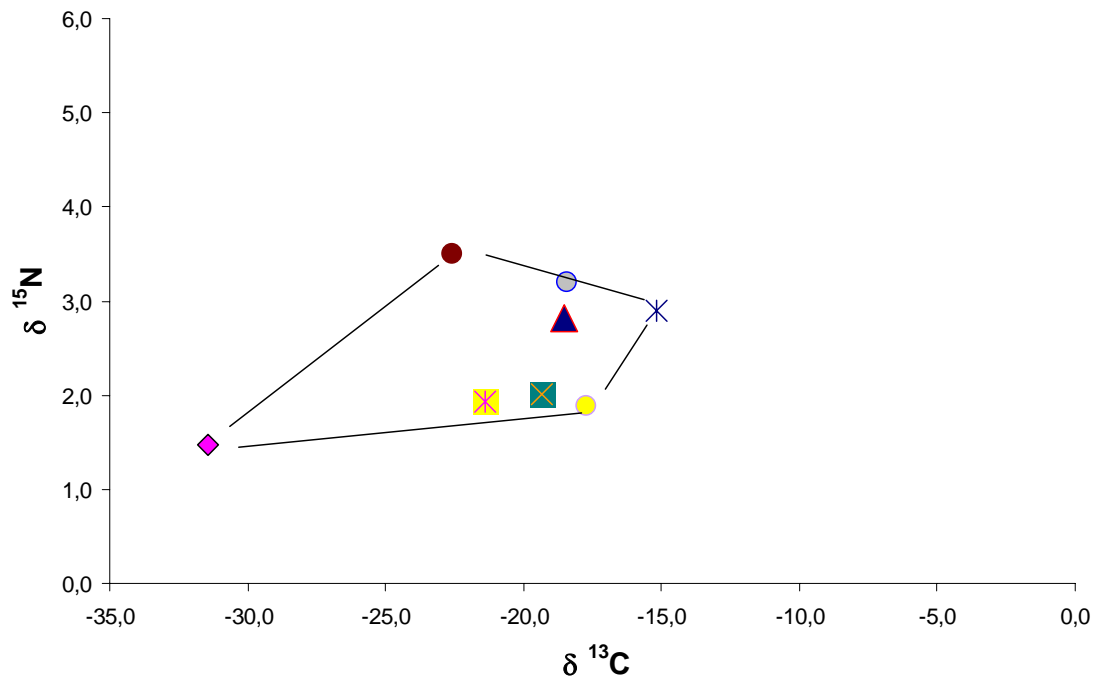


- | | | |
|------------------------|----------------------------|----------------------------|
| <i>Padina pavonica</i> | <i>Lobophora variegata</i> | <i>Colpomenia sinuosa</i> |
| <i>Hypnea spp.</i> | <i>Laurencia spp.</i> | <i>Asparagopsis armata</i> |
| <i>Sargassum spp.</i> | <i>D. antillarum</i> | <i>Dictyota spp.</i> |

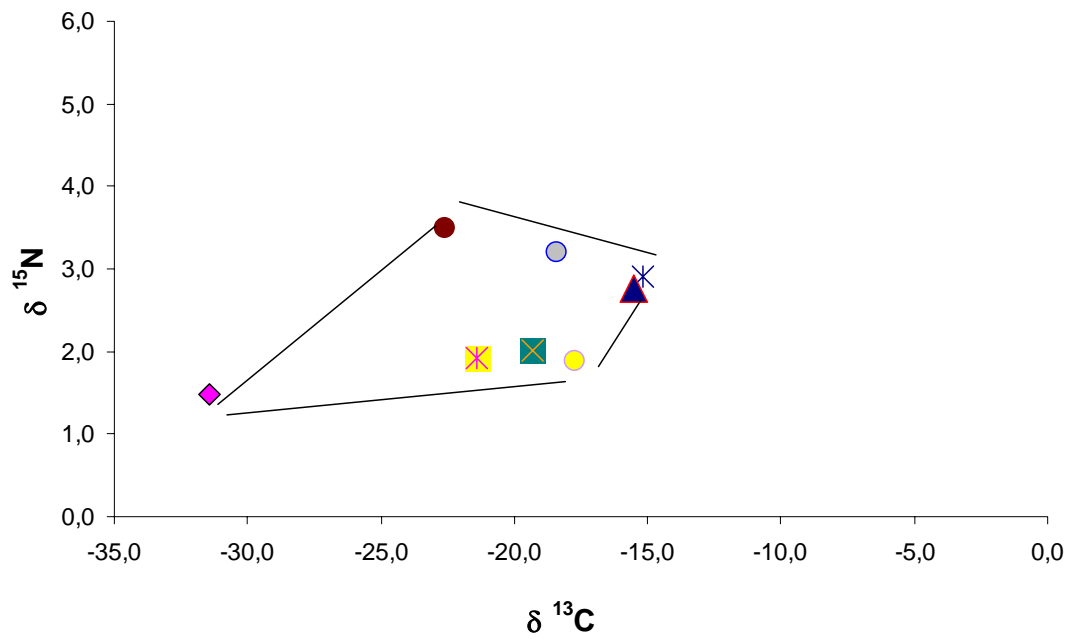
La Catedral 10m cálida 2005



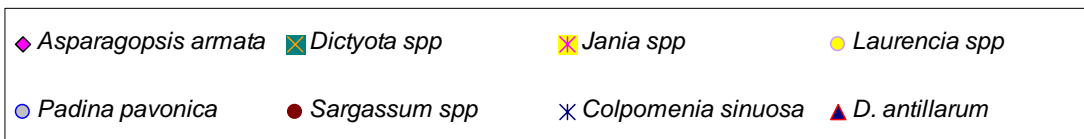
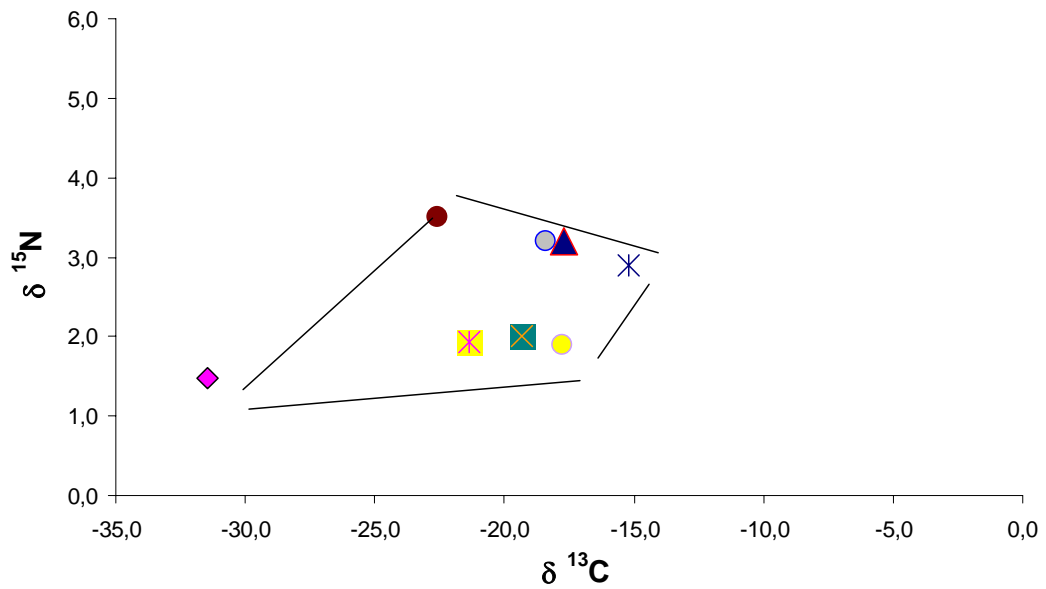
La Catedral 20 m cálida 2005



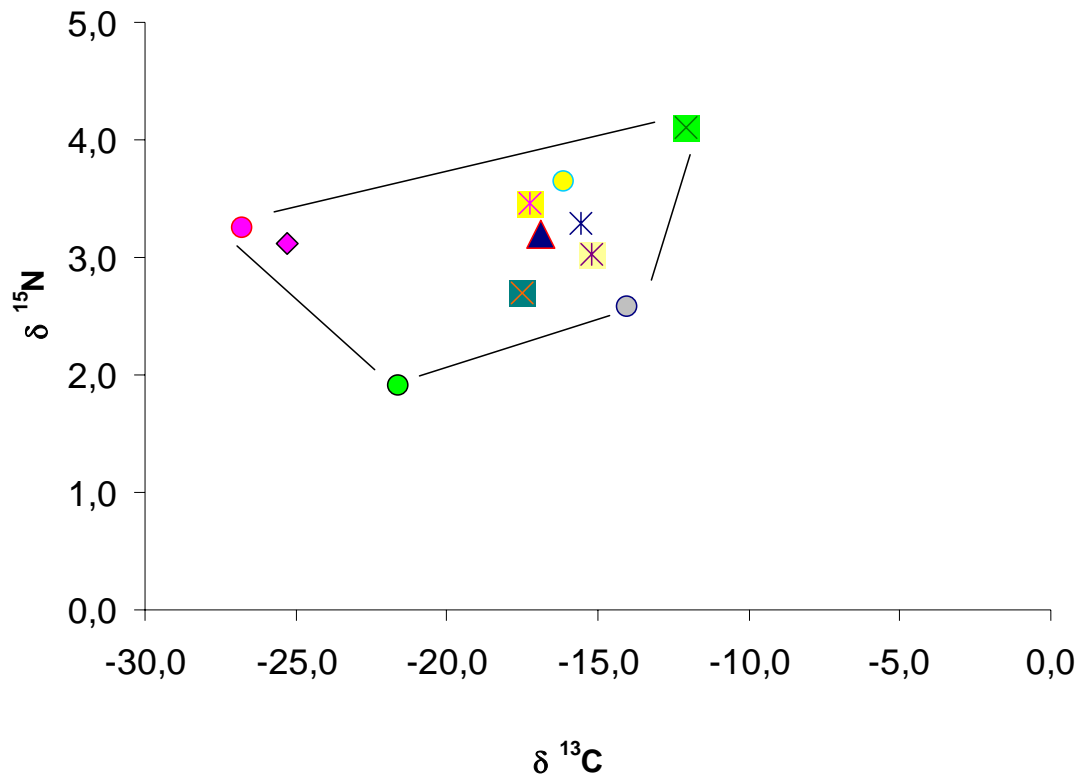
La Catedral 10 m cálida 2006



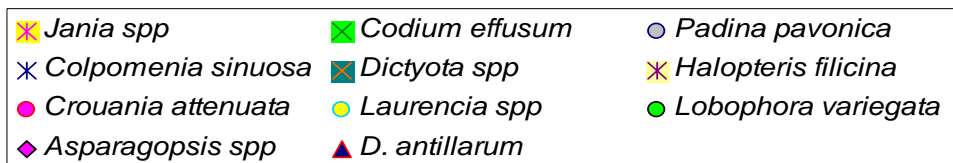
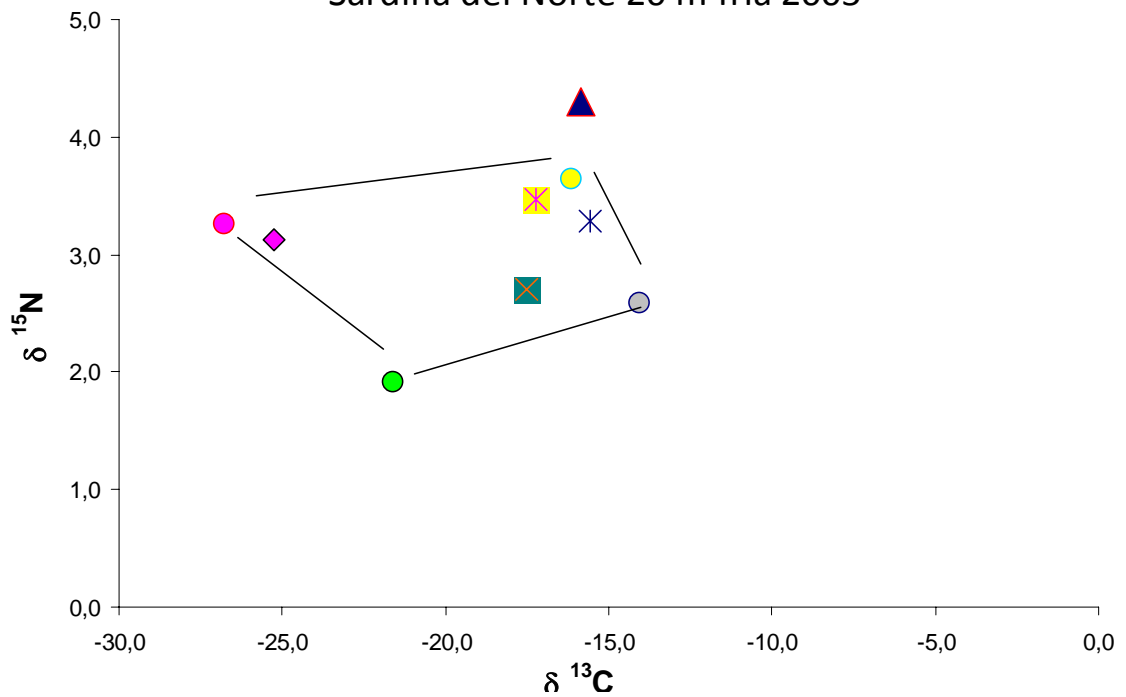
La Catedral 20 m cálida 2006



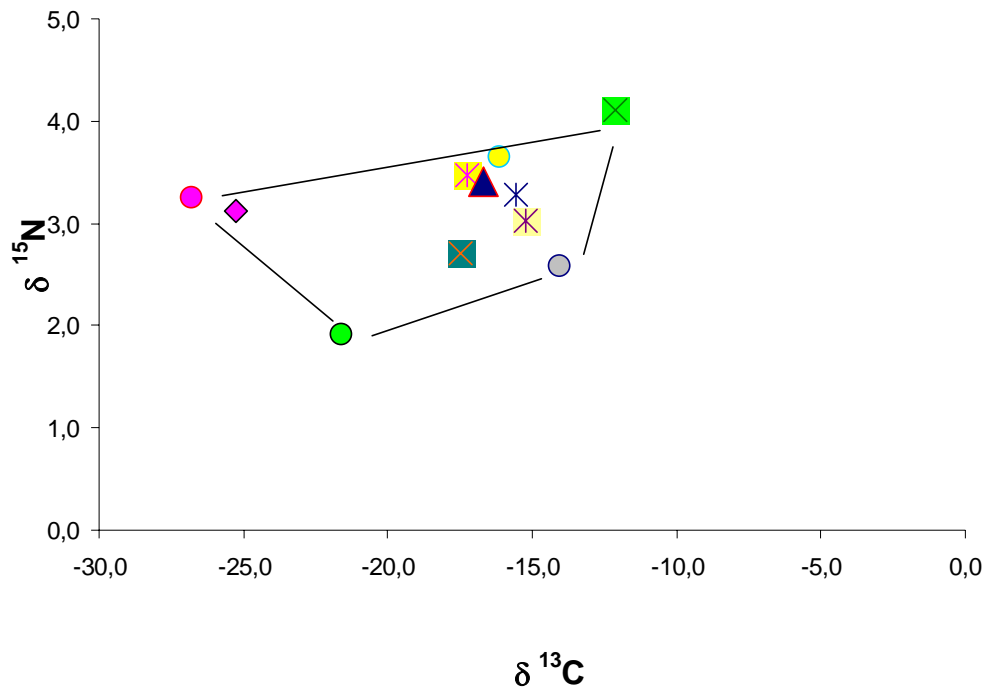
Sardina del Norte 10 m fría 2005



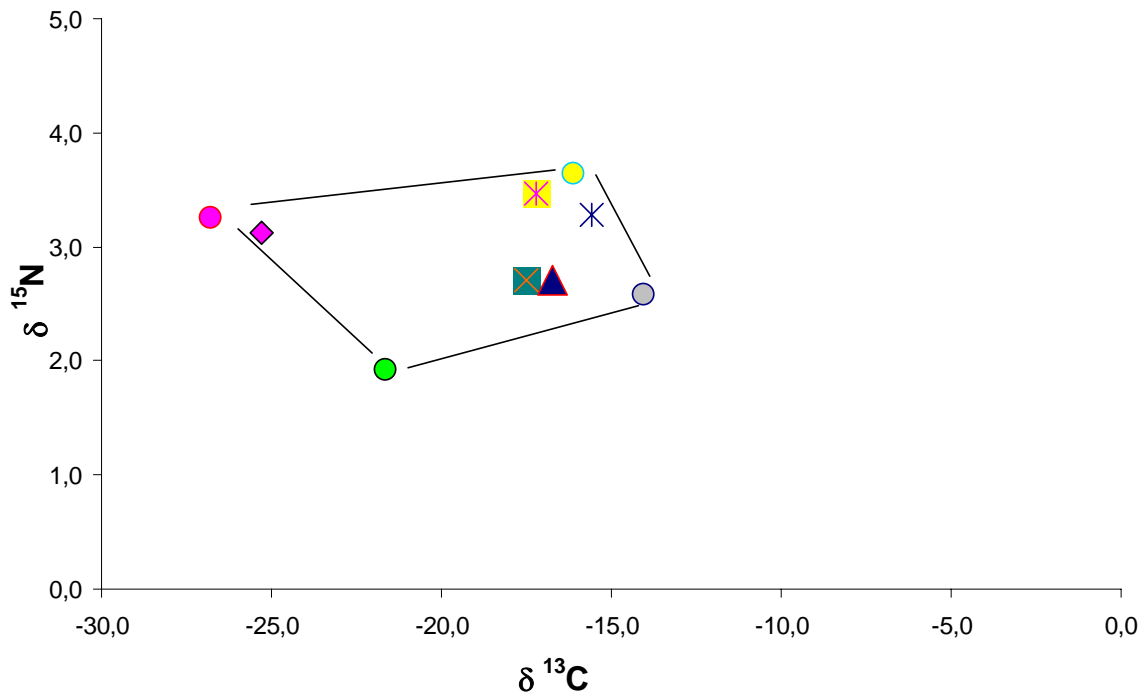
Sardina del Norte 20 m fría 2005



Sardina del Norte 10m fría 2006

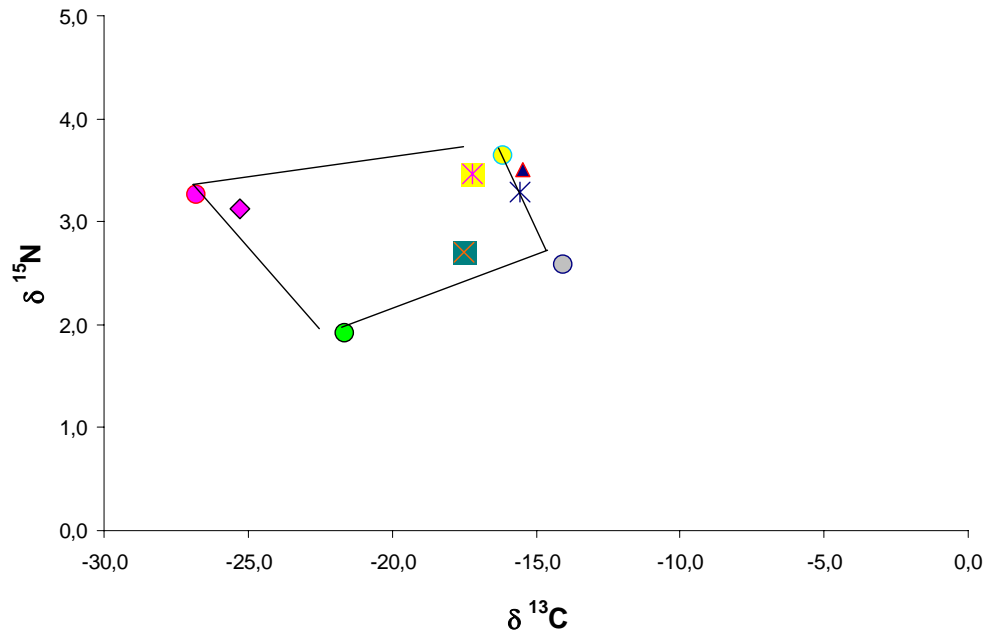


Sardina del Norte 20m fría 2006

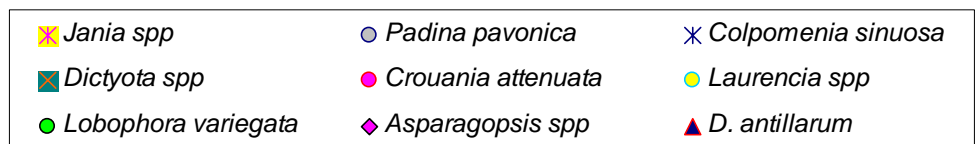
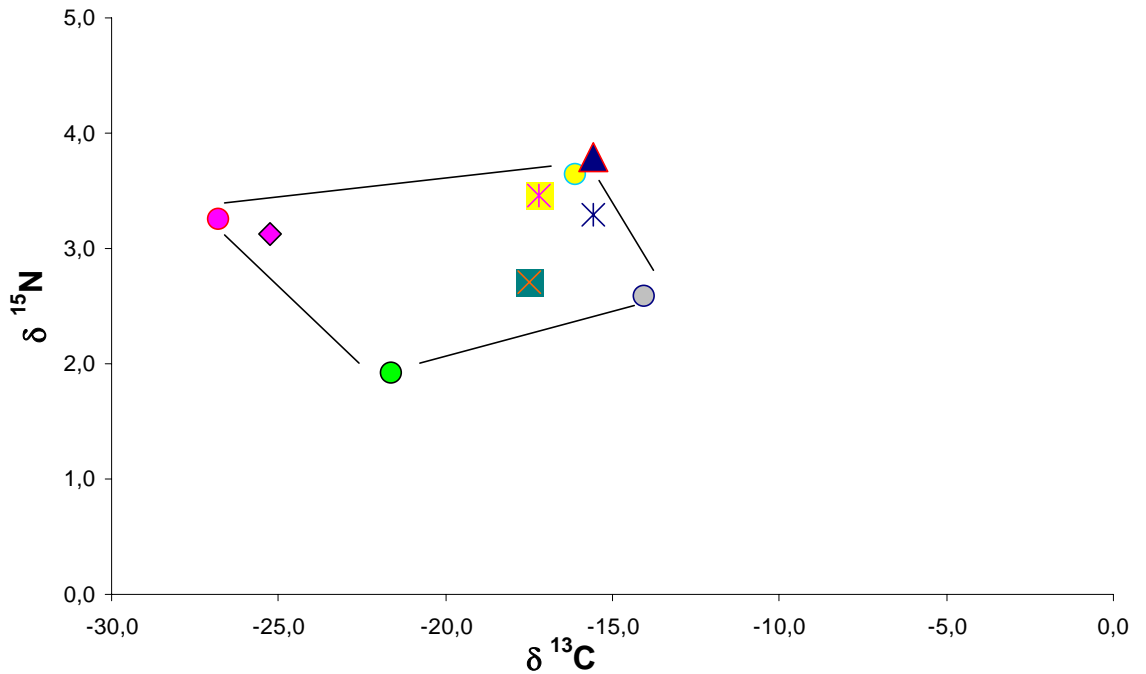


- | | | |
|---------------------------|-----------------------|----------------------------|
| <i>Jania spp</i> | <i>Codium effusum</i> | <i>Padina pavonica</i> |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> | <i>Dictyota spp</i> | <i>Halopteris filicina</i> |
| <i>Crouania attenuata</i> | <i>Laurencia spp</i> | <i>Lobophora variegata</i> |
| <i>Asparagopsis spp</i> | <i>D. antillarum</i> | |

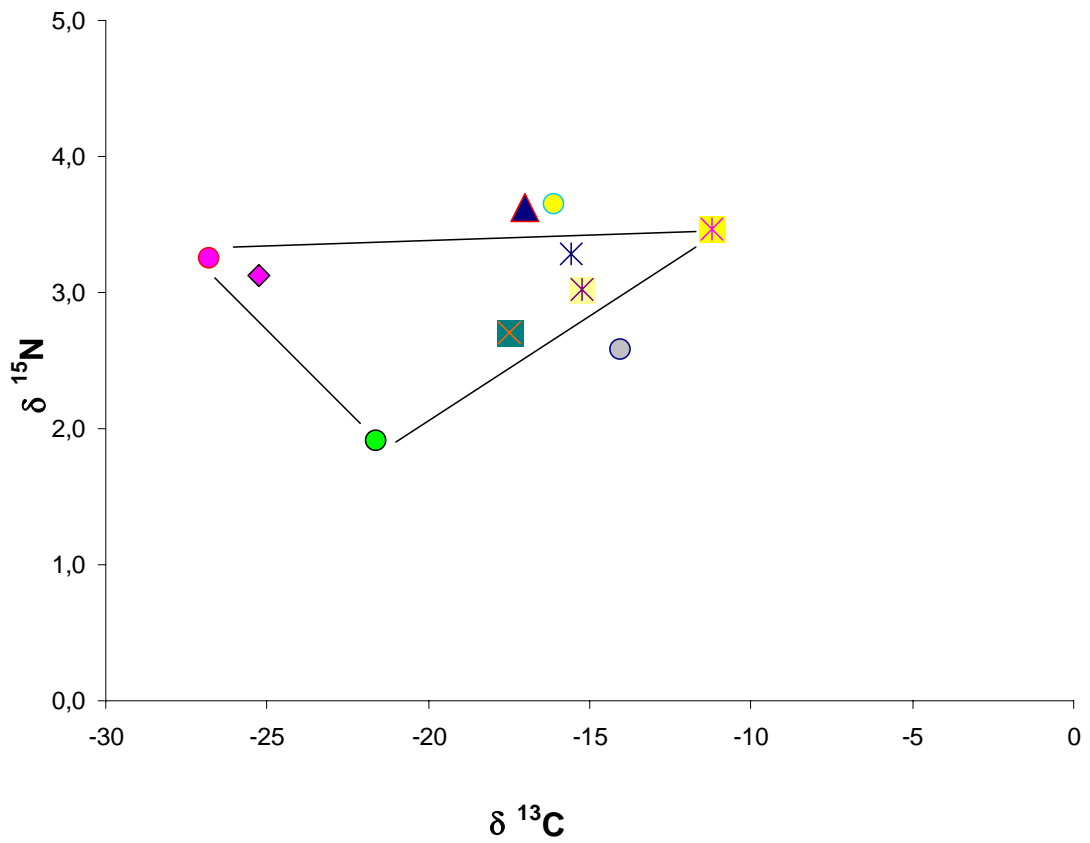
Sardina del Norte 10m fría 2007



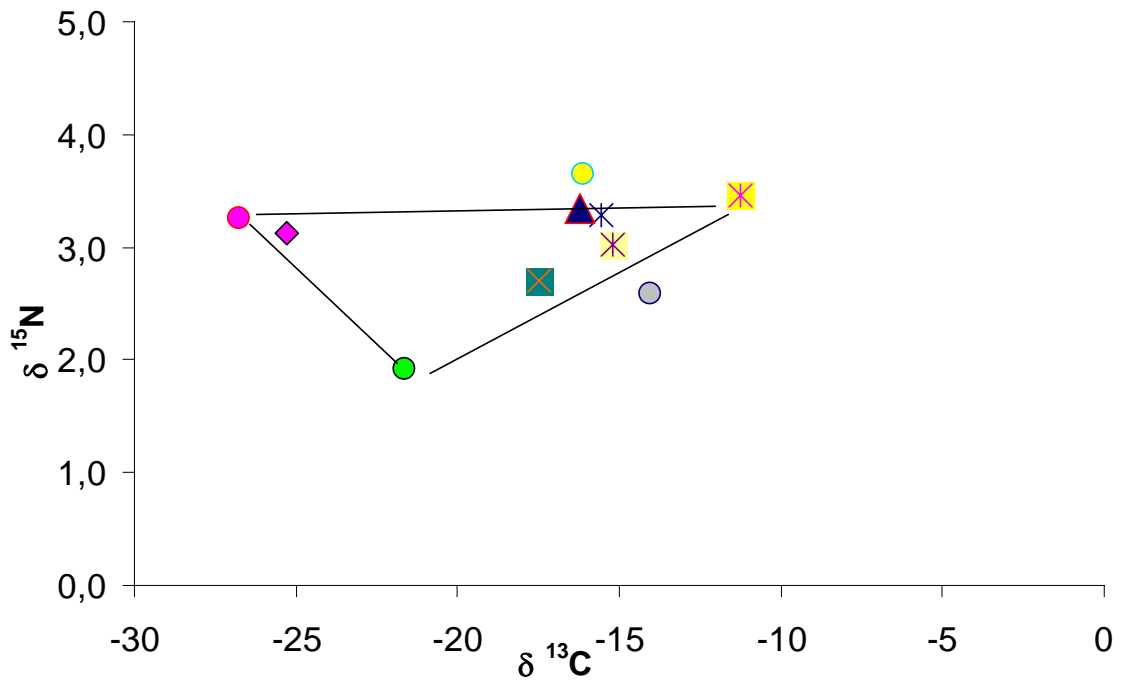
Sardina del Norte 20m fría 2007



Sardina del Norte 10 m cálida 2005

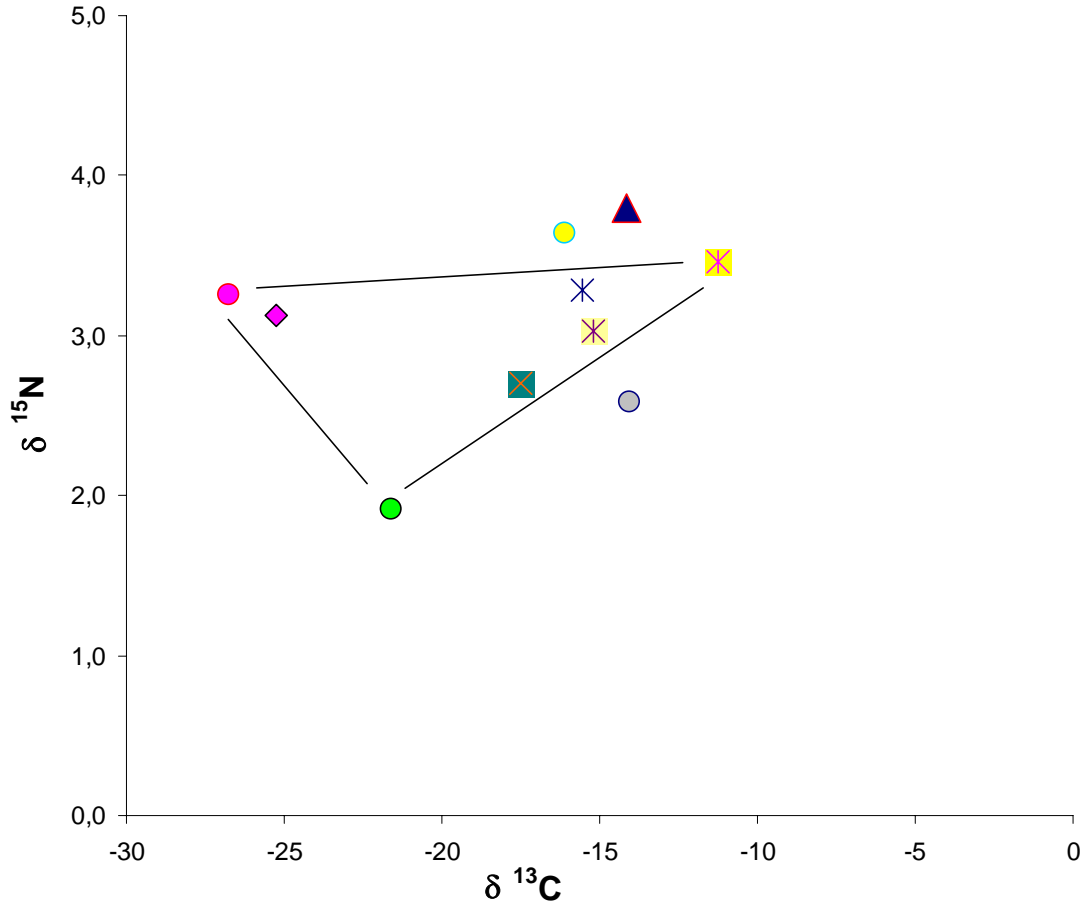


Sardina del Norte 20 m cálida 2005

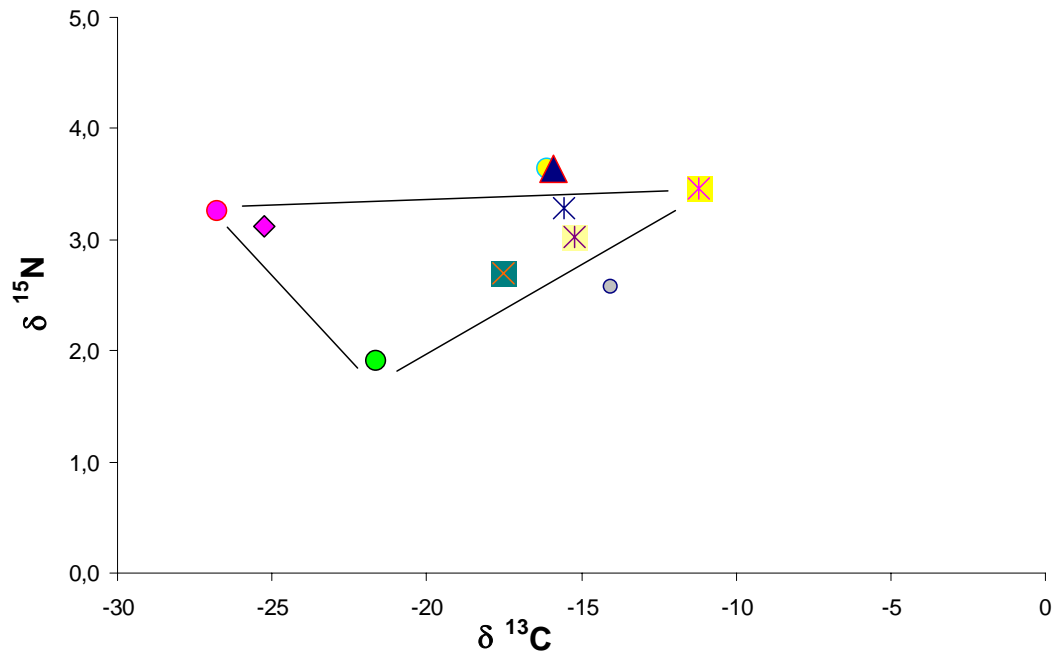


- | | | |
|----------------------------|---------------------------|----------------------|
| <i>Padina pavonica</i> | <i>Colpomenia sinuosa</i> | <i>Dictyota spp</i> |
| <i>Halopteris filicina</i> | <i>Crouania attenuata</i> | <i>Laurencia spp</i> |
| <i>Lobophora variegata</i> | <i>Asparagopsis spp</i> | <i>Jania spp</i> |
| <i>D. antillarum</i> | | |

Sardina 10m cálida 2006



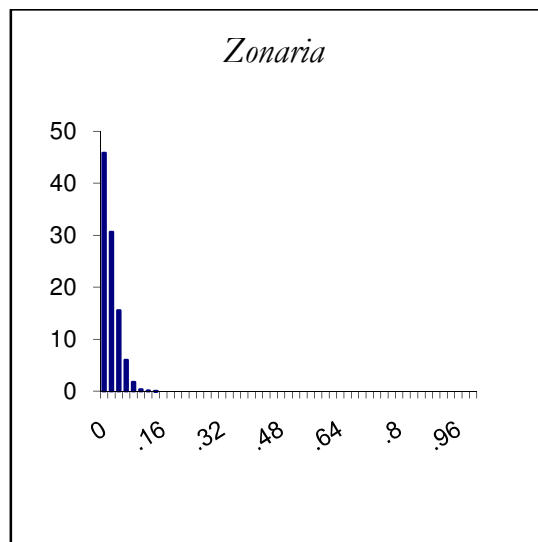
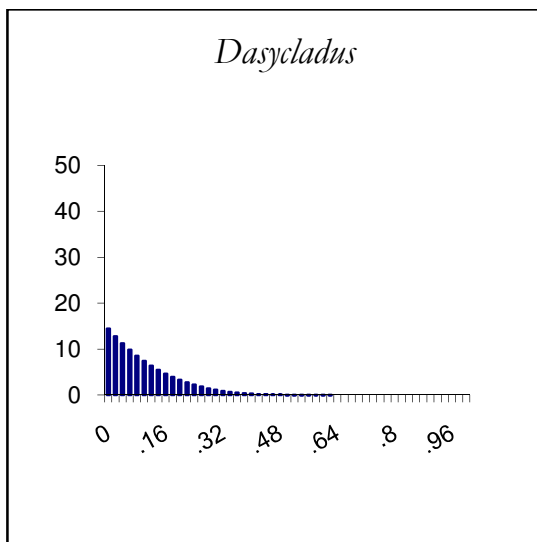
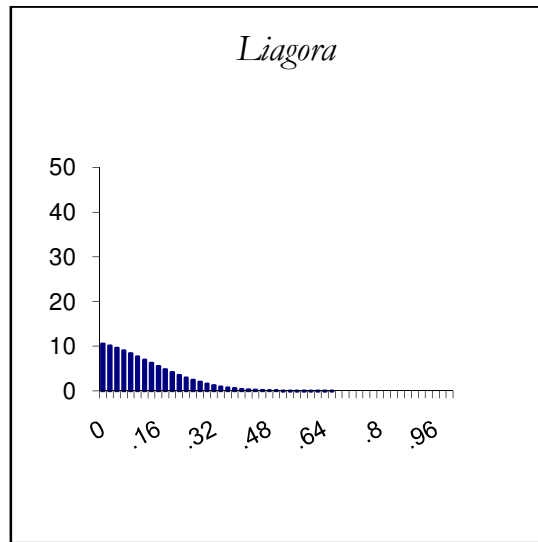
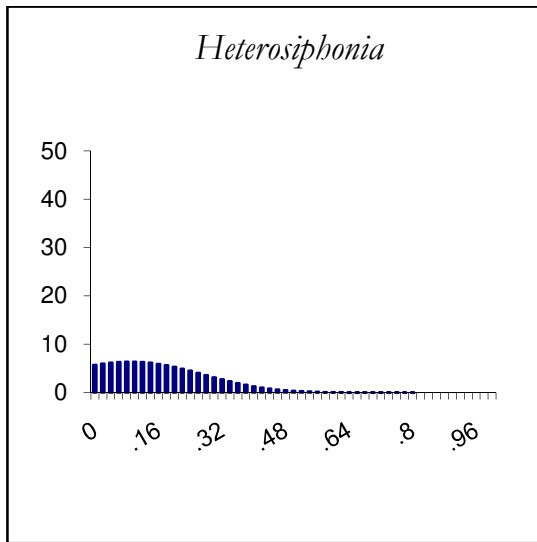
Sardina 20 m cálida 2006



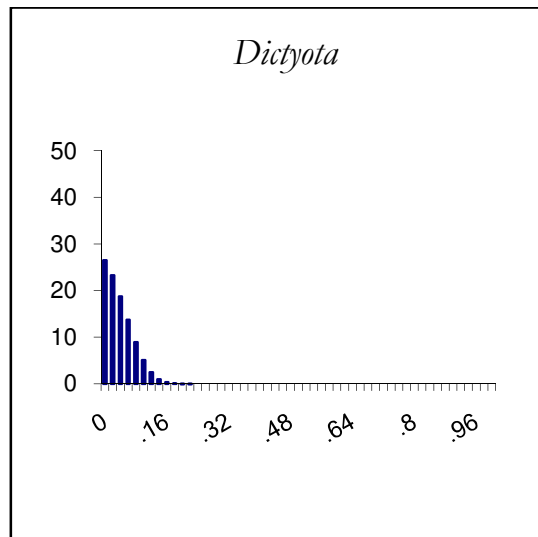
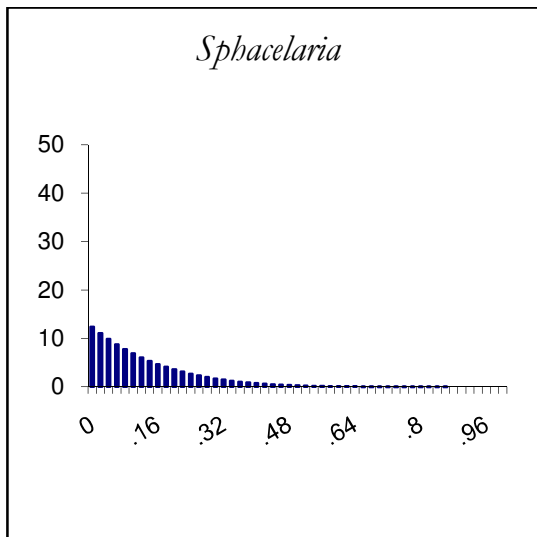
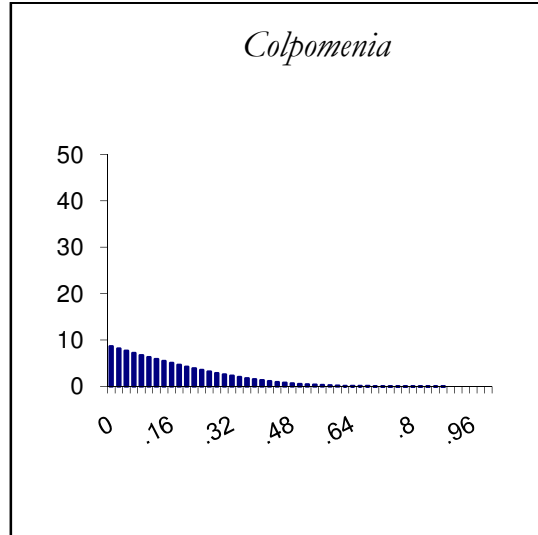
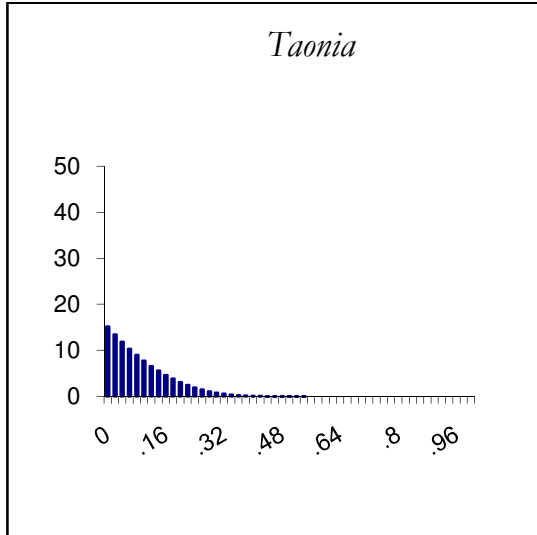
- | | | |
|----------------------------|---------------------------|----------------------|
| <i>Padina pavonica</i> | <i>Colpomenia sinuosa</i> | <i>Dictyota spp</i> |
| <i>Halopterus filicina</i> | <i>Crouania attenuata</i> | <i>Laurencia spp</i> |
| <i>Lobophora variegata</i> | <i>Asparagopsis spp</i> | <i>Jania spp</i> |
| <i>D. antillarum</i> | | |

ANEXO 2

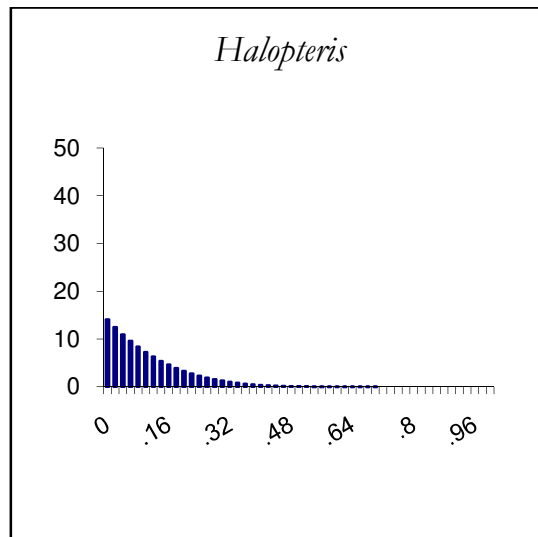
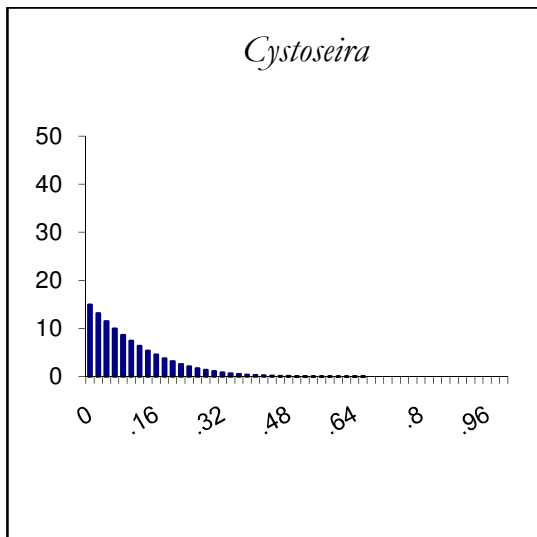
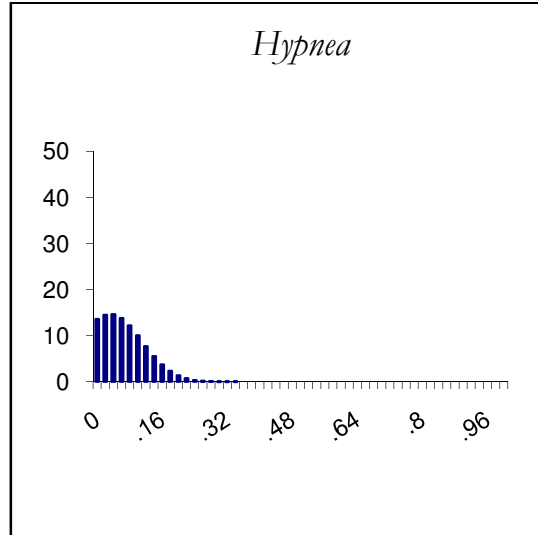
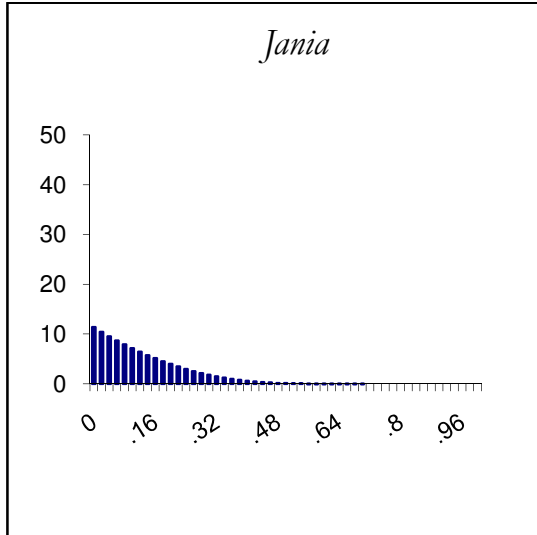
RISCO VERDE 5 m FRÍA 2005



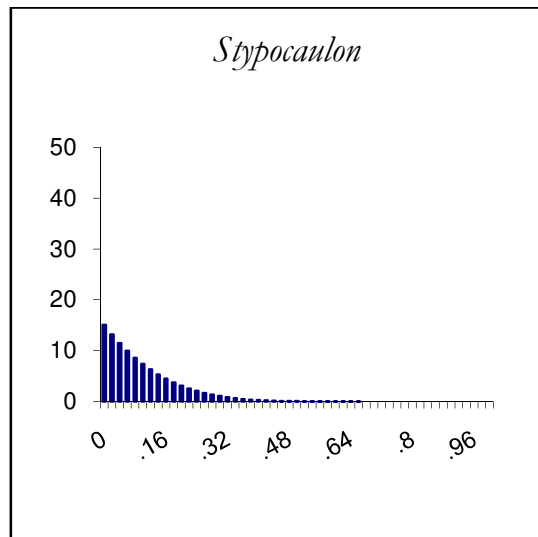
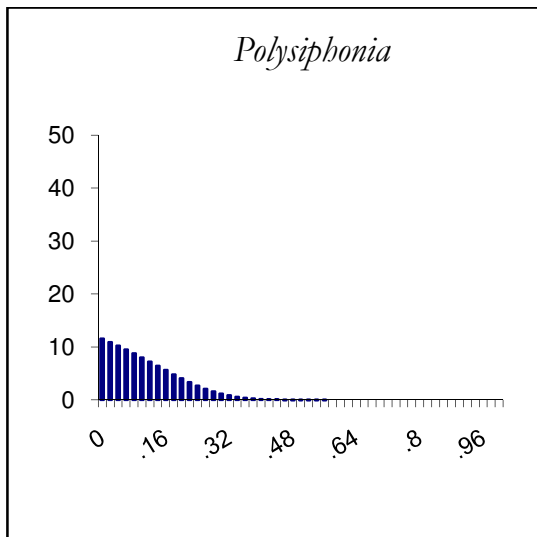
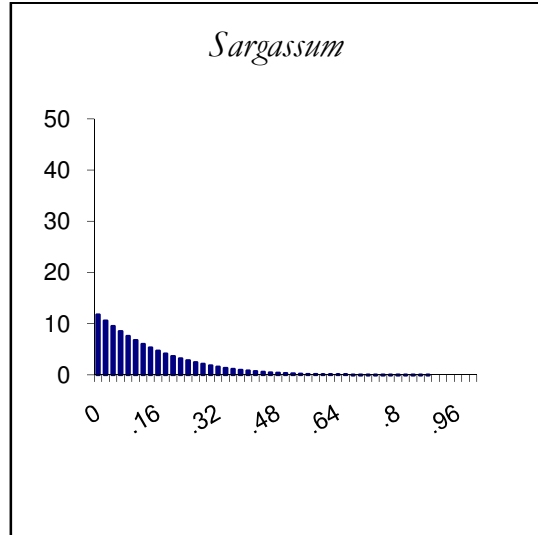
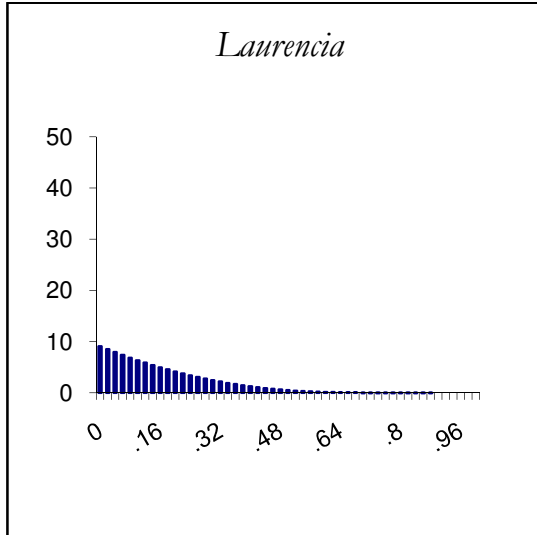
Risco Verde 5 m FRÍA 2005



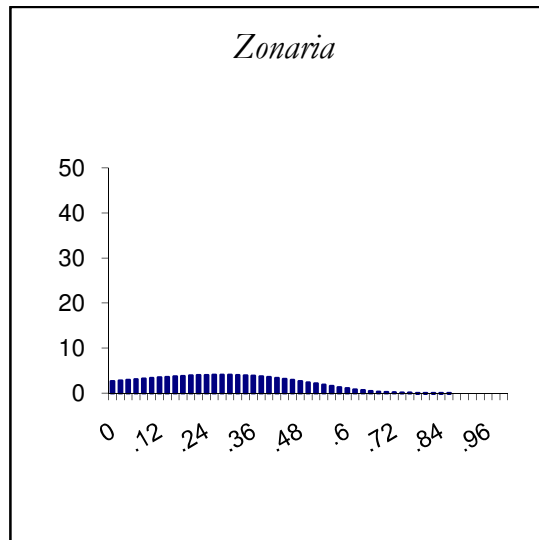
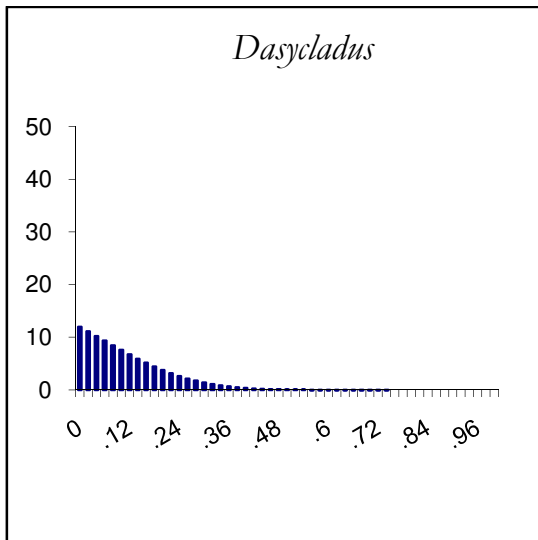
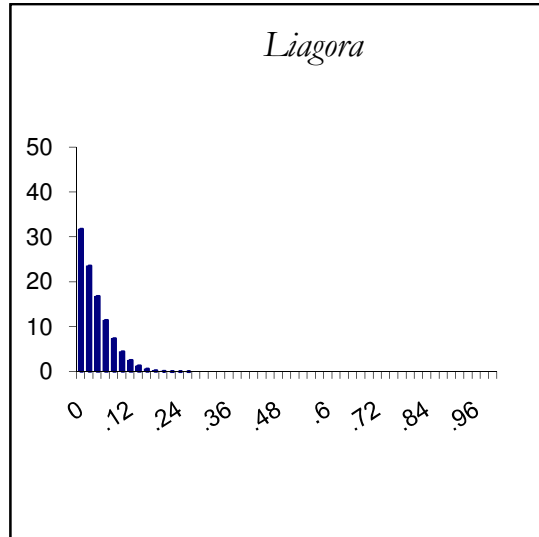
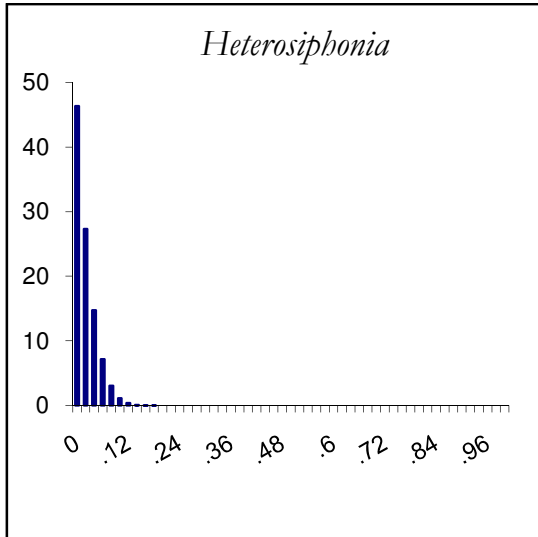
Risco Verde 5 m FRÍA 2005



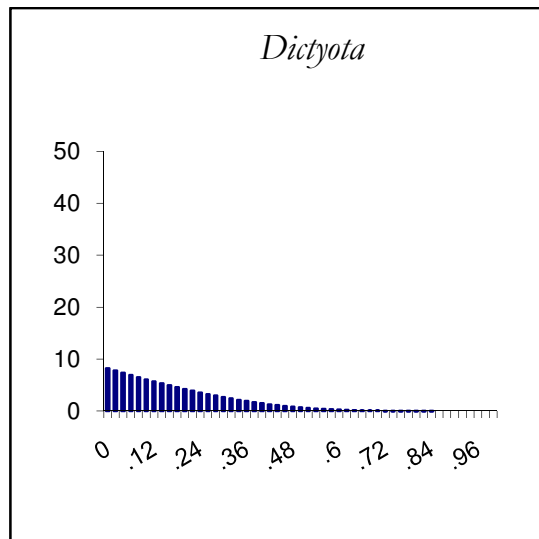
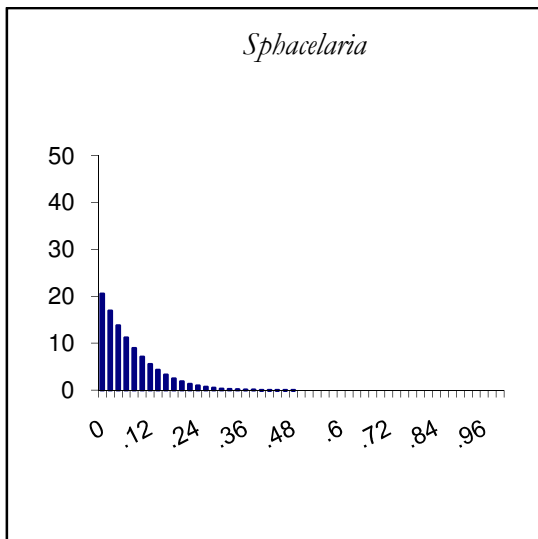
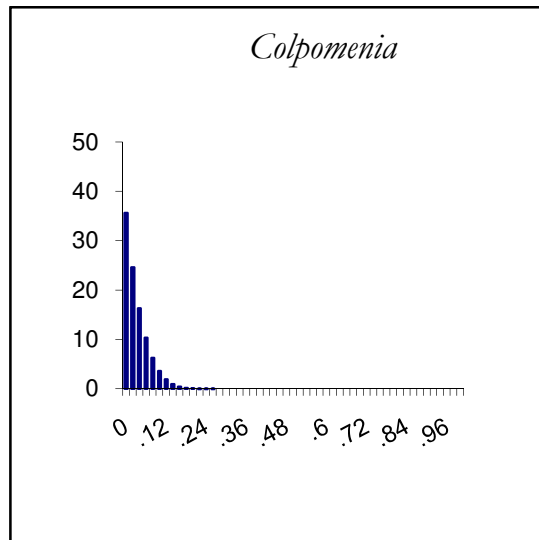
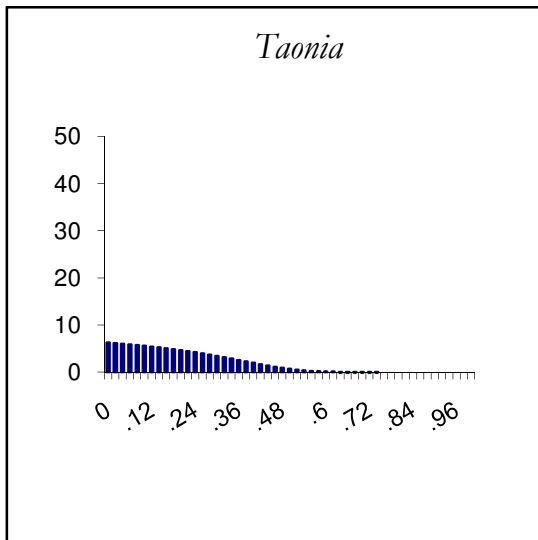
Risco Verde 5 m FRÍA 2005



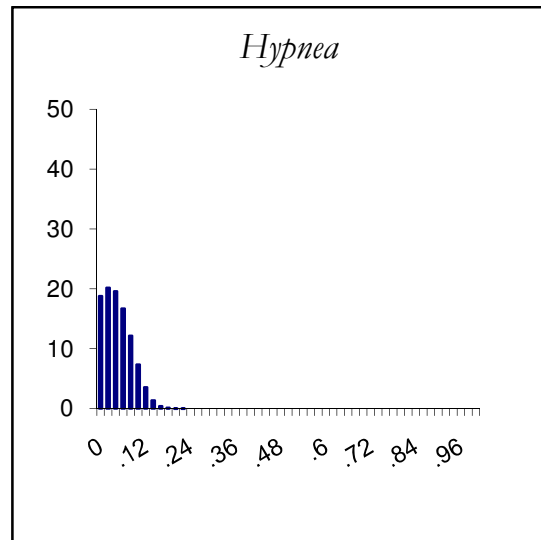
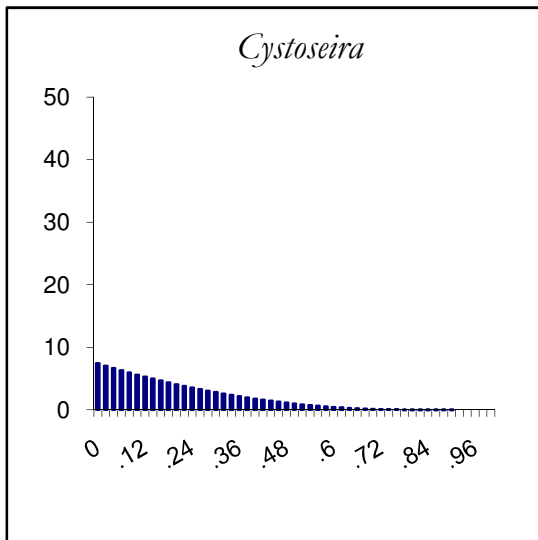
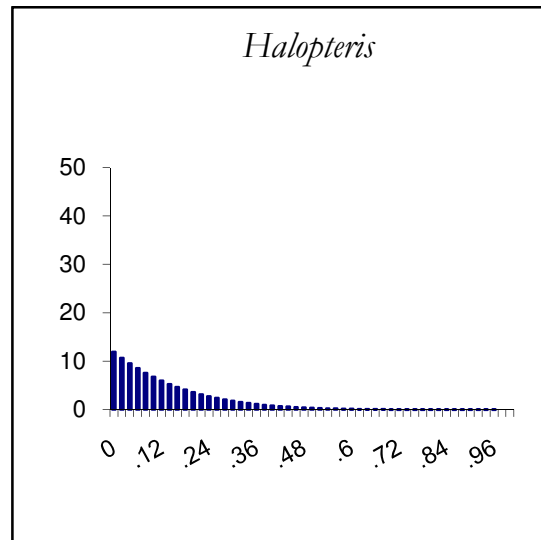
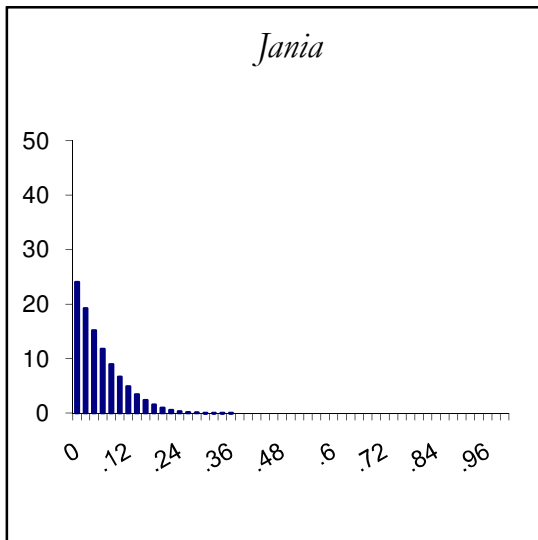
RISCO VERDE 10 m FRÍA 2005



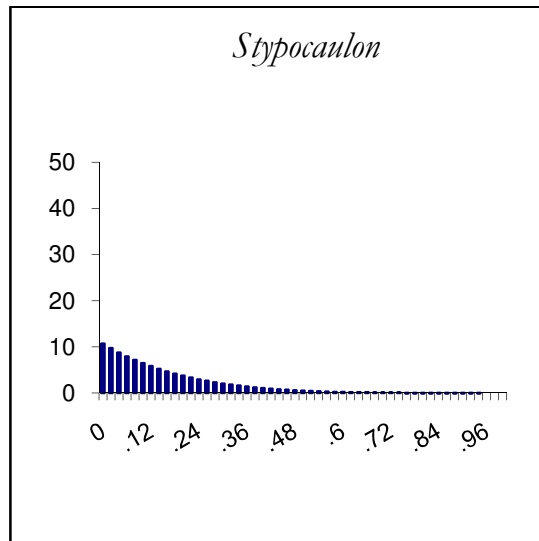
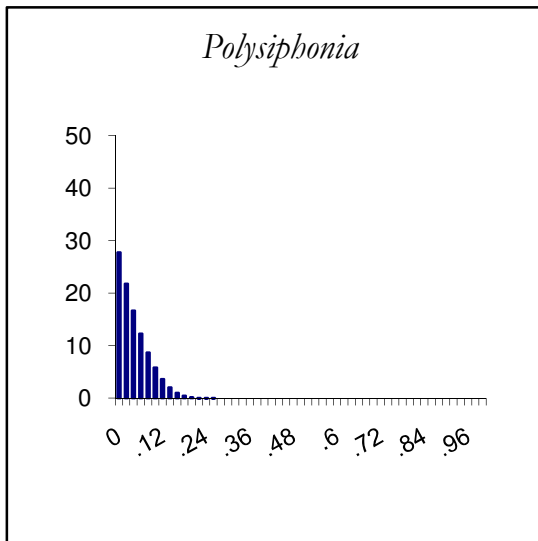
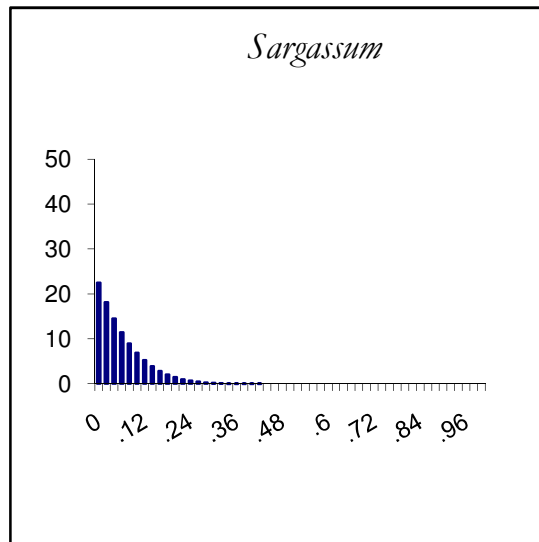
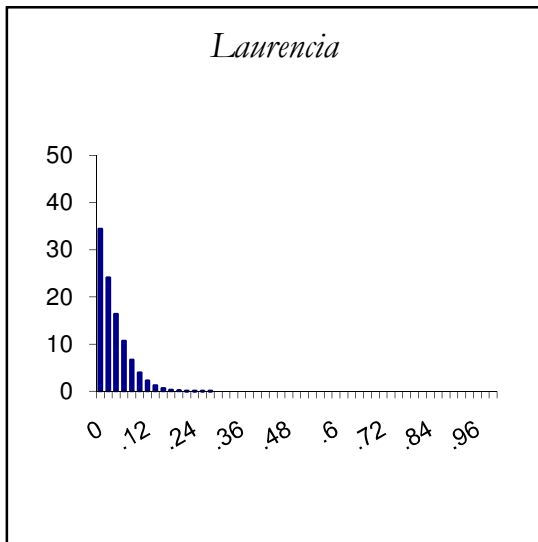
Risco Verde 10 m FRÍA 2005



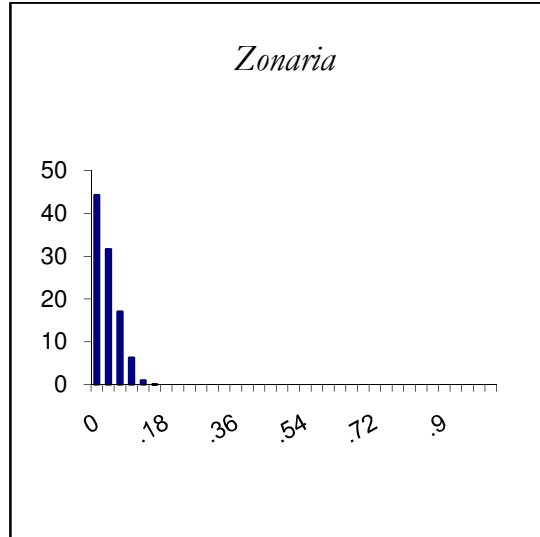
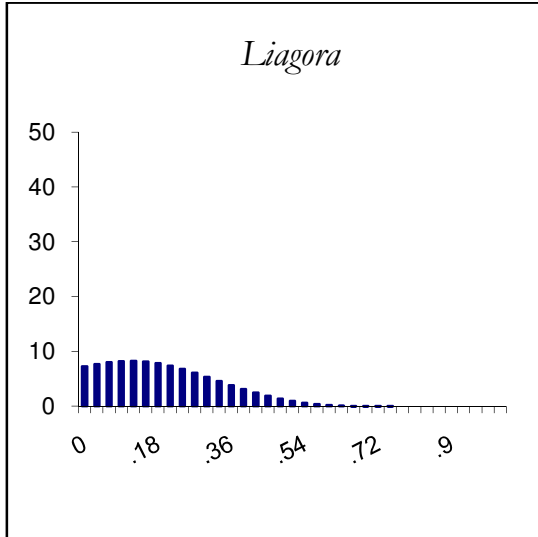
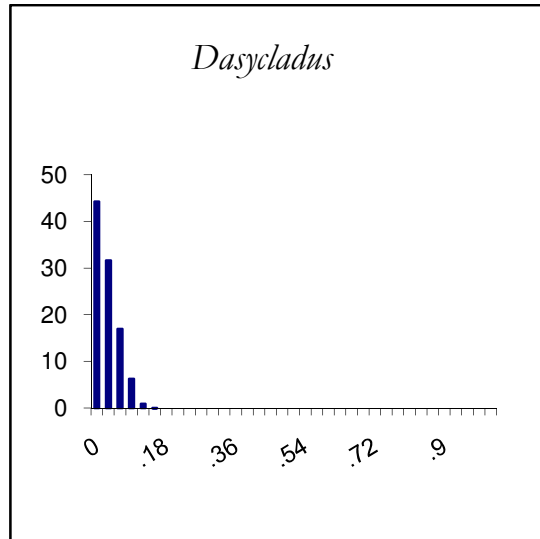
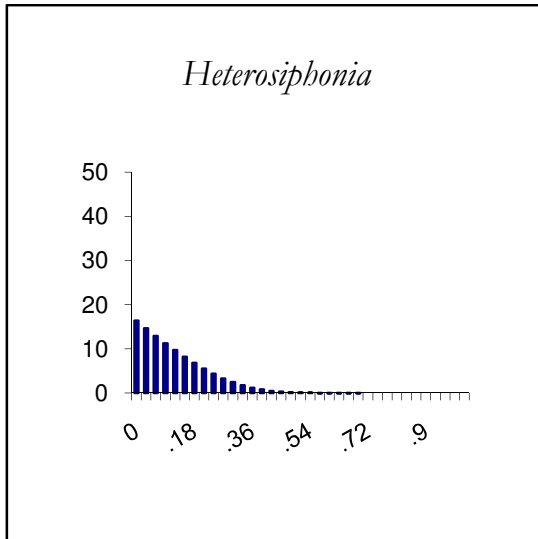
Risco Verde 10 m FRÍA 2005



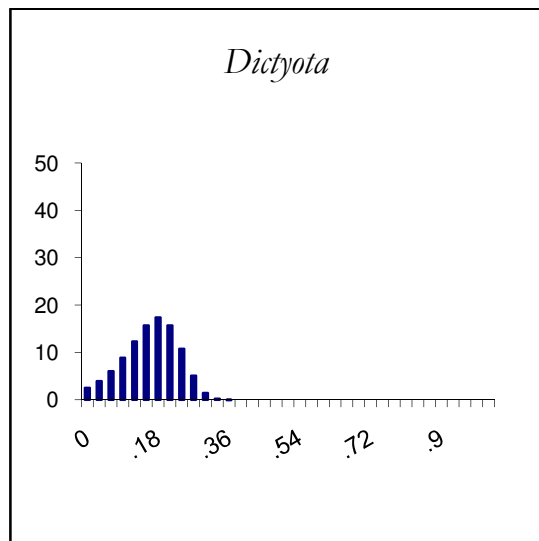
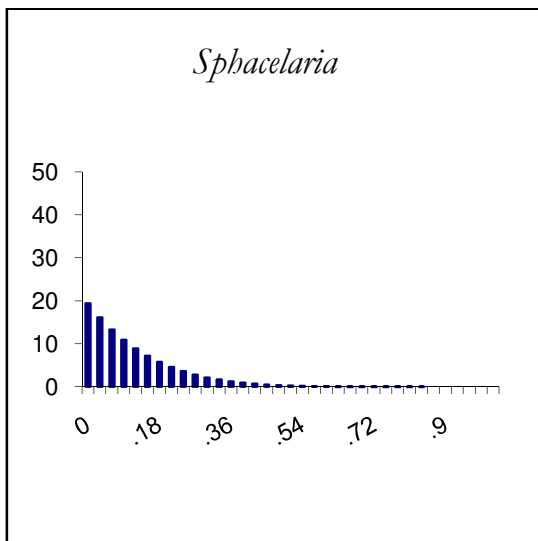
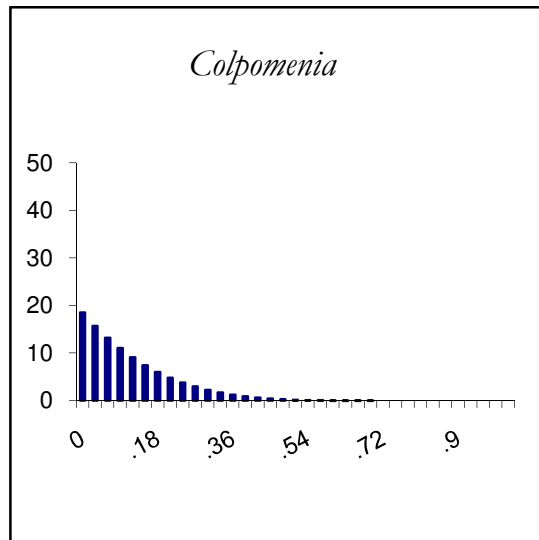
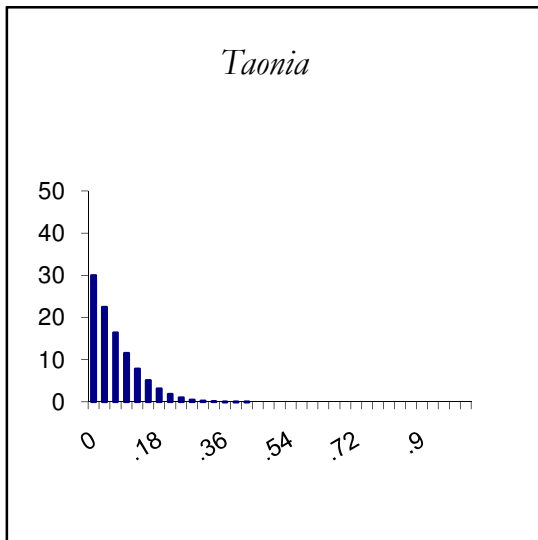
Risco Verde 10 m FRÍA 2005



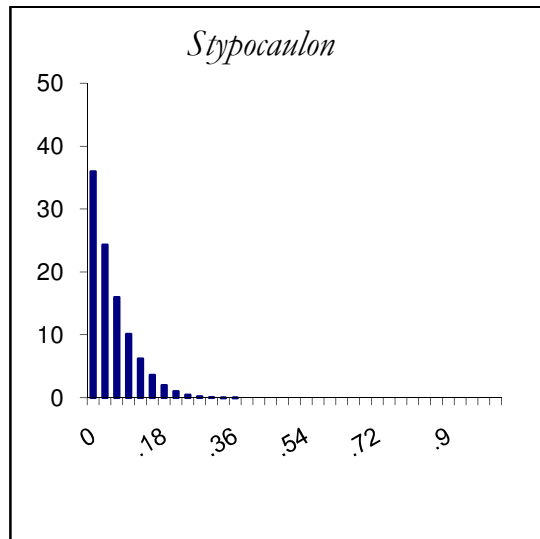
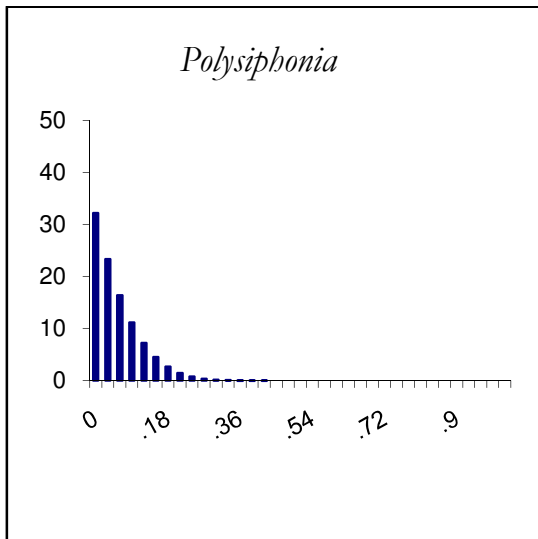
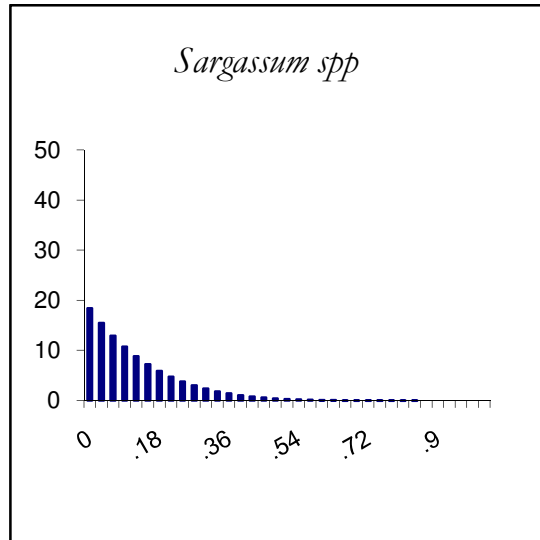
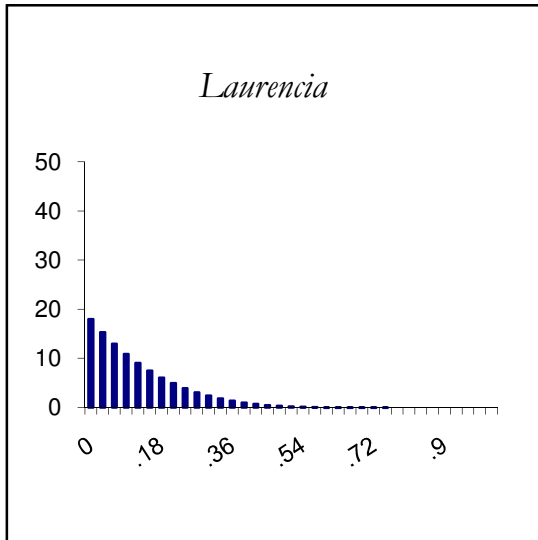
RISCO VERDE 5 m FRÍA 2006



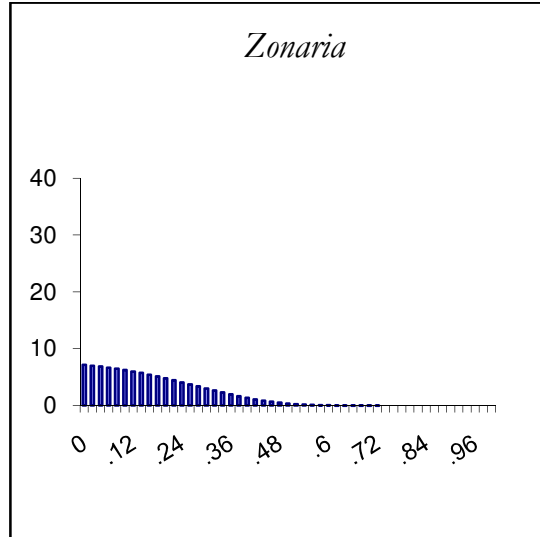
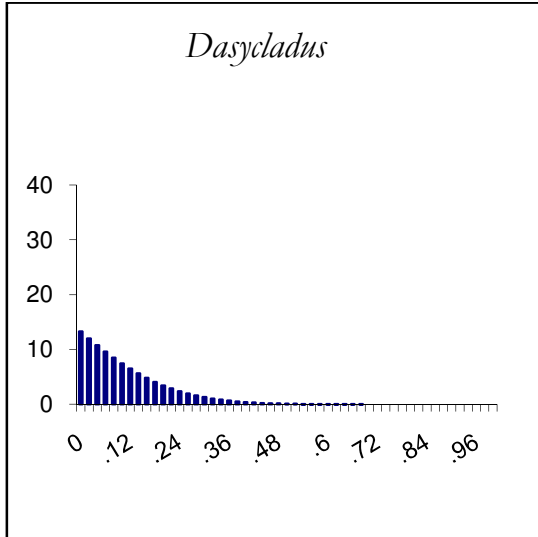
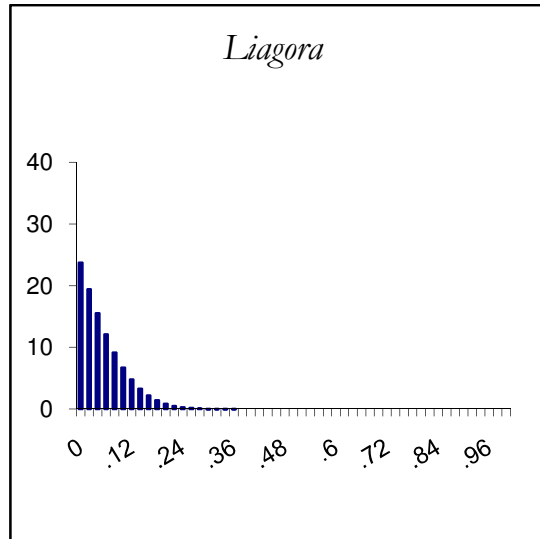
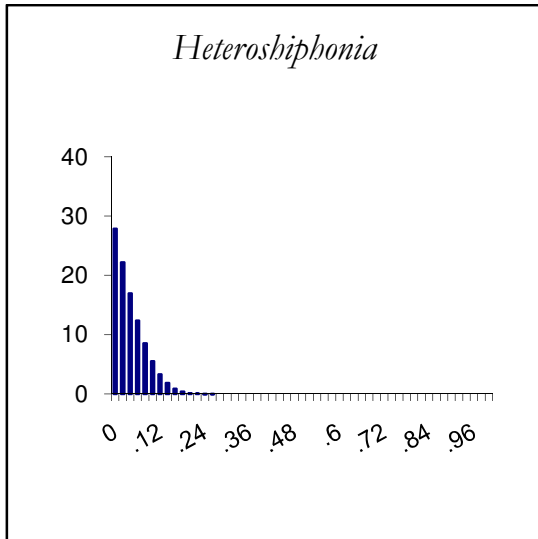
Risco Verde 5 m FRÍA 2006



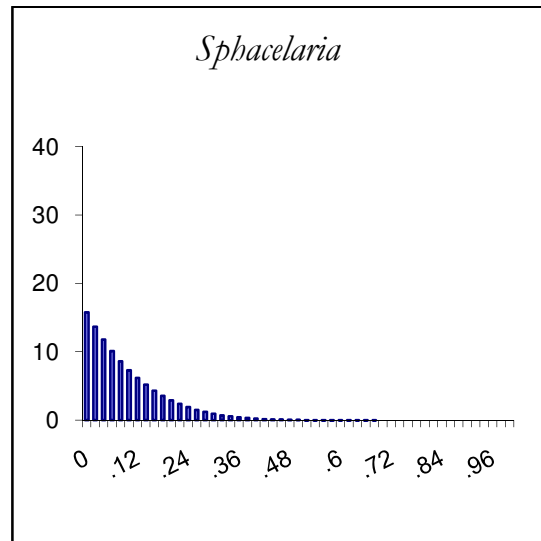
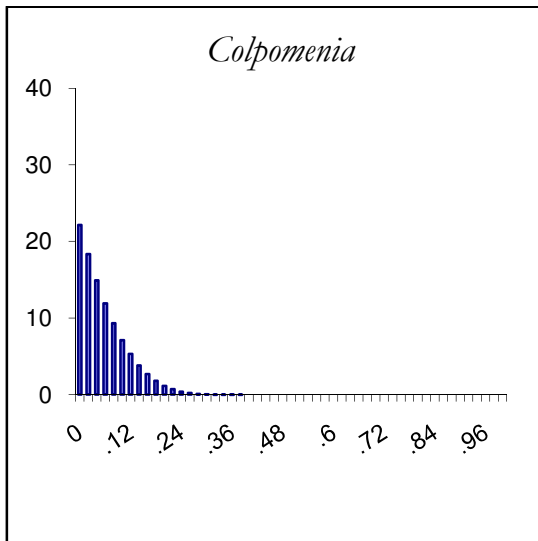
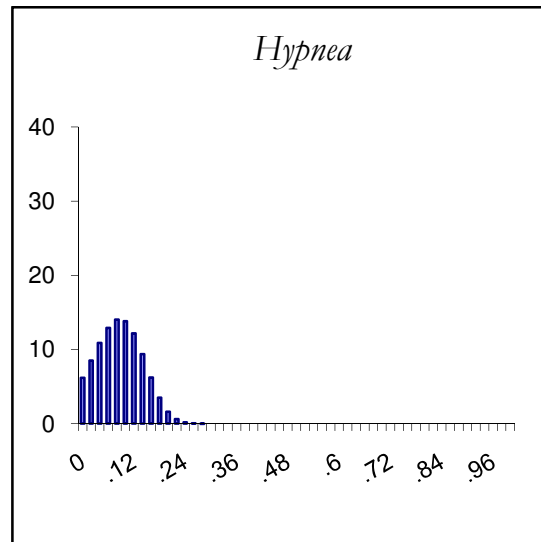
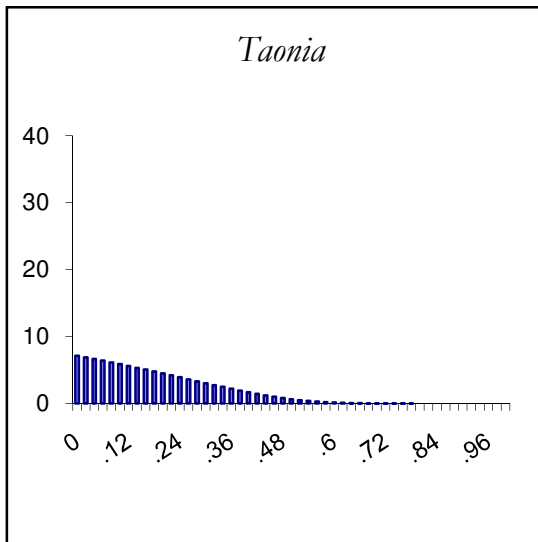
Risco Verde 5 m FRÍA 2006



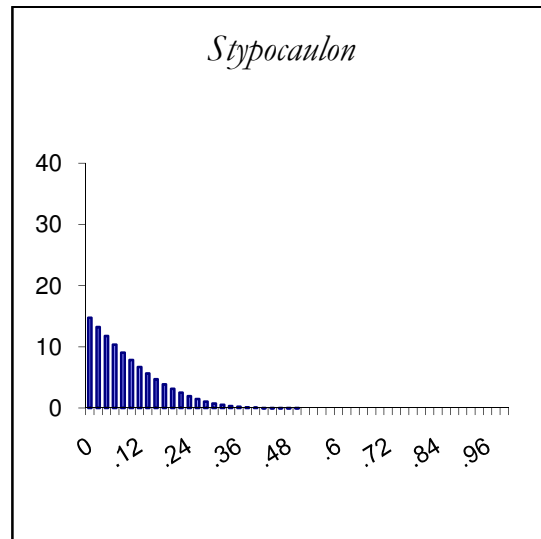
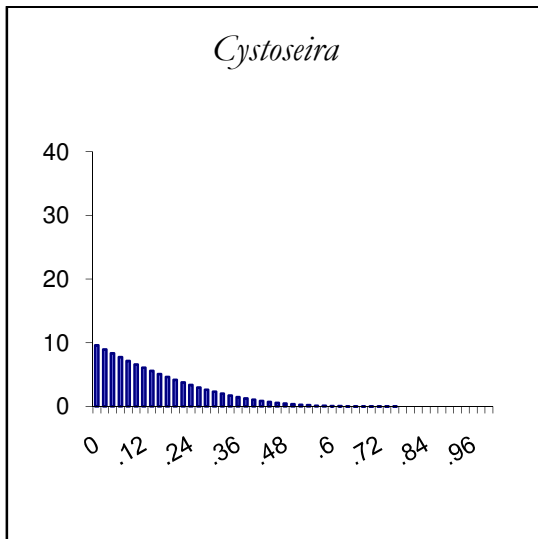
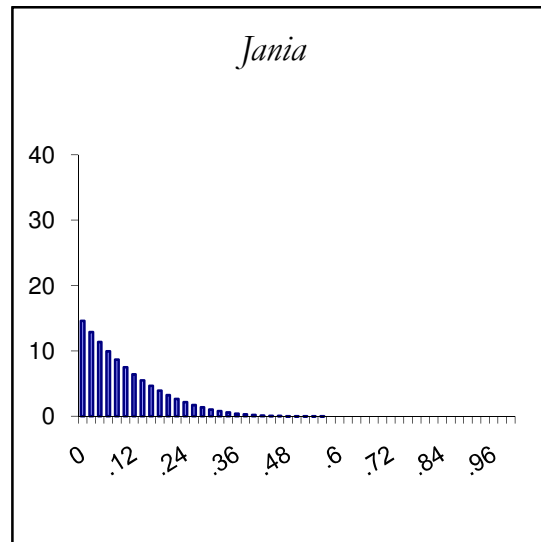
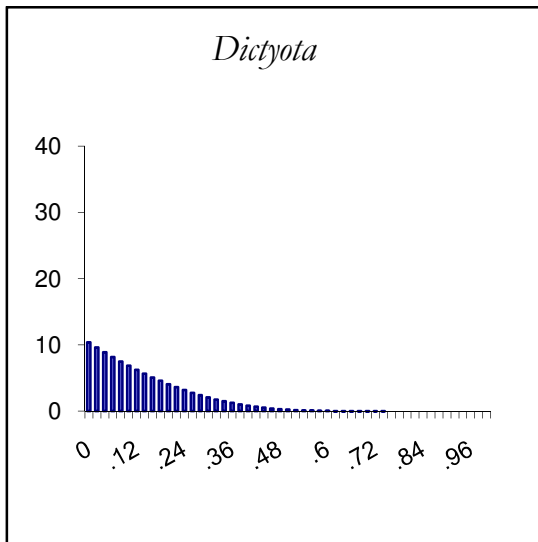
RISCO VERDE 10 m FRÍA 2006



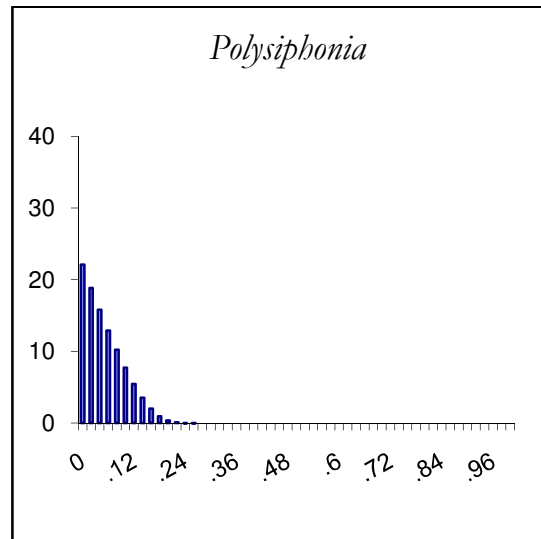
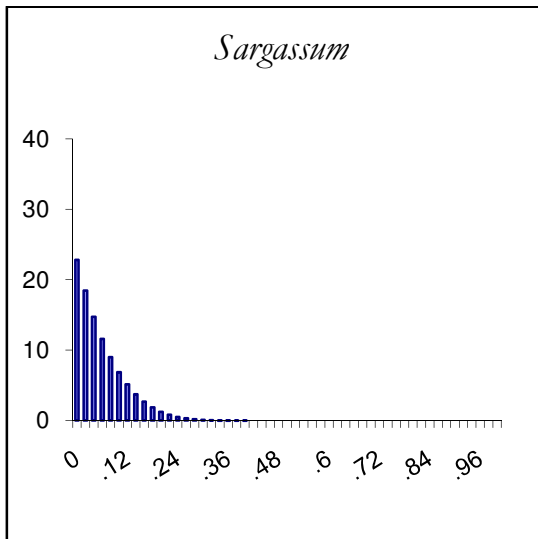
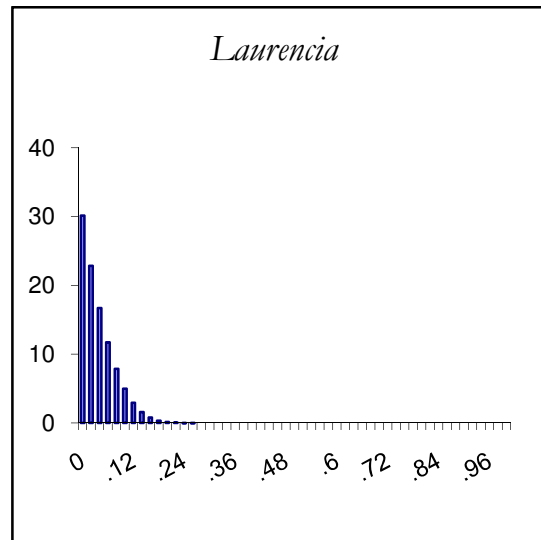
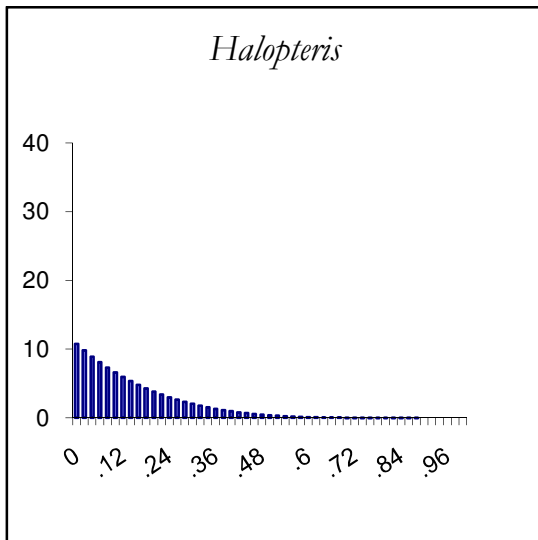
Risco Verde 10 m FRÍA 2006



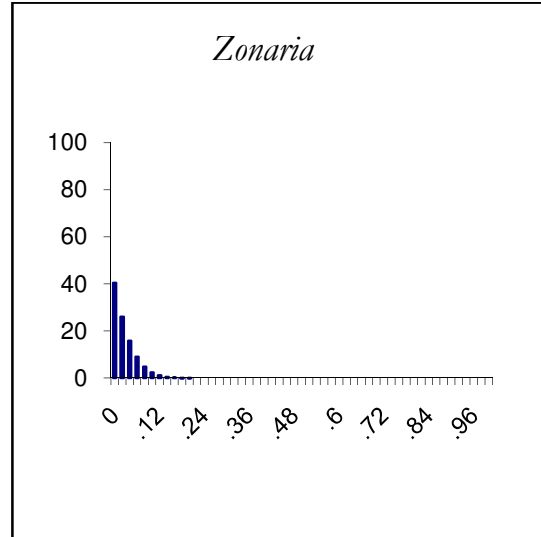
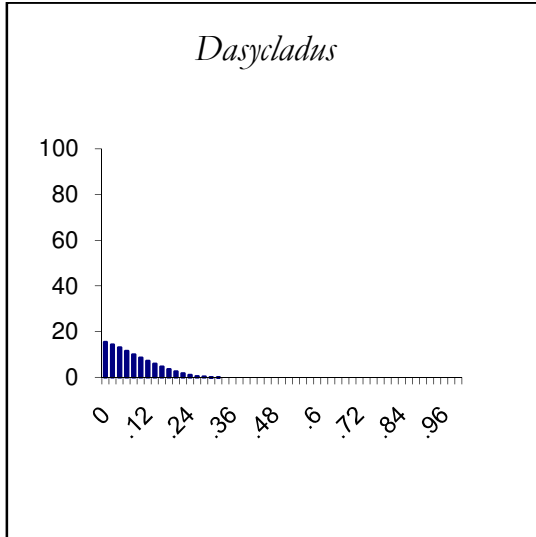
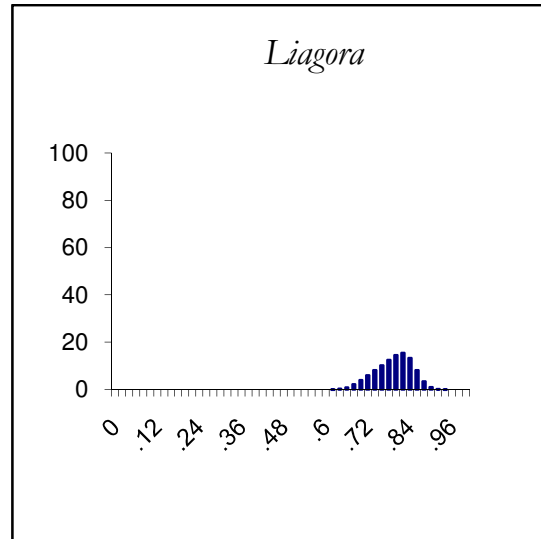
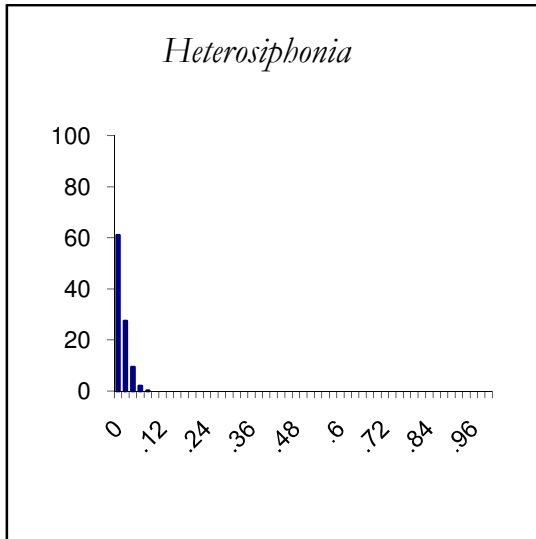
Risco Verde 10 m FRÍA 2006



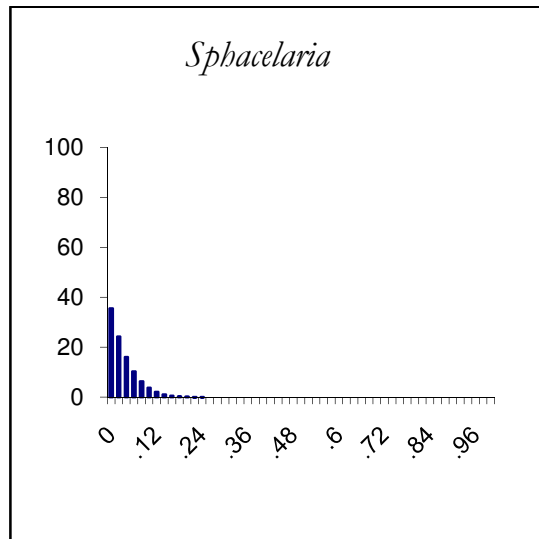
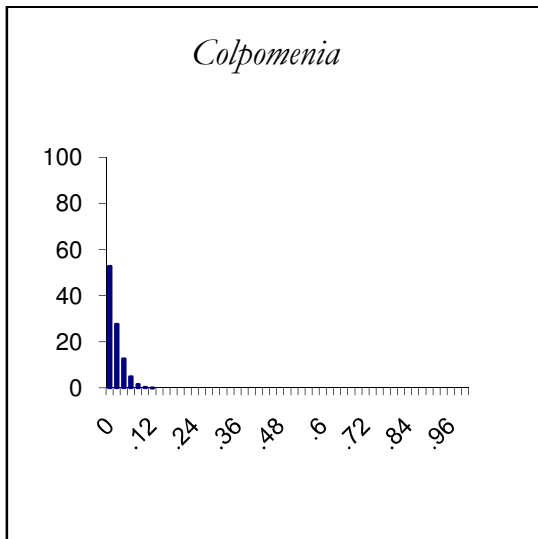
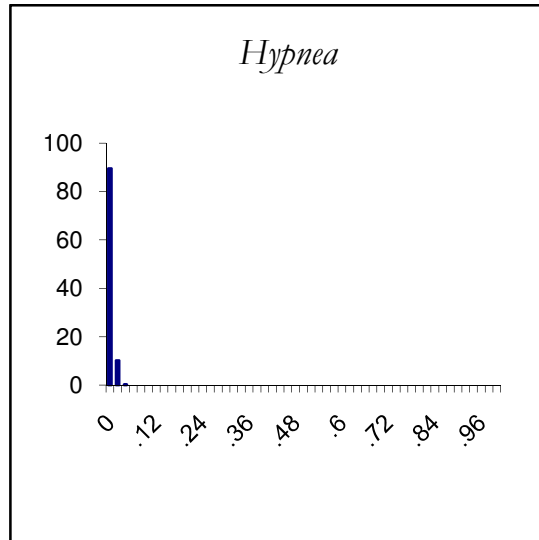
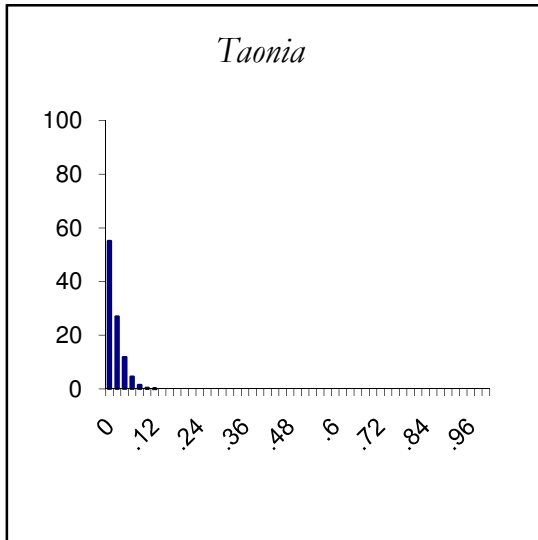
Risco Verde 10 m FRÍA 2006



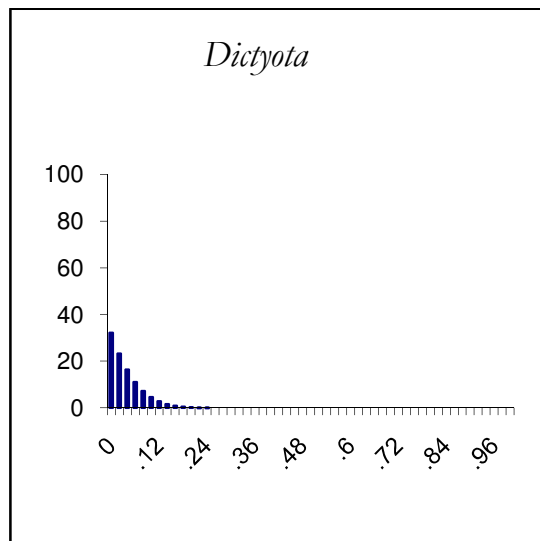
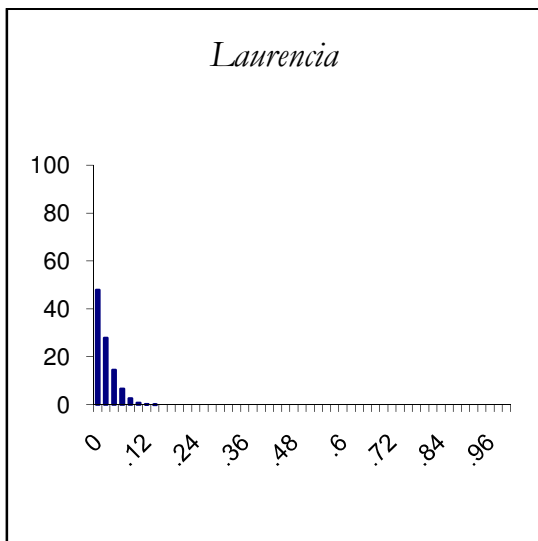
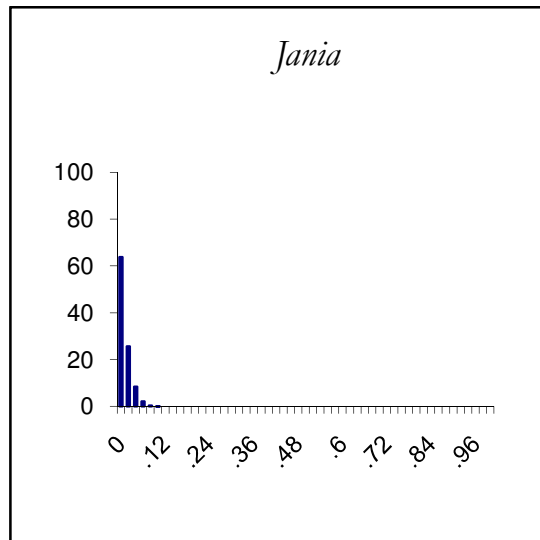
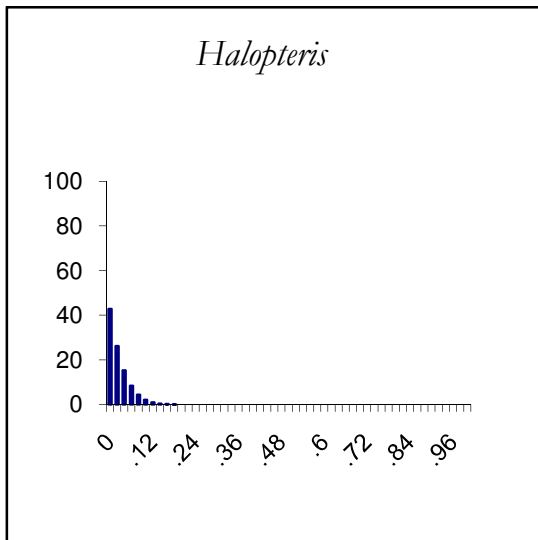
RISCO VERDE 5 m FRÍA 2007



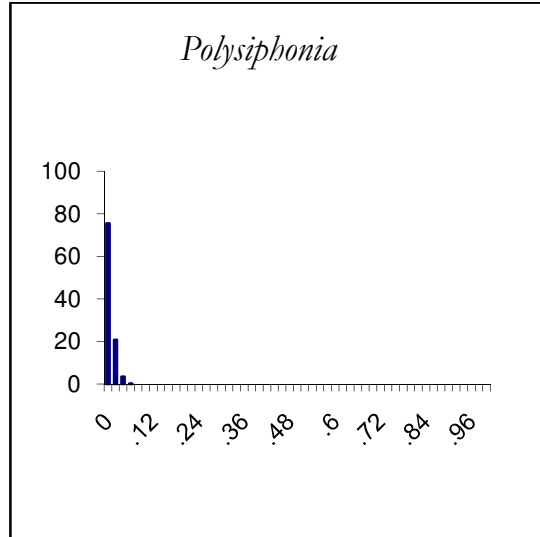
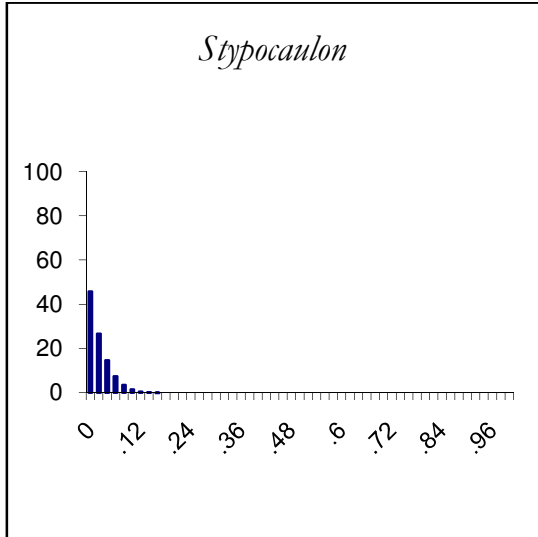
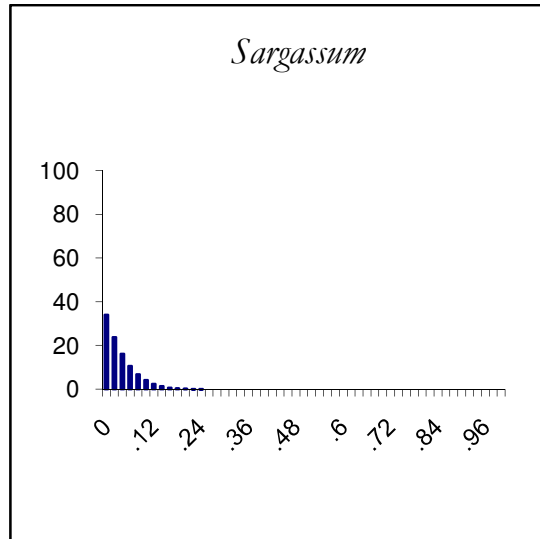
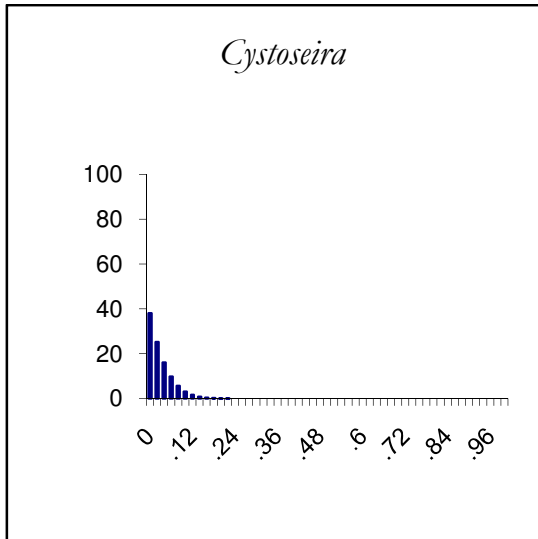
Risco Verde 5 m FRÍA 2007



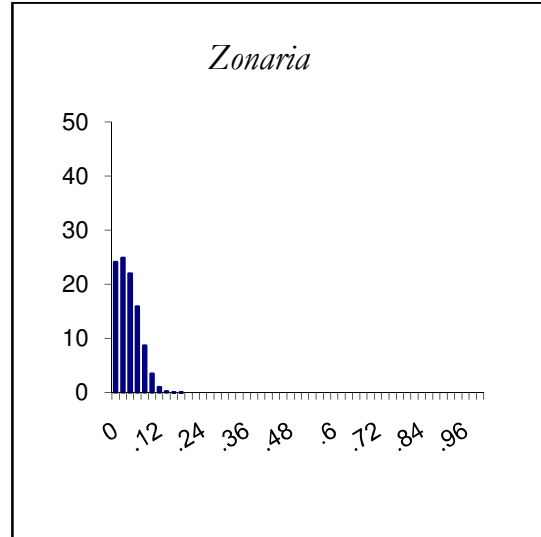
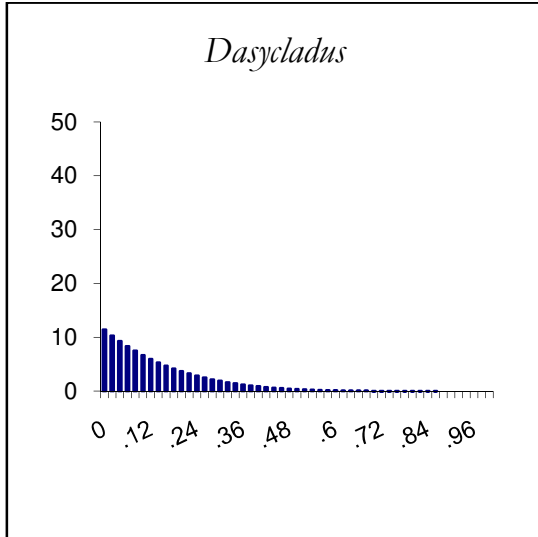
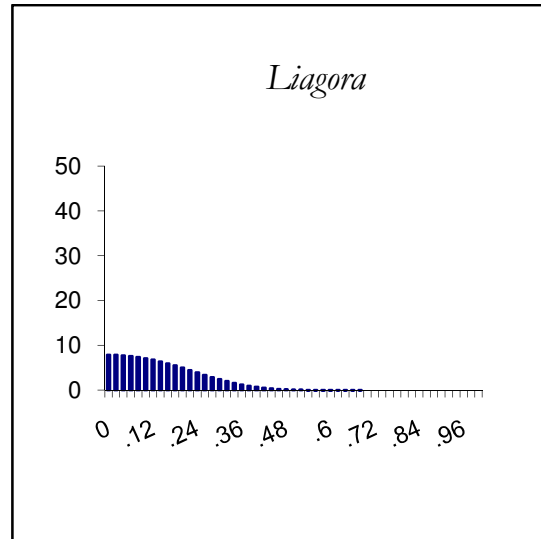
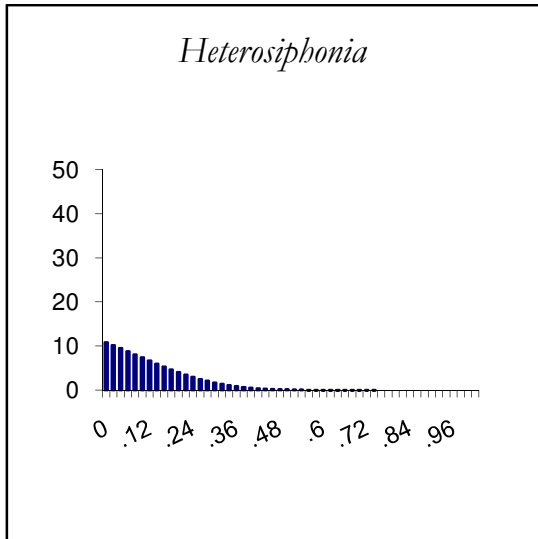
Risco Verde 5 m FRÍA 2007



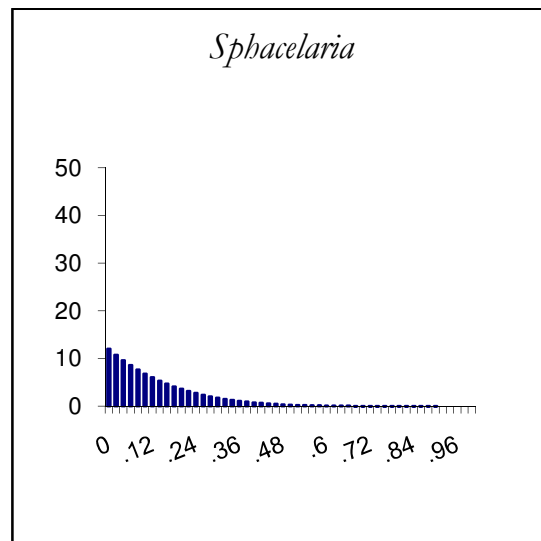
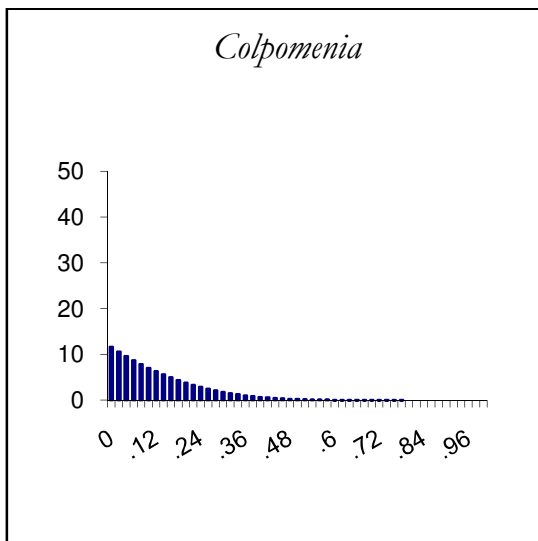
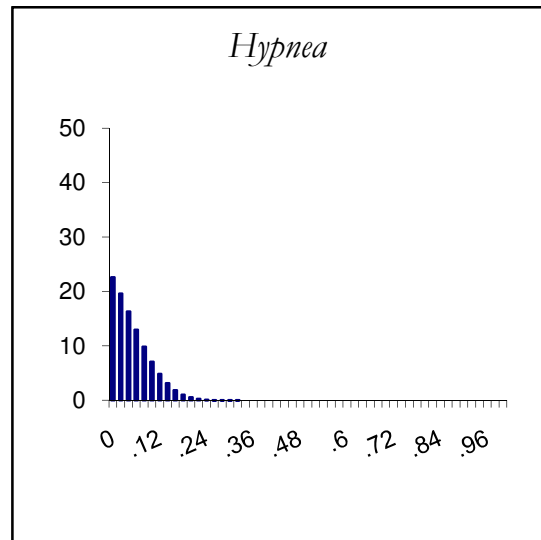
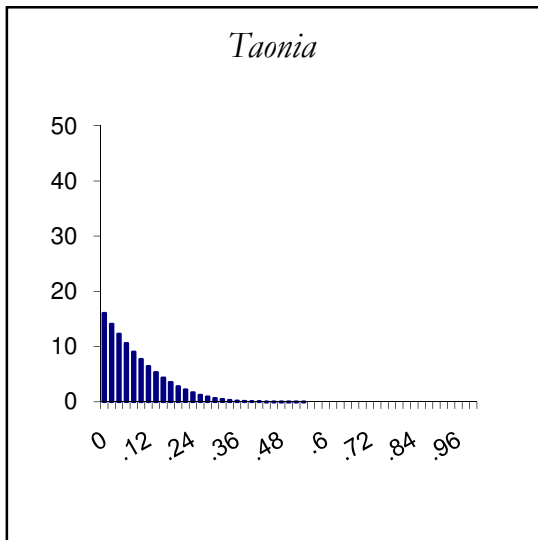
Risco Verde 5 m FRÍA 2007



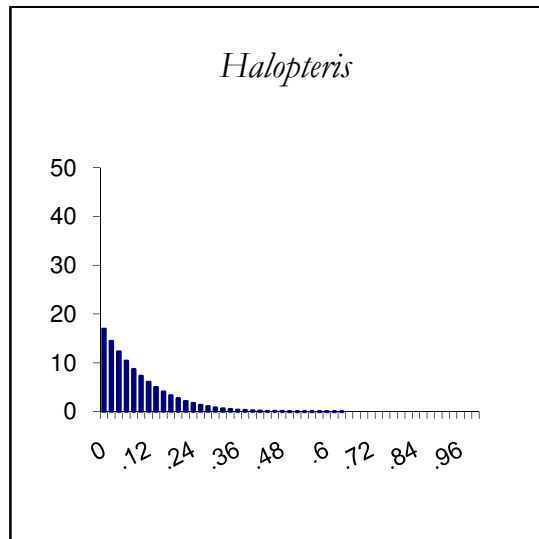
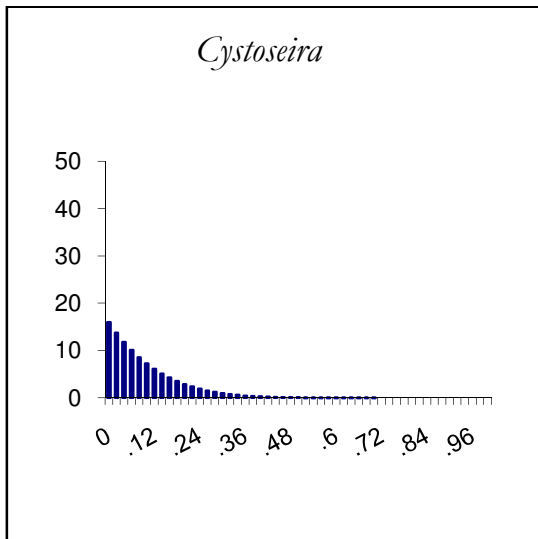
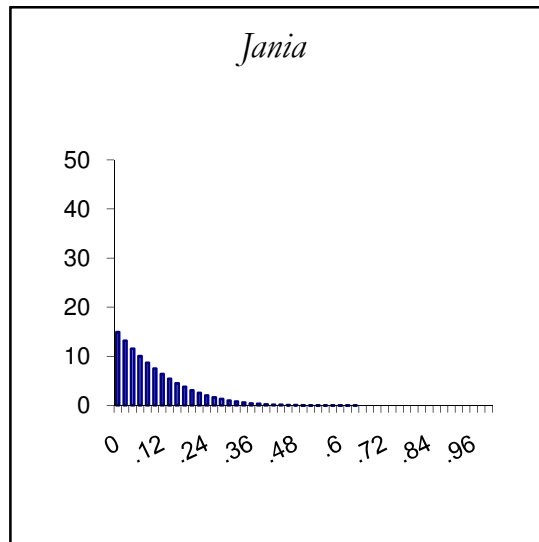
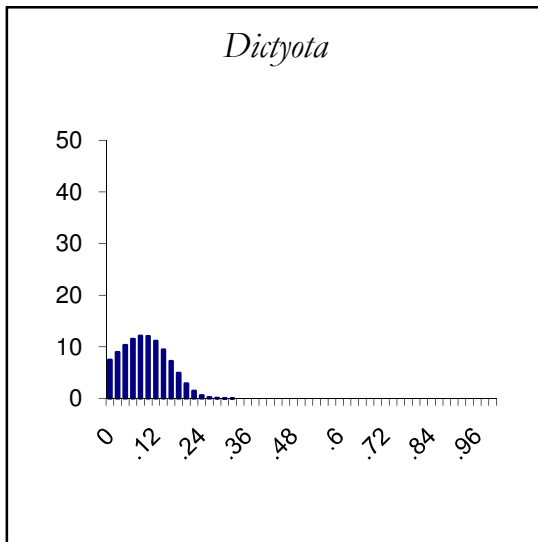
RISCO VERDE 10 m FRÍA 2007



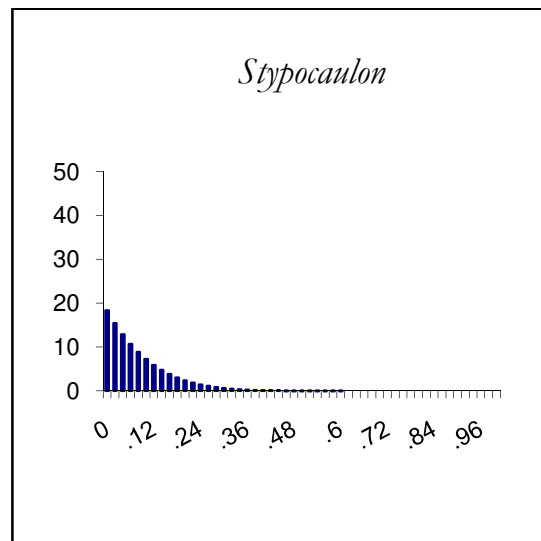
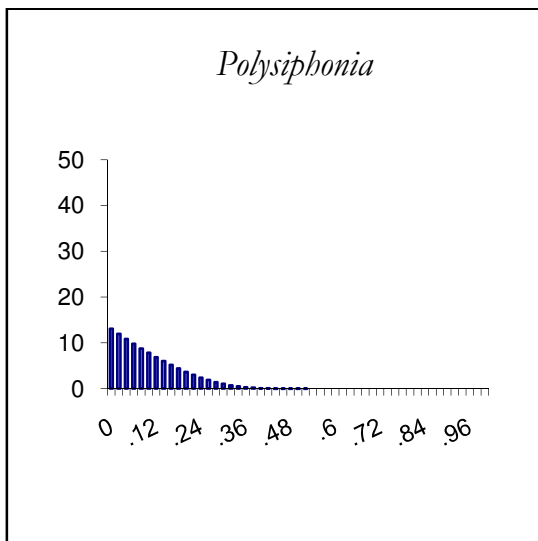
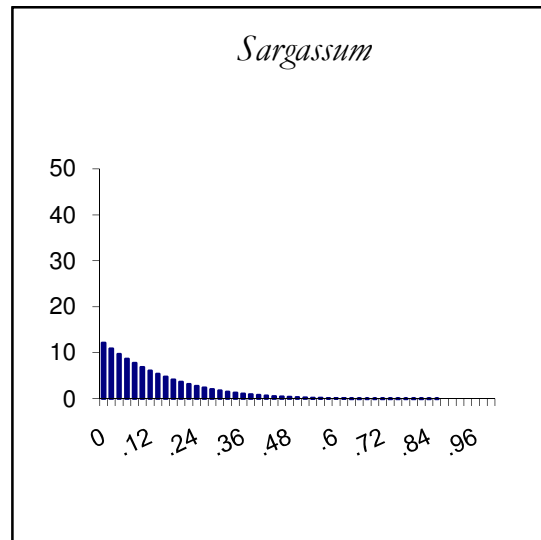
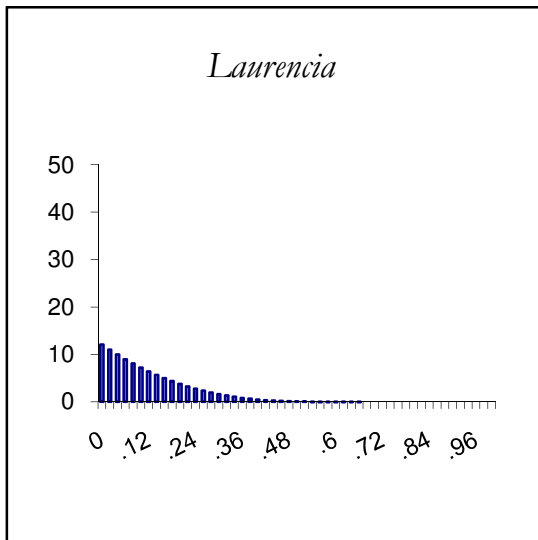
Risco Verde 10 m FRÍA 2007



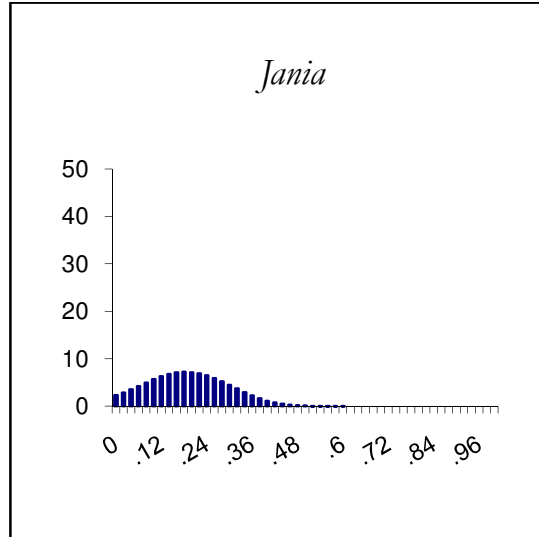
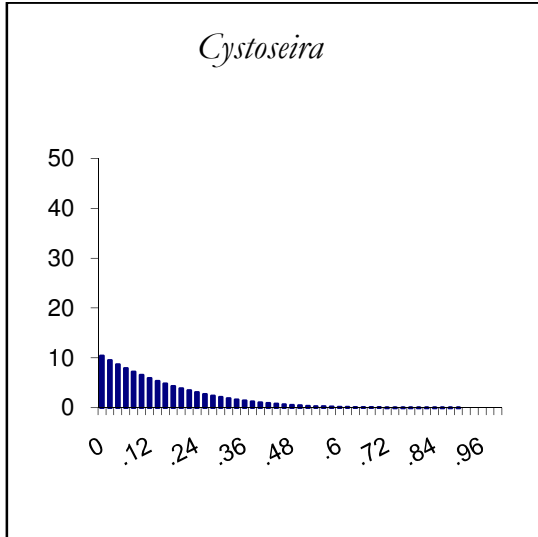
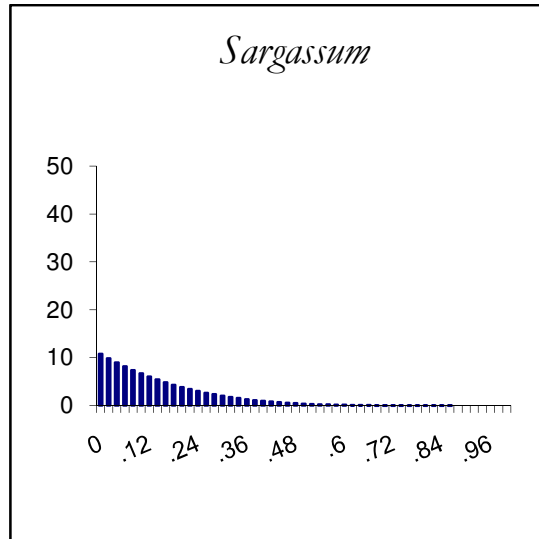
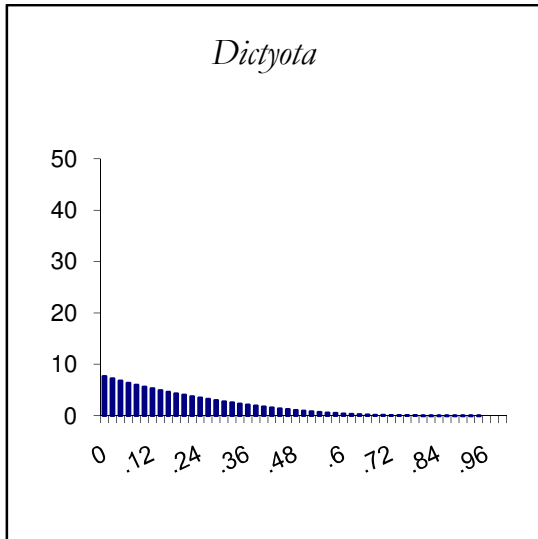
Risco Verde 10 m FRÍA 2007



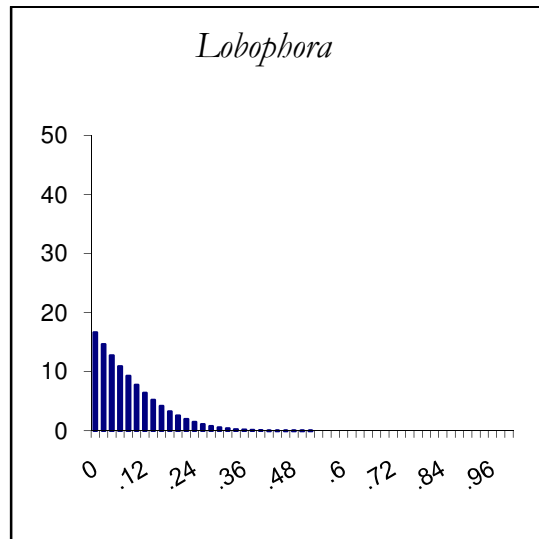
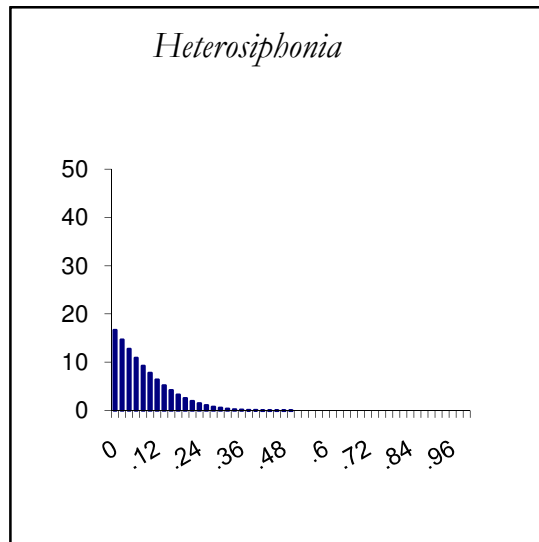
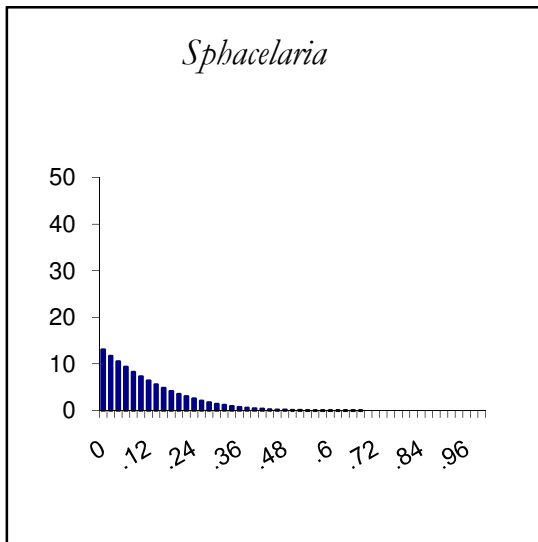
Risco Verde 10 m FRÍA 2007



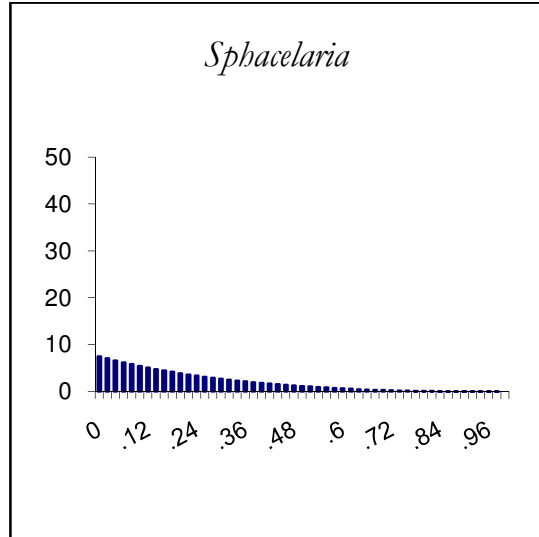
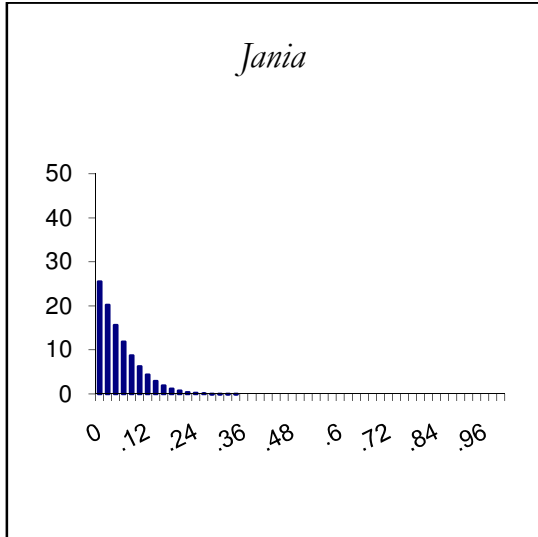
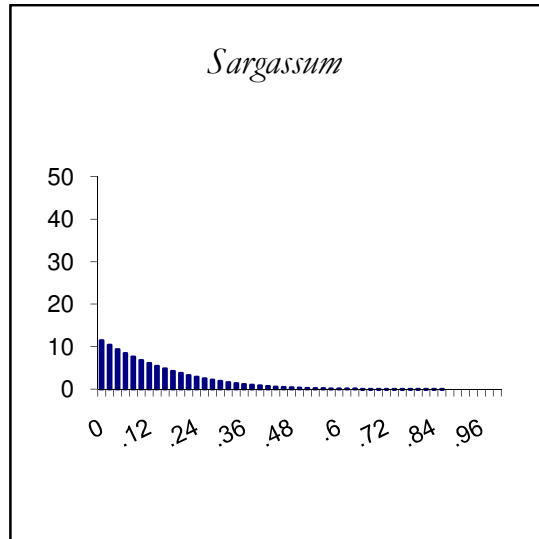
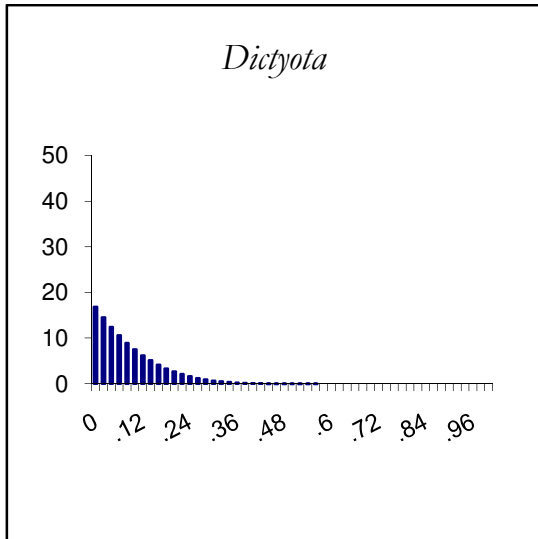
RISCO VERDE 5 m CÁLIDA 2005



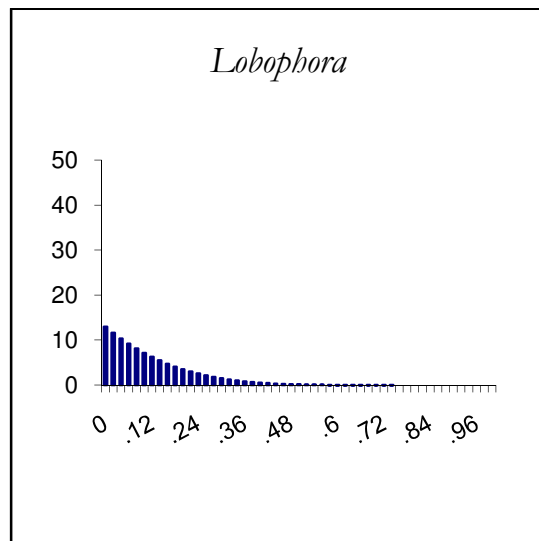
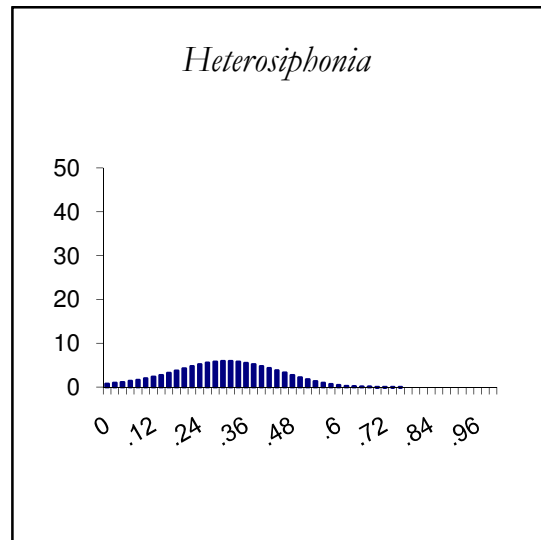
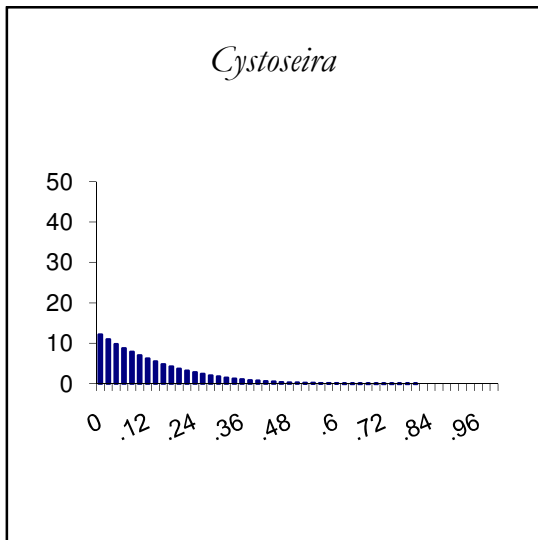
Risco Verde 5 m CÁLIDA 2005



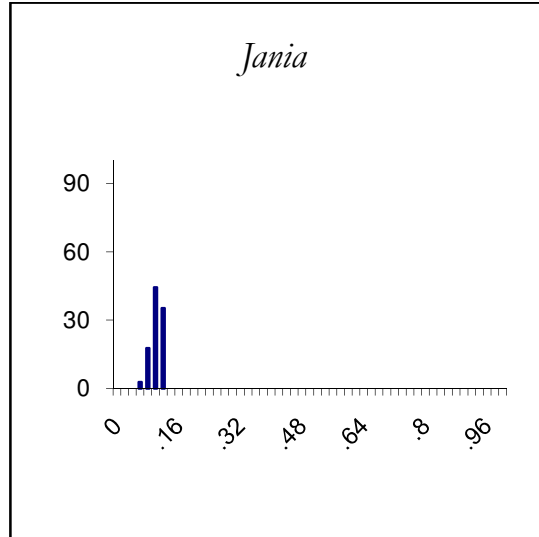
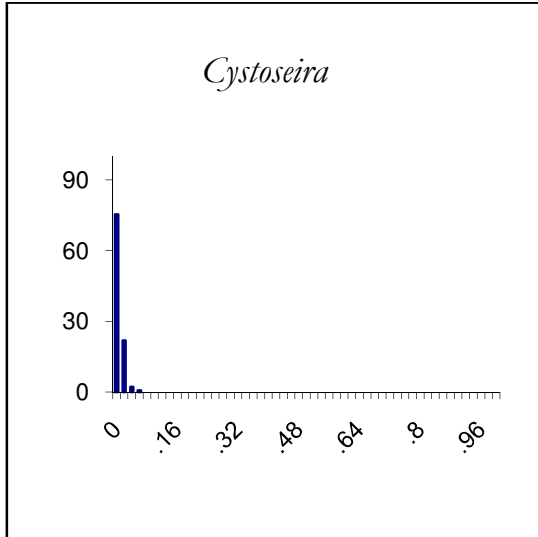
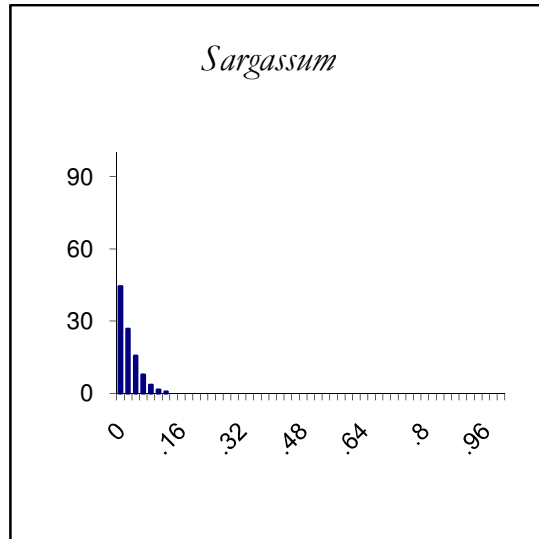
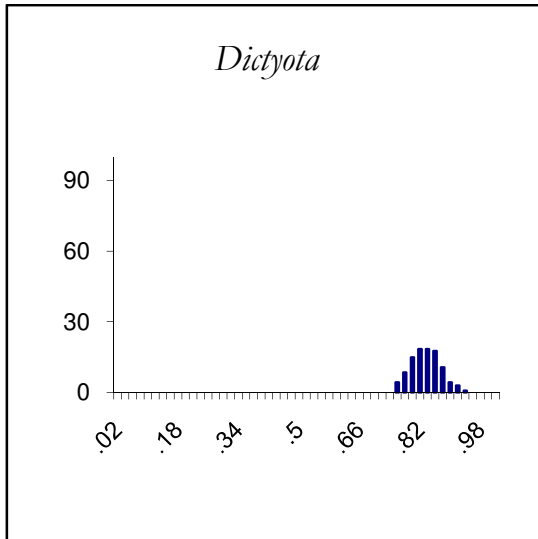
RISCO VERDE 10 m CÁLIDA 2005



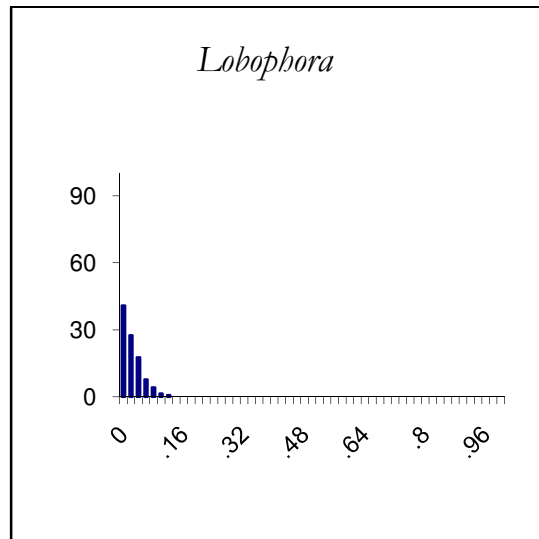
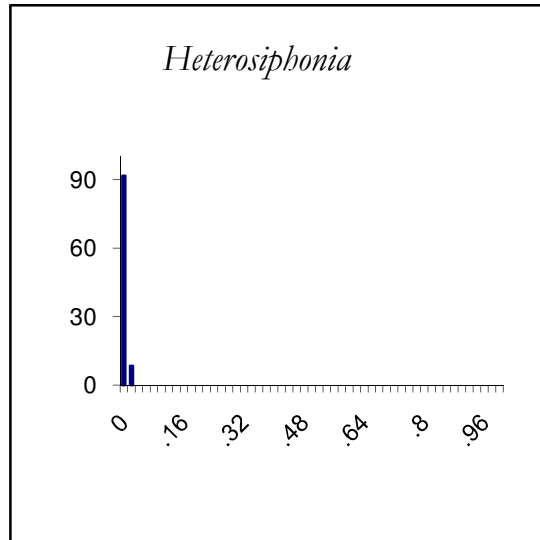
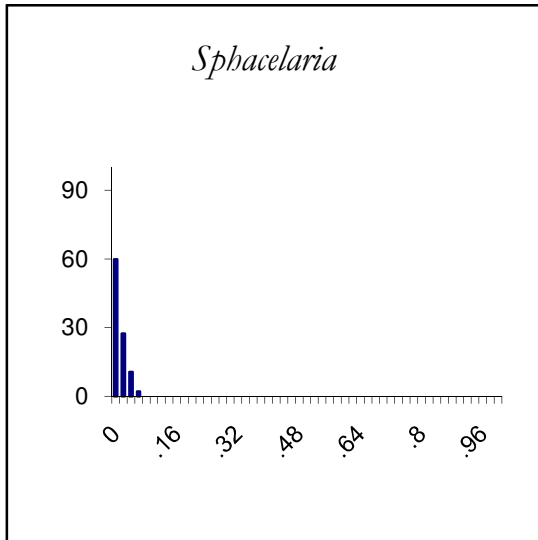
Risco Verde 10 m CÁLIDA 2005



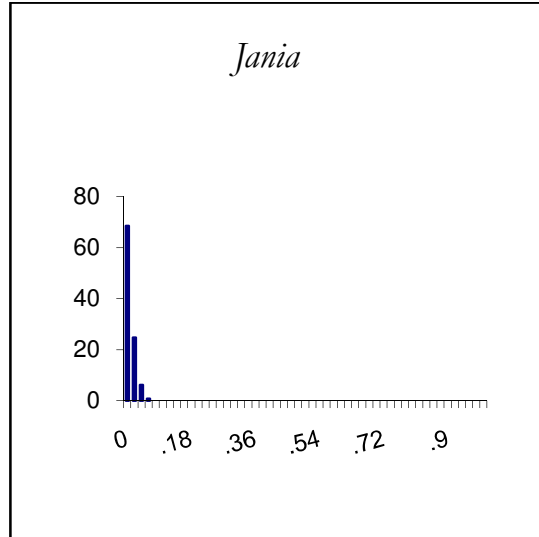
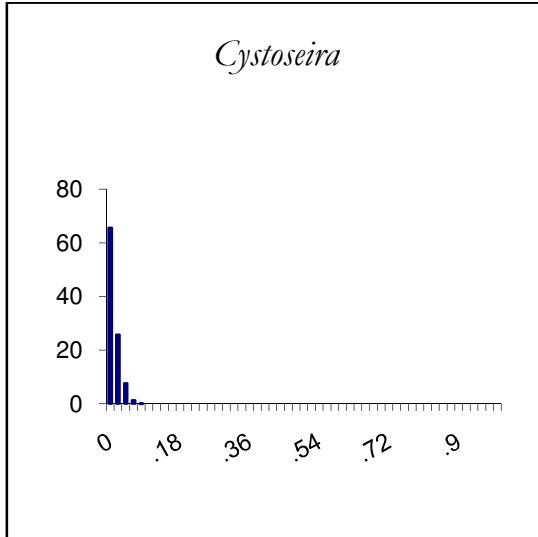
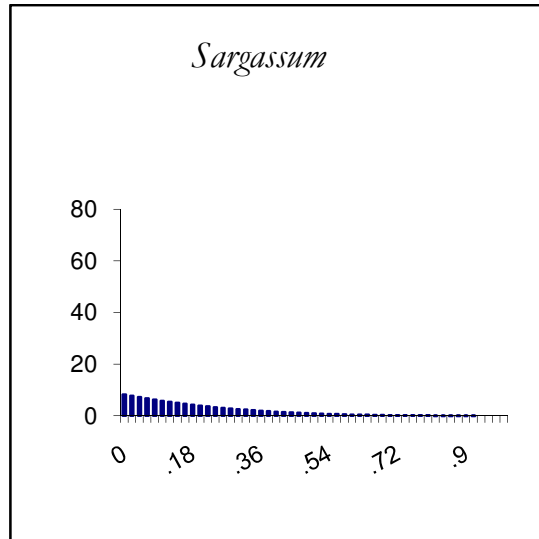
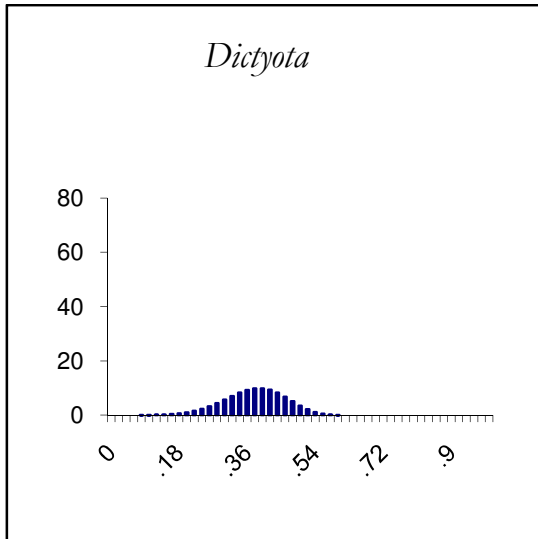
RISCO VERDE 5m CÁLIDA 2006



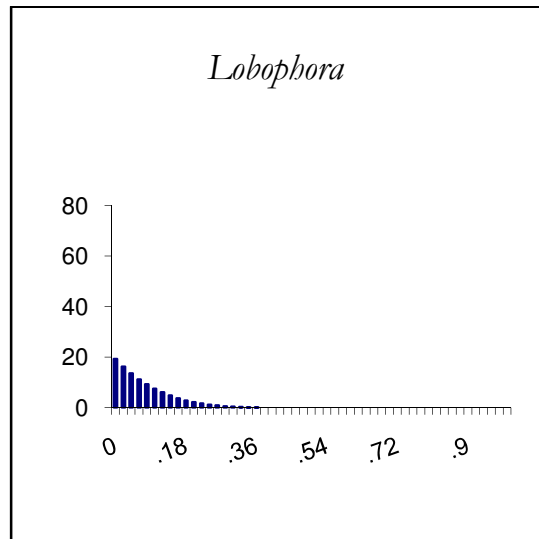
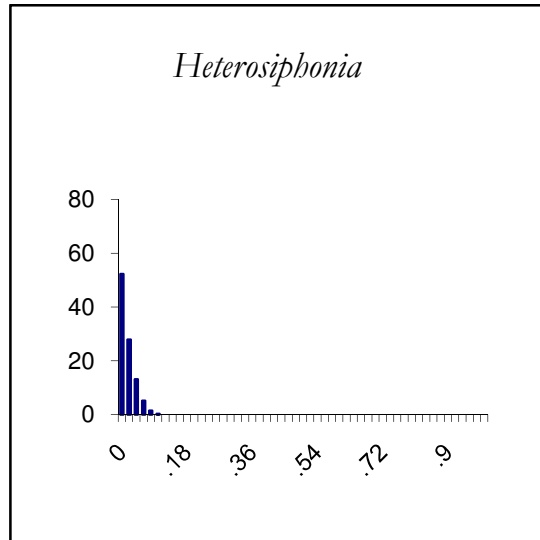
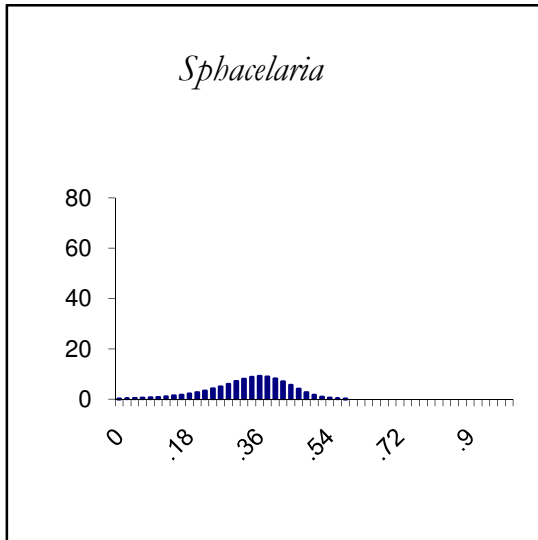
Risco Verde 5 m CÁLIDA 2006



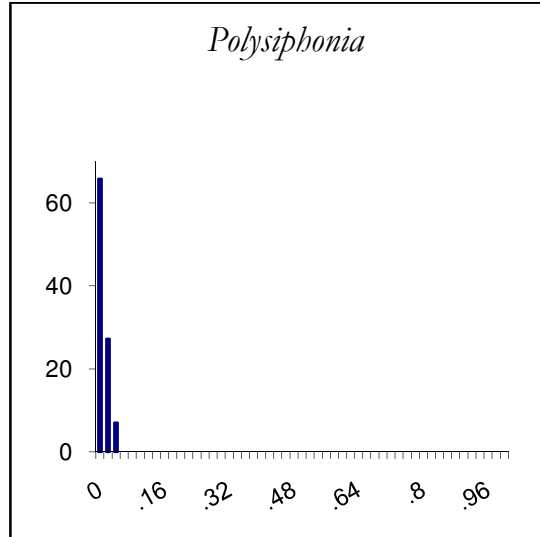
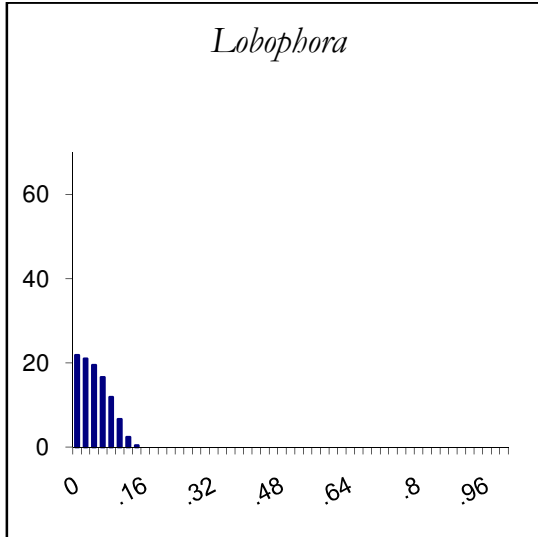
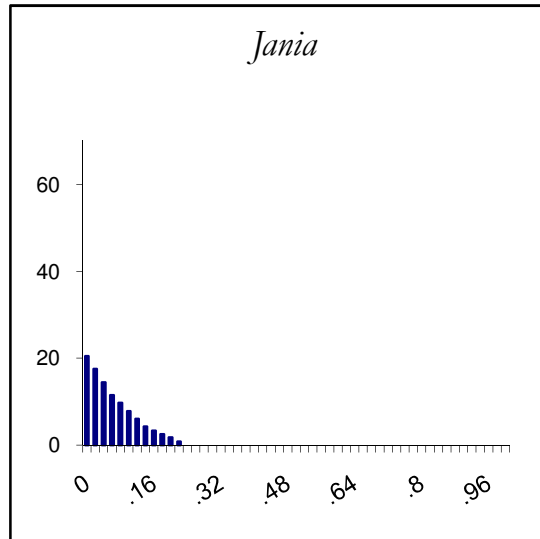
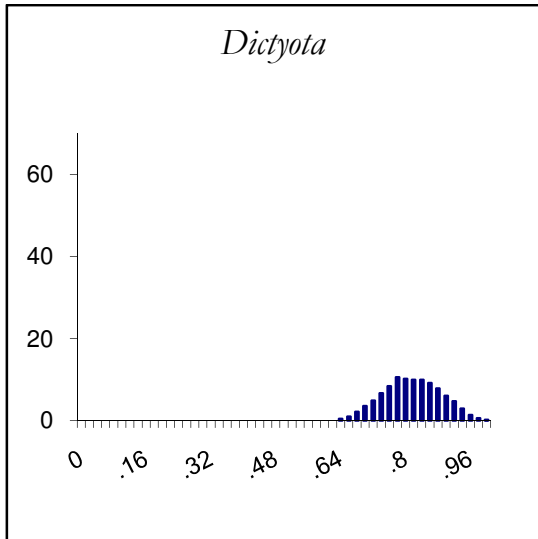
RISCO VERDE 10 m CÁLIDA 2006



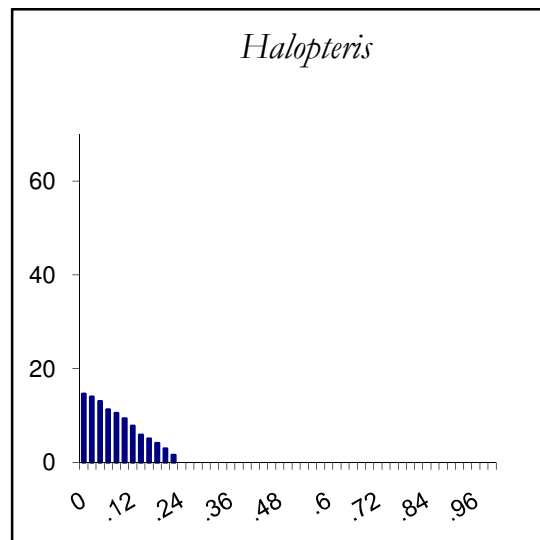
Risco Verde 10 m CÁLIDA 2006



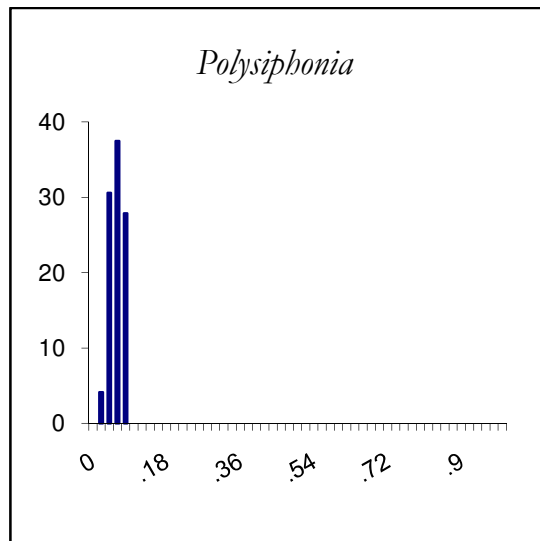
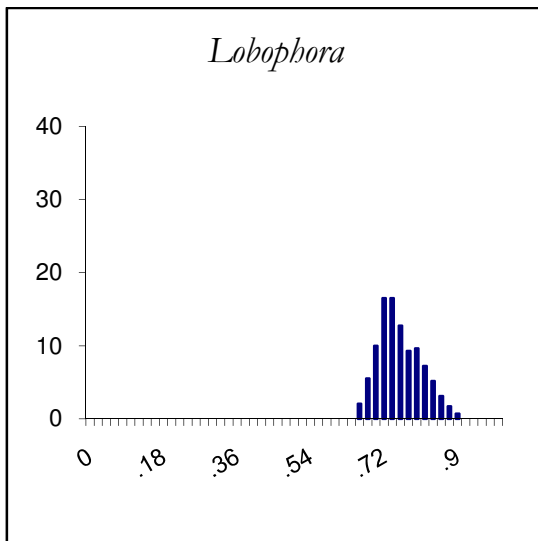
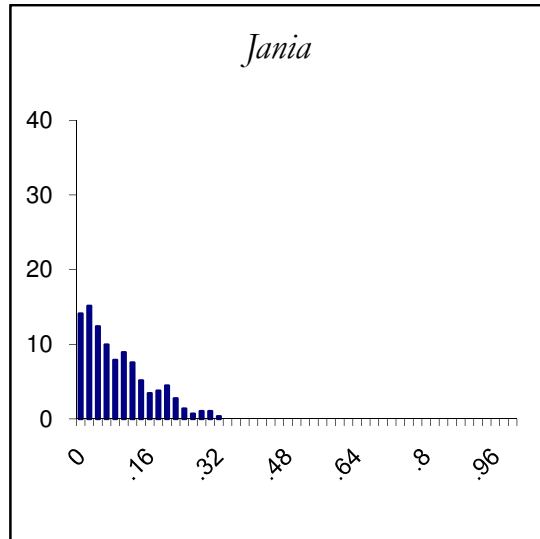
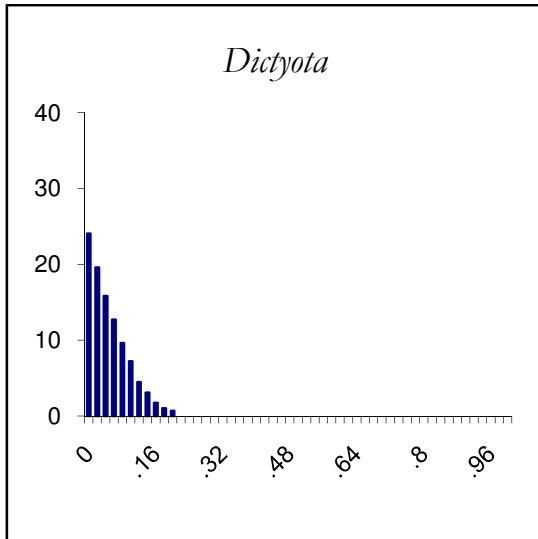
PUERTO RICO 10 m FRÍA 2005



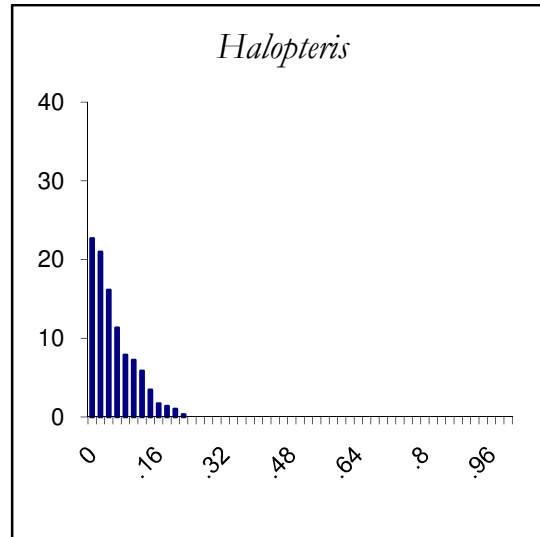
Puerto Rico 10 m FRÍA 2005



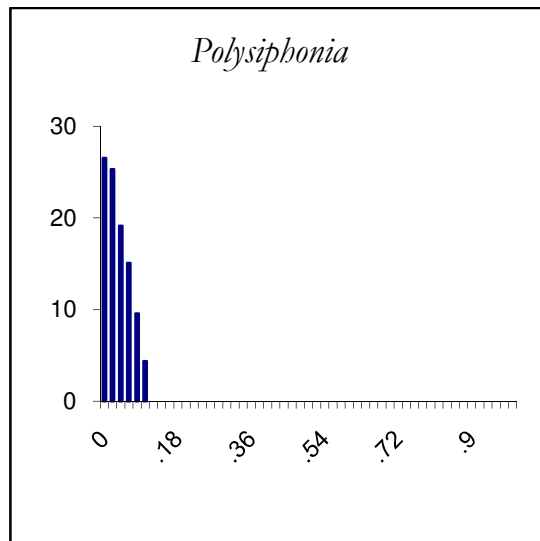
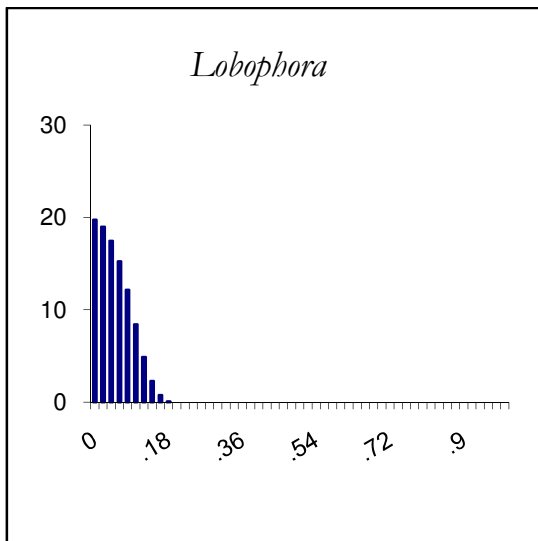
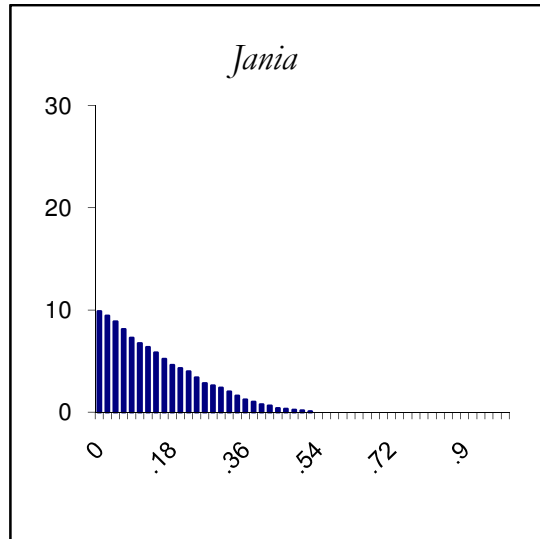
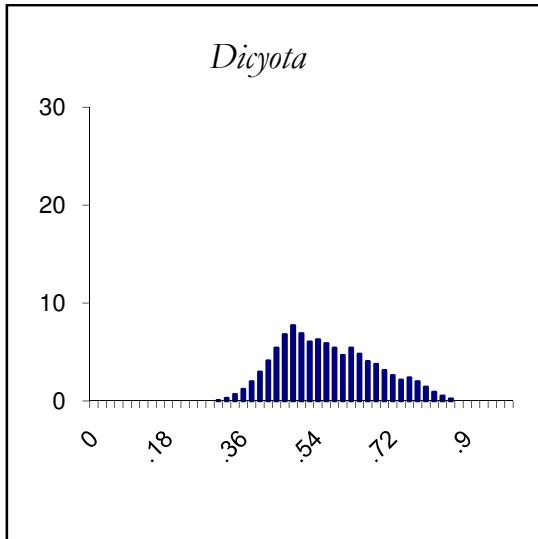
PUERTO RICO 10 m 2006



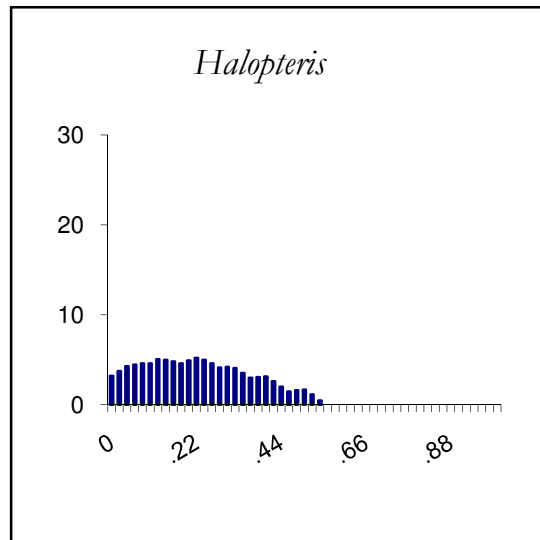
Puerto Rico 10 m FRÍA 2006



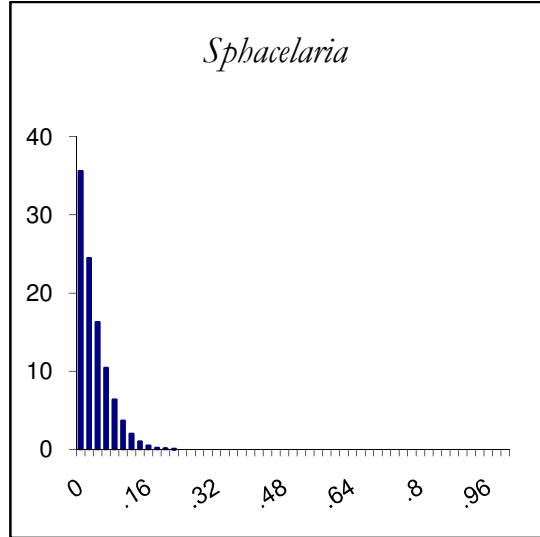
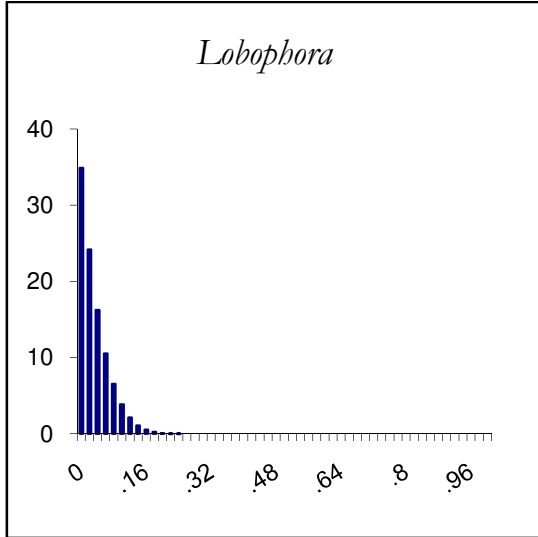
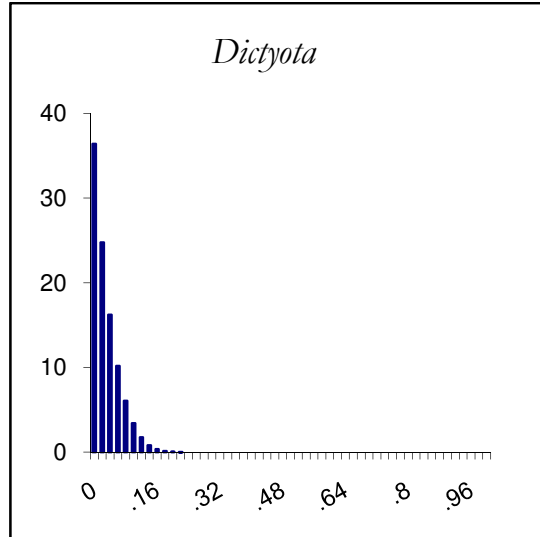
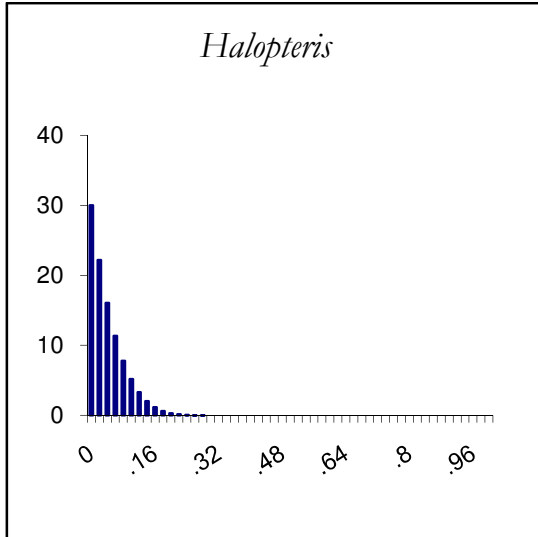
PUERTO RICO 10 m FRÍA 2007



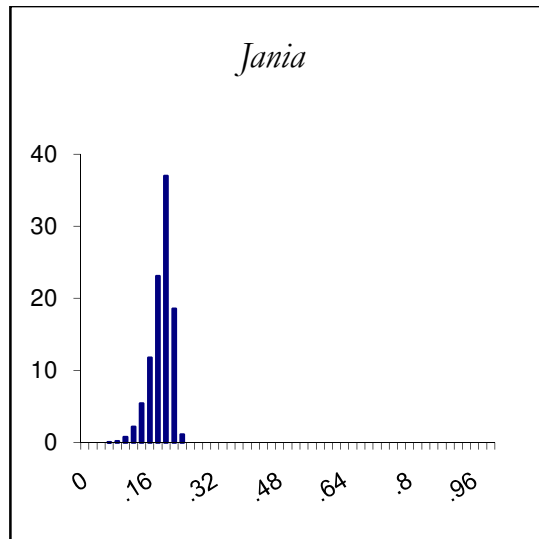
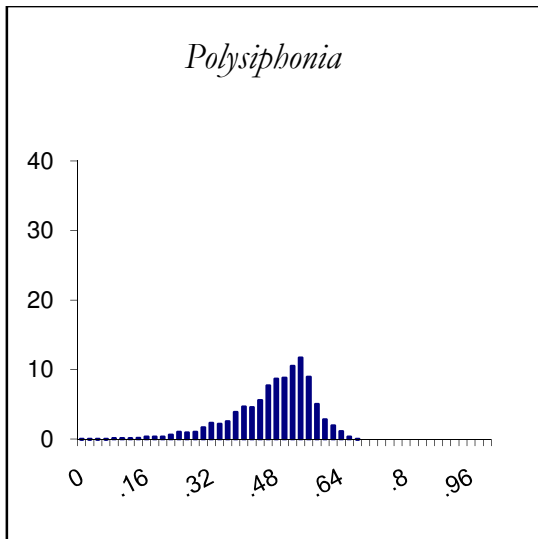
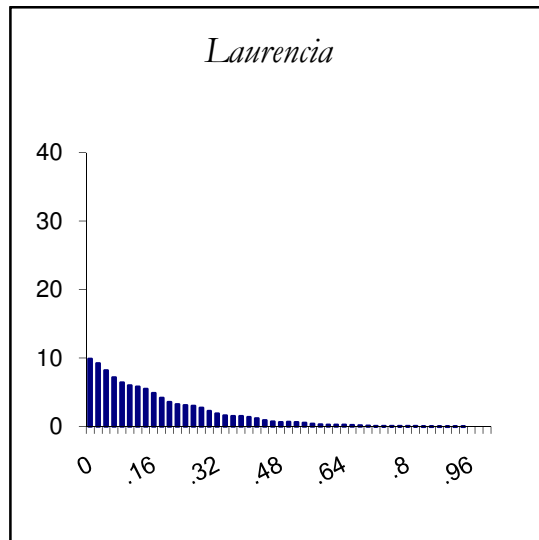
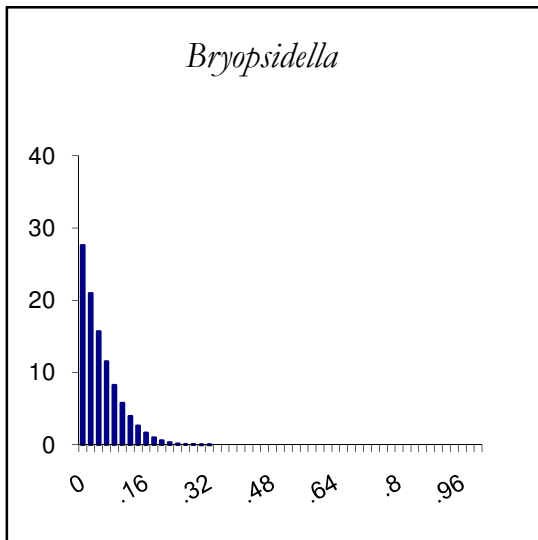
Puerto Rico 10 m FRÍA 2007



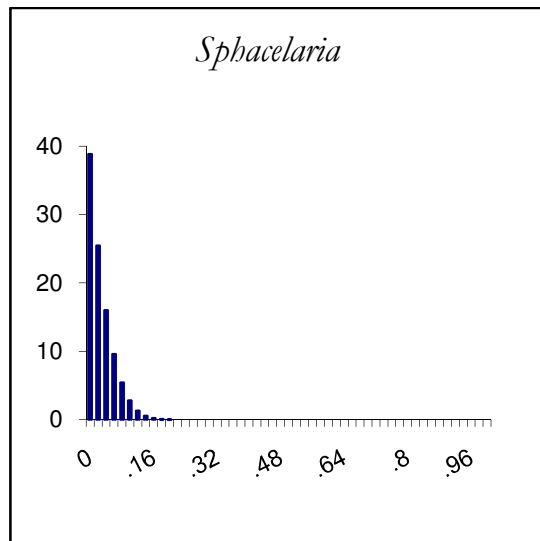
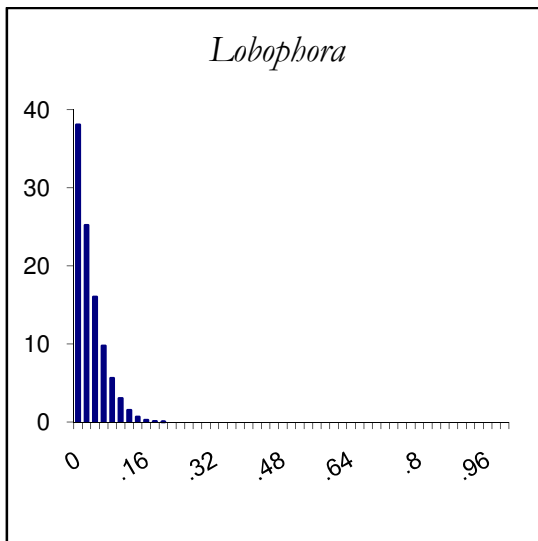
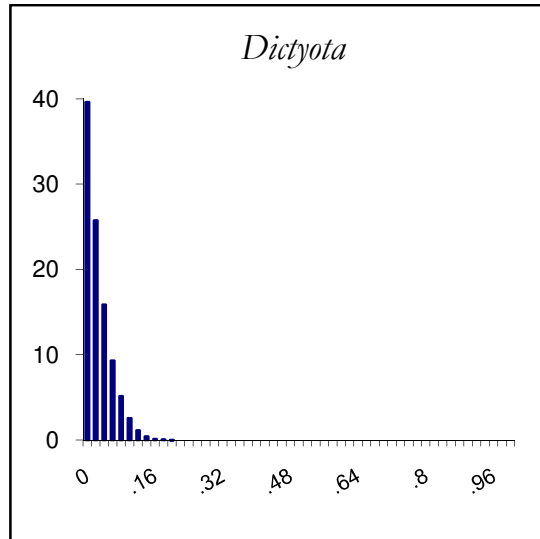
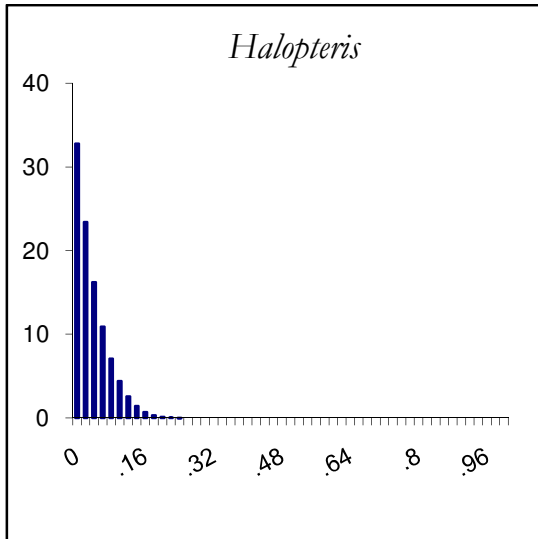
PUERTO RICO 10 m CÁLIDA 2005



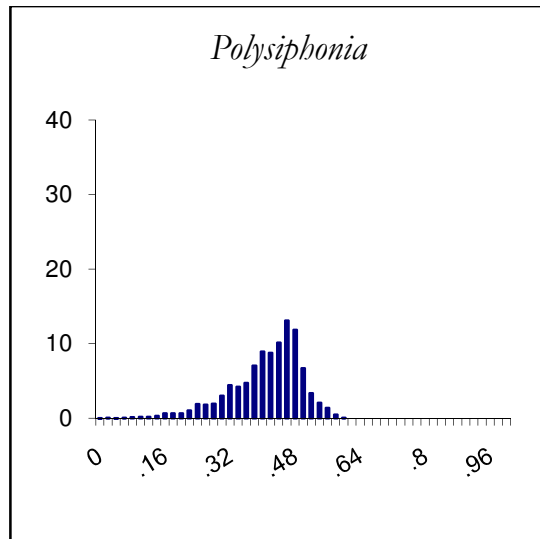
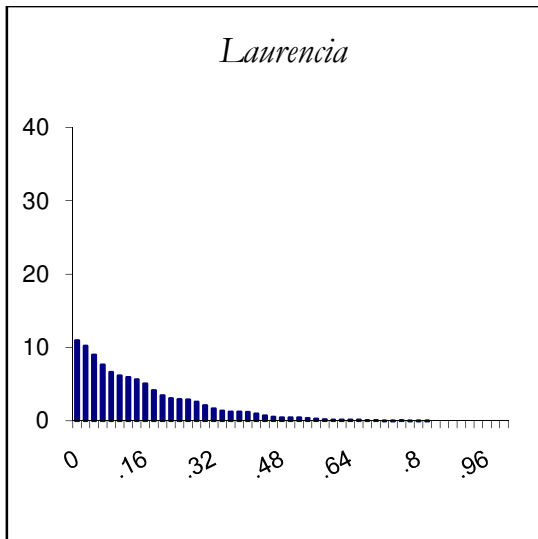
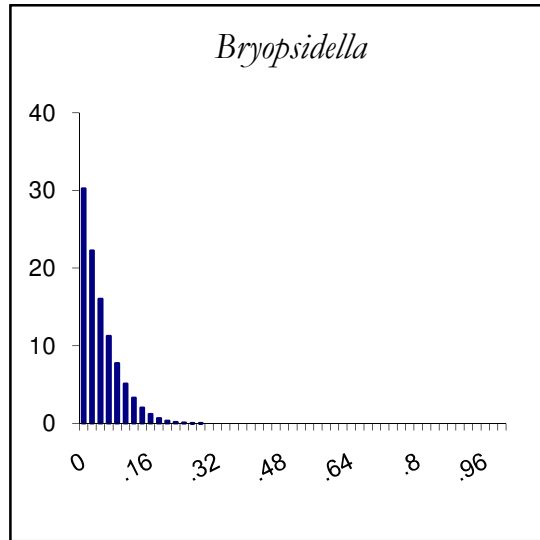
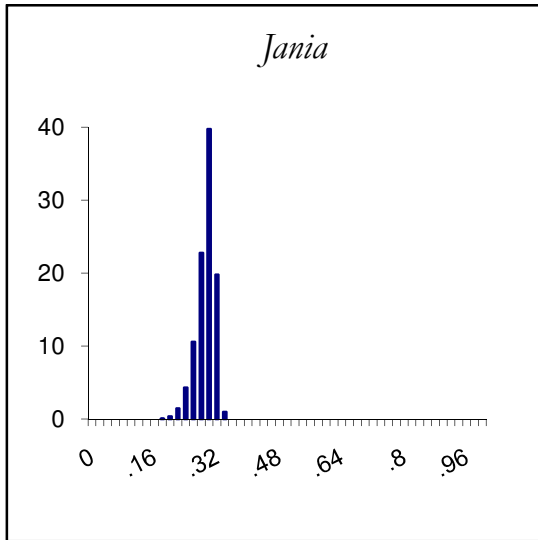
Puerto Rico 10 m CÁLIDA 2005



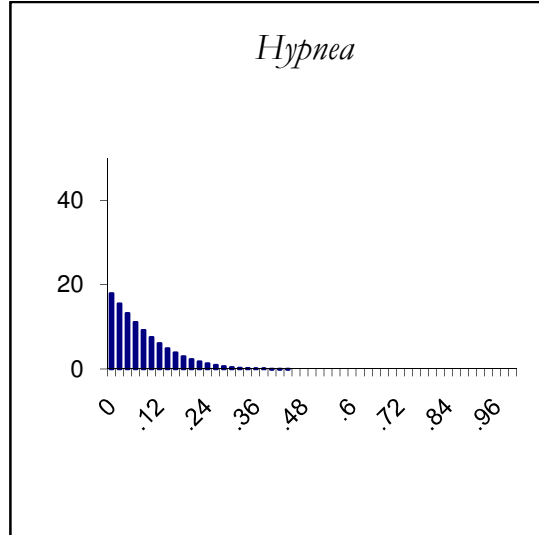
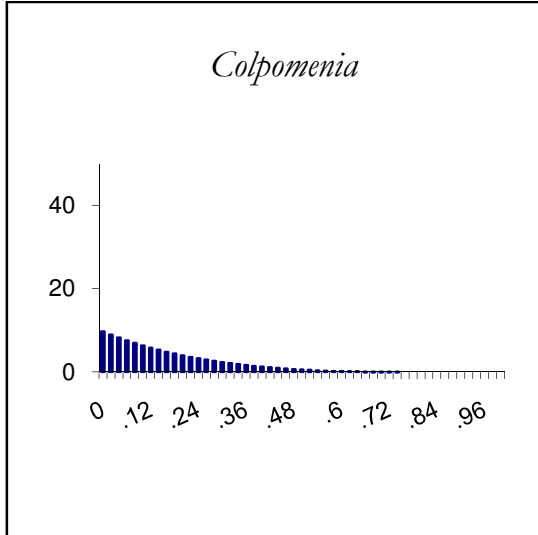
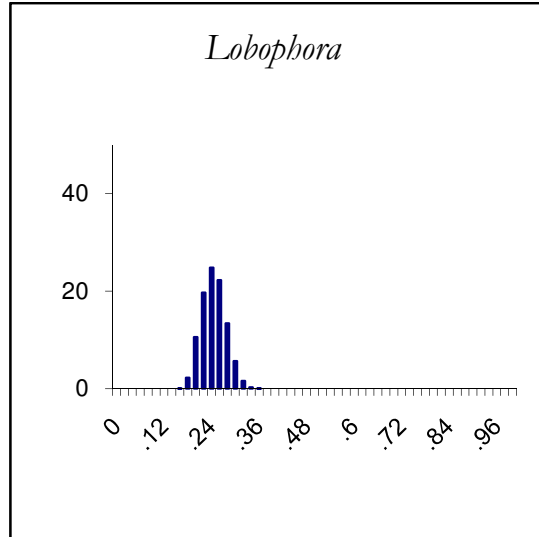
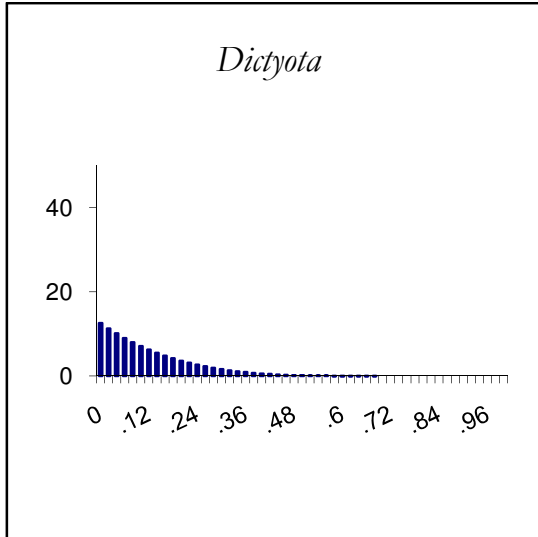
PUERTO RICO 10 m CÁLIDA 2006



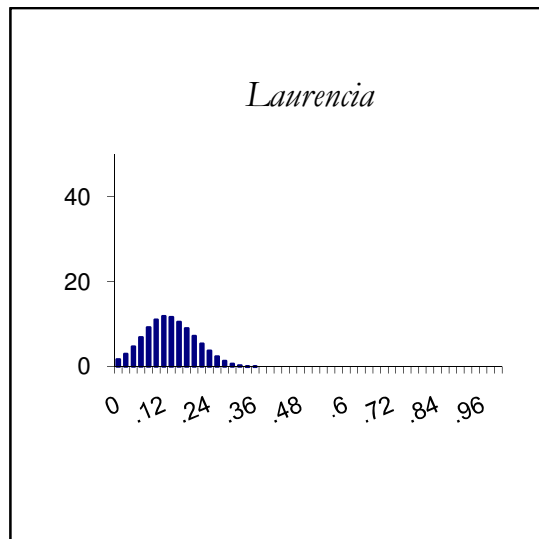
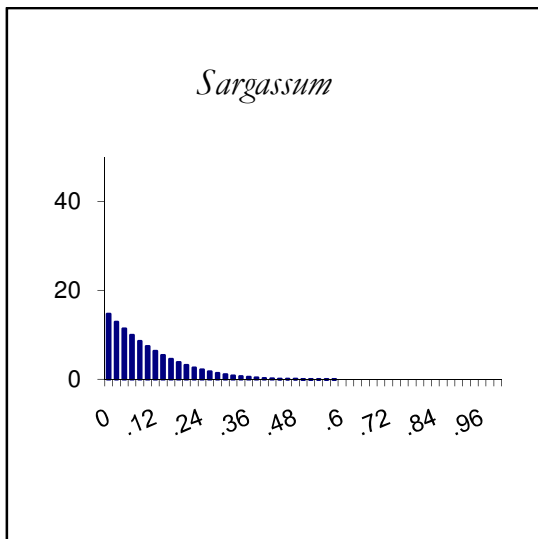
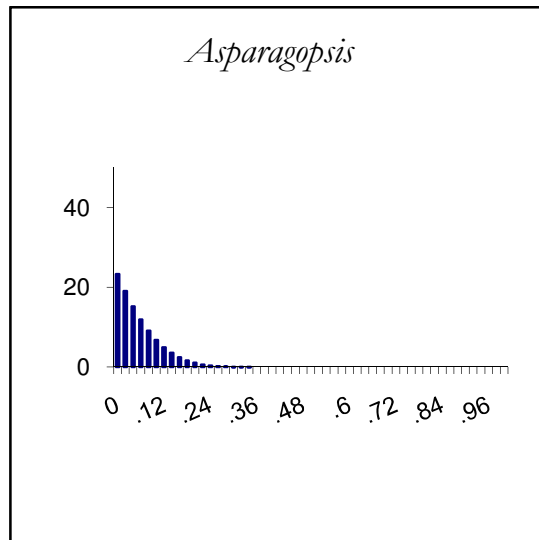
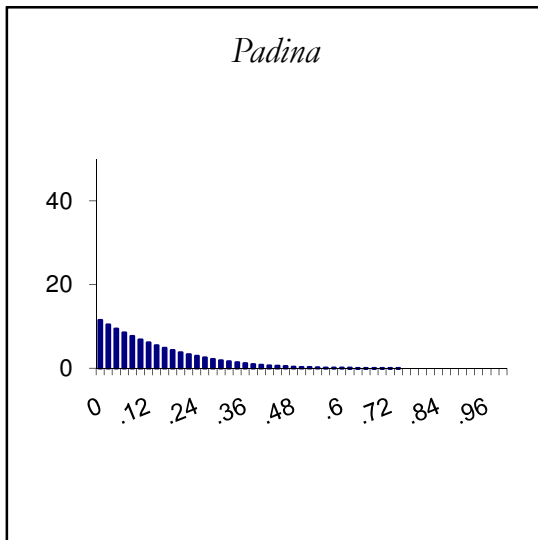
Puerto Rico 10 m CÁLIDA 2006



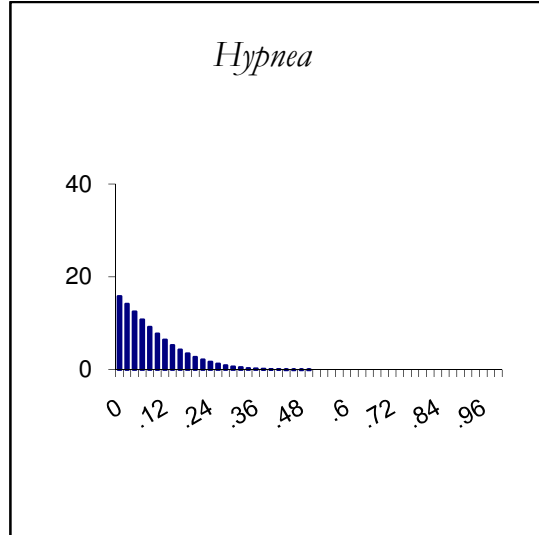
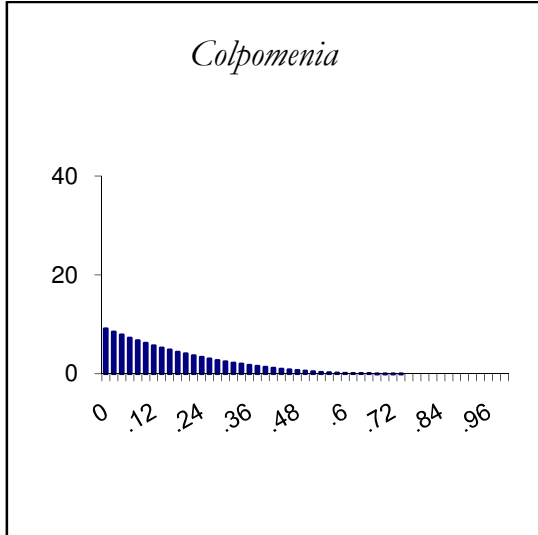
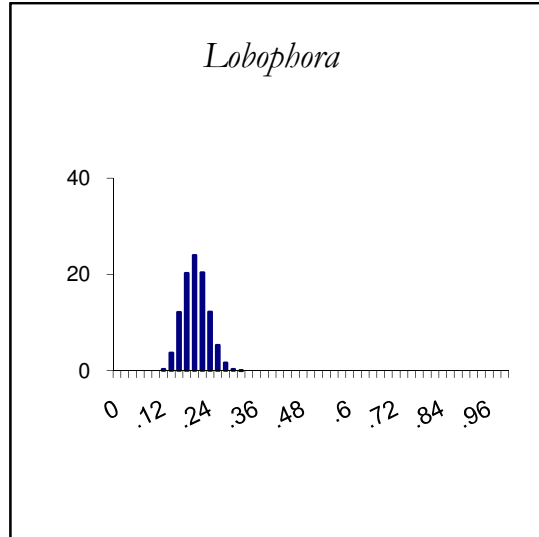
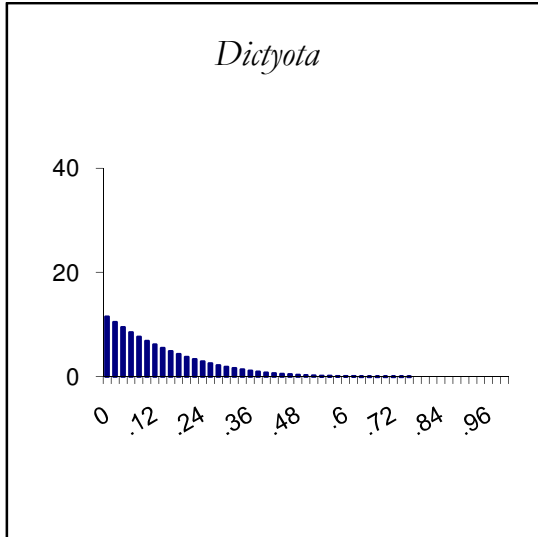
LA CATEDRAL 10 m FRÍA 2005



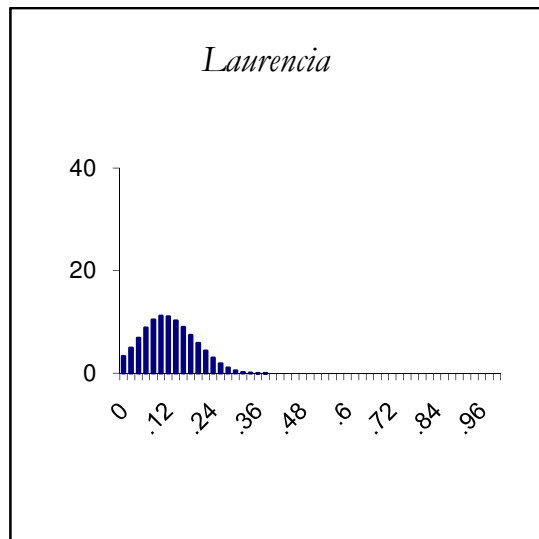
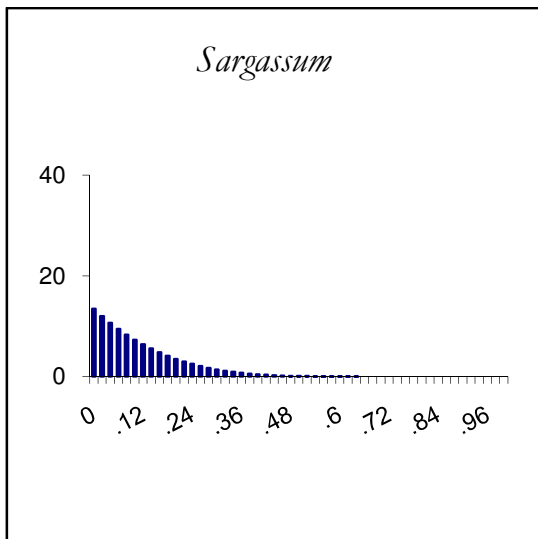
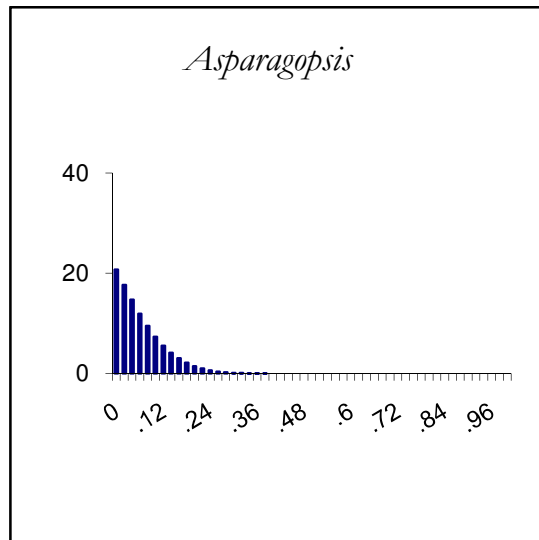
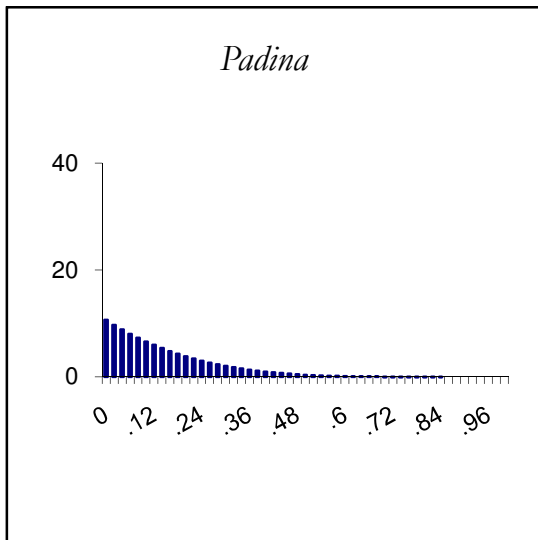
La Catedral 10 m FRÍA 2005



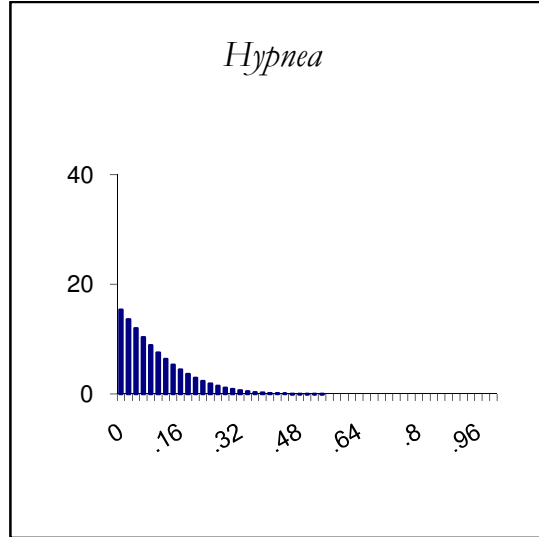
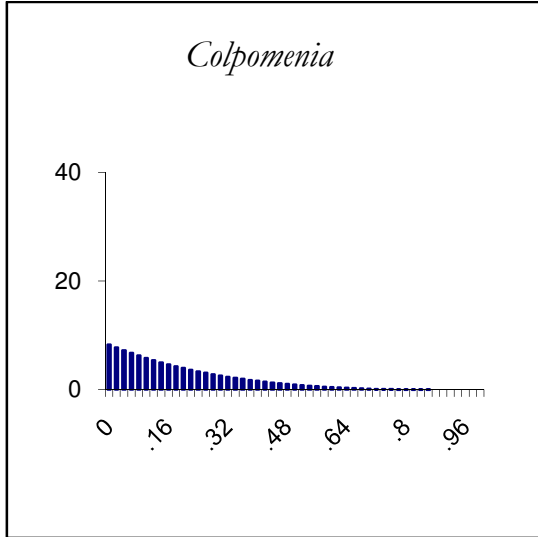
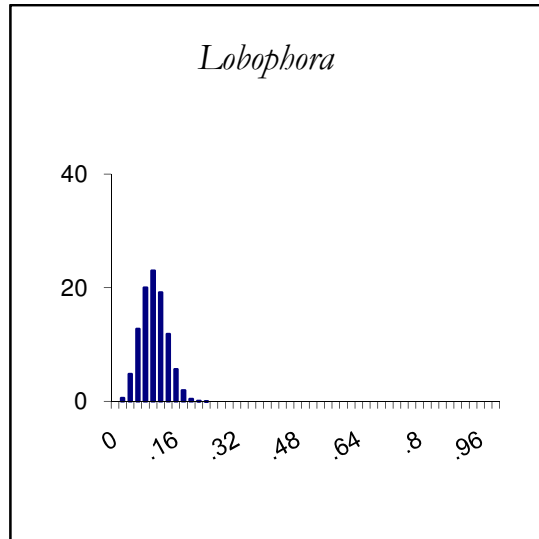
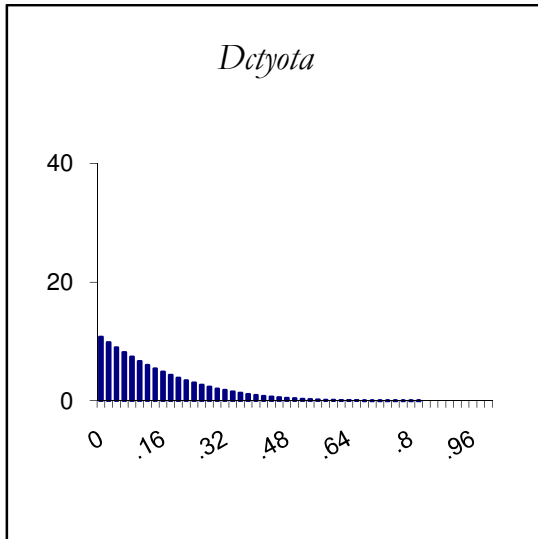
LA CATEDRAL 20 m FRÍA 2005



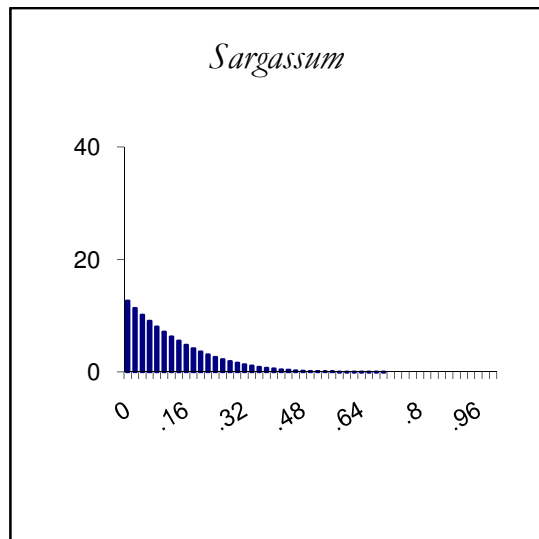
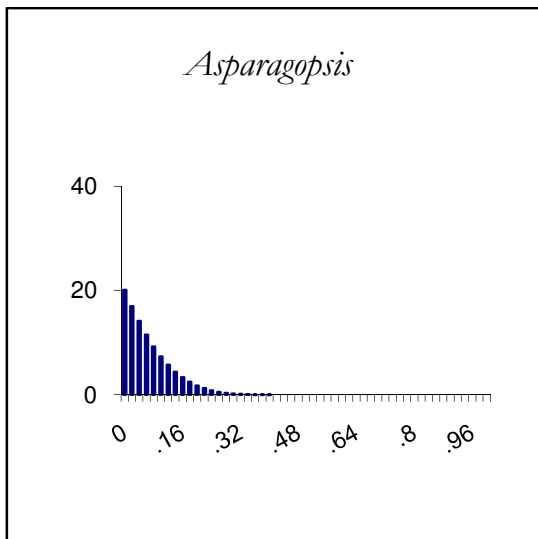
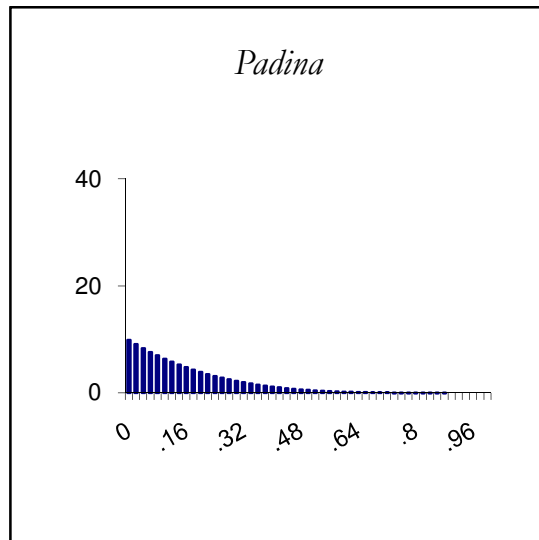
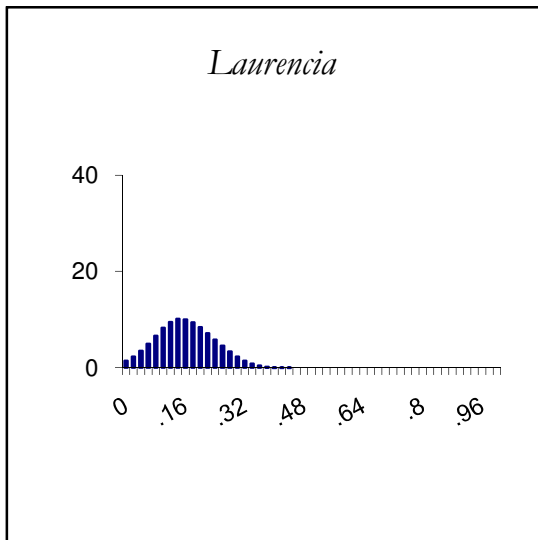
La Catedral 20 m FRÍA 2005



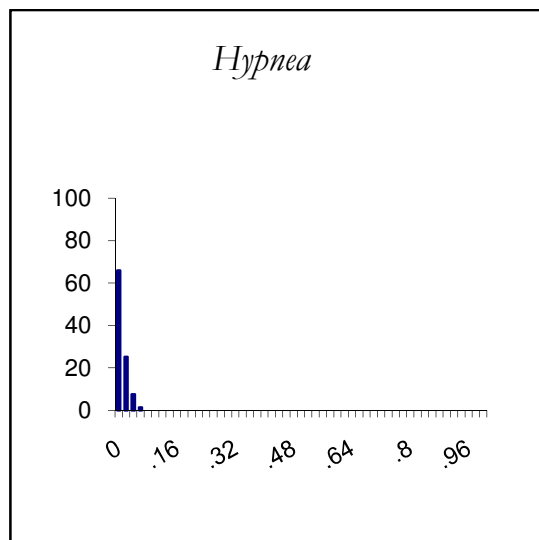
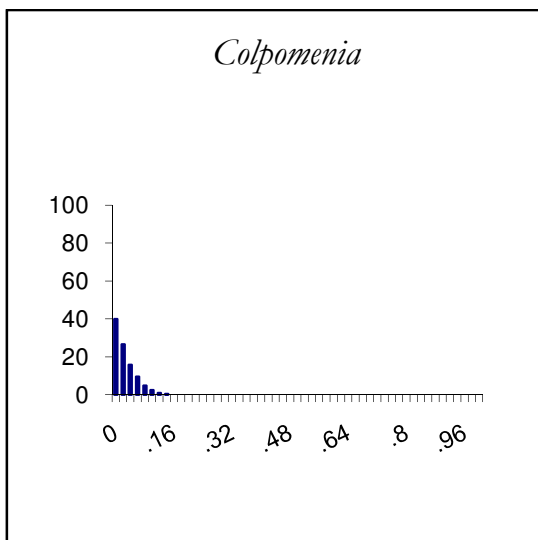
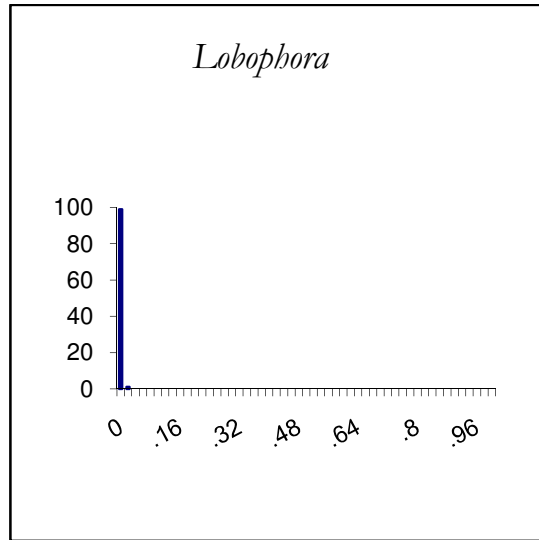
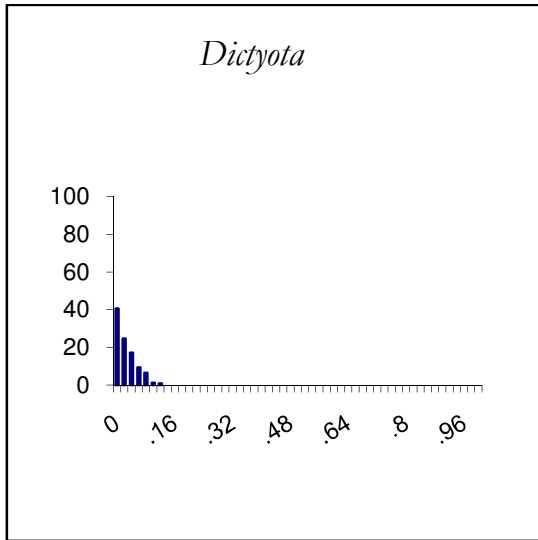
LA CATEDRAL 10 m FRÍA 2006



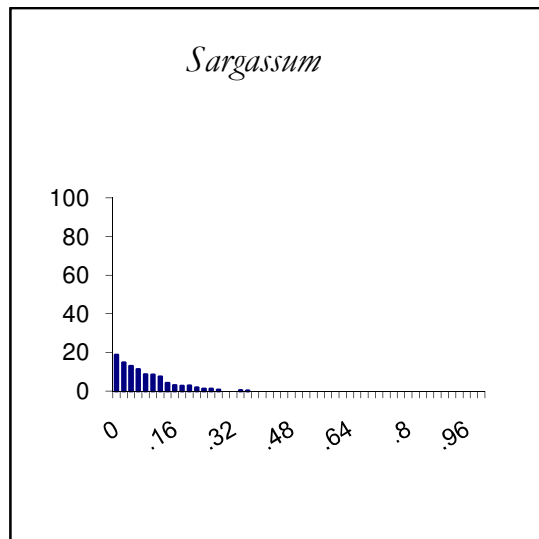
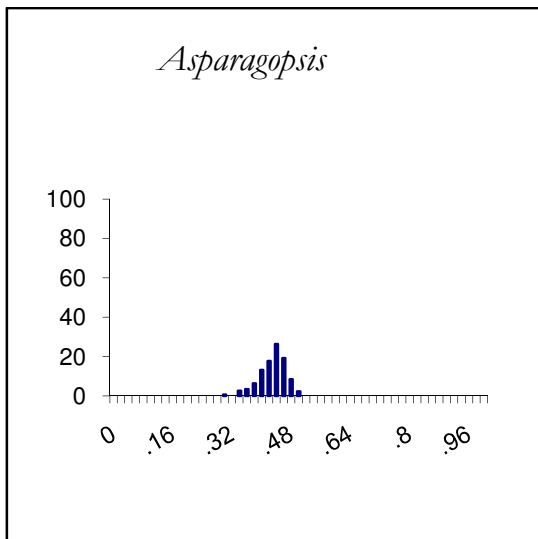
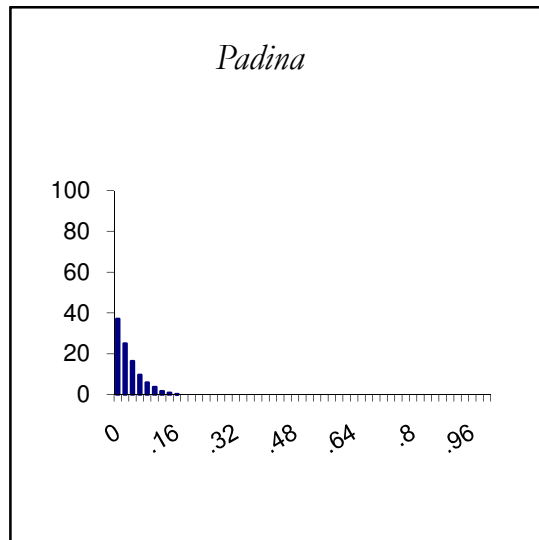
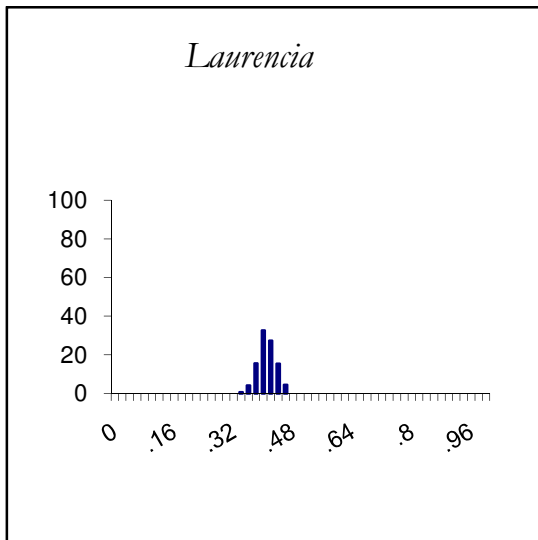
La Catedral 10 m FRÍA 2006



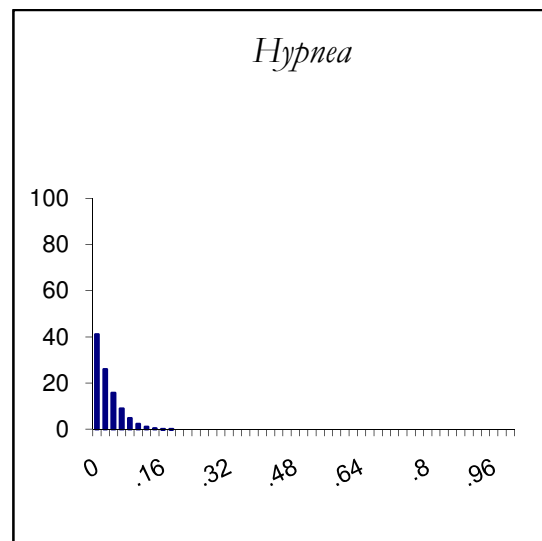
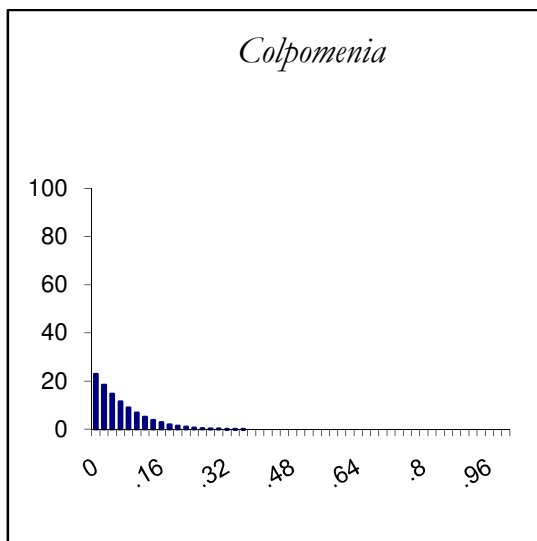
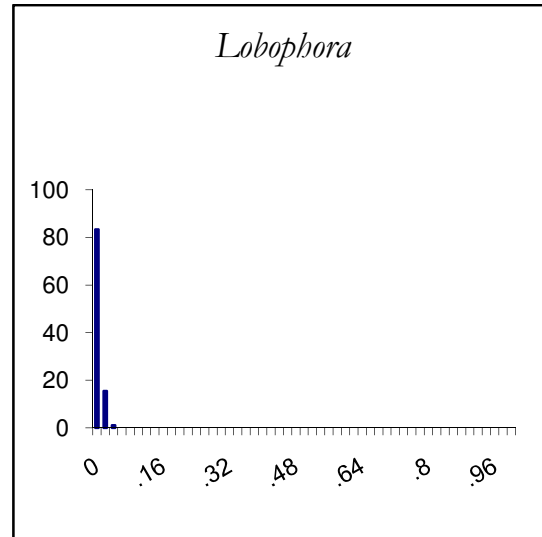
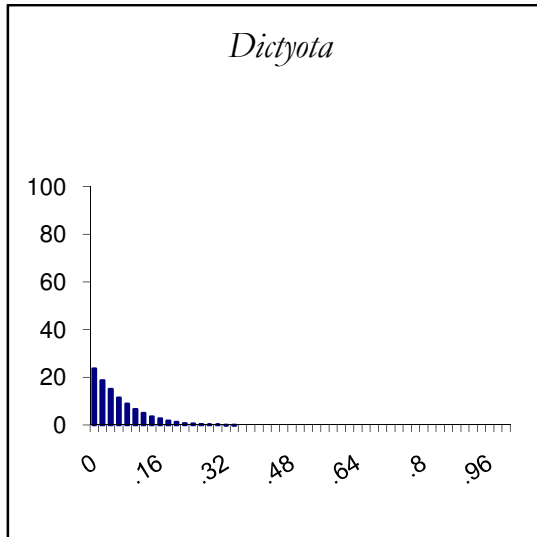
LA CATEDRAL 20 m FRÍA 2006



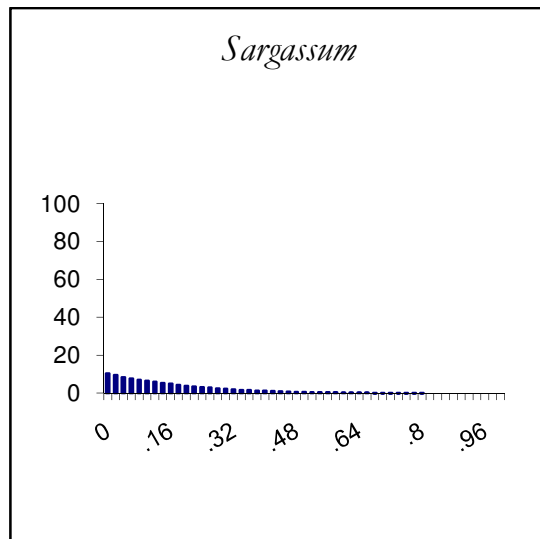
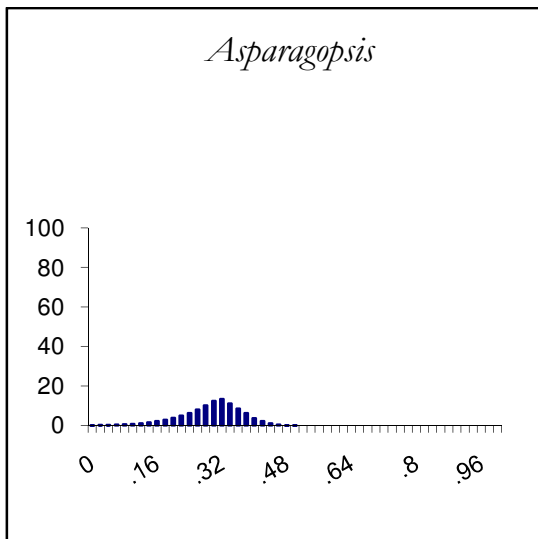
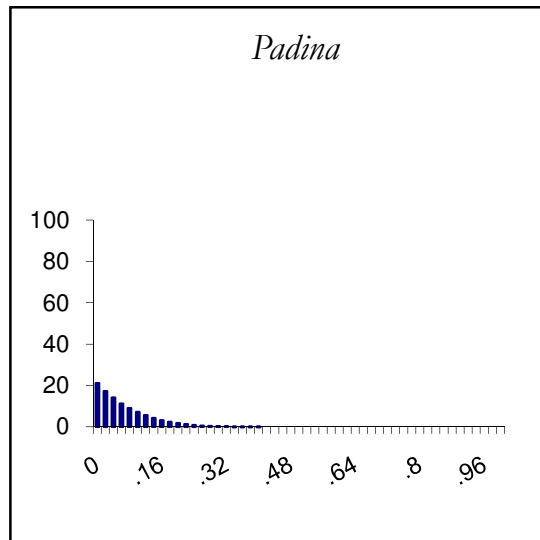
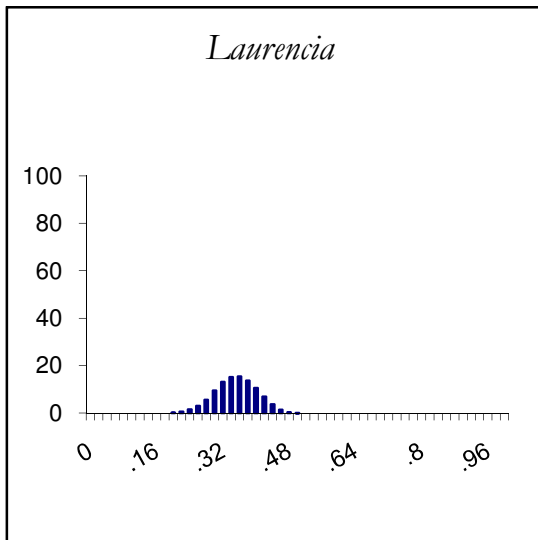
La Catedral 20 m FRÍA 2006



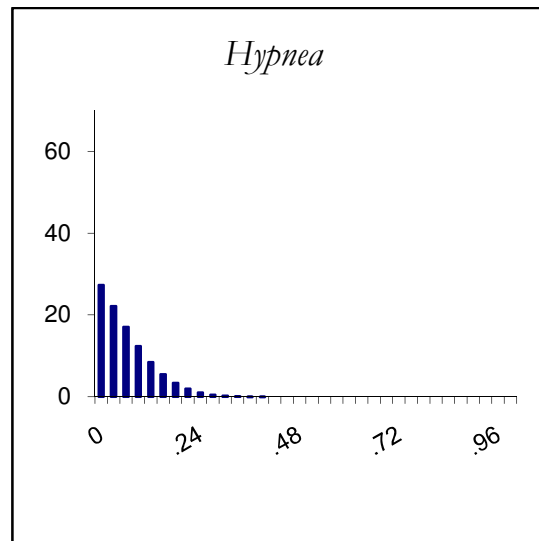
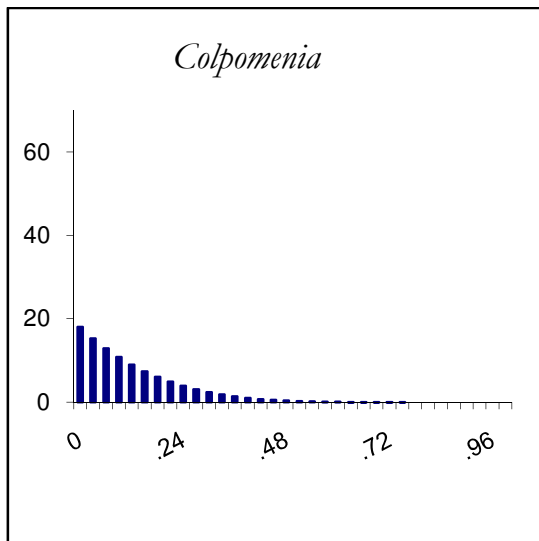
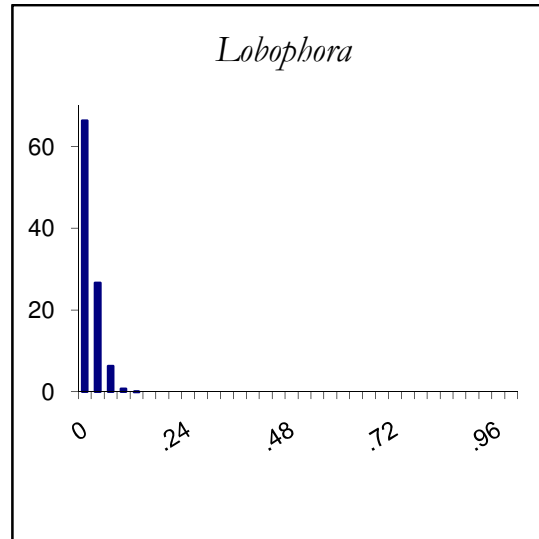
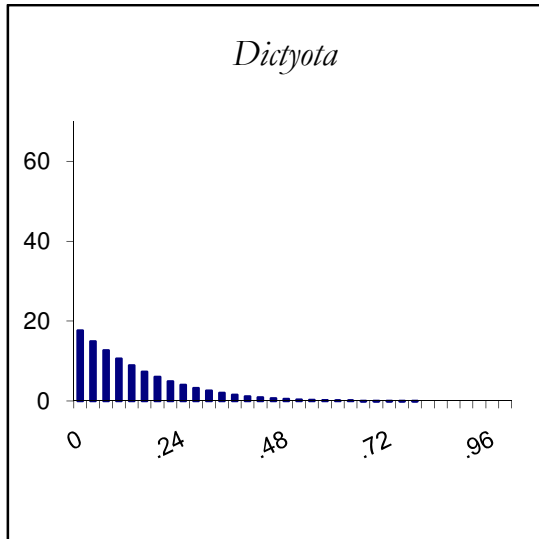
LA CATEDRAL 10 m FRÍA 2007



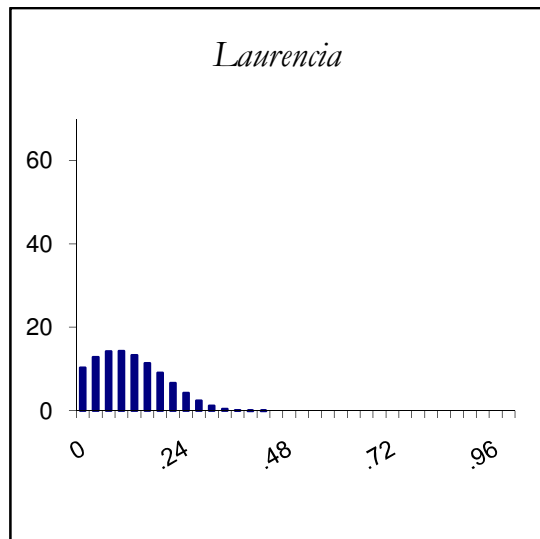
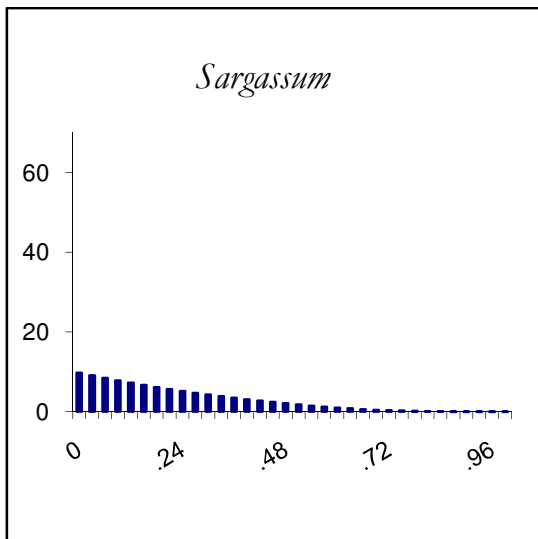
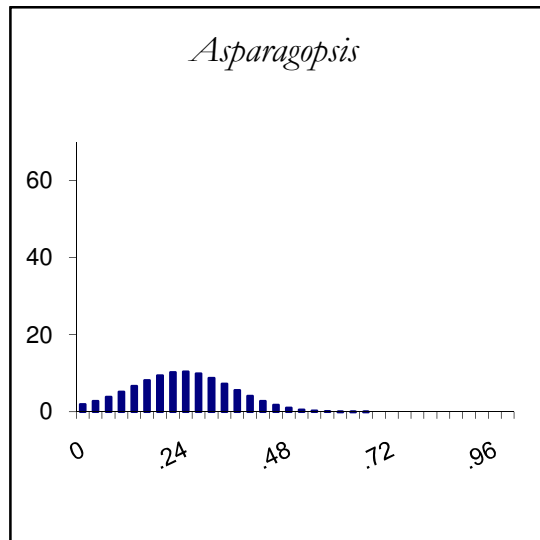
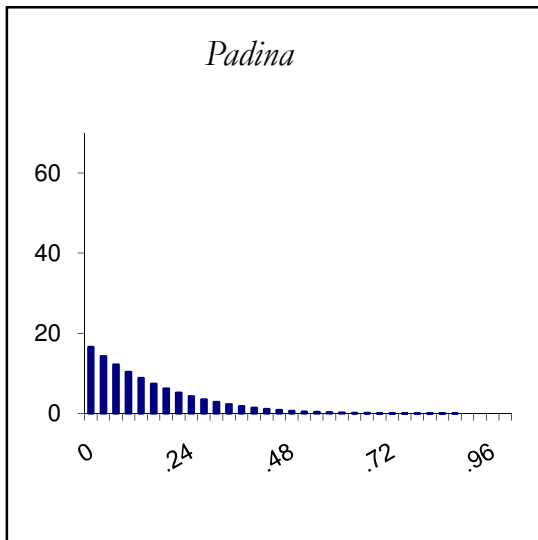
La Catedral 10 m FRÍA 2007



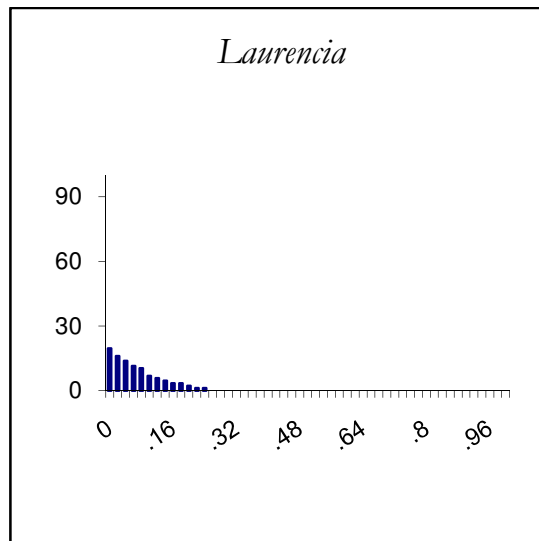
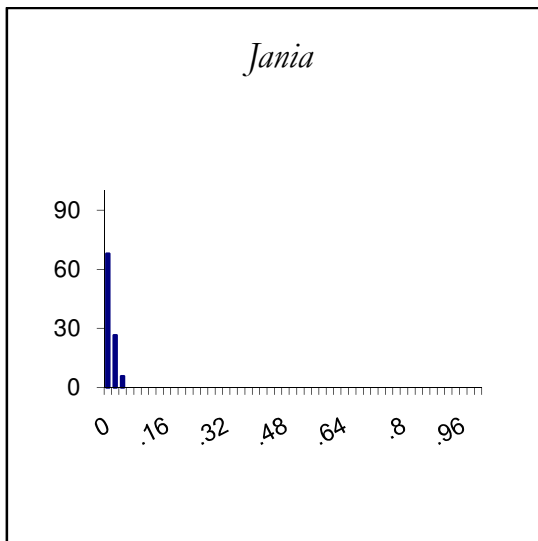
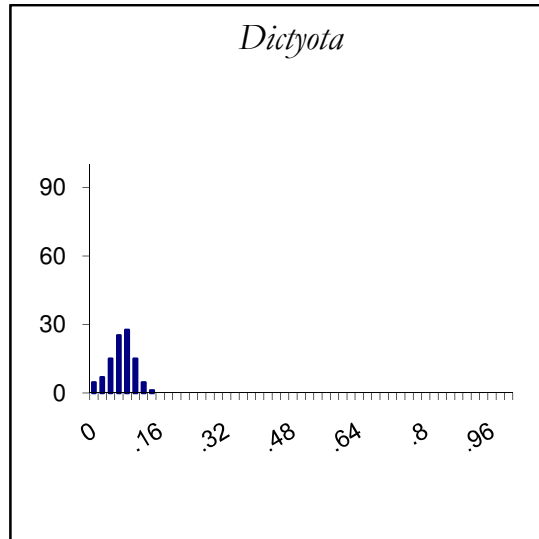
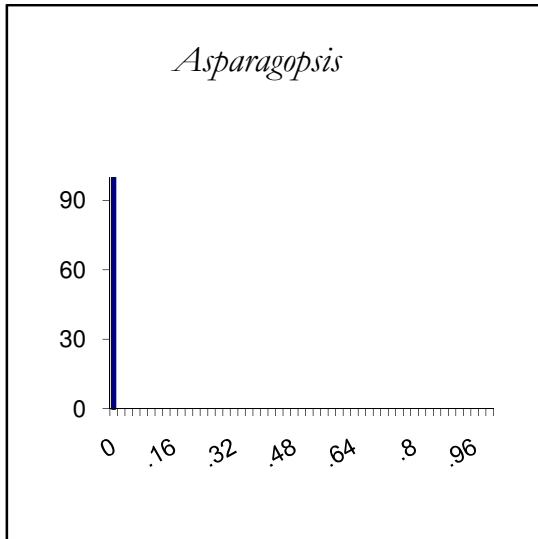
LA CATEDRAL 20 m FRÍA 2007



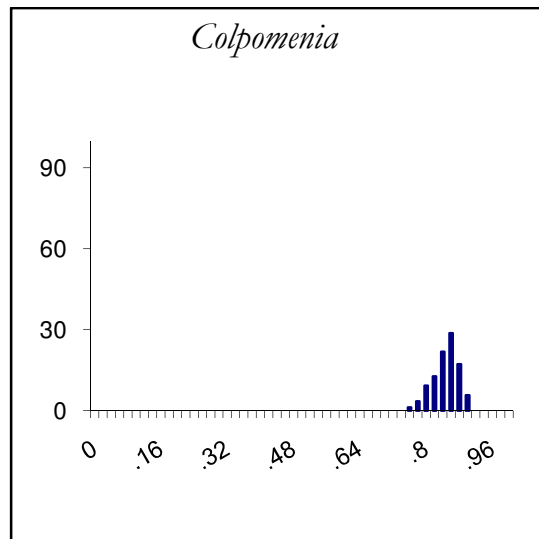
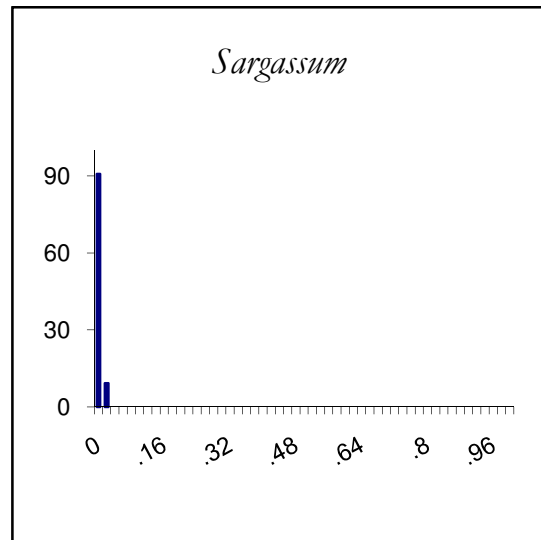
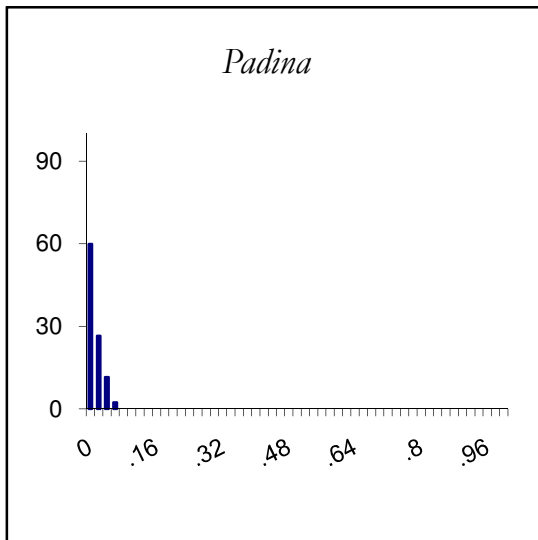
La Catedral 20 m FRÍA 2007



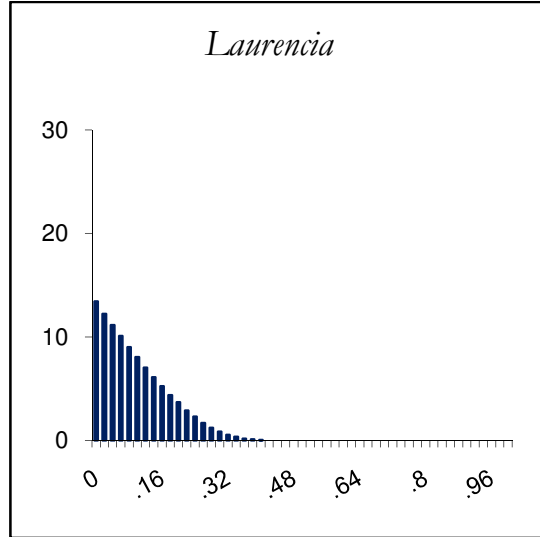
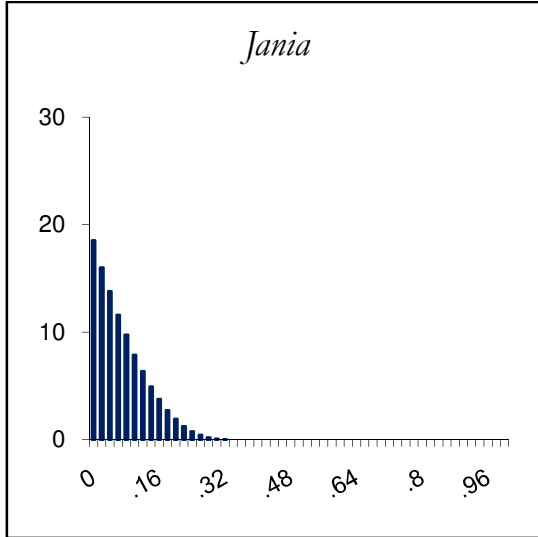
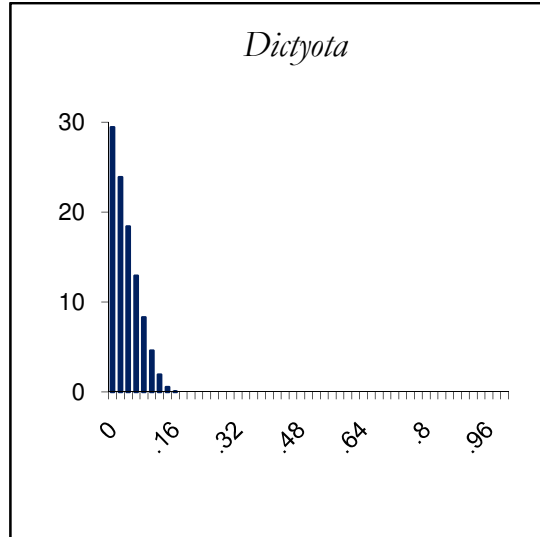
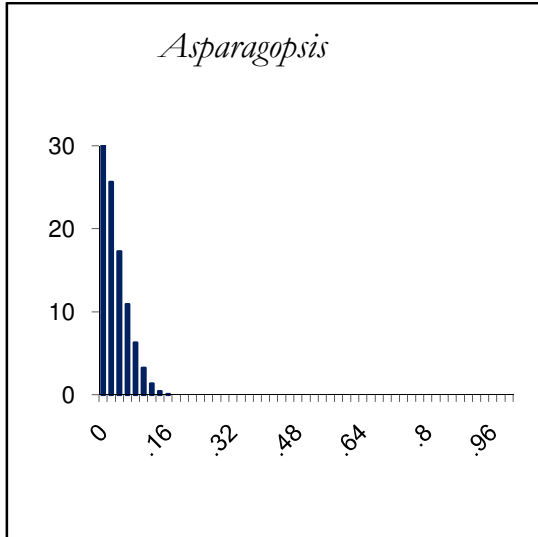
LA CATEDRAL 10 m CÁLIDA 2005



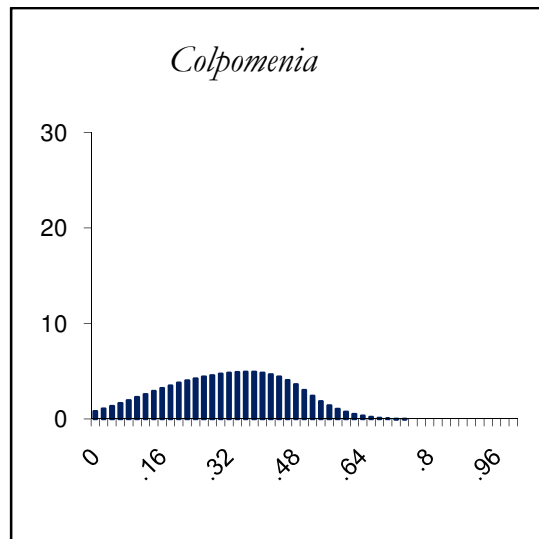
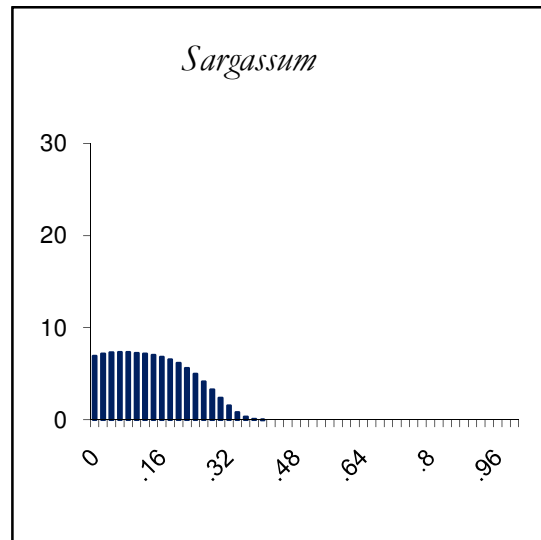
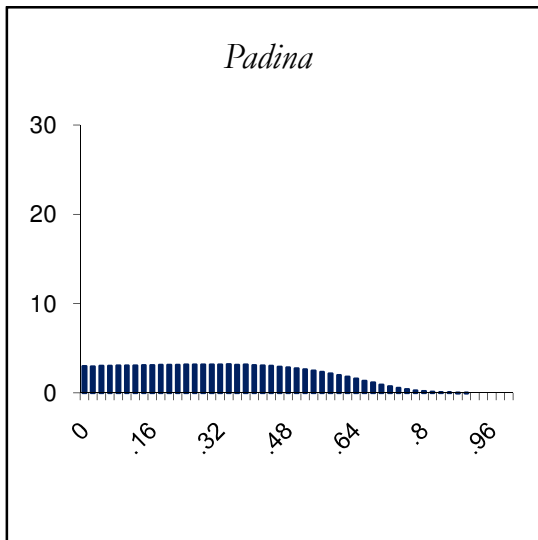
La Catedral 10 m CÁLIDA 2005



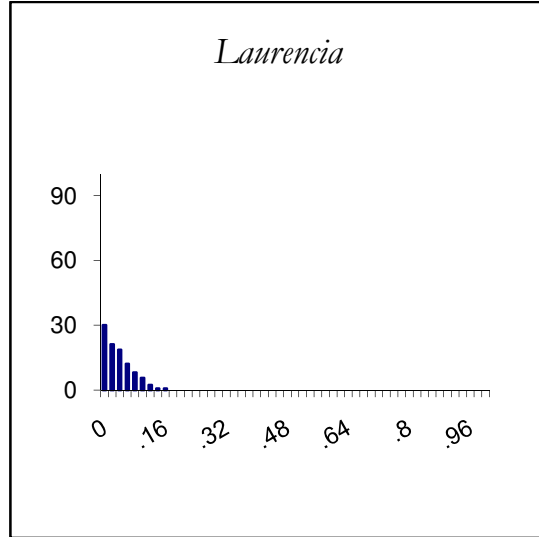
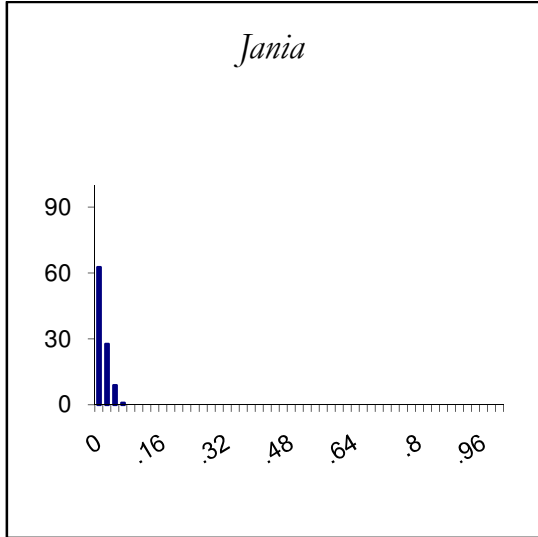
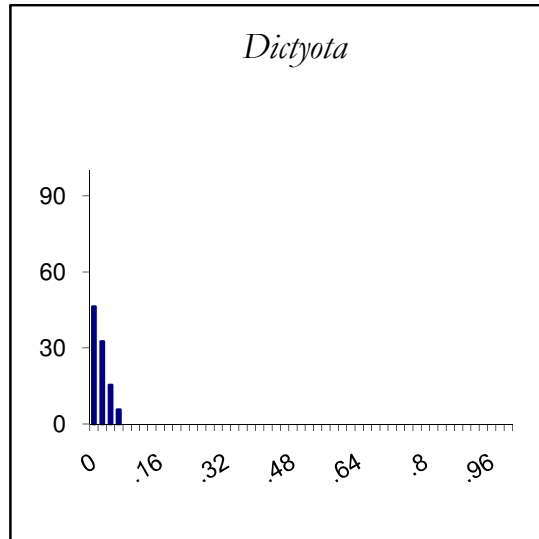
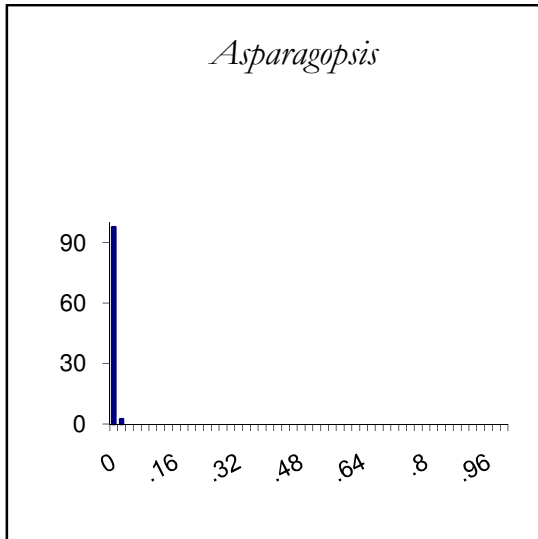
LA CATEDRAL 20 m CÁLIDA 2005



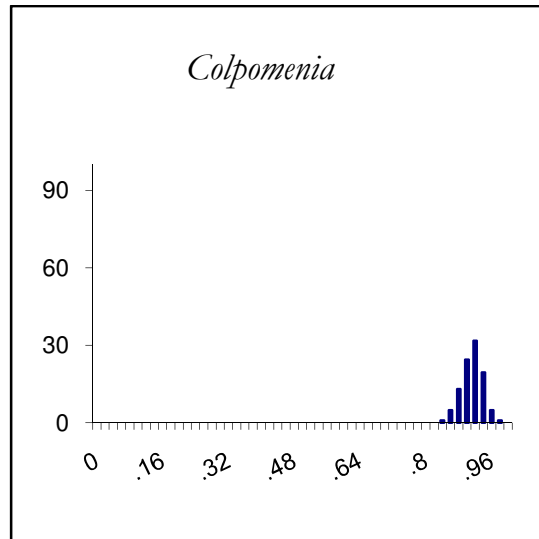
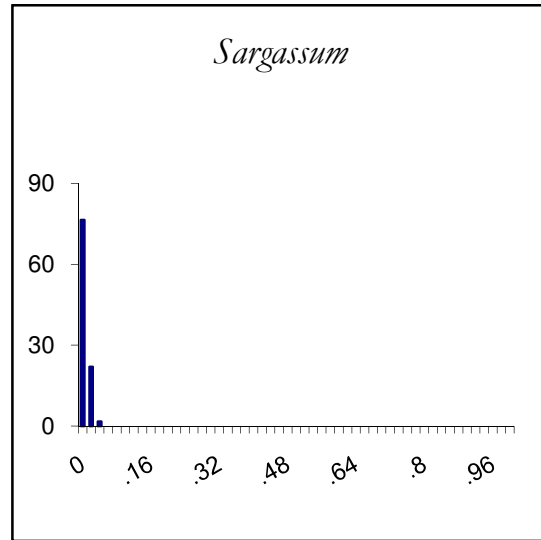
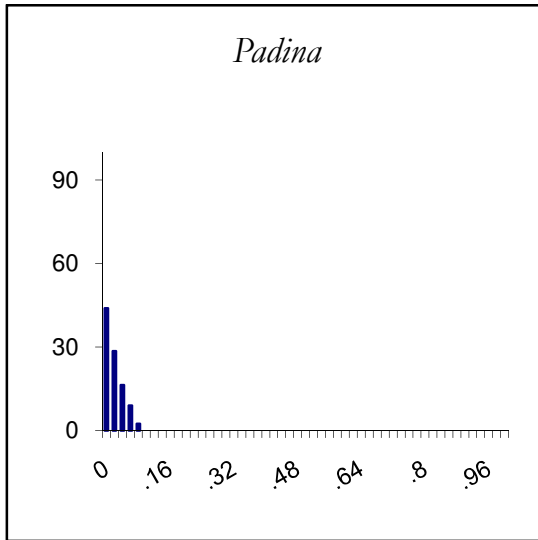
La Catedral 20 m CÁLIDA 2005



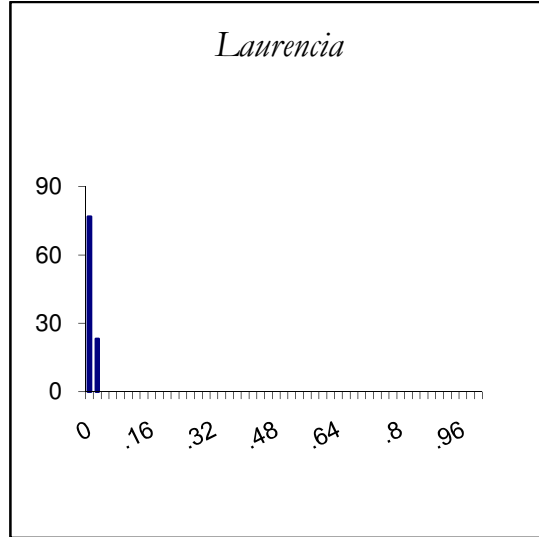
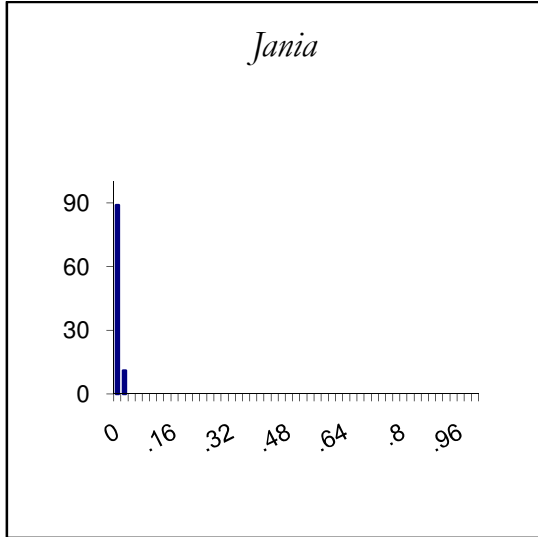
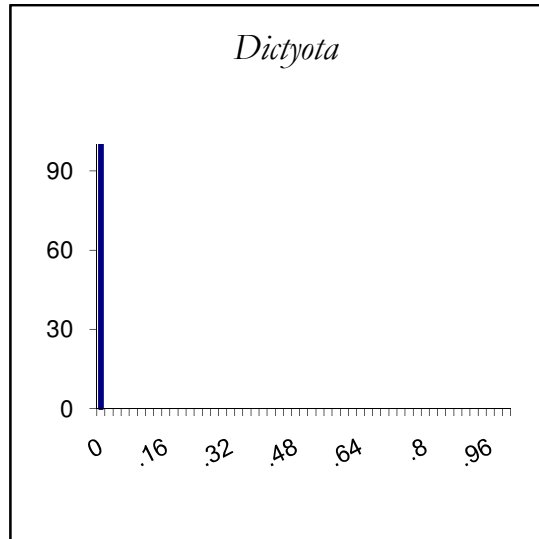
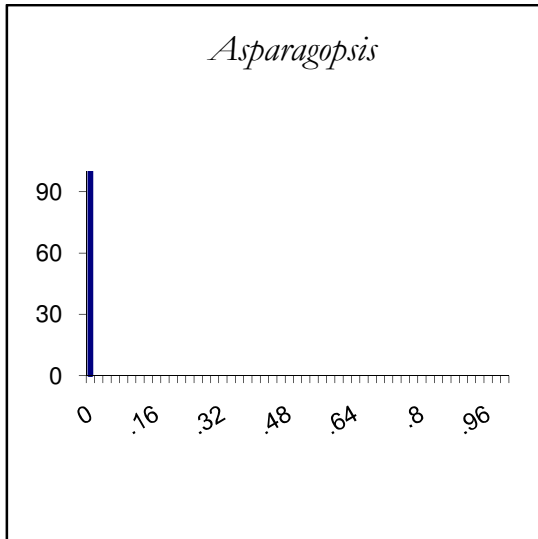
LA CATEDRAL 10 m CÁLIDA 2006



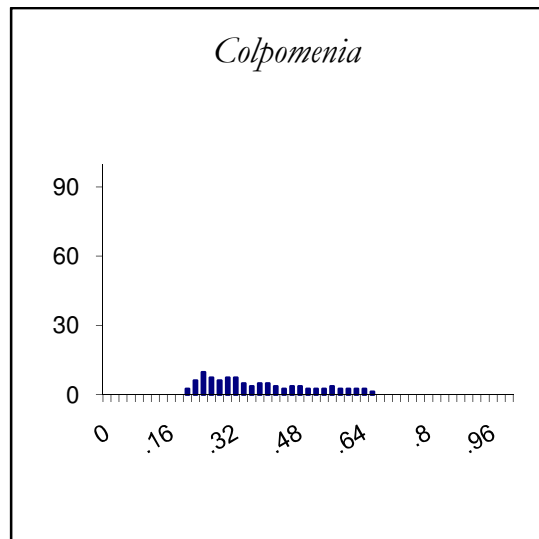
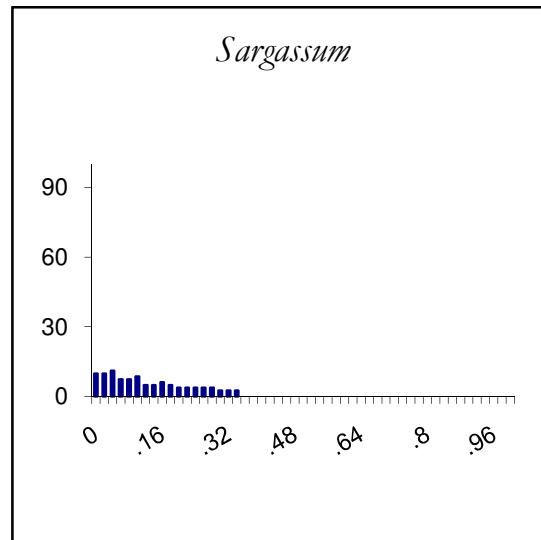
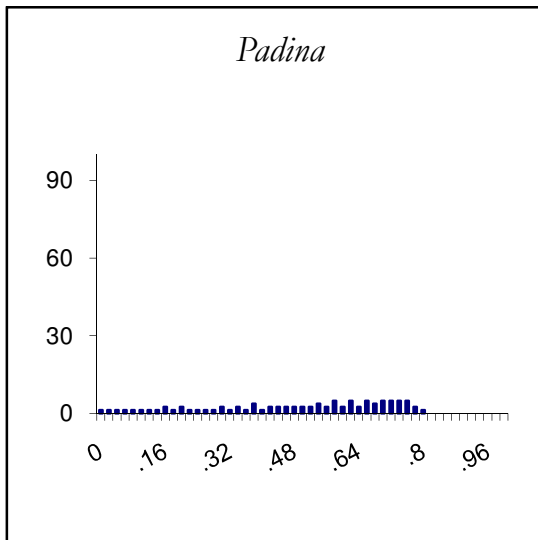
La Catedral 10 m CÁLIDA 2006



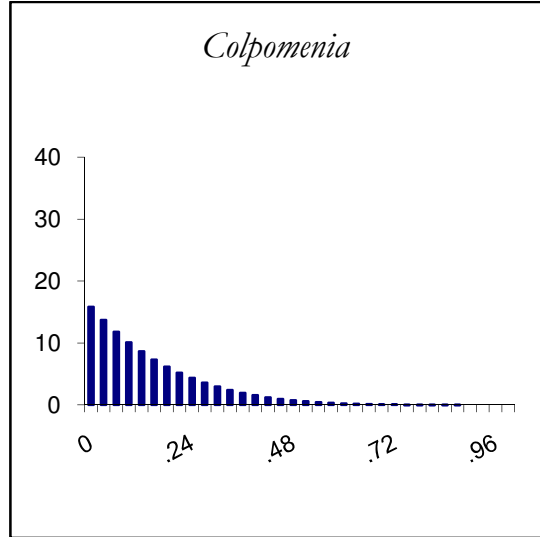
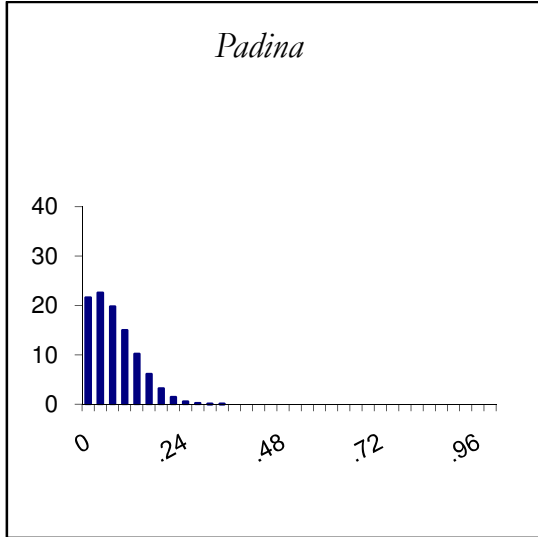
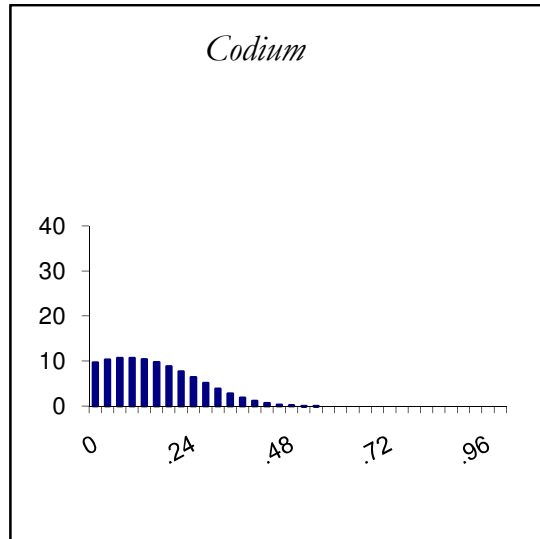
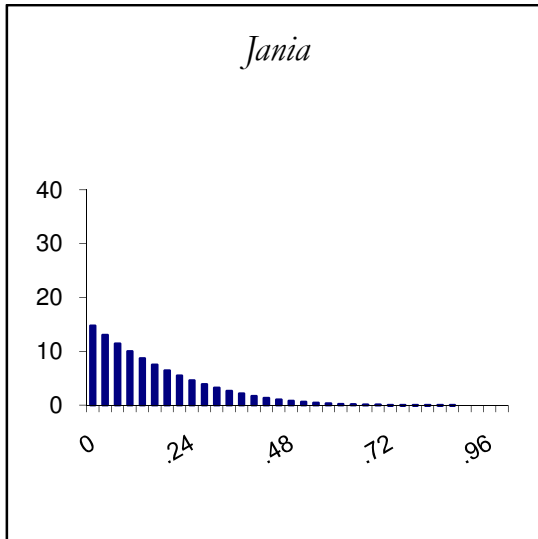
LA CATEDRAL 20 m CÁLIDA 2006



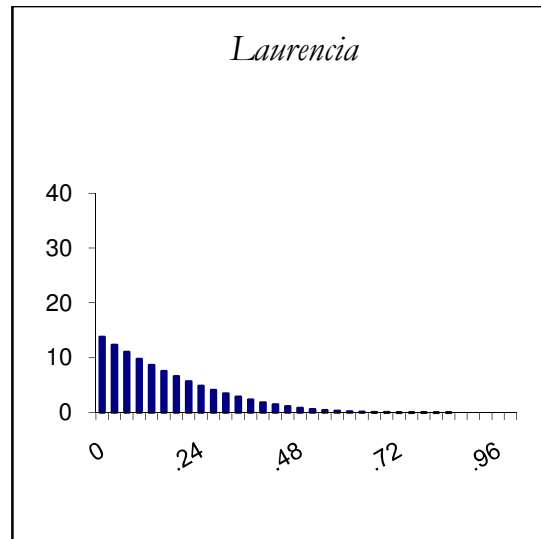
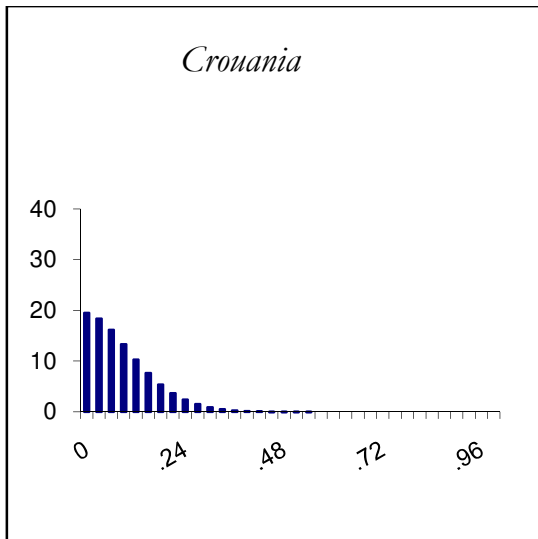
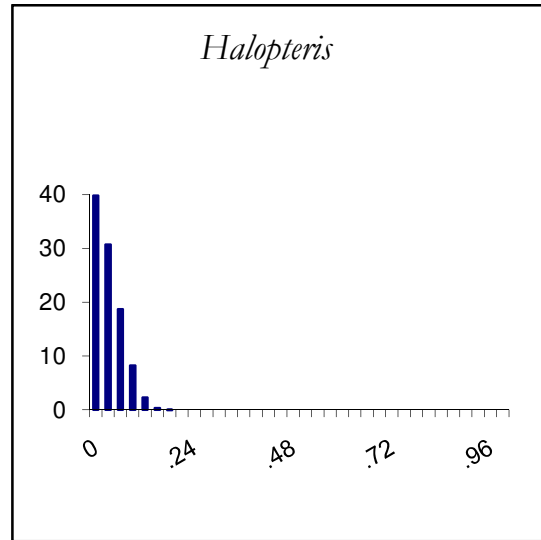
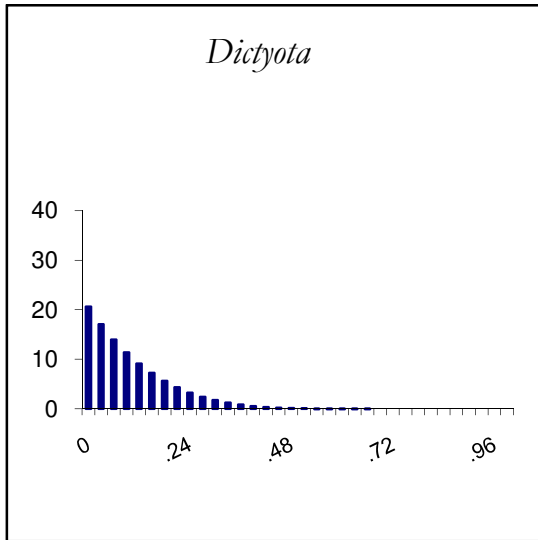
La Catedral 20 m CÁLIDA 2006



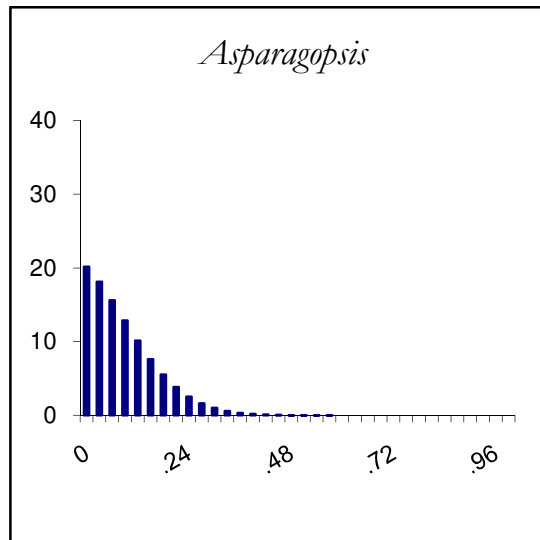
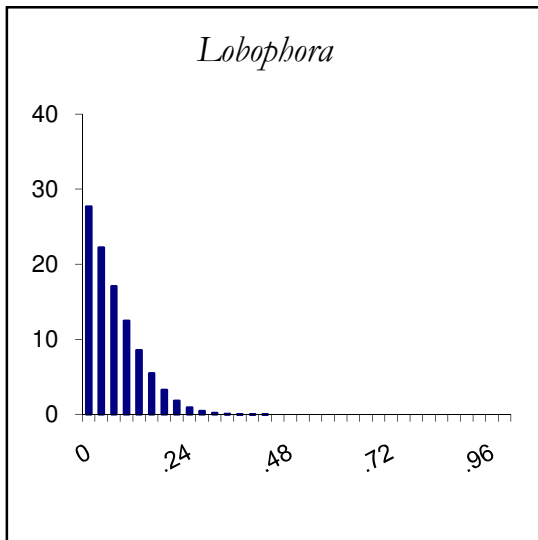
SARDINA 10 m FRÍA 2005



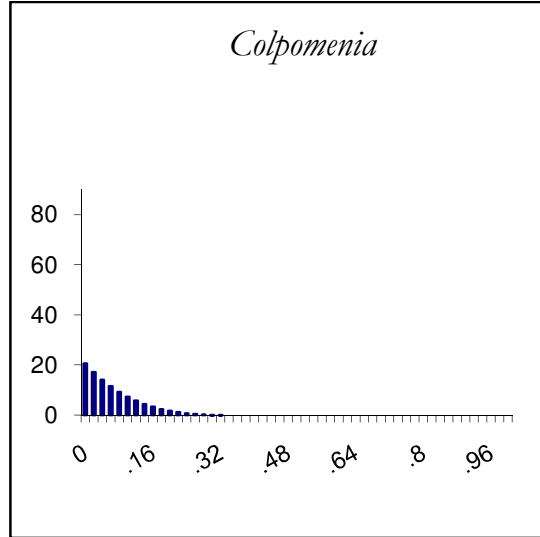
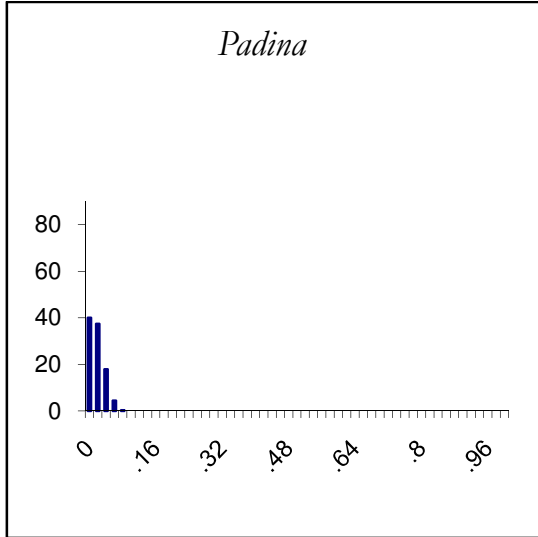
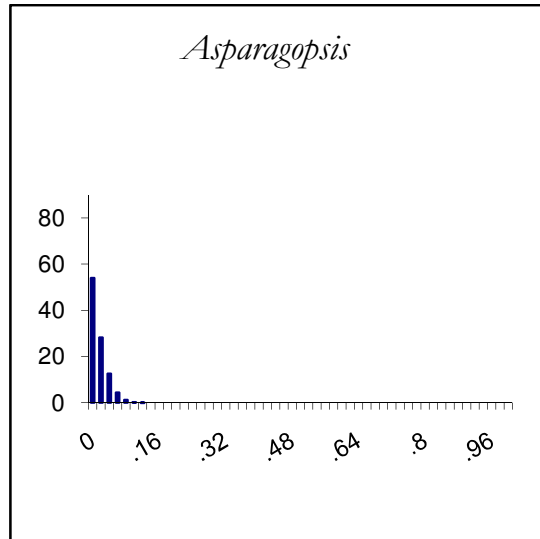
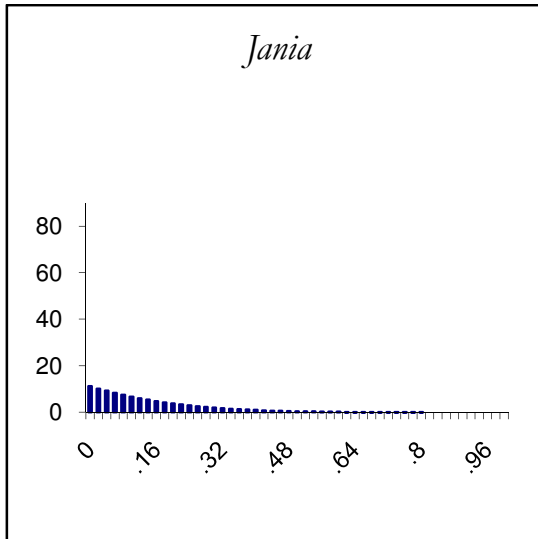
Sardina 10 m FRÍA 2005



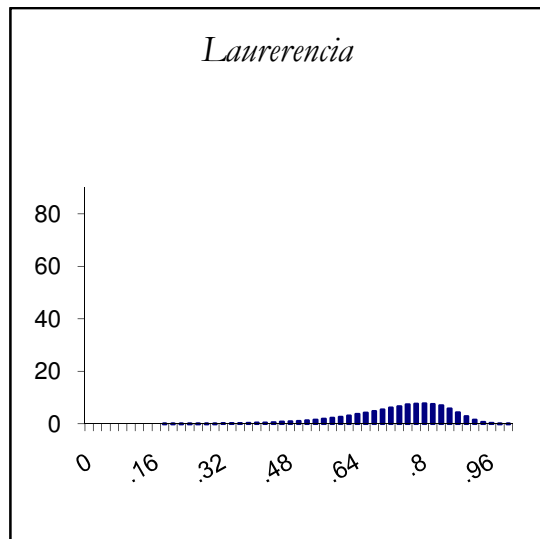
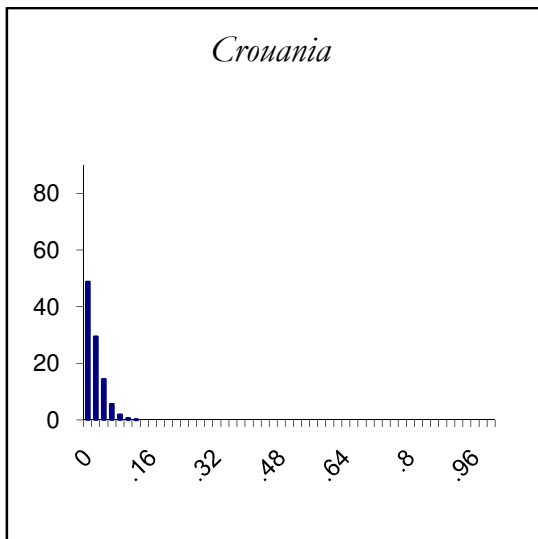
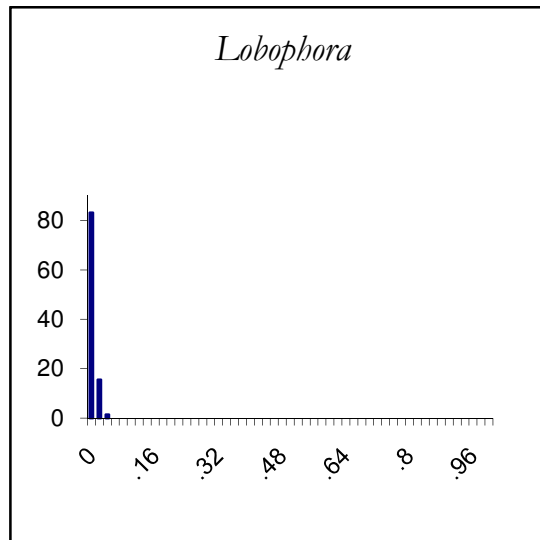
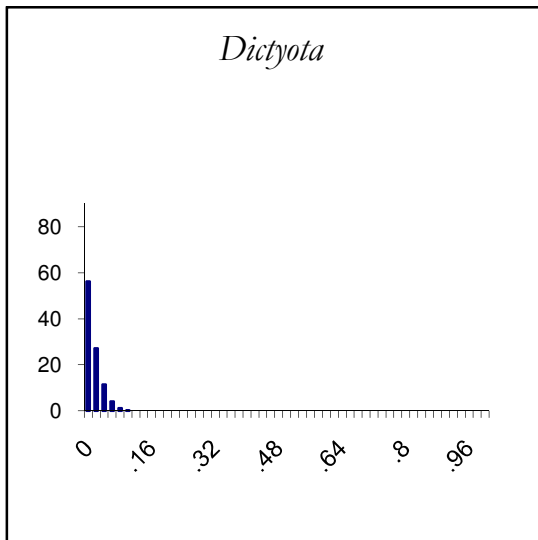
Sardina 10 m FRÍA 2005



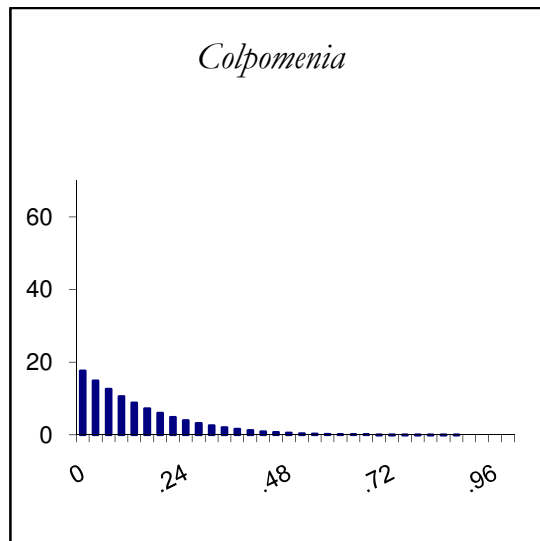
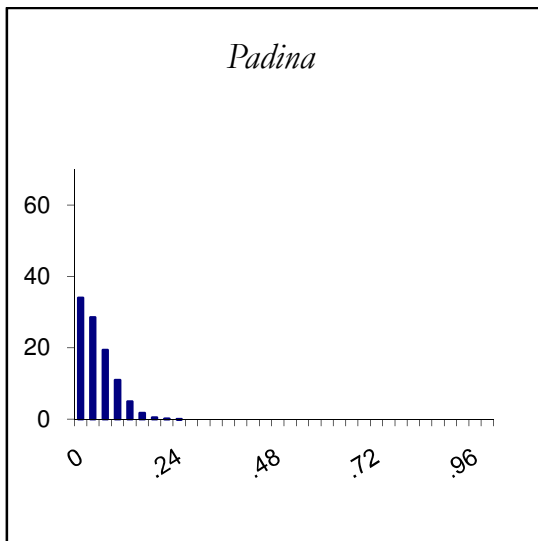
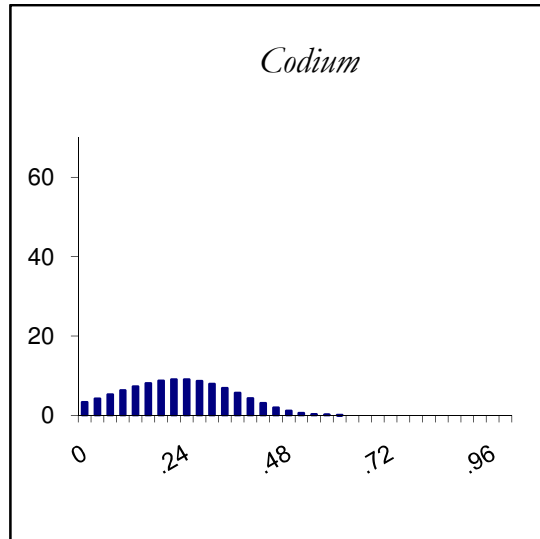
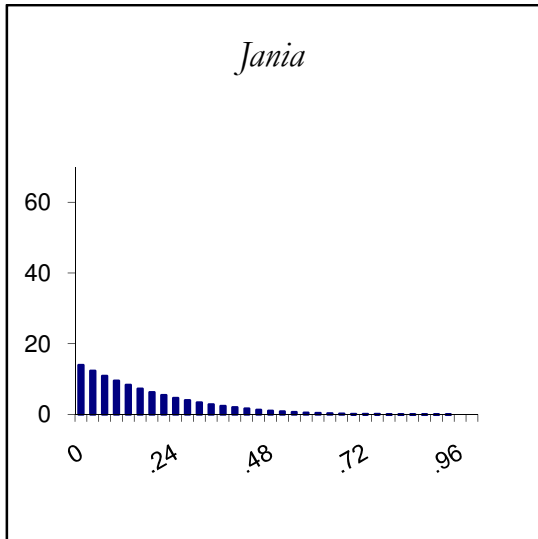
SARDINA 20 m FRÍA 2005



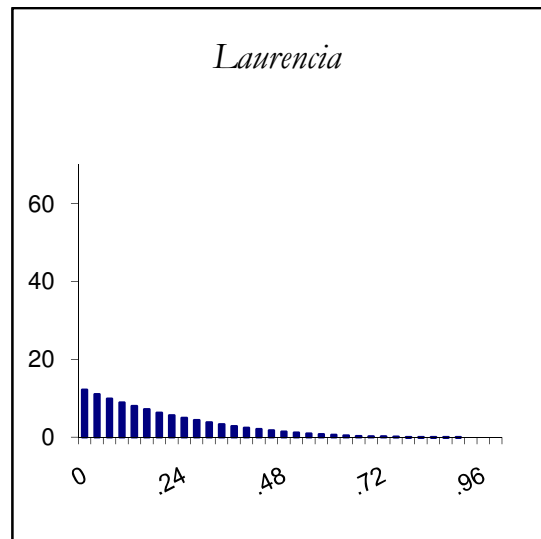
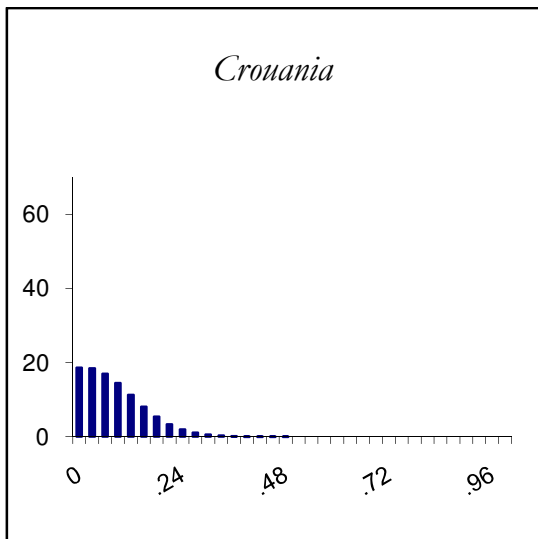
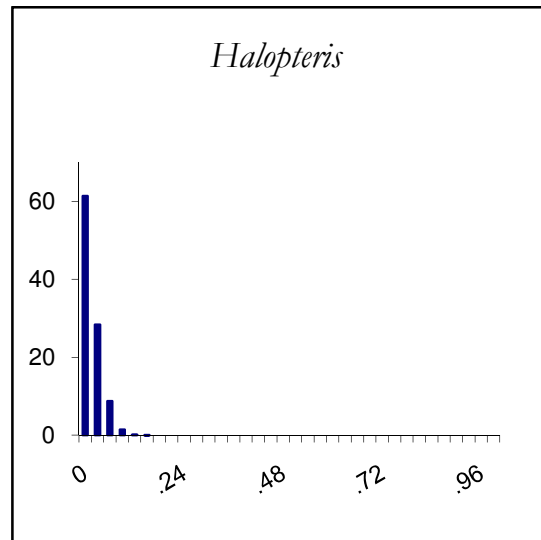
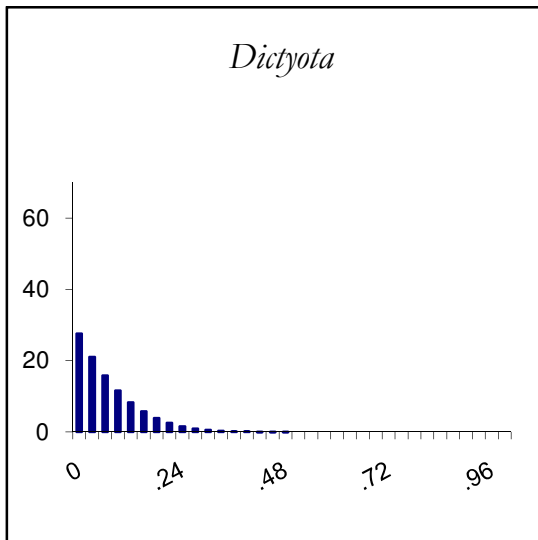
Sardina 20 m FRÍA 2005



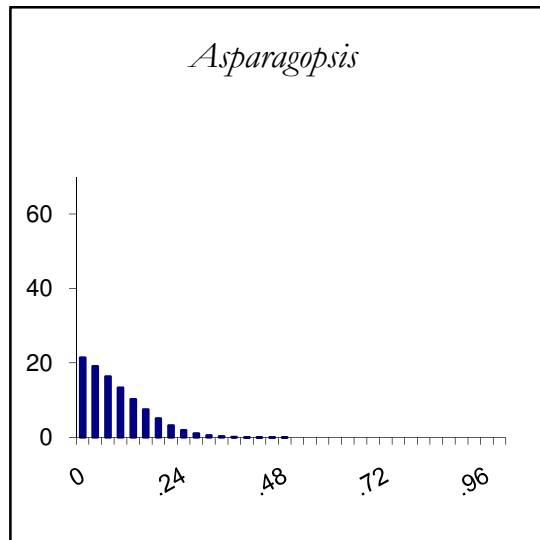
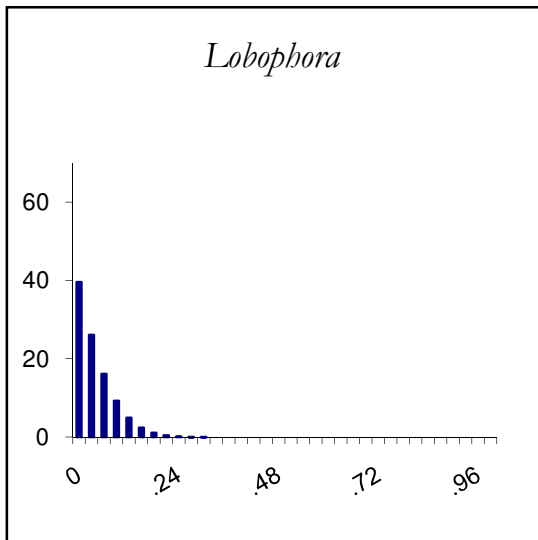
SARDINA 10 m FRÍA 2006



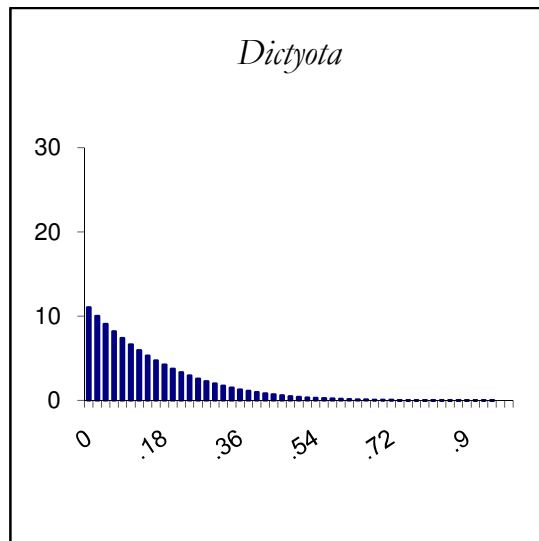
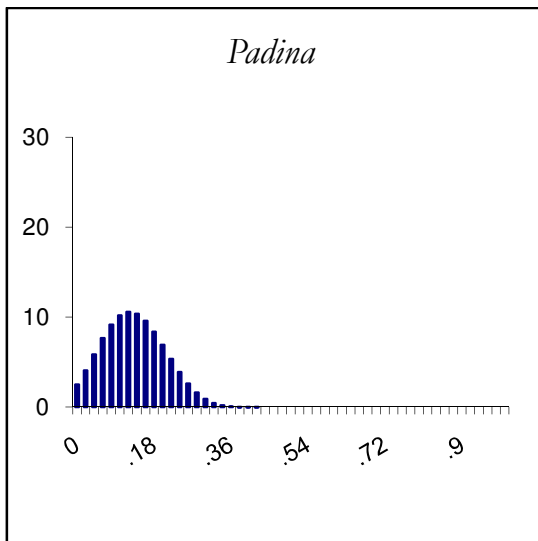
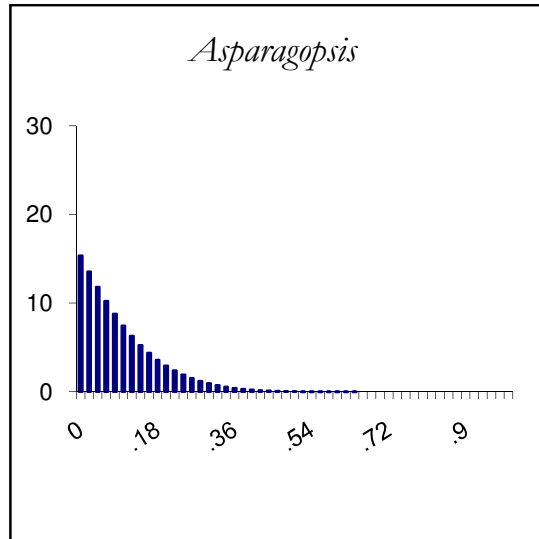
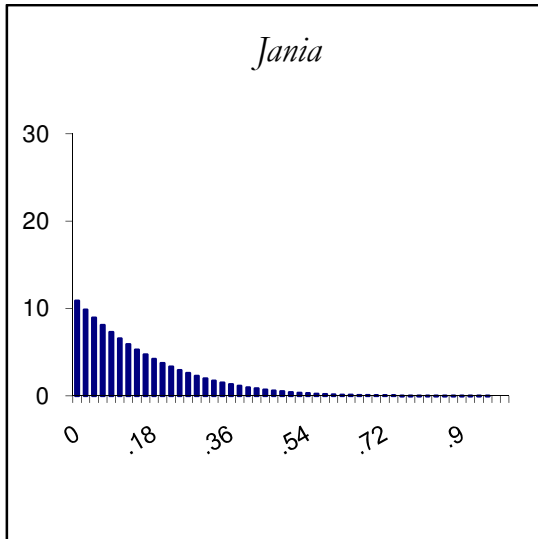
Sardina 10 m FRÍA 2006



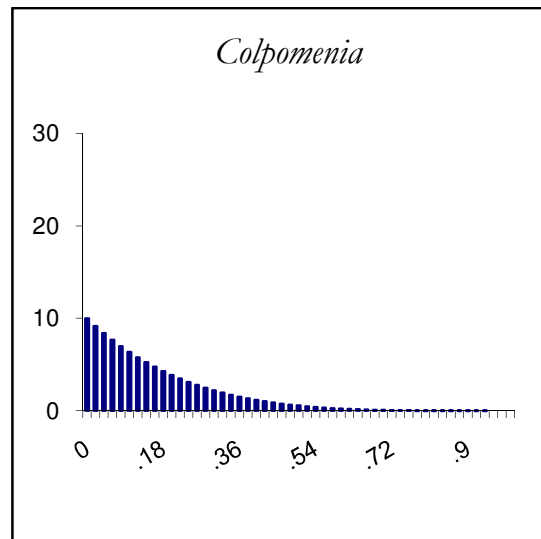
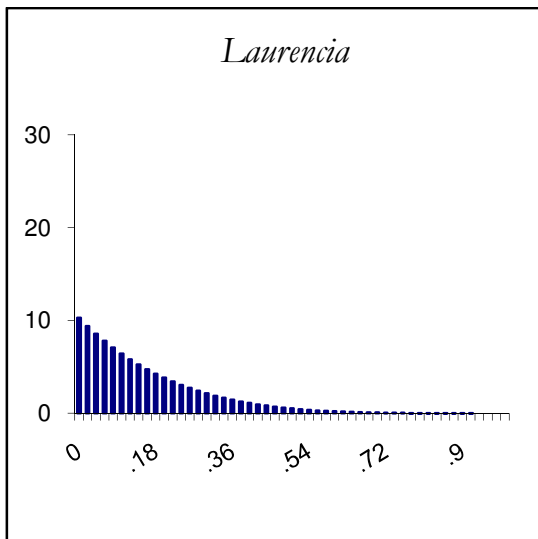
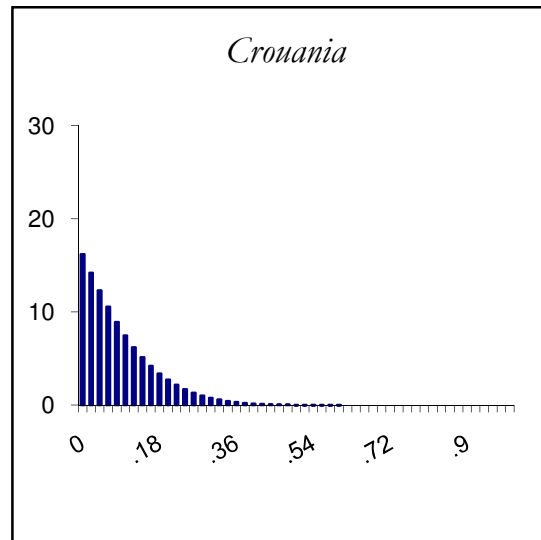
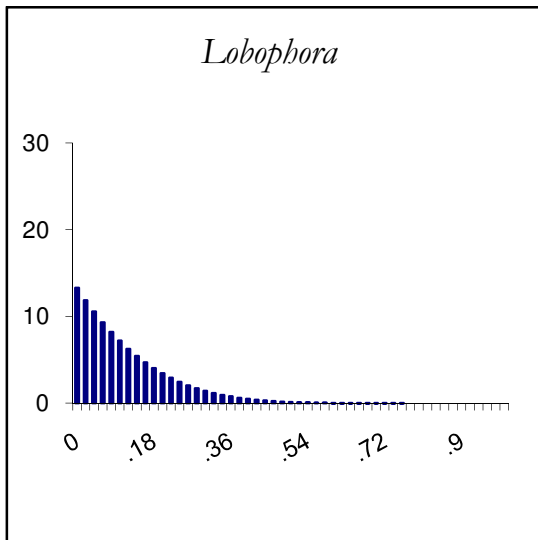
Sardina 10 m FRÍA 2006



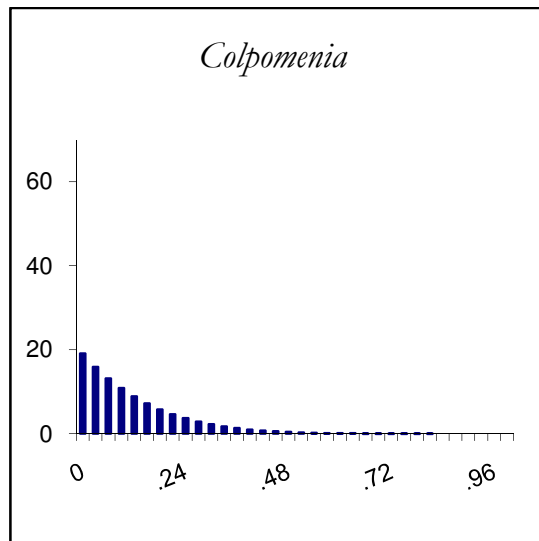
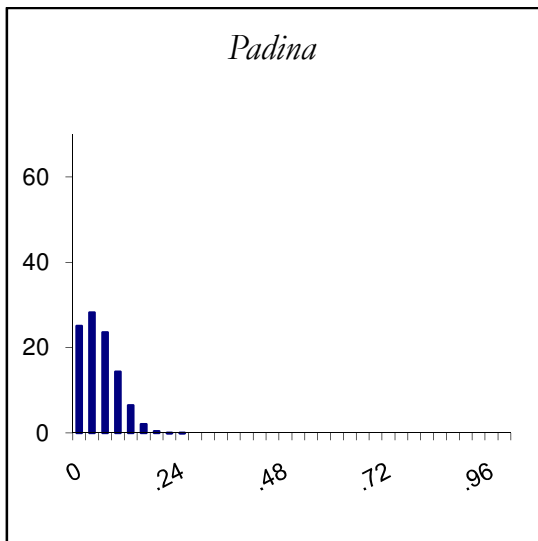
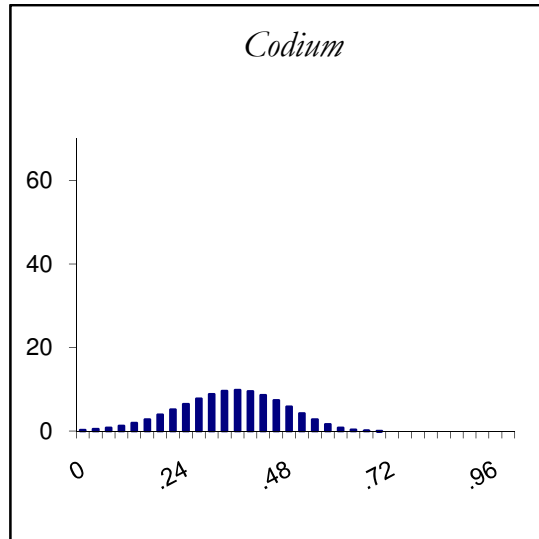
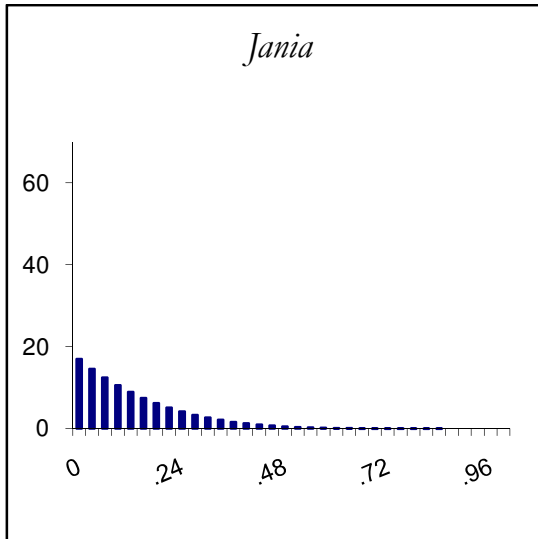
SARDINA 20 m FRÍA 2006



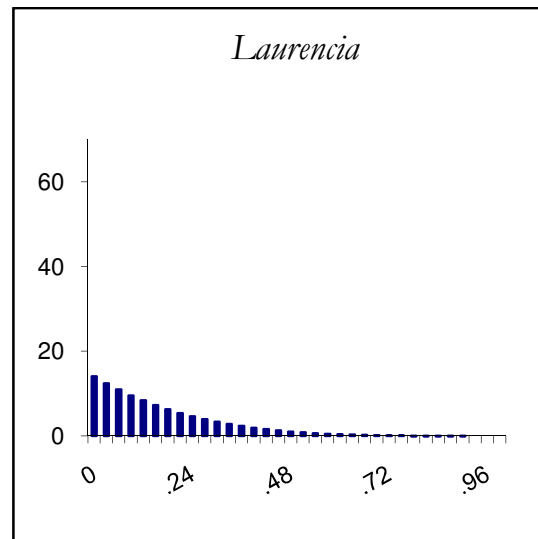
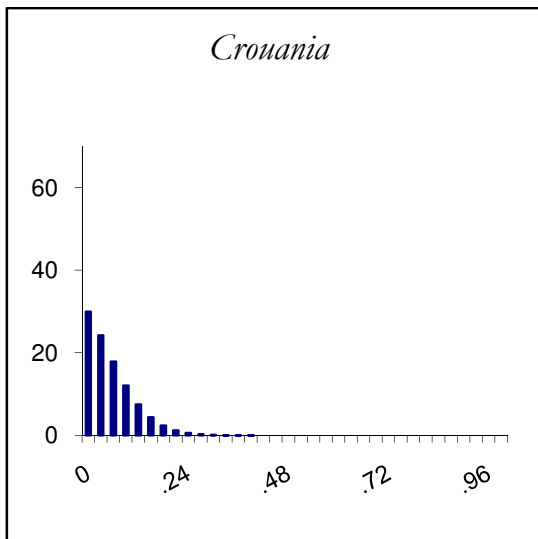
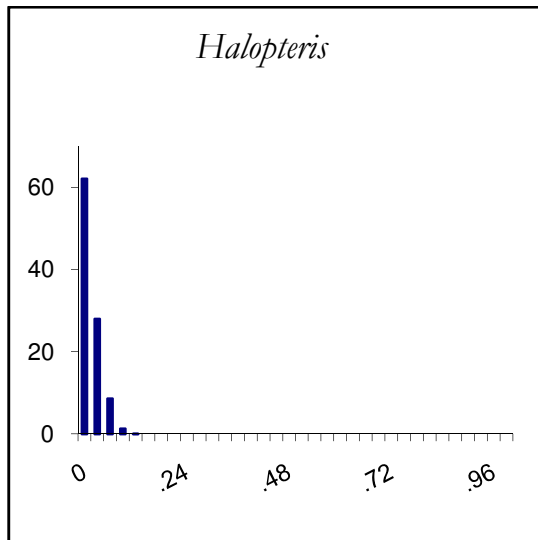
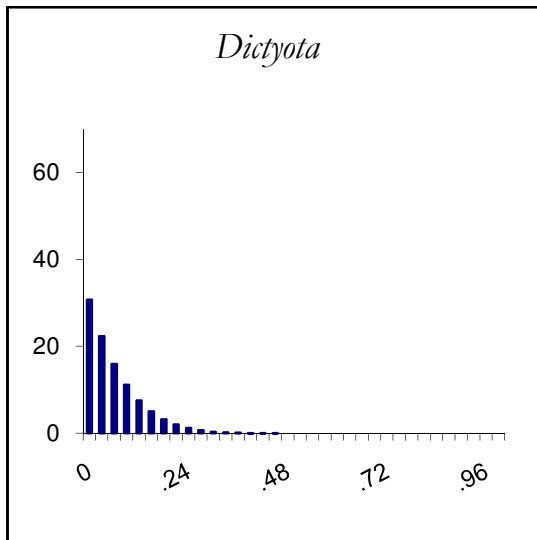
Sardina 20 m FRÍA 2006



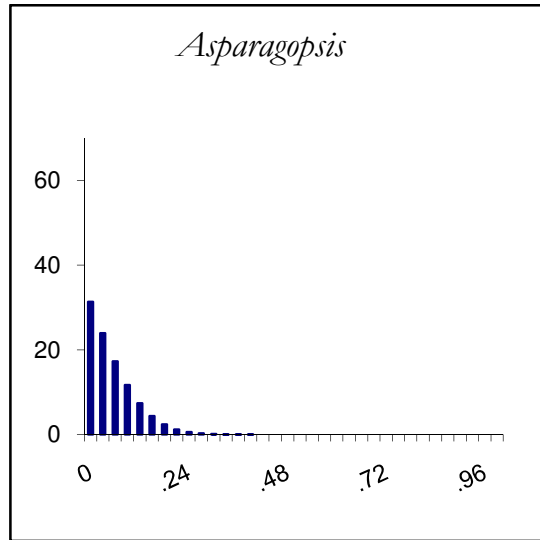
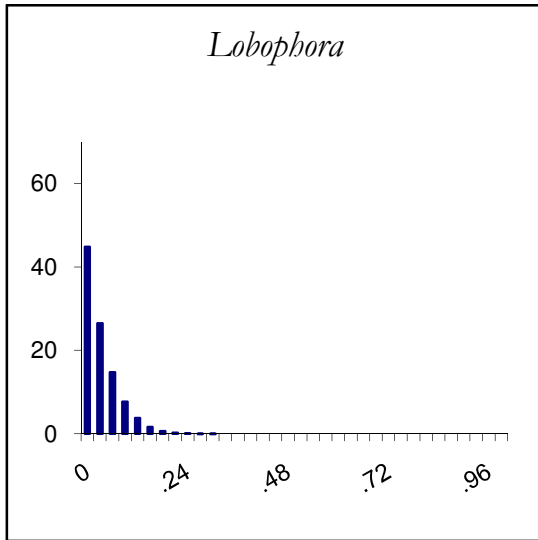
SARDINA 10 m FRÍA 2007



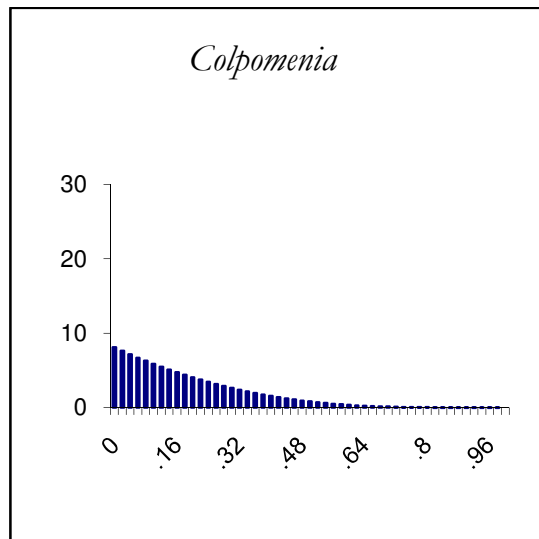
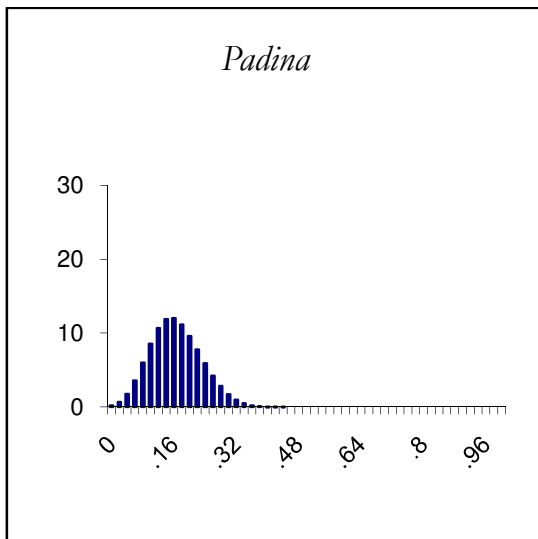
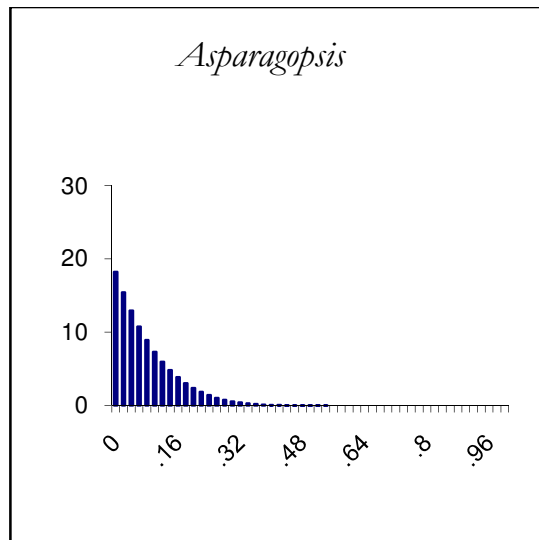
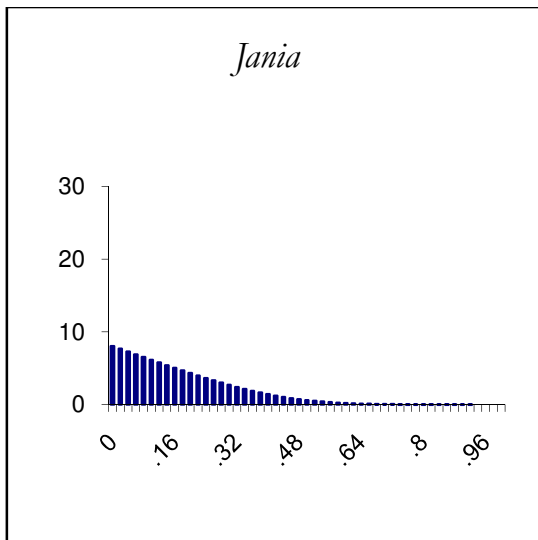
Sardina 10 m FRÍA 2007



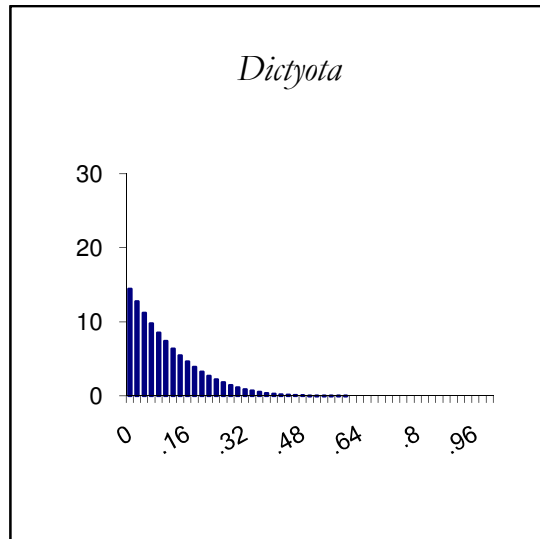
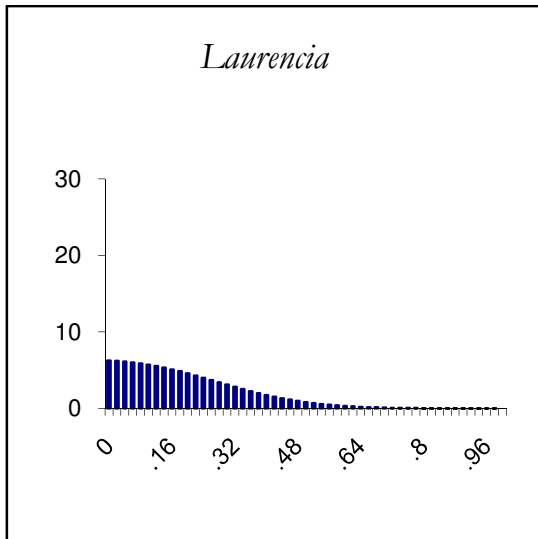
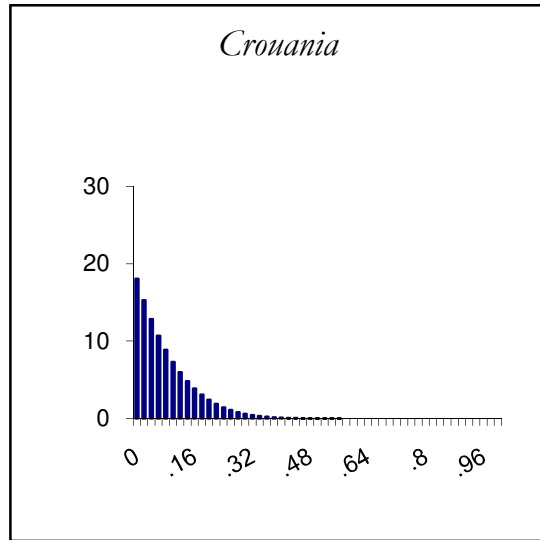
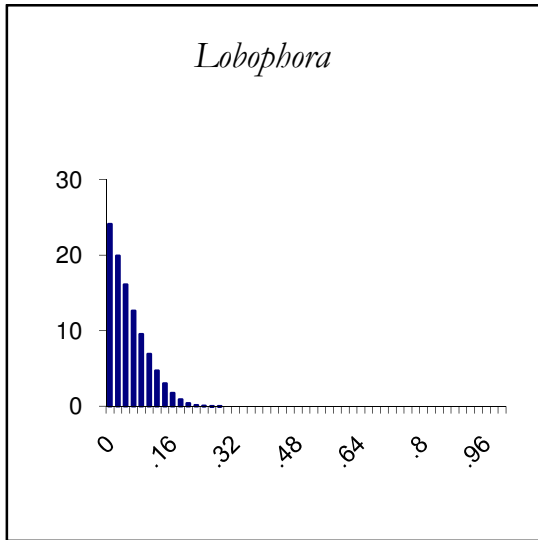
Sardina 10 m FRÍA 2007



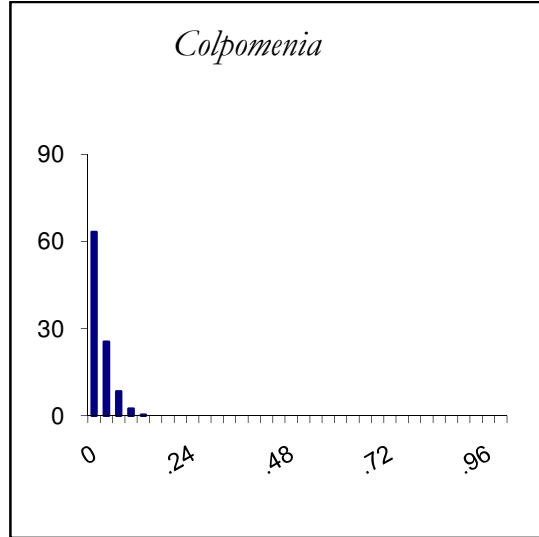
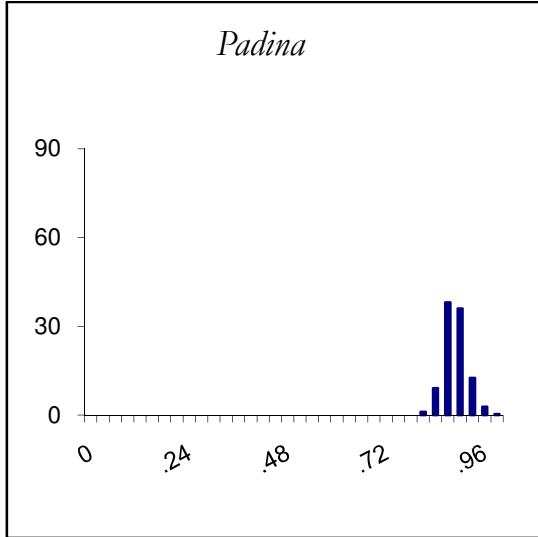
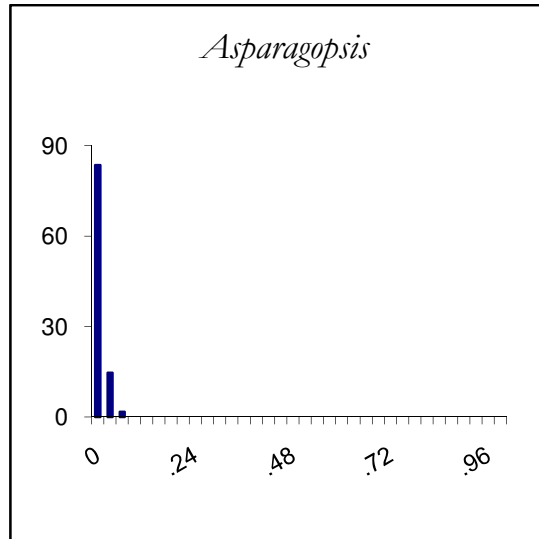
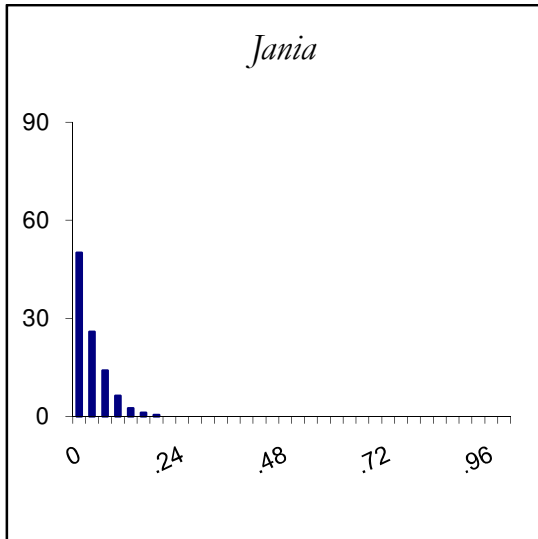
SARDINA 20 m FRÍA 2007



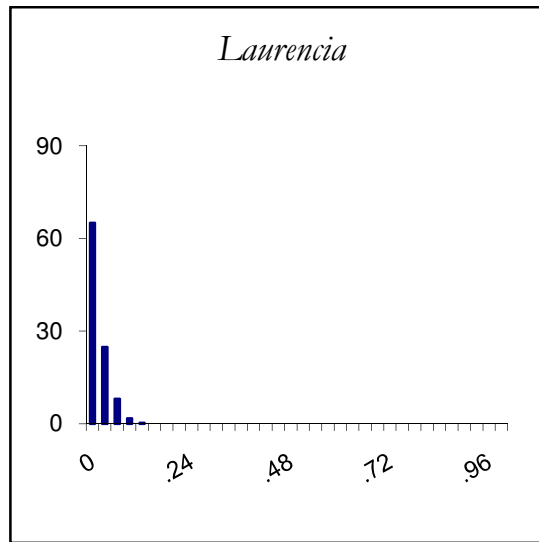
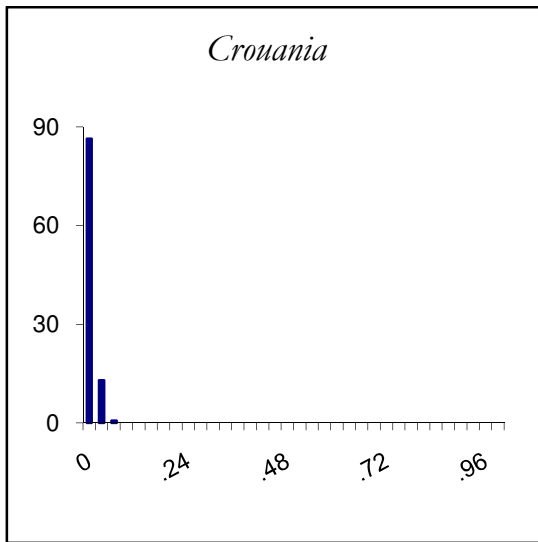
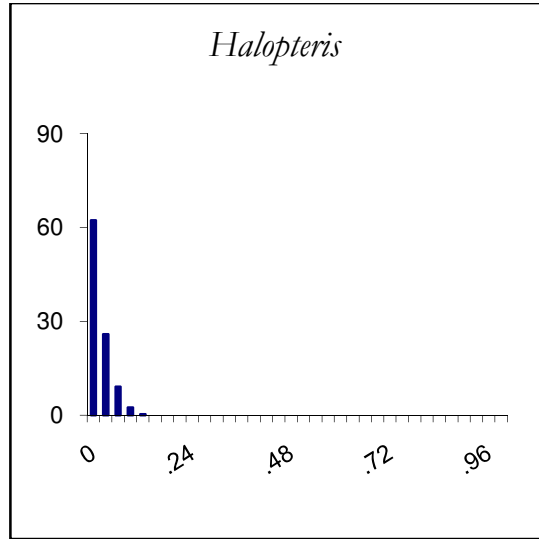
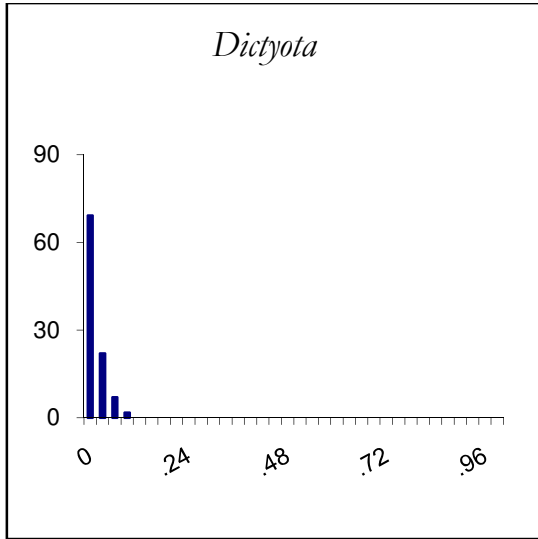
Sardina 20 m FRÍA 2007



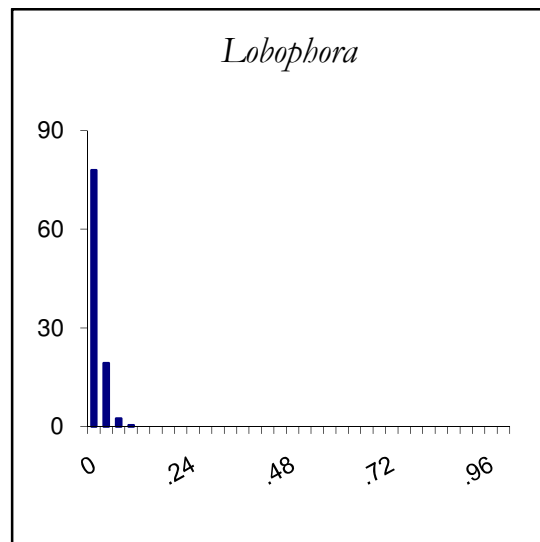
SARDINA 10 m CÁLIDA 2005



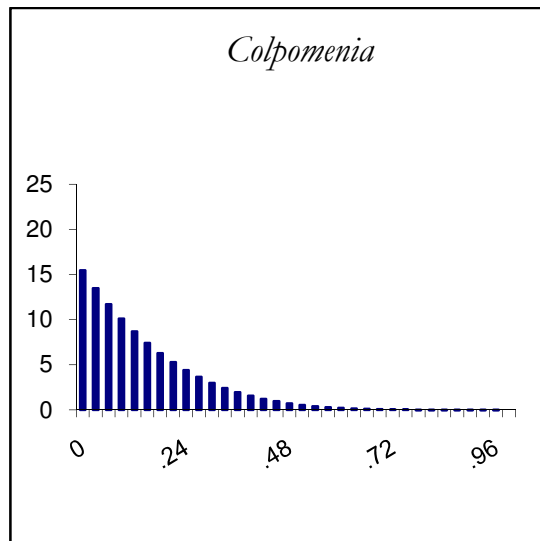
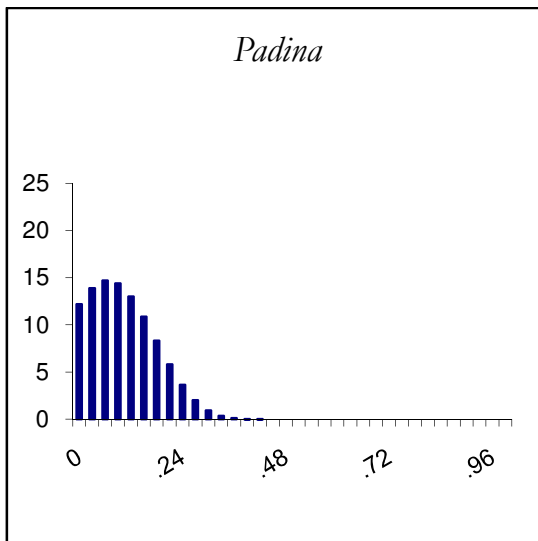
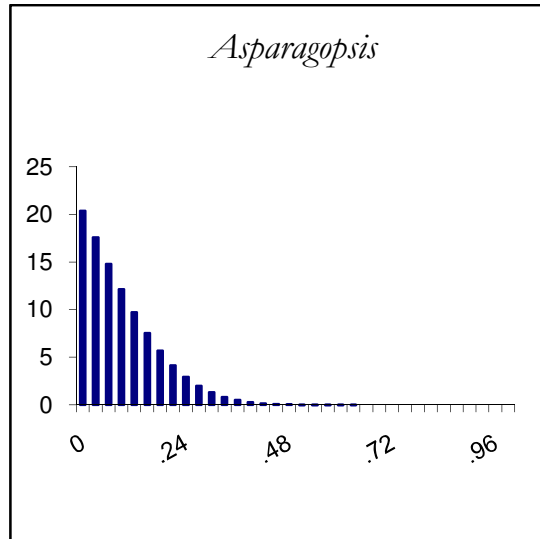
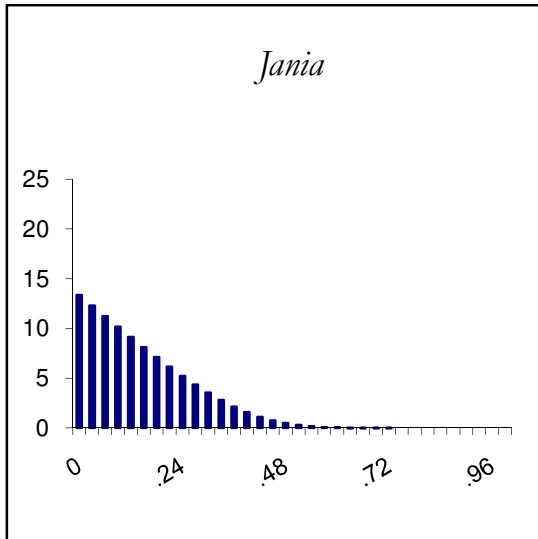
Sardina 10 m CÁLIDA 2005



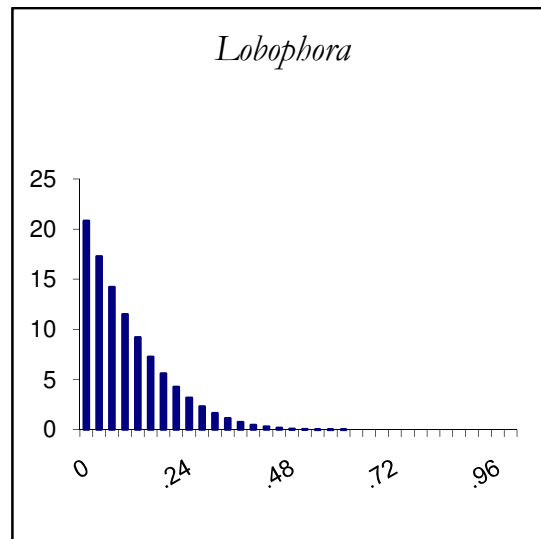
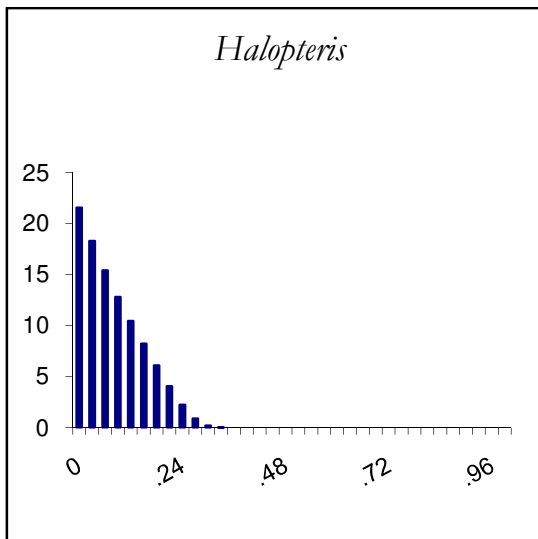
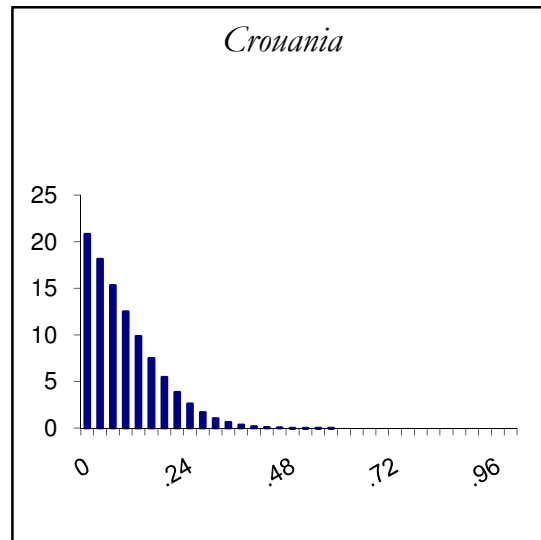
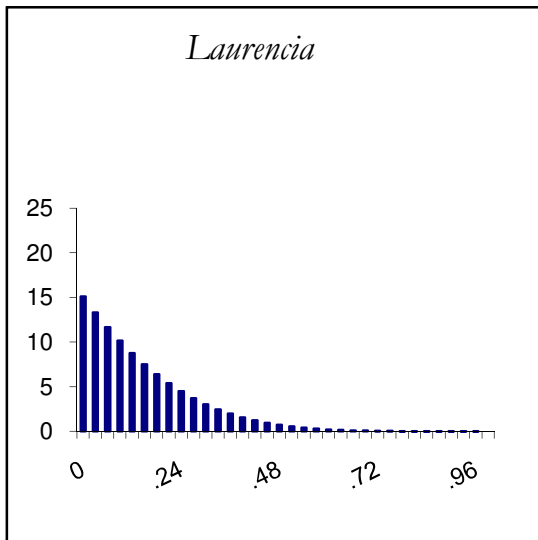
Sardina 10 m CÁLIDA 2005



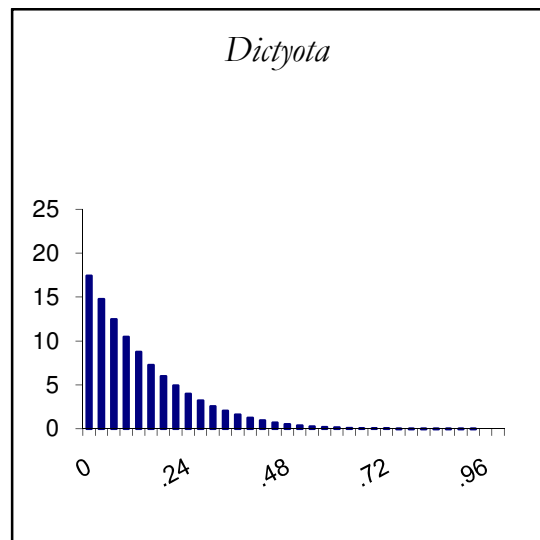
SARDINA 20 m CÁLIDA 2005



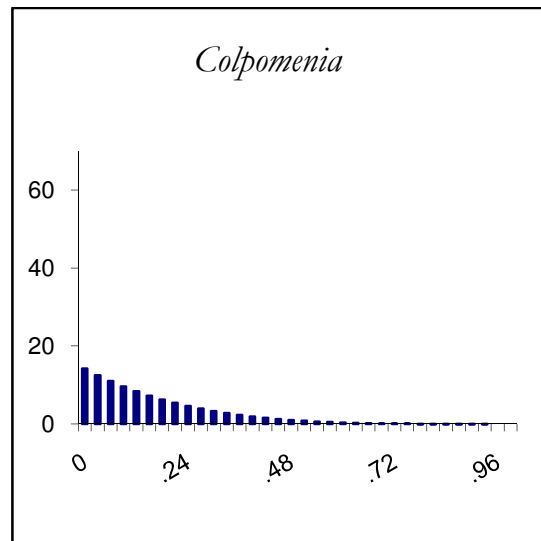
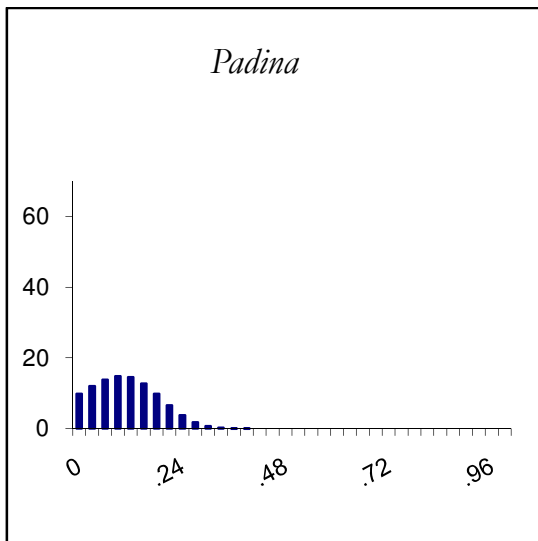
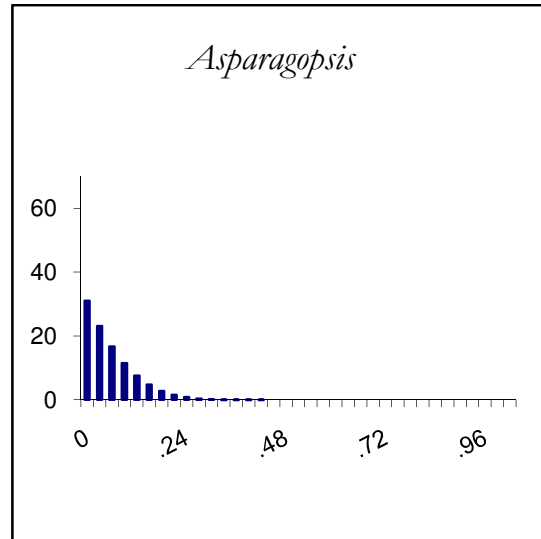
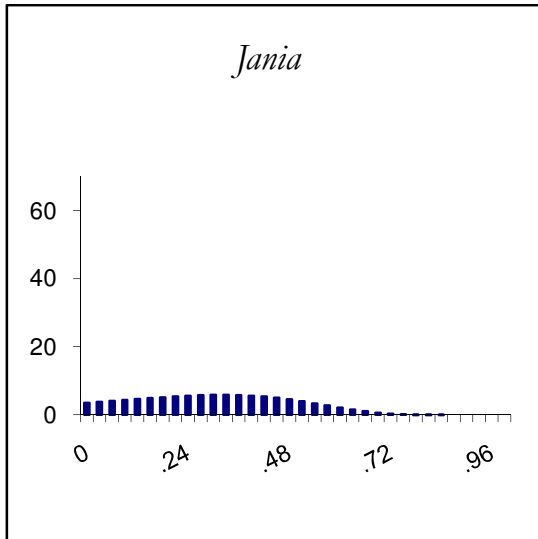
Sardina 20 m CÁLIDA 2005



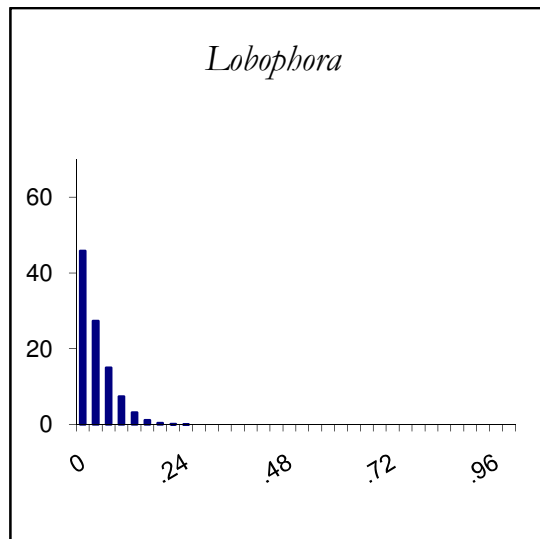
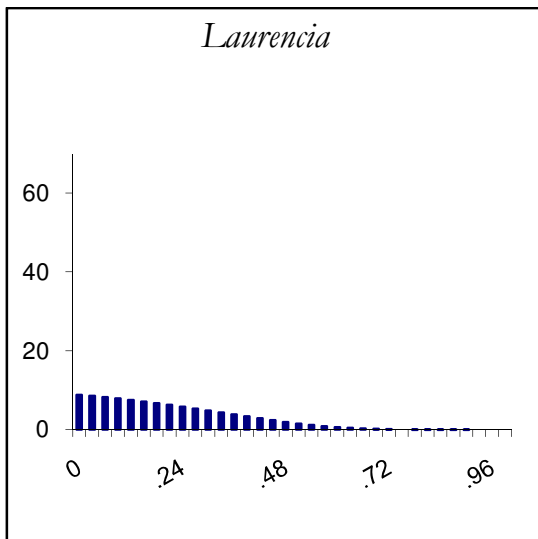
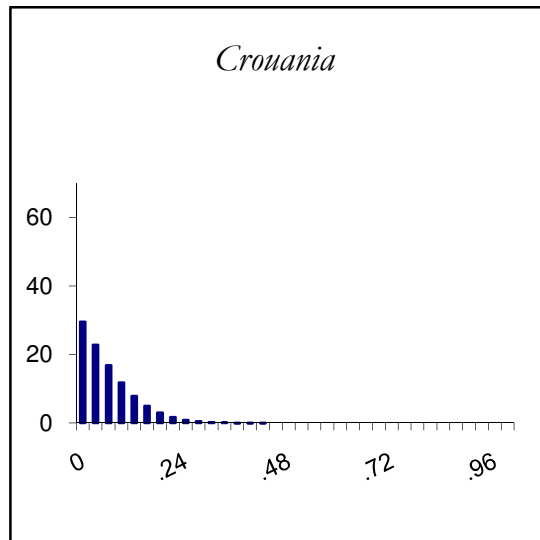
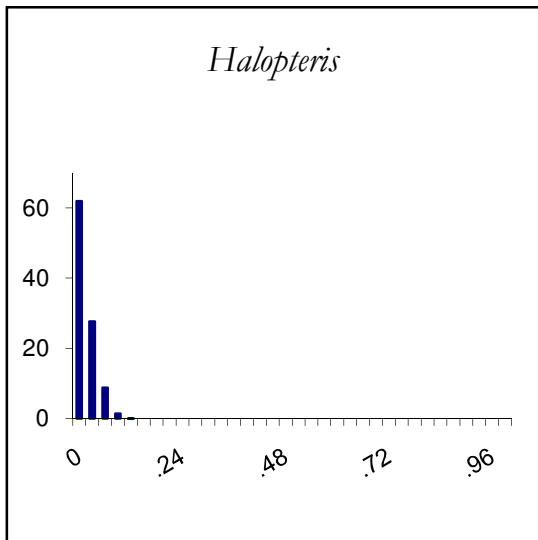
Sardina 20 m CÁLIDA 2005



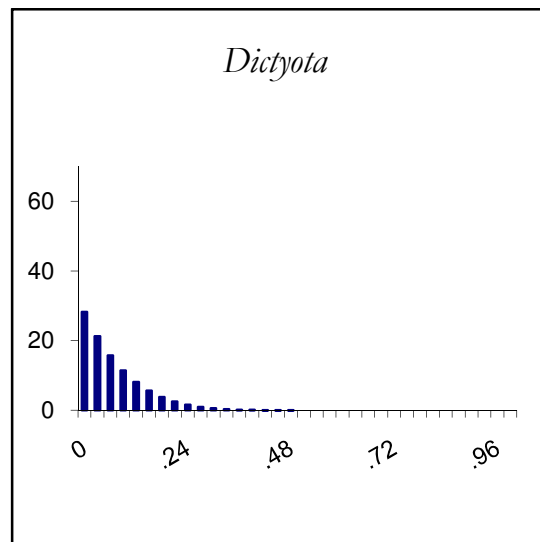
SARDINA 10 m CÁLIDA 2006



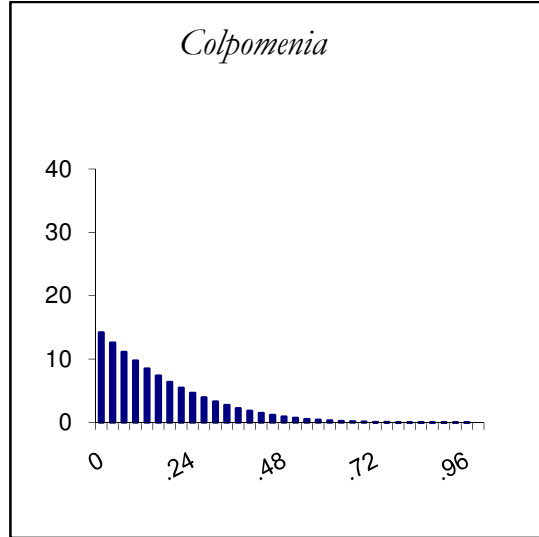
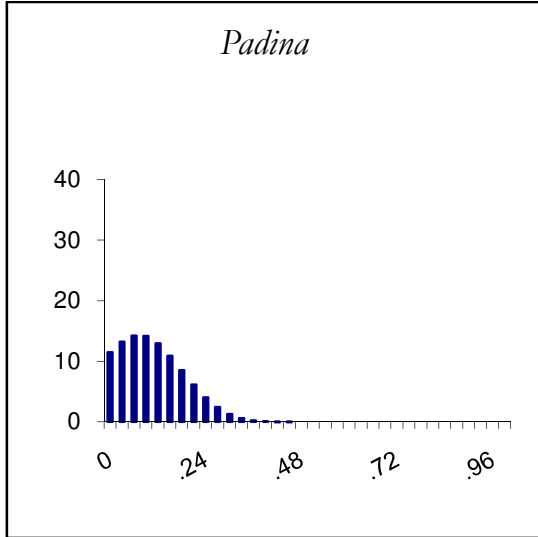
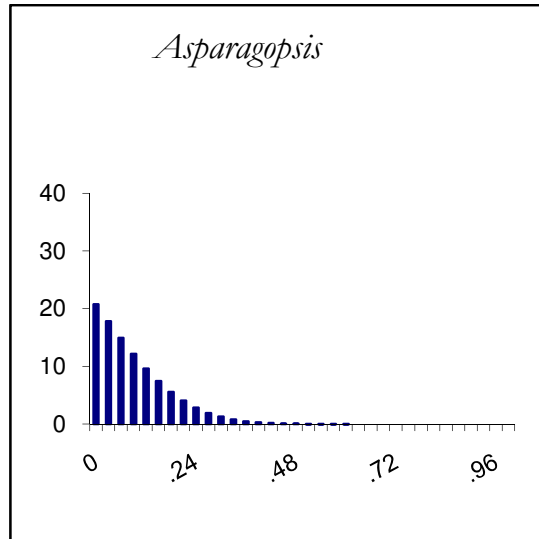
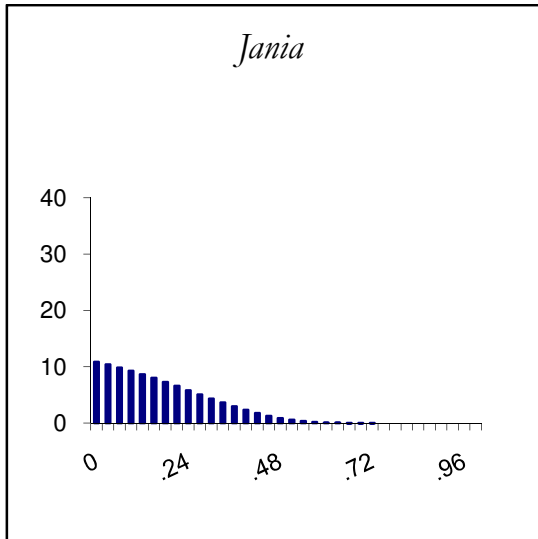
Sardina 10 m CÁLIDA 2006



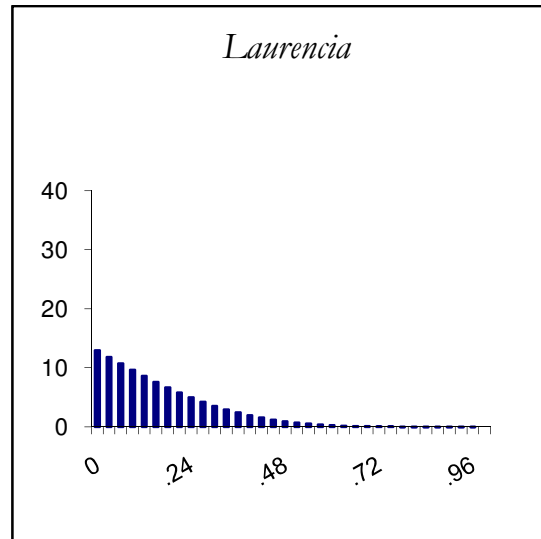
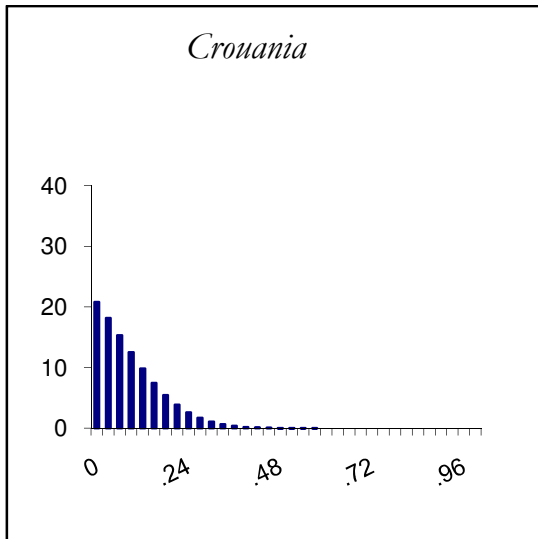
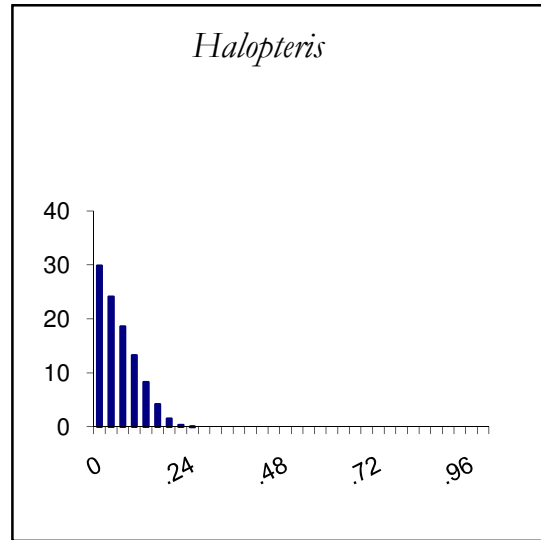
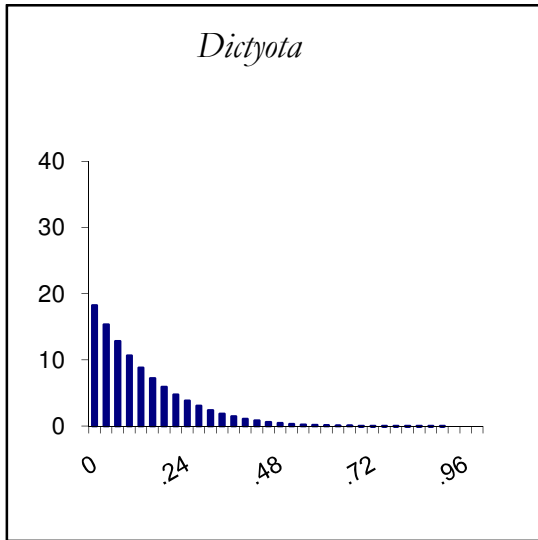
Sardina 10 m CÁLIDA 2006



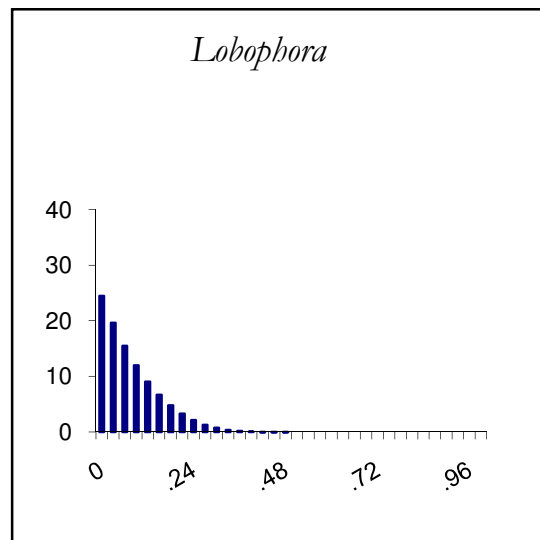
SARDINA 20 m CÁLIDA 2006



Sardina 20 m CÁLIDA 2006



Sardina 20 m CÁLIDA 2006





UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS
DE GRAN CANARIA



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología