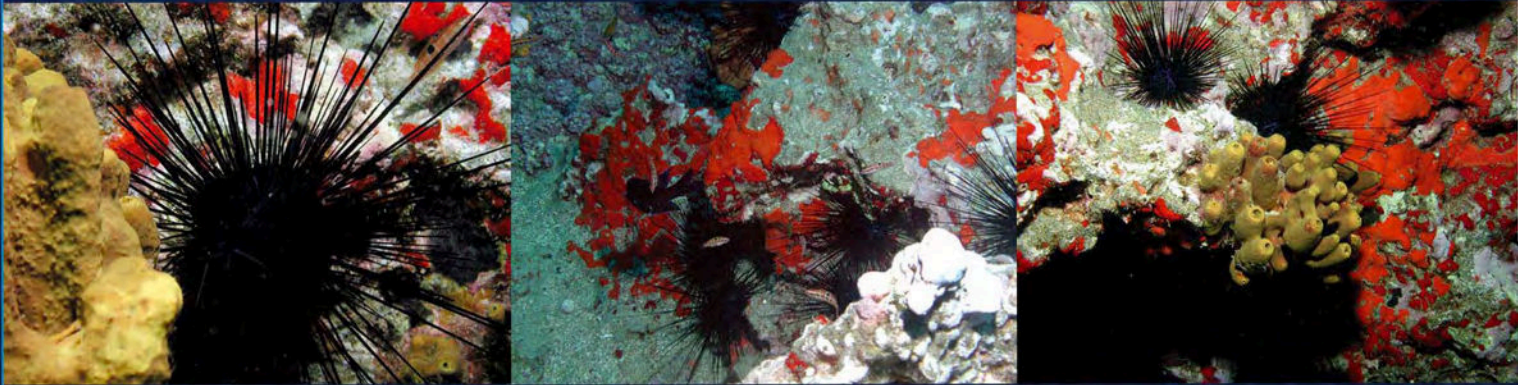




UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología

TESIS DOCTORAL

Diadema antillarum (Philippi, 1845) en Canarias:
Procesos determinantes de la estructura y
organización de comunidades bentónicas



M^a Leonor Ortega Borges
Las Palmas de Gran Canaria
Enero 2010





UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

**Doctor RAFAEL ROBAINA ROMERO, DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA**

CERTIFICA,

Que el consejo de doctores del Departamento, en su sesión de fecha de hoy tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación a la tesis doctoral titulada: "***Diadema antillarum* (Philippi, 1845) en Canarias: Procesos determinantes de la estructura y organización de comunidades bentónicas**", presentada por la doctorando **M^a Leonor Ortega Borges** y dirigida por el **Doctor Ricardo Haroun Tabraue** y el **Doctor Fernando Tuya Cortés**.

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 19 de enero de dos mil diez.





UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología

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

***Diadema antillarum* (Philippi, 1845) EN
CANARIAS: PROCESOS DETERMINANTES
DE LA ESTRUCTURA Y ORGANIZACIÓN DE
COMUNIDADES BENTÓNICAS.**

Tesis Doctoral presentada por Dña. M^a Leonor Ortega Borges.

**Dirigida por el Dr. D. Ricardo J. Haroun Tabraue y por el Dr. D.
Fernando Tuya Cortés.**

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

El/Los Director/es,

La Doctoranda,

Las Palmas de Gran Canaria, a 12 de Enero de 2010

"Todo se cura con agua salada: con sudor;
con lágrimas o con el mar."

[Isak Dinesen](#)

A mis Padres.

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría en pocas palabras poder agradecer a todas las personas implicadas en que este trabajo vea la luz. Para todos y cada uno de ellos todo mi agradecimiento eterno, a todos, y no quiero dejarme a nadie.

Todo comenzó con un dejarse llevar, acabé la carrera y cuando me di cuenta, estaba en el agua, primero de voluntaria con “Canarias, por una Costa Viva” y después con un experimento en marcha, el primero, el que me empujó de manera inexorable a empezar la tesis. Pero aún podría ir más atrás en el tiempo, a la temprana edad de 8 años, esa fue mi primera experiencia bajo el mar, y hasta hoy aún sigo sumergiéndome con la ilusión del primer día. Entonces lo tuve claro, el mar era mi pasión y mi futuro.

El culpable de esta temprana vocación por el mar no podría ser otro que mi *Padre*. Él me adentró en sus profundidades y me confortó con su aliento y entusiasmo y, cómo no, depositó todo su orgullo en mí, su niña iba a la Universidad. No lejos de él siempre está mi madre, que tiene la misma o más culpa de que yo sea como soy, aunque la pasión es la de papá, dice ella siempre. Son un gran ejemplo de lo que hay que hacer en esta vida para sacar una familia adelante, enfrentarse al día-día, aunque la adversidad a veces te haga dudar, por todo ello y mucho más son los primeros a los que les digo, gracias y mil gracias.

La ilusión por estos años de estudio y trabajo es extensible sin duda a mis hermanas y hermanos, incluidos los peques, mi abuela y mi tía, que son como mi segunda y tercera mamás. También en casa tengo y he tenido un gran apoyo,

sobre todo en estos últimos compases, gracias Raúl por tu comprensión en los días de caos y nervios.

Agradezco a mi Director el Dr. Ricardo Haroun Tabraue por su confianza, apoyo y conocimiento brindado, su dedicación y trabajo han hecho más fácil el mío. A mi codirector el Dr. Fernando Tuya Cortés por su inspiración y asesoramiento en el planteamiento de todas las experiencias llevadas a cabo en este estudio y, por supuesto, su inestimable ayuda en toda la parte estadística.

Una cariñosa mención para Lidia Mederos Iriarte compañera fundamental en todos mis muestreos, y mucho más; sin ella no podría haber realizado todo este esfuerzo. Siempre ha estado a mi lado hiciera bueno o con mala mar, desde la zodiac o a trompicones desde tierra. Dando ánimos cuando hacía falta, y poniéndome las pilas cuando era necesario.

Otra pieza fundamental en la realización de este trabajo ha sido sin duda Tony Sánchez, cuando lo he necesitado ha estado en el agua conmigo, además siempre se puede contar con él por supuesto a nivel logístico. Todo funciona gracias a Tony.

Durante estos años han sido muchos los compañeros que han pasado por BIOGES, y que por una razón u otra han colaborado en mi trabajo, sobre todo de campo, logística e inspiración, ellos son: Iván Blanch, Nayra Montesdeoca, Arturo Boyra, Rubén Ramírez, Sefora Betancor, Harue Hernández, Beatriz Sosa, Armando del Rosario, Jorge Asis. Espero no dejarme a nadie. A todos gracias. También debo agradecer al Grupo de Actividades Subacuáticas de la Guardia Civil, por su ayuda desinteresada cuando tuve que sumergirme en mi primer

muestreo, ellos me ayudaron donde yo no llegaba, el martillo bajo el agua es algo que en aquel entonces me superaba; hoy no diría lo mismo.

Cuando llegaron mis aventuras en Congresos Internacionales fue muy necesaria, sin duda, la ayuda brindada en el entendimiento de las lenguas extranjeras por parte de Candy Cecilia y Yaiza Fernández-Palacios, ellas hicieron más fácil este buen trago, sobre todo en mejorar mi espantosa pronunciación del inglés, gracias por los cafés y las cenitas niñas.

En uno de esos viajes conocí a Daniela que también puso su granito de arena, con su amistad y trabajo, haciendo más fácil estar fuera de casa las dos veces que me acogió en la suya, en esa tierra tan bonita que es Sao Miguel, fue poco tiempo pero me hiciste sentir como en casa.

Gracias al Excelentísimo Cabildo de Gran Canaria por otorgarme una beca para poder sufragar mis estudios de Doctorado y realizar la presente tesis. También a la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria que a través de la ayuda económica de su Plan de Formación del Personal de Investigación me facilitó asistir a congresos internacionales y así dar la divulgación necesaria a mi trabajo.

GRACIAS A TODOS.

ÍNDICE

RESUMEN

i.

INTRODUCCIÓN GENERAL	1.
1. Antecedentes	1.
2. Importancia de la tesis	16.

MATERIAL Y MÉTODOS

23.	
1. Objeto de estudio.	23.
2. Área de estudio.	24.
3. Muestreo y diseño experimental.	25.

RESULTADOS	27.
-------------------	------------

Capítulo 1: Análisis de la variabilidad espacio temporal de las poblaciones de *Diadema antillarum* (Phillipi, 1845)

1. Introducción.	29.
2. Material y Método.	31.
2.1. Área de estudio y diseño experimental.	31.
2.2. Muestreo y análisis de los datos.	32.

3. Resultados.	35.
4. Discusión.	41.

Capítulo 2: Hidrodinamismo y segregación batimétrica de especies de erizos de mar en fondos rocosos de Canarias

1. Introducción.	49.
2. Material y Método.	51.
2.1. Área de estudio y diseño de muestreo.	51.
2.2. Muestreo y análisis estadístico.	52.
2.3. Experimento hidrodinámico.	54.
2.4. Mediciones morfológicas.	56.
3. Resultados.	56.
3.1. Estudio de campo.	56.
3.2. Experimento de hidrodinamismo.	61.
3.3. Mediciones morfológicas: superficie de adherencia, ratio altura de cuerpos.	62.
4. Discusión.	63.

Capítulo 3: Influencia del erizo de mar *Diadema antillarum*-*b* Phillipi (1845) sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles

1. Introducción.	71.
2. Material y Método.	72.

2.1. Área de estudio y diseño de muestreo.	72.
2.2. Análisis de datos.	74.
3. Resultados.	75.
4. Discusión.	80.

Capítulo 4: Interacción entre la profundidad y la sedimentación en el efecto del erizo *Diadema antillarum-b* sobre la organización de las macroalgas en fondos rocosos.

1. Introducción.	85.
2. Material y Método.	89.
2.1. Área de estudio.	89.
2.2. Efecto interactivo entre la presencia de erizos y la profundidad: diseño experimental	90.
2.3. Efecto interactivo entre la presencia de erizos y la sedimentación: diseño experimental.	91.
2.4. Muestreos.	92.
2.5. Análisis estadístico.	94.
3. Resultados.	95.
3.1. Efectos de la eliminación de erizos sobre las comunidades de algas entre los estratos someros y profundos.	95.
3.2. Efectos de la eliminación de erizos sobre las comunidades de algas entre niveles altos y bajos de sedimentación.	101.
4. Discusión.	106.

4.1. Efectos de la eliminación de erizos sobre las comunidades de macroalgas en los estratos someros y profundos.	106.
4.2. Efecto de la eliminación de erizos sobre las comunidades de algas entre niveles altos y bajos de sedimentación.	109.
DISCUSIÓN GENERAL	115.
CONCLUSIONES	127.
REFERENCIAS	131.
ANEXOS	161.
Anexo A	162.
Anexo B	176.
Anexo C	192.
Anexo D	198.
Anexo E	206.

Resumen

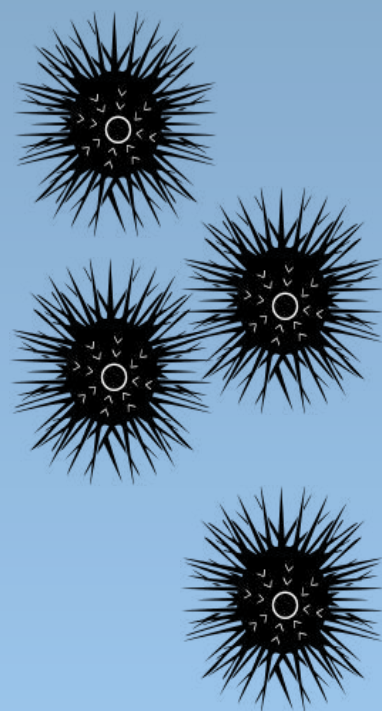
El erizo de púas largas, *Diadema antillarum*-b (Philippi, 1845), es una especie gregaria que se encuentra en los fondos rocosos submareales del Atlántico Este, desde Madeira al Golfo de Guinea. Este equinodermo juega un papel importante en la organización y estructura de los sustratos rocosos someros al estar implicado directamente en la transformación de extensas áreas, denominadas localmente como “blanquizales”, previamente recubiertas de macroalgas a sustratos carentes de ellas con la excepción de ciertas algas rojas incrustantes.

A lo largo de esta memoria de tesis doctoral se plantearon diversas líneas de investigación que nos permitieron profundizar en el conocimiento de los patrones de abundancia y distribución, segregación batimétrica y procesos determinantes de la organización de comunidades bentónicas litorales.

En este trabajo el área de estudio seleccionado fue el Archipiélago Canario (28° N, Océano Atlántico Este). Se realizaron muestreos submareales en las 7 islas del archipiélago. Los muestreos se realizaron en fondos rocosos de entre 2 y 20 metros de profundidad, concentrándonos en parámetros de caracterización de las poblaciones (densidad, abundancia, talla...); la mayoría de estos muestreos se realizaron en sustratos dominados por extensos blanquizales.

Los resultados experimentales mostraron diferencias entre sustratos caracterizados por “blanquizales” y aquellos con cobertura algal, además un claro patrón de segregación batimétrica, de más somero a más profundo, entre las distintas especies de equinodermos que habitan los fondos someros en Canarias (*Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus* y *Diadema antillarum*-b, respectivamente). El erizo *D. antillarum*-b juega un papel relevante como agente determinante de la diversidad y composición de comunidades mega-invertebradas vágiles sobre fondos rocosos someros del Archipiélago Canario. Los incrementos en densidad de este erizo de mar se han correlacionado con una disminución en la riqueza de esas especies mega-invertebradas. Tras una eliminación selectiva de erizos *Diadema*-b para controlar sus poblaciones, hay una diferencia en la capacidad de repoblación de las parcelas experimentales por parte de los distintos grupos morfológicos de macroalgas entre los estratos someros y profundos, siendo en el estrato somero donde más aumentó el porcentaje de cobertura por parte de las macroalgas, este efecto es independiente de los niveles de sedimentación a los que se sometieron las parcelas.

Introducción general



INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Antecedentes

El erizo de púas largas, *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) es una especie gregaria que se encuentra en los fondos rocosos submareales del Atlántico Este, desde Madeira al Golfo de Guinea (Wirtz and Debelius, 2003). A lo largo de las costas de esta región, este equinodermo juega un papel importante en la organización y estructura de los sustratos rocosos someros (Alves *et al.*, 2001; Alves *et al.*, 2003; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b), puesto que está implicado directamente en la transformación de extensas áreas previamente recubiertas de macroalgas a sustratos carentes de ellas con la excepción de ciertas algas rojas incrustantes pertenecientes a la familia de las coralináceas. Estas áreas son denominadas localmente como “blanquizales” y también han sido descritas en diversas costas templadas del mundo (Lawrence, 1975; Sala *et al.*, 1998a; Shears and Babcock, 2003; Knowlton, 2004; Tuya *et al.*, 2005). Popularmente esta especie es conocida en Canarias con diversos nombres como eriza, ericera, erizo de lima, erizo de púas largas o simplemente erizo *Diadema*, según la localidad e isla, y forma poblaciones oligoespecíficas sobre las rocas, formando agregaciones y buscando refugio en grietas, cornisas y cuevas submarinas. Su morfología, de color negro y púas largas, negras y finas, le hacen fácilmente diferenciable de cualquier otra especie de erizo de mar observable en Canarias, presentando un caparazón esférico, con un tamaño que oscila entre los 2-12 cm en individuos adultos (Figura 1). Sin embargo puede ser confundido con

otra especie de equinodermo, *Centrostephanus longispinus* (Philippi, 1845), que presenta espinas más finas y con bandas claras y oscuras, como al parecer le ocurrió al investigador británico Jonsthorpe (1969) con las anotaciones que hizo en su descripción de las comunidades submareales de la isla de Lanzarote, donde cita la abundante presencia de este erizo entre 0-15 metros de profundidad, en fondos rocosos desprovistos de algas (excepto algas calcáreas y costrosas), apuntando a la alimentación de este herbívoro como posible factor que afecta a la distribución de las algas a esta profundidad. Por lo tanto, nos encontramos ante una publicación científica, que a finales de los años sesenta describe con bastante claridad los efectos que generan las poblaciones del erizo *Diadema* sobre la cobertura algal y la estructura de las comunidades bentónicas en fondos rocosos someros de Canarias.

Si ampliamos la búsqueda bibliográfica a décadas anteriores, podemos remontarnos a una referencia en la bibliografía científica bastante anterior para confirmar la presencia de *Diadema antillarum* en Canarias, como es la monografía sobre equinoideos de la familia *Diadematidae* que el investigador danés T.H. Mortensen publicó en 1940; este autor en su revisión mundial del género comenta haber observado poblaciones de esta especie sobre fondos rocosos en las inmediaciones de La Isleta (Gran Canaria) a principios de 1930.

Este equinodermo juega un papel importante en la organización de las comunidades bentónicas litorales y en el funcionamiento de las cadenas tróficas en las aguas templadas del Atlántico Este, constituyendo una especie clave (“keystone species”) sobre substrato rocoso entre 0 y 20 m de profundidad (Tuya *et al.*, 2004a). Hasta hace unos pocos años, esta especie estaba considerada como

una especie con distribución anfiatlántica, es decir, la podríamos encontrar en aguas tropicales y subtropicales de las costas de ambos lados del Océano Atlántico; sin embargo, recientes estudios genéticos revelan claras diferencias a nivel molecular entre las poblaciones del Atlántico Este y las del Atlántico Oeste (Garrido., 2003), dando lugar a dos grupos: *D. antillarum-b* y *D. antillarum-a* respectivamente.

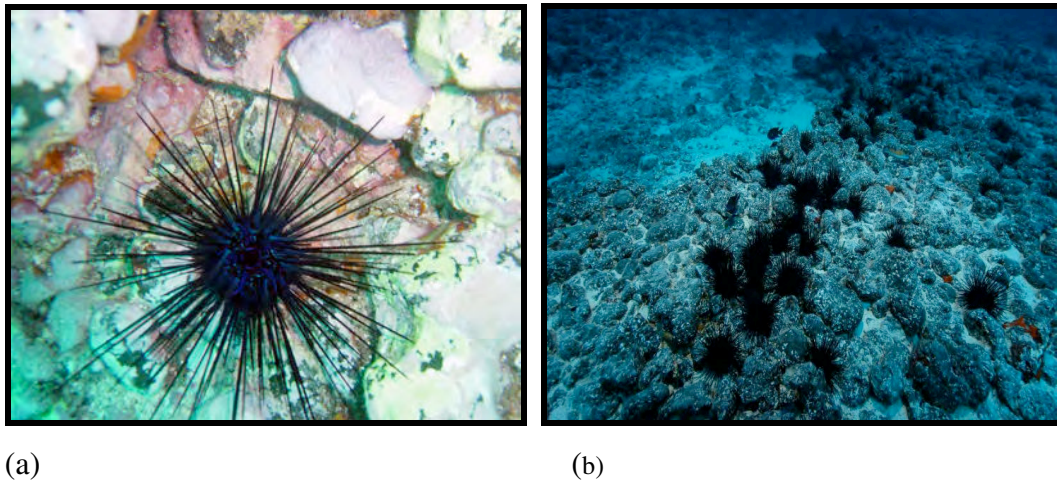


Figura 1. (a) Detalle del erizo de púas largas *Diadema antillarum*, (b) vista de la agregación del erizo *Diadema*.

Los estudios genéticos desarrollados por Lessios *et al.* (2001) construye la filogenia del género *Diadema* en todo el mundo, obteniendo que los individuos procedentes del Archipiélago Canario, junto con los de Madeira, Cabo Verde y las islas de Santo Tomé y Príncipe (en el Golfo de Guinea), se corresponden con la especie bautizada como *Diadema antillarum-b*; mientras que *D. antillarum-a* corresponde a individuos procedentes de zonas costeras del área caribeña y de las islas Bermudas. Como continuación de estos estudios genéticos, Garrido (2003)

realizo un análisis del ADN mitocondrial que refuerza los resultados anteriores, al comprobar la existencia de una diferenciación genética clara, de más de 1 millón de años de antigüedad, entre los haplotipos caribeños y no caribeños. Así, se demuestra que la “subespecie canaria” lleva separada de la “subespecie caribeña” cientos de miles de años, con lo que se descarta la hipotética vinculación de las poblaciones caribeñas en la proliferación de esta especie en nuestras costas durante las últimas décadas. Otra implicación derivada de este último estudio es la necesidad de caracterización y tipificación de *D. antillarum*-b como un taxón diferente, tarea que todavía no ha sido completada, probablemente por las dificultades encontradas para definir los criterios morfológicos más apropiados que permitan la separación taxonómica de las poblaciones del Atlántico Oeste (Caribe e islas Bermudas) de las del Atlántico Este (Madeira – Golfo de Guinea) (Figura 2).

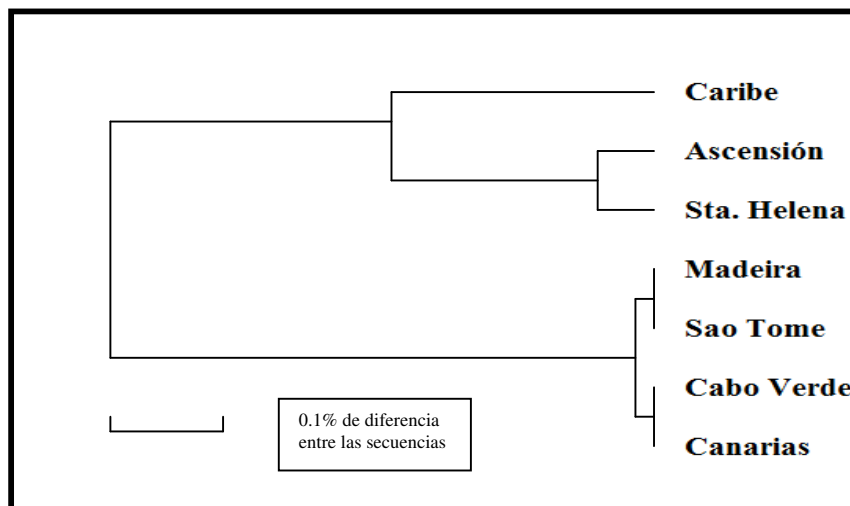


Figura 2. Relaciones filogenéticas entre las poblaciones de *Diadema antillarum* estudiadas por Garrido (2003).

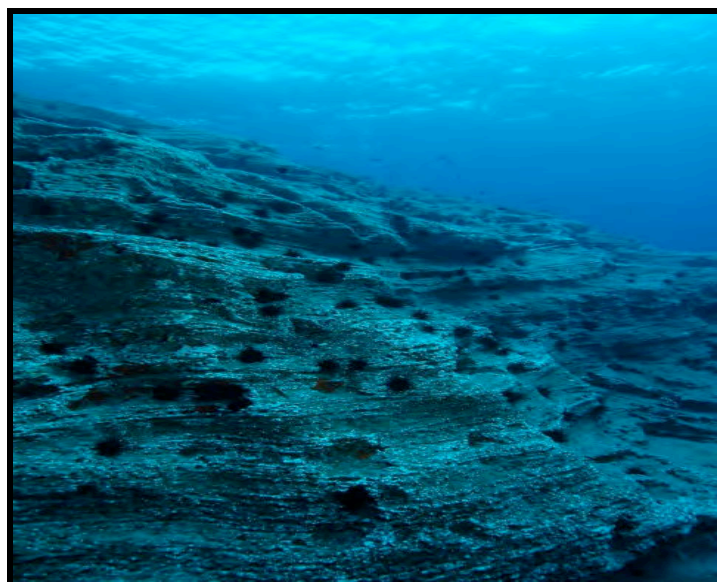
Desde el punto de vista ecológico, es una especie ampliamente estudiada en el Caribe (Randall *et al.*, 1964; Atkinson *et al.*, 1973; Lawrence, 1975; Carpenter, 1981; Weil *et al.*, 1984), donde sufrió un episodio de mortandad masiva cercana al 95 % en 1982-83 (Lessios *et al.*, 1984; Lessios, 1988; Levitan, 1988) y recientemente se ha convertido en una de las especies marinas que ha recibido mayor atención en aguas subtropicales del Atlántico Este, al ser un elemento clave en las costas de las Islas Canarias (Brito *et al.*, 1984; Aguilera *et al.*, 1994; Herrera *et al.*, 2000; Brito *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2004a, b; Hernández *et al.*, 2005a, 2005b, 2007a; Hernández, 2006) y Madeira (Alves *et al.*, 2001; Alves *et al.*, 2003).

Los fondos rocosos canarios son muy sensibles a las alteraciones ecológicas, tanto naturales como derivado de las actuaciones humanas; se encuentran en constante cambio y las especies que los habitan se adaptan a ellos desapareciendo, proliferando o, simplemente, permaneciendo indiferentes. Estas presiones pueden favorecer, por tanto, a determinadas especies, y, al mismo tiempo, pueden provocar la desaparición de otras. Un ejemplo claro de estos cambios es el erizo *Diadema antillarum*-b; este equinodermo parece haber sufrido un espectacular aumento de sus poblaciones en los últimos años y son varios los factores que se han señalado como causa de esta explosión demográfica. Una de las causas que se apuntan como desencadenante de estas proliferaciones es la desaparición de los principales depredadores del erizo *Diadema*, como consecuencia de la sobreexplotación pesquera en el litoral canario en las últimas décadas, aunque en los últimos días se apunta al cambio global como otra posible causa de sus incrementos poblacionales. En este sentido, los estudios realizados en otras zonas costeras también señalan a la sobrepesca como

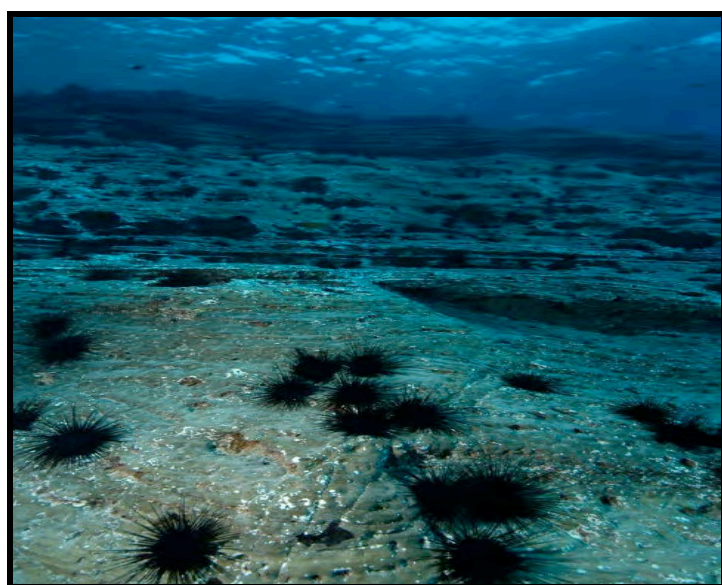
un factor importante en el espectacular aumento de las poblaciones de *Diadema* (Duggins, 1980; Tegner & Dayton, 1981; Breen *et al.*, 1982; Tegner & Levin, 1983; Hay, 1984; McClanahan & Muthiga, 1988; McClanahan & Shafir, 1990; McClanahan, 1992; McClanahan *et al.*, 1994; Sala & Zabala, 1996; Babcock *et al.*, 1999; Shears & Babcock, 2003), poniendo de manifiesto que la desaparición de sus predadores naturales desencadena una rápida proliferación de las poblaciones de erizos. En el caso de Canarias, entre los depredadores naturales que actúan en las distintas etapas del ciclo de vida del erizo encontramos tanto peces (*Ballistes capriscus*, *Canthidermis sufflamen*, *Chilomycteris reticulatus*, *Bodianus scrofa*, *Coris julis*, *Thalassoma pavo*, *Diplodus cervinus*, *Diplodus sargus*, *Cantigaster capistrata*, *Sphoeroides marmoratus*, *Stephanolepis hispidus* y *Sparisoma cretense*) como diversas especies de invertebrados (estrella *Coscinasterias tenuispina*, bucios *Charonia* spp.) (Clemente, 2007). Por tanto, la progresiva eliminación de estos predadores han sido señalados tradicionalmente como la principal causa de la proliferación y expansión de las poblaciones de *Diadema* en Canarias, aunque es preciso indicar que la existencia de estas densas poblaciones de erizos también puede ser un fenómeno natural afectado por multitud de procesos físicos y biológicos de diferente naturaleza, que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales (Lessios *et al.* 2001). En este sentido, los estudios realizados por Lessios *et al.* (2001) así como los de Garrido (2003) indican que tanto en las poblaciones de *D. antillarum*-b de Canarias como en las de *D. antillarum*-a de las costas caribeñas, han existido explosiones demográficas de sus poblaciones con unos 80.000 - 125.000 años de antigüedad, no relacionadas con causas antropogénicas. Durante esos miles de años, se sucedieron distintos periodos glaciares fríos con otros interglaciares con

temperaturas más cálidas que las actuales. También, algunos investigadores canarios en los últimos años apuntan al cambio global (y el consiguiente incremento de la temperatura superficial de las aguas canarias), como otra posible causa favorecedora de estos incrementos poblacionales (Hernández, 2006).

Esta especie es una voraz consumidora del macrofitobentos (algas), base de la cadena trófica de numerosos ecosistemas litorales del archipiélago; de tal forma que elimina a gran parte de ellas y ha agravado, aún más, el deterioro de la diversidad en dichos ambientes. Así, la acción ramoneadora de *D. antillarum*-b ha generado, en gran parte de los fondos infralitorales de Canarias, zonas desprovistas de casi cualquier tipo de cobertura, tanto vegetal como animal (con excepción de algas rojas incrustantes pertenecientes a la familia de las coralináceas, p.e. *Lithothamnion* spp., *Titanoderma* spp., Tuya *et al.*, 2001), conocidas popularmente como blanquizales o “*urchin barrens*” (Figura 3). De manera que este erizo de mar restringe o limita las macroalgas bentónicas fotófilas a los primeros metros del medio submareal, donde la alta turbulencia y la gran disponibilidad lumínica permiten a las algas “resistir a su consumidor”.



(a)



(b)

Figura 3. (a) y (b) Fotos de los blanquiales (“*urchins barrens*”) formados por la acción ramoneadora del erizo *Diadema antillarum*-b.

Por lo que respecta a su alimentación, *Diadema* muestra una clara preferencia de alimentación sobre las especies más abundantes de macroalgas pardas de las Islas Canarias cuando estas son abundantes (Tuya *et al.*, 2001). Prefiere las macroalgas pardas corticadas con estructura más o menos carnosa (por ejemplo los géneros *Halopteris*, *Lobophora* y *Dyctiota*). Muestra una menor preferencia por macroalgas con incrustaciones calcáreas (p.e. *Padina*), mientras que ha mostrado la menor apetencia por macroalgas pardas erectas y frondosas de gran porte como *Cystoseira* spp. El reciente estudio de Cabanillas (2009) hace un especial énfasis en la evaluación de la discriminación y selección de las diversas fuentes algales consumidas por *Diadema antillarum-b* a través de un seguimiento de la asimilación de las macroalgas por estos animales mediante el uso de los isótopos estables ^{13}C y ^{15}N . Entre sus resultados principales, concluye que el género *Laurencia* resultó un constituyente principal en la dieta de *D. antillarum-b* en los diferentes blanquiales de la isla de Gran Canaria, mientras que los géneros *Colpomenia*, *Padina*, *Sargassum*, *Hypnea*, y *Jania* son constituyentes importantes en su dieta cuando habita en sustratos de blanquiales desarrollados (asimilables a maduros), de la misma forma que *Dictyota*, *Zonaria*, *Liagora*, *Lobophora*, y *Stypocaulon* constituyen fuentes importantes en los blanquiales menos desarrollados (asimilables a inmaduros). Destacar que este estudio se centró exclusivamente en unos pocos blanquiales de la isla de Gran Canaria. Además concluye que *D. antillarum-b* es una especie herbívora estricta y, por tanto, con un nivel trófico de consumidor primario, ya que las diferencias en su estatus trófico están directamente relacionadas con las diferentes comunidades algales presentes y no con los invertebrados presentes. Estos últimos resultados se contradicen con el conocimiento existente de su amplio rango de distribución, dado que la

profundidad limita la presencia de algas y, por lo tanto, a gran profundidad su dieta debe ser omnívora. Además también se sabe que este equinodermo es bastante voraz, consumiendo una media de entre 0.50 y 0.72 g de alga en peso seco por individuo y día (Tuya *et al.*, 2001) y ante la escasez de alimento, *D. antillarum*-b se comporta como un omnívoro de amplio espectro, alimentándose de todo tipo de propágulos, esporas, etc., ya sean de origen vegetal o animal, así como de materia orgánica o detrito. Esta modificación de su comportamiento trófico le confiere una gran plasticidad ecológica, lo que le permite ser un competidor muy eficiente adaptándose a diferentes condiciones ambientales en los hábitats rocosos del submareal canario (Tuya *et al.*, 2001). La plasticidad ecológica de esta especie, mantiene sus poblaciones en equilibrio dinámico en torno a la capacidad de carga del sistema. Así mismo, también se ha demostrado en estudios realizados en Canarias que *D. antillarum*-b puede sufrir cambios morfológicos en su caparazón y en su linterna, como adaptación a la competencia por el alimento (Garrido, 2003; Tuya *et al.*, 2004a), de manera que el volumen del erizo disminuye de forma proporcional a la densidad de individuos presentes en el medio.

El efecto de este equinoideo sobre las comunidades macroalgales depende del grupo morfológico considerado. Las algas calcáreas costrosas mantienen coberturas relativamente altas al aumentar las poblaciones de erizos. Tal y como cabría esperar, se ha observado una clara correlación negativa entre la densidad media de las poblaciones de este erizo y el porcentaje de cobertura de macroalgas a lo largo del Archipiélago Canario (Figura 4). Sólo en aquellas zonas donde *Diadema* estuvo ausente o en bajas densidades ($< 2 \text{ ind/m}^2$) encontramos altas coberturas de macroalgas erectas (tipo *Lobophora variegata*) como ocurre en la

Reserva Marina Punta de la Restinga- Mar de las Calmas en la isla de El Hierro, donde se registran las menores densidades de erizos del Archipiélago.

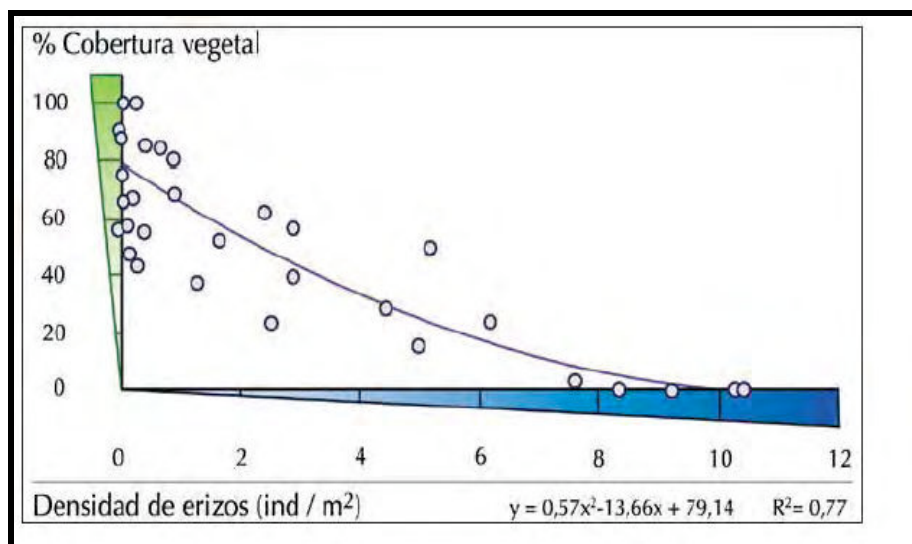


Figura 4. Pérdida de cobertura de las macroalgas frente al aumento de la densidad del erizo *Diadema antillarum*-b. (Tuya *et al.*, 2004c).

Las poblaciones de *Diadema* en Canarias presentan en la actualidad unas densidades muy altas en la mayor parte de los fondos infralitorales rocosos, llegando a valores medios de más de 10 ind/m² en algunas áreas, encontrando que más del 90% de los fondos rocosos son actualmente blanquizales (datos recopilados por el Proyecto “Canarias, por una costa viva”), lo que pone en clara evidencia la grave situación ambiental que padecen las costas del Archipiélago. A través de diversos estudios en las costas canarias, se ha observado que las densidades y patrones de distribución de *D. antillarum*-b varían localmente en función de diferentes aspectos, siendo (1) la abundancia de depredadores potenciales, como los peces (y, consecuentemente, el nivel de explotación

pesquera de la zona) y (2) la complejidad estructural del hábitat, cuantificada en forma del número de pequeños y grandes bloques y oquedades, los principales factores determinantes (Tuya *et al.*, 2004a; Clemente & Hernández, 2008). En este sentido, los estudios realizados en Canarias han mostrado una clara relación entre la ausencia de peces carnívoros de gran talla y alto valor pesquero, y las elevadas densidades actuales de erizos (Tuya *et al.*, 2004b, 2005a, 2005b). Además, se ha registrado una caída de la riqueza de especies de peces al aumentar las poblaciones de *Diadema* (Figura 5). También, se ha observado que ciertos peces de crecimiento rápido, como las fulas (*Chromis limbatus* y *Abudefduf luridus*), presentan mayor abundancia en los lugares con alta densidad de erizos (*blanquizales* maduros), probablemente motivada, por la falta de grandes depredadores, como son los peces de gran porte y alto nivel trófico (Tuya *et al.*, 2004a).

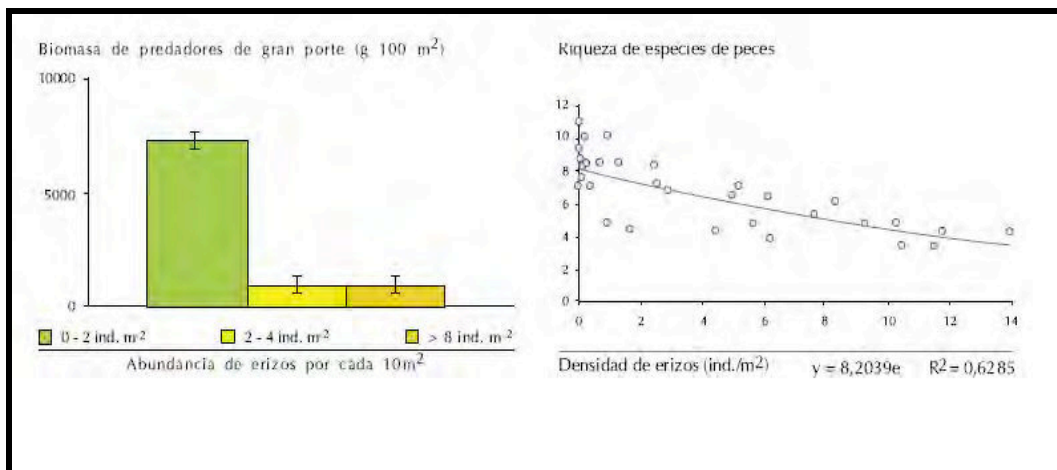


Figura 5. Relación de la alta presencia de *Diadema antillarum-b* vs. la ausencia o presencia de especies íctias de gran porte y la pérdida en la riqueza de especies de peces al aumentar la densidad de erizos. (Tuya *et al.*, 2004b).

La complejidad estructural del sustrato (es decir, la presencia de bloques, grietas, cuevas, rajones, etc.) juega un papel importante en la organización de las poblaciones de *Diadema antillarum*-b y de otros equinodermos (McClanahan, 1994; McClanahan *et al.*, 1999; Tomás *et al.*, 2004). Cuando los erizos tienen densidades bajas o intermedias se reparten de forma agregada (distribución contagiosa), concentrándose en las zonas de mayor complejidad estructural como cuevas, oquedades, etc., donde encuentran refugio ante los depredadores (comportamiento críptico). Sin embargo, cuando los erizos están en elevadas densidades, éstos se distribuyen aleatoriamente por el fondo, sin mostrar una correlación importante con la complejidad o arquitectura del sustrato. Este fenómeno lo atribuimos a que, cuando las densidades de erizos son reducidas, existen suficientes depredadores que los controlan, por lo que estos buscan refugio en cualquier oquedad, grieta o cueva. Sin embargo, ante la ausencia de depredadores que controlen sus poblaciones, los erizos explotan demográficamente, distribuyéndose indistintamente por todo el sustrato (Tuya *et al.*, 2004b).

Procesos similares de proliferación de las poblaciones de erizos han sido observados en las aguas de otras zonas templadas (Estes & Palmisiano, 1974; Mann, 1977; Scheibling & Stephenson, 1984; Miller, 1985a; Duggins, 1989; McShane & Naylor, 1991; Vadas & Elner, 1992; Andrew, 1993; Alves *et al.*, 2001). En todos estos estudios, las altas densidades de erizos producen desequilibrios en la estructura de los ambientes rocosos de dichos fondos. Las causas desencadenantes de estos procesos de proliferación no están descritas en todas las publicaciones reseñadas, aunque en la mayoría de los casos las conclusiones de dichas publicaciones apuntan a la sobreexplotación de los

recursos pesqueros litorales; es decir, a la eliminación de sus depredadores naturales (peces y otros invertebrados).

Cabría pensar, pues, que la recuperación de los depredadores de los erizos (principalmente peces) podría controlar estas poblaciones y, en consecuencia, favorecer una vuelta al estado original (a modo de control “top-down”). Los procesos de tipo “top-down” implican que los organismos de la cúspide de la cadena trófica son los principales responsables del control de la diversidad y abundancia de los consumidores y, también de forma indirecta, de las poblaciones de productores primarios, a lo largo de las cascadas tróficas correspondientes. Es decir, el control “top-down” significa que la presencia de un depredador permite que varias especies, situadas en niveles tróficos inferiores, sean capaces de coexistir en nichos ecológicos parecidos (Hariston, 1960; Krebs, 1985; Strong, 1992; Diehl, 1992; Paine, 1966;). Si no existiera esta regulación, la competencia interespecífica haría que una de ellas terminara dominando y excluiría a otras. Así, gracias al depredador, se mantiene la diversidad y el equilibrio en el nivel trófico inmediatamente inferior.

En este sentido, deberíamos esperar evidencias de este tipo de procesos en las Reservas Marinas de Interés Pesquero existentes en Canarias, por la parada parcial o completa de las actividades pesqueras. Se han realizado diversos estudios que comparan el estado de conservación de las Áreas Marinas Protegidas (AMPs) frente a aquellas zonas con un alto nivel pesquero (Guidetti, 2006; Tuya *et al.*, 2004a). En ellos se encontraron diferencias importantes en los patrones de distribución espacial en las poblaciones de erizos así como en la extensión de los blanquiales y consecuentemente en la cobertura de las macroalgas no-costrosas

entre las AMPs y las zonas de alto nivel pesquero (Guidetti, 2006; Hernández *et al.*, 2007a). Dentro de éstas últimas, como se esperaba, debido a su condición de sobrepesca, se observa el peor de los estados de conservación, pudiendo considerarse como “indeseado”. Entre las tres Reservas Marinas de Interés Pesquero (Punta de La Restinga-Mar de las Calmas, en el Hierro; la Palma; La Graciosa e islotes al Norte de Lanzarote) existentes en el Archipiélago Canario también se encontraron diferencias evidentes en sus estados de conservación (Hernández *et al.*, 2007a). En este sentido, en la reserva de El Hierro encontramos el estado más “deseable” de conservación de las 3 reservas, con una insignificante zona de blanquizal, seguida de la Palma, que también tiene una baja presencia de blanquizal; mientras que La Graciosa presenta un estado de conservación más pobre, asemejándose a las zonas no controladas de pesca. Según Tuya *et al.* (2006), esta última reserva es la de mayor tamaño y más difícil de controlar con un gran furtivismo. Estudios anteriores mostraban en La Graciosa (Reyes *et al.*, 2000) grandes zonas ocupadas por *Cystoseira spp.*, *Lobophora variegata*, *Stypocaulon* y *Sargassum* sobre fondos rocosos. Estos hábitats submareales fueron estudiados por Hernández *et al.* (2007) después de 5 años, presentando una clara dominancia de erizos *Diadema antillarum*-b. Estos datos enfatizan el hecho de que, durante este periodo y a pesar de las medidas de restricción pesquera dentro de la reserva, se ha producido una sustitución de las comunidades algales por áreas desprovistas de éstas y el establecimiento de un “estado indeseado”, de baja riqueza biológica, debido al intenso ramoneo de los erizos (Hernández *et al.*, 2007). En el análisis comparativo realizado por Tuya *et al.* (2005) de la extensión y estructura de las praderas de macroalgas dentro y fuera de Reservas Marinas de Interés Pesquero, se constató también la intensa

acción ramoneadora de este herbívoro en las áreas sin control pesquero mientras que dentro de las AMPs la cobertura algal era mucho mayor y diversa, alcanzando fondos más profundos.

2. Importancia del tema de la tesis

Dado que el principal problema que presentan los fondos rocosos someros del litoral canario es la excesiva densidad de este equinodermo, debido principalmente a la falta de predadores y su implicación en la cadena trófica, una estrategia contra esta especie pasa por conocer los mecanismos que controlan o estructuran las comunidades bentónicas del submareal somero y como se comportarían estas comunidades ante la posibilidad de reestablecer los valores estables o naturales de este erizo en zonas determinadas.

En base a lo descrito en la sección anterior y a pesar de que el número de publicaciones y estudios sobre la biología y ecología de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum*-b en Canarias ha crecido en los últimos años de forma considerable, podemos afirmar que aún existen numerosos aspectos de los que se conoce poco o nada, que no han sido cuantificados o, simplemente que son parte de la “rumorología” popular. El considerable avance sobre el conocimiento de la ecología e interacciones de *D. antillarum* en las costas canarias de las últimas décadas está apoyado en diversas tesis doctorales realizadas en ambas universidades canarias.

Como consecuencia del estado actual del conocimiento sobre esta especie clave en el bentos canario, se plantean diversas líneas de investigación que nos

permitan profundizar en el conocimiento de los patrones de abundancia y distribución, segregación batimétrica y procesos determinantes de la organización de comunidades bentónicas litorales. En este sentido, a lo largo de esta memoria de Tesis Doctoral se plantean una serie de hipótesis de trabajo que nos permitan dilucidar y cuantificar diferentes procesos ecológicos que están ocurriendo actualmente en las comunidades bentónicas rocosas del submareal canario.

A través del estudio de la variabilidad espacio-temporal de *Diadema antillarum-b*, se pretende conocer la estructura de las poblaciones de este equinoideo en el Archipiélago Canario, es decir a escala mesoescalar, evitando entrar en determinar factores que incidan de forma particular en áreas más locales. Las diferencias en las condiciones ambientales juegan un papel importante en la heterogeneidad del paisaje a diferentes escalas. La exposición al oleaje es un factor importante en la estructura y organización de los fondos rocosos someros por parte de las algas.

Además, ya conocemos la relación que existe entre la presencia masiva de *D. antillarum-b* sobre la diversidad de la fauna íctica y la cobertura algal en los fondos rocosos someros de las Islas Canarias. Por lo que respecta a los invertebrados marinos, en las observaciones de Garrido (2003), se detectó que las comunidades de macroinvertebrados bentónicos también se ven influenciadas por la presencia de *D. antillarum-b*. Así, se observó una clara relación inversa entre la abundancia de este erizo y la diversidad específica de macroinvertebrados. Con los datos obtenidos en nuestras investigaciones en los distintos años de muestreo a lo largo de todo el archipiélago se ha intentado confirmar estos resultados sobre las poblaciones de megainvertebrados vágiles a lo largo de todo el Archipiélago

Canario. Y puesto que la eliminación de las comunidades algales es uno de los principales efectos que genera el intenso ramoneo de las poblaciones de este erizo y con ello, la pérdida de biodiversidad, es un objetivo claro evaluar los procesos de recuperación de las macroalgas en los fondos rocosos someros tras la eliminación selectiva de *Diadema antillarum*-b. Conocer como afectan variables abióticas como por ejemplo, la profundidad y la sedimentación, en el control que *Diadema antillarum*-b ejerce sobre las macroalgas del medio submareal de Canarias, es otra línea de trabajo de considerable interés.

Podemos afirmar que el objetivo final de esta tesis doctoral es determinar en que medida las poblaciones de *Diadema antillarum*-b determinan los procesos ecológicos en los fondos rocosos someros de Canarias, y averiguar las interacciones que se establecen entre *Diadema antillarum*-b y otros organismos bentónicos, principalmente macroinvertebrados y macroalgas.

Para ello, nos planteamos los siguientes objetivos parciales que son desarrollados a lo largo de los diferentes capítulos de esta memoria de tesis doctoral.

Capítulo 1.- Análisis de la variabilidad espacio temporal de las poblaciones de *Diadema antillarum* (Philippi, 1845)

Los objetivos específicos de este capítulo fueron:

1. Determinar las diferencias en abundancia, biomasa y talla entre hábitats dominados por macroalgas y aquellos desprovistos de cualquier cobertura vegetal en fondos rocosos someros.

2. Estudiar si la variabilidad temporal de las poblaciones de *Diadema* sigue los mismos patrones en localidades situadas en distintas islas.

Capítulo 2.- Hidrodinamismo y segregación batimétrica de erizos de mar en fondos del Archipiélago Canario.

En este capítulo, se investigó la distribución batimétrica de las tres especies más abundantes de erizos de las Islas Canarias (*Diadema antillarum-b*, *Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus*) en relación a las fuerzas hidrodinámicas generados por el oleaje, restringida por la resistencia de cada una de estas especies a las fuerzas hidrodinámicas del oleaje superficial. Los objetivos de este capítulo fueron:

1. Demostrar que el hidrodinamismo puede afectar el rango de distribución batimétrica de varias especies de equinodermos, con diferente morfología, en fondos submareales.
2. Comprobar en tanques de oleaje, la importancia del flujo de agua como posible mecanismo que explica este patrón de segregación, probando así que las diferentes morfologías da como resultado una partición del hábitat entre diferentes especies de erizos en fondos rocosos someros.

Capítulo 3.- El erizo de mar *Diadema antillarum* y su influencia sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles

En este capítulo se describe el efecto de la densidad del erizo *Diadema antillarum-b* sobre la comunidad de mega-invertebrados vágiles que habitan en fondos rocosos del Archipiélago Canario. Los objetivos propuestos para este capítulo fueron:

1. Describir el efecto de la densidad de *D. antillarum-b* sobre la diversidad de la comunidad de mega-invertebrados vágiles.
2. Evaluar como varía la composición de las comunidades de mega-invertebrados entre fondos sometidos a diferentes densidades de *D. antillarum-b*.

Capítulo 4.- Interacción entre profundidad y sedimentación en el efecto de *Diadema* sobre la organización de las macroalgas en fondos rocosos.

Este capítulo se basa en experimentos de manipulación *in situ* sobre las poblaciones de *Diadema antillarum-b* en el medio marino. Los objetivos planteados en este capítulo fueron:

1. Conocer como afecta a la estructura de las macroalgas la eliminación de erizos de púas largas en dos estratos diferentes de profundidad, un estrato profundo y otro somero.
2. Determinar como afecta esta eliminación sobre la repoblación de macroalgas bajo diferentes grados de sedimentación.

Material y Método



MATERIAL Y MÉTODO

1. Objeto de estudio

La especie objetivo a lo largo de esta memoria de Tesis Doctoral es el erizo de púas largas *Diadema antillarum-b*, que es una especie dioica carente de dimorfismo sexual con fecundación externa, presentando gametogénesis a lo largo de todo el año, con varios picos en función de las características ambientales de cada lugar (Randall *et al.*, 1964; Lewis, 1966; Lessios, 1981; Garrido *et al.*, 2000). La fecundación coincide con episodios de luna llena (Randall *et al.*, 1964; Lewis, 1966; Bauer, 1976; Lessios, 1981), y genera unas larvas planctónicas de tipo *equinopluteus*. Las larvas pueden recorrer, en la columna de agua, distancias de hasta decenas de kilómetros durante unos 2 meses, desde sus poblaciones de origen hasta los lugares de asentamiento. Una vez asentadas, sufren un proceso de metamorfosis que da origen a unos reclutas (estadio juvenil) de entre 1-2 mm de tamaño de caparazón.

Gracias a los estudios realizados en el Caribe, se sabe que su edad máxima se sitúa en los 3-4 años, alcanzando un diámetro oral-aboral máximo de 10-12 cm. Sus tasas de crecimiento varían localmente y en función de su edad. Para individuos juveniles, se han observado tasas de crecimiento de entre 3-6 mm al mes (Randall *et al.*, 1964; Lewis, 1966; Bauer, 1982; Eckert, 1998), que disminuyen en el caso de los ejemplares adultos (< 2 mm por mes, Lewis, 1966; Bauer, 1982).

2. Área de estudio

En la realización de esta tesis doctoral el área de estudio seleccionado para el trabajo de la misma fue el Archipiélago Canario (28° N, Océano Atlántico Este, Figura 6). Las Islas Canarias se encuentran entre 100 y 600 km de la costa noroeste de África, y consta de 7 islas mayores, así como de un grupo de pequeños islotes (Archipiélago Chinijo). Está situado geográficamente entre las aguas oligotróficas del océano abierto y el upwelling que proviene del noroeste Africano. Hay una variación espacial en la temperatura superficial del mar que se produce a través de un gradiente perpendicular a la costa africana (Davenport *et al.*, 2002) con una diferencia promedio de la temperatura de 2°C entre las islas del este y del oeste (Barton *et al.*, 1998, Davenport *et al.*, 2002). Al mismo tiempo, la dirección y persistencia de los vientos alisios induce fuertes turbulencias (oleaje y viento) encontrando las costas más expuestas al norte y noreste de las islas, mientras que las costas más protegidas las localizamos al sur y suroeste. Además, datos recientes indican un ligero aumento de la temperatura media superficial en todo el archipiélago (Hernández, 2006).

Los estudios de este trabajo se realizaron en las 7 islas del archipiélago, mientras que los experimentos se centraron en la isla de Gran Canaria. Estos se realizaron en fondos rocosos de entre 2 y 20 metros de profundidad, caracterizándose la mayoría de ellos por tratarse de sustratos dominados por amplios blanquizales.

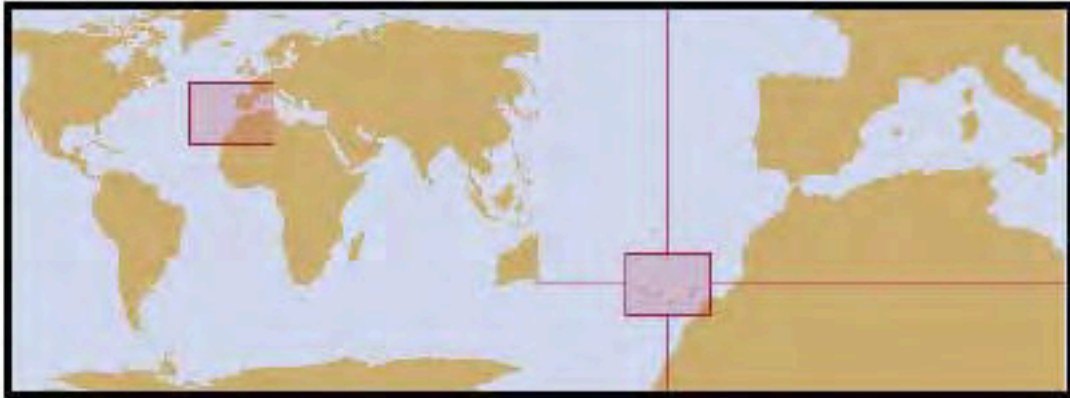


Figura 6: Localización geográfica del Archipiélago Canario en el Atlántico Este o centro-oriental.

3. Muestreo y diseño experimental

Para cada uno de los capítulos que componen la presente memoria de Tesis Doctoral se desarrolló una metodología diferenciada y específica, centrada en la resolución de las hipótesis de trabajo correspondientes.

Es por ello que las diversas técnicas usadas se explican y detallan de forma pormenorizada en cada uno de los respectivos capítulos, especificando para cada uno de los experimentos el ámbito geográfico de estudio y el correspondiente diseño experimental, así como las técnicas de muestreo llevadas a cabo.

Resultados

