

Capítulo 1



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

1. Introducción

Una característica común de la biología de los erizos de mar son las fluctuaciones locales en la abundancia, y por consiguiente en los efectos del pastaje sobre la estructura de las comunidades vegetales (Elner & Vadas, 1990). Tales fluctuaciones ocurren por cambios en el comportamiento de individuos adultos, los cuales se mueven hacia nuevas áreas del arrecife, donde pueden encontrar más macroalgas (Harrold & Reed, 1985; Vadas *et al.*, 1986; Lozano *et al.*, 1995; Sala *et al.*, 1998b; Chiappone *et al.*, 2002; Dumont *et al.*, 2004; Gagnon *et al.*, 2004) y también dentro de un mismo área, por variaciones en el reclutamiento a las poblaciones existentes (e.g. Tegner & Dayton, 1981; Andrew & Choat, 1985; Lessios, 1988; Andrew & Underwood, 1989; Sala *et al.*, 1998b; Balch & Scheibling, 2000; Lawrence, 2001; Hereu *et al.*, 2004).

En general, los estudios descriptivos de las poblaciones de *D. antillarum*-b en las islas macaronésicas confirman que esta especie 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 “invasor” (Alves *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2005). En consecuencia, la distribución de las comunidades bentónicas a lo largo del eje batimétrico muestra un claro patrón de zonación vertical. En la zona fotófila, más somera, dominan las macroalgas (Haroun *et al.* 2003; Tuya *et al.*, 2005) con una escasa presencia de consumidores como es el caso de *D. antillarum*-b. El intensivo pastaje debido a

las altas densidades de *D. antillarum-b* produce claras interfaces entre éstas aguas someras vegetadas y áreas algo más profundas faltas de vegetación, dando como resultado la existencia de fondos rocosos desprovistos de vegetación (en adelante “blanquizales”), extendiéndose en profundidad (Tuya *et al.*, 2005).

Los estudios que hasta el momento se han desarrollado en la Macaronesia sobre el efecto de *D. antillarum-b* en la organización de los fondos rocosos en el Atlántico Este se han basado en aproximaciones metodológicas que incorporaban solamente la variabilidad espacial. En este sentido, hasta hace poco había una carencia en el análisis de la dinámica temporal de la estructura de la población de *D. antillarum-b*, que poco a poco se ha ido supliendo con los trabajos de Hernández *et al.* (2006a, 2007a) y el presente trabajo, al examinar la magnitud de la variabilidad temporal en sus poblaciones. El objetivo de este primer capítulo fue investigar la variabilidad espacio-temporal en la estructura poblacional (biomasa, abundancia y talla) del erizo de púas largas, *D. antillarum-b*, en dos islas del Archipiélago Canario (Gran Canaria y Tenerife) durante un ciclo anual. Más específicamente, predijimos que (1) las diferencias en abundancia, biomasa y talla entre las zonas vegetadas y no-vegetadas de fondos rocosos someros eran constantes a lo largo de todo el año, y que (2) la variabilidad con el tiempo era constante entre dos localidades dentro de cada tipo de hábitat en cada isla.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio y diseño experimental

El estudio se realizó en fondos rocosos entre 2 y 10 metros de profundidad en las islas de Gran Canaria y Tenerife (Archipiélago Canario, 28° N, Océano Atlántico Este) desde Mayo-2004 a Mayo-2005. En cada isla, seleccionamos dos localidades, separadas por decenas de kilómetros (Figura 7). Dentro de cada localidad definimos previamente dos sitios en función del ambiente (praderas de macroalgas fotófilas y blanquizal). Debido a razones logísticas, la periodicidad de los muestreos fue diferente para cada isla. Muestreamos dos veces al mes en la isla de Gran Canaria (un total de 24 muestreos), mientras que en Tenerife fueron aproximadamente una vez al mes (con un total de 13 muestreos). Aunque se trató de mantener la periodicidad de los muestreos en cada localidad, las fechas exactas de los mismos variaron a lo largo de los diferentes meses debido a las condiciones meteorológicas. Por tanto, nuestro diseño de muestreo contrastó, para cada isla, el efecto de (1) el tiempo de muestreo y (2) el tipo de hábitat (fondo rocoso vegetado *versus* fondo rocoso sin vegetación) en la estructura de la población del erizo *Diadema antillarum-b*, con (3) dos localidades para cada hábitat e isla.

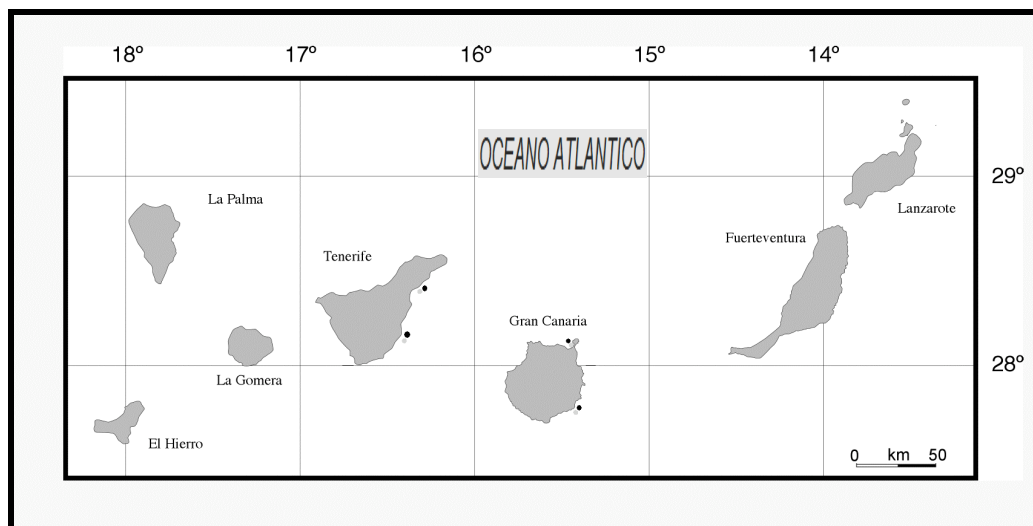


Figura 7. Mapa que muestra las áreas de estudio en cada una de las islas.

2.2. Muestreo y Análisis de datos

La abundancia y talla de los individuos de *Diadema antillarum*-b se estimaron visualmente por buceadores mediante la utilización de cuadrantes de 1 x 1 m, dentro de los cuales se realizó el recuento de erizos, con un replicado de diez cuadrados ($n=10$) por hábitat (pradera de algas fotófilas y blanquizal) (Figura 8). Los cuadrados estuvieron separados por decenas de metros. Las tallas (diámetro sin púas) se tomaron usando un pie de rey. Fue inevitable una leve sobreestimación en la toma del diámetro debido a las condiciones de trabajar bajo el agua con erizos de púas tan largas, haciéndolo más difícil que con otras especies de erizos marinos como por ejemplo *Paracentrotus lividus* (Turón *et al.*, 1995). La talla de las unidades muestreadas y la replicación utilizada se seleccionó basándose en estudios previos (Tuya *et al.*, 2004a), y en muestreos preliminares en las zonas específicas. Para el cálculo de la biomasa de erizos, se utilizó una

relación talla-biomasa, a partir del peso seco del erizo. Los pesos secos de los erizos se calcularon mediante un modelo de regresión que se obtuvo a partir de la biometría estudiada de ejemplares recolectados en distintos hábitats de la isla de Gran Canaria durante un estudio previo (Obs. Personales F. Tuya) (Figura 9).



Figura 8. Muestreo de tallas y abundancia de *Diadema antillarum* –b mediante cuadrantes de 1 x 1m.

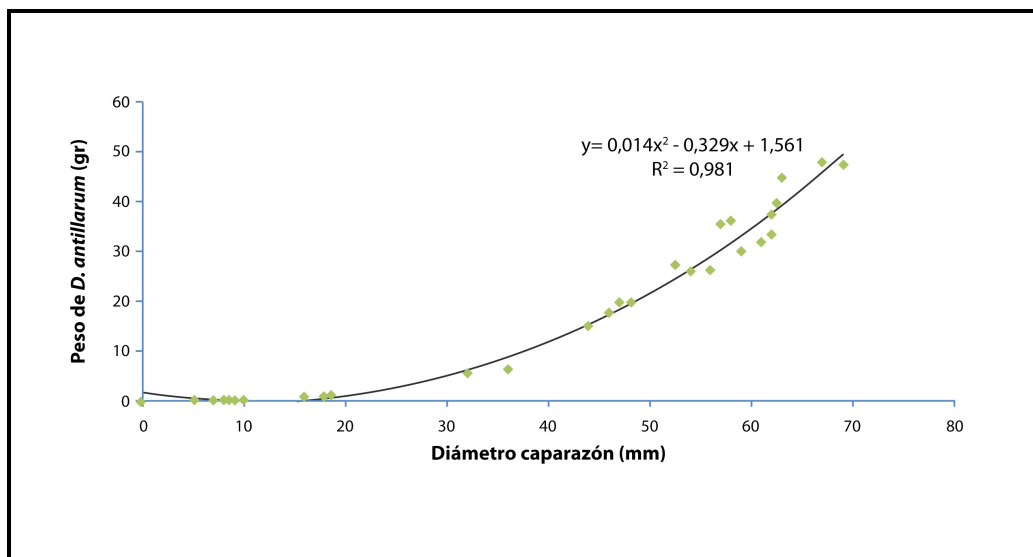


Figura 9. Relación entre el diámetro del caparazón y el peso seco de *Diadema antillarum-b*.

Los individuos fueron agrupados en cuatro clases de tallas (clase 1 < 1,5 cm de diámetro del caparazón sin púas, clase 2 entre 1,5 – 3,5 cm, clase 3 entre 3,5 – 5,5 y clase 4 > 5,5 cm) (Casañas *et al.* 1998; Tuya *et al.*, 2004a). Consideramos individuos reclutados aquellos cuyas tallas fueran la de menor clase (talla 1, llamados desde ahora “Juveniles”), con un máximo de edad de 15 semanas en el bentos basándonos en las estimaciones de Bak (1985) para las tasas de crecimiento de reclutas de *D. antillarum-b*.

La abundancia y biomasa totales se analizaron utilizando modelos de ANOVA (Underwood, 1997). El modelo incorporó los siguientes factores experimentales: (1) “Tiempo” (factor aleatorio con 24 niveles para Gran Canaria y 12 niveles para Tenerife), (2) “Hábitats” (factor fijo con 2 niveles, y ortogonal con respecto al tiempo), y (3) “Localidades” (factor aleatorio y anidado dentro de “Hábitats”, con 2 niveles). Antes del análisis se utilizó el Test de Cochran’s para

saber si había homogeneidad en las varianzas. Ninguna de las transformaciones consiguió homogeneidad de varianzas para el caso de las medias de biomasa y abundancia registradas en Tenerife (Test de Cochran's, $p < 0,01$); por lo tanto el nivel de significación se fijó en 0,01 en vez de 0,05, ya que el ANOVA es robusto para la heterogeneidad de varianzas, particularmente para grandes experimentos balanceados (Underwood, 1997). La interpretación de las interacciones estadísticas (Underwood, 1997) se usaron para contrastar el efecto de los factores experimentales considerados.

Finalmente, se obtuvieron los diagramas de frecuencia de tallas para cada tiempo y localidad dentro de cada tipo de hábitat e isla para valorar las diferencias espaciales y temporales en la estructura de las poblaciones.

3. Resultados

La media de las densidades para todo el estudio fue de $2,70 \pm 0,07$ ind m^{-2} (media \pm SE, $n=1440$), las cuales fluctuaron entre un mínimo de 0 y un máximo de 6,97 ind m^{-2} por localidad. De igual forma, la media de la biomasa *D. antillarum*-b para todo el estudio fue $105,76 \pm 3,75$ g m^{-2} (mean \pm SE, $n = 1440$), que varió entre un mínimo de 0 y un máximo de 405,13 g m^{-2} por localidad.

Las medias de densidades y biomásas de *Diadema antillarum*-b para todas las fechas de muestreo y por localidad se muestran en las Figuras 9 y 10, respectivamente. Los ANOVAs nos indican que existen diferencias en las medias de abundancias y biomásas de *D. antillarum*-b entre los dos hábitats (“blanquizales” vs. “Praderas macroalgas”), que son consistentes a lo largo del tiempo en ambas islas (“Tiempo x Hábitat”, $p > 0,01$, Tabla I). Cuantitativamente,

las medias de abundancia y biomasa son aproximadamente 17 y 13 veces mayor en los blanquiales que en la zona de algas, respectivamente, en Gran Canaria (Figura 10 y Figura 11); mientras que no hay ningún registro de erizos en ambas localidades dentro de la zona de algas en Tenerife (Figura 10 y Figura 11). En este sentido, las medias de densidad y abundancia en la zona de blanquial variaron durante los 12 meses muestreados entre 3,36 – 6,97 ind m⁻² y 93,76 – 405,13 g m⁻², respectivamente mientras que las medias de densidad y biomasa en la zona de algas varió entre 0 – 0,33 ind m⁻² y 0 – 7,34 g m⁻², respectivamente.

Tabla I. Análisis de los efectos del Tiempo (aleatorio), Hábitats ('blanquiales' vs. 'zonas vegetadas', fijo y ortogonal al anterior), y Localidades (aleatorio y anidado dentro de cada hábitats), en las medias de abundancia y biomasa del erizo de púas largas, *Diadema antillarum*-b, para cada isla. *: p < 0,01.

Fuente de variación	Media de Abundancia				Media de Biomasa			
	Gran Canaria		Tenerife		Gran Canaria		Tenerife	
	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Tiempo = T	1,15	0,33	0,79	2,39	4,43	1,44	27,32	1,86
Habitats = H	530,18	No test *	230,15	No test *	3505,95	No test *	8517,91	No test *
T x H	0,25	0,44	0,79	2,39	2,22	0,72	27,32	1,86
Localidad (H)	0,37	0,66	22,29	66,97*	114,80	37,23*	244,97	16,63*
Loc (H) x T	0,56	2,00*	0,33	1,59*	3,08	1,61*	14,72	2,13*
Residual	0,28		0,20		1,92		6,90	

Aunque aparentemente la densidad y biomasa son consistentes en cada localidad durante toda la investigación (el factor “Tiempo” es no-significativo como efecto principal), las dos localidades dentro de cada hábitat e isla fluctuaron siguiendo diferentes picos (Figura 10 y Figura 11), como reveló el ANOVA (“Loc (H) x “Tiempo”, $p < 0,01$). Como resultado, las diferencias entre las dos localidades dentro de cada hábitat e isla no son concordantes para cada tiempo de muestreo. No obstante, no existe ningún patrón claro; la temporabilidad no parece jugar un papel consistente en las fluctuaciones de las medias de abundancia y biomasa de este invertebrado en ambas islas (Figura 10 y Figura 11).

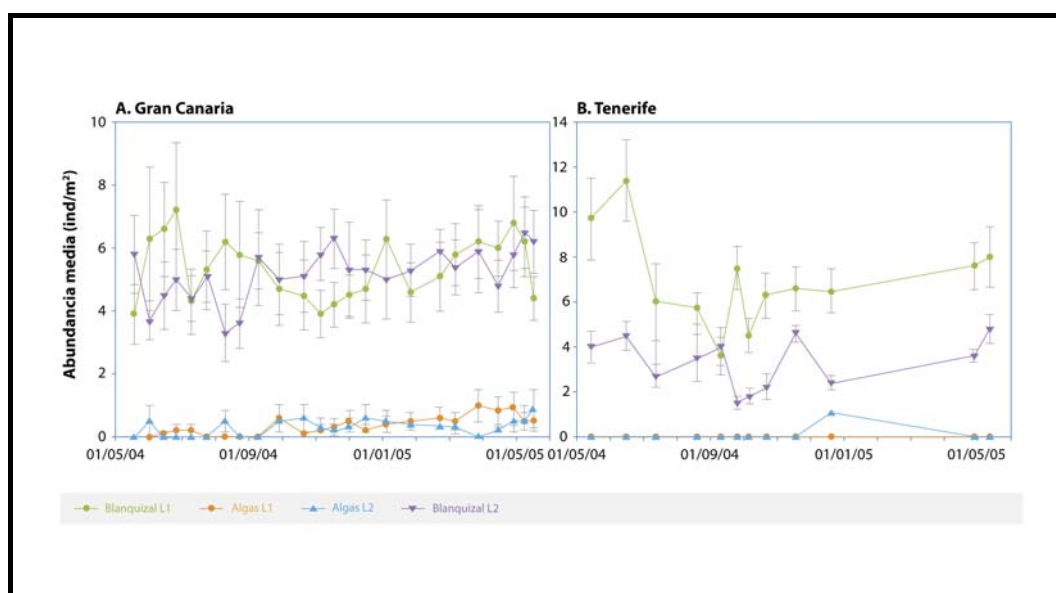


Figura 10. Abundancia media de *Diadema antillarum-b* para cada localidad dentro de cada hábitat e isla a lo largo del estudio. Las barras de error son los errores estándar de las medias de los valores.

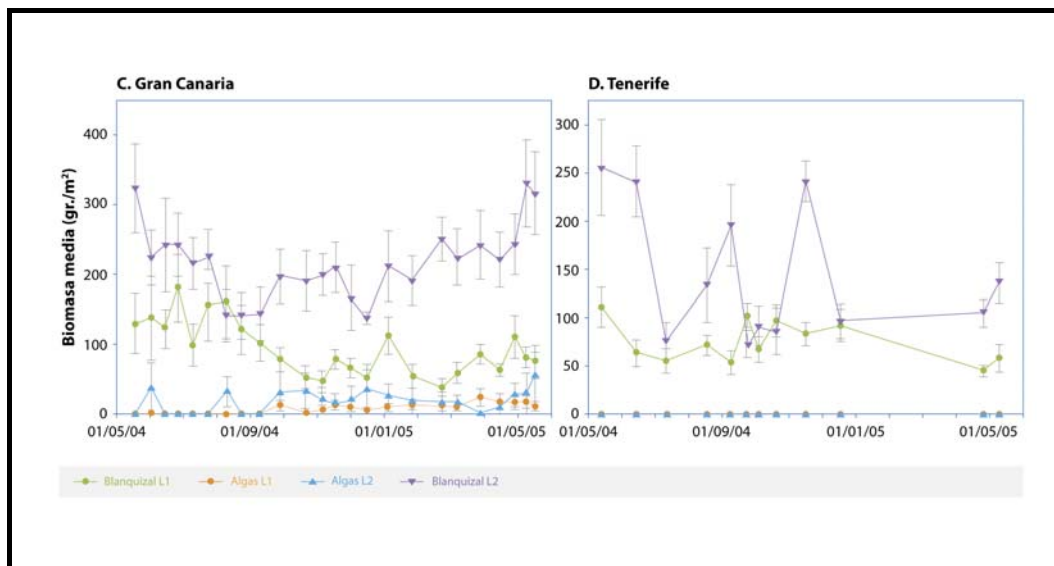


Figura 11. Biomasa media y error estándar de *Diadema antillarum-b* para cada hábitat dentro de la localidad e isla (A= Gran Canaria, B= Tenerife).

Hay diferencias llamativas en las tallas de *Diadema antillarum-b* entre las seis localidades donde se llevó a cabo el estudio (Figura 12). En todas las poblaciones, los de mayor clase de talla (tallas 3 y 4, diámetro > 3,5 cm.) están presentes, y dominan en términos de abundancia total (Figura 10). En la zona de blanquizar de la localidad 1 en Gran Canaria, los juveniles (Talla 1) están casi siempre presentes a lo largo del tiempo, indicando que ha habido un suave pero regular reclutamiento en el tiempo en esta localidad. La estructura de tallas de *D. antillarum-b* en esta localidad fue similar a la del blanquizar en la Localidad 2 en Gran Canaria, donde no hay evidencia de eventos de reclutamiento durante el muestreo. La ausencia de juveniles en esta población sugiere que ha habido poco reclutamiento en el año anterior a comenzar este estudio, basándonos en los tasas de crecimiento dadas por Bak (1985). Igualmente, el blanquizar en la localidad 2

de Tenerife estuvo dominado por individuos de tallas grandes (clase 4, diámetro > 5,5 cm.), con una baja presencia de juveniles. Sin embargo, el blanquizal de la localidad 1 en Tenerife presentó bajas densidades de individuos de talla 4 durante todo el periodo de estudio. Esta localidad estuvo dominada por individuos de la talla 2, que más tarde se convirtieron en individuos de la talla 3. Es importante señalar, además, que los individuos pequeños de *Diadema antillarum*-b (clase 1, diámetro < 1,5 cm.) sólo se registraron en blanquizales. En cualquier caso, la presencia de juveniles se comporta de forma inconsistente a lo largo del tiempo para cada localidad donde aparecieron (Figura 12). Los especímenes detectados en la zona con presencia de praderas de macroalgas pertenecieron a clases de tallas mayores (clase 3 y 4, respectivamente), con excepción de la localidad 1 en Gran Canaria, donde la mayoría de los individuos pertenecieron a la talla 2 desde el principio del muestreo.

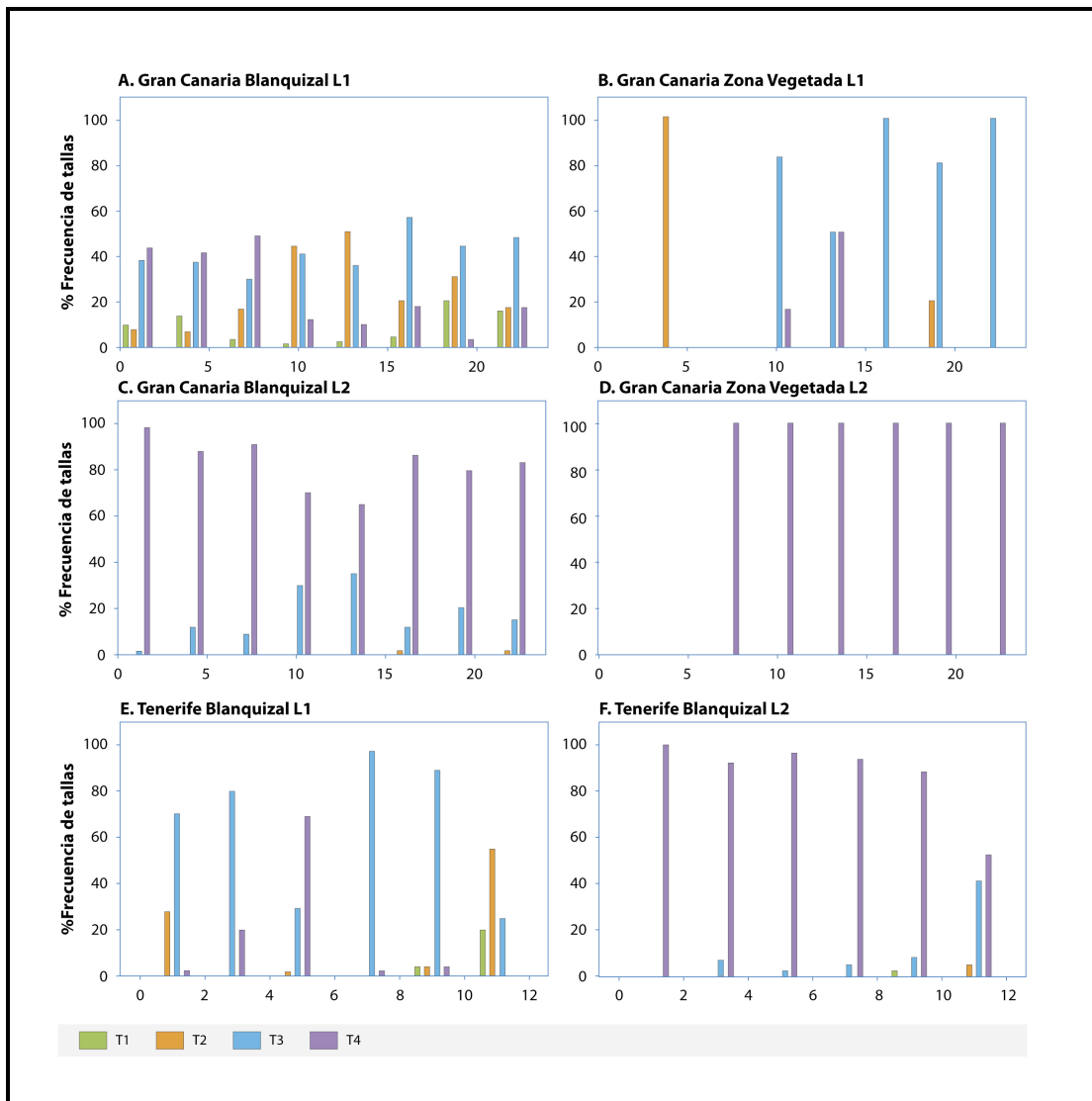


Figura 12. Distribución de la frecuencia de tallas de *Diadema antillarum-b* para cada localidad dentro de cada hábitat e isla a lo largo del estudio.

4. Discusión

Este estudio ha mostrado que existen diferencias en la abundancia y biomasa de *Diadema antillarum*-b entre hábitats dominados por praderas de macroalgas y aquellos sin cobertura vegetal (blanquizal) en fondos rocosos someros de Canarias; y que dichas diferencias son consistentes a lo largo de todo el año. En este sentido, las medias de abundancia y biomasa de *Diadema antillarum*-b permanecieron estables en cada localidad dentro de cada tipo de hábitat durante todo el muestreo; detectamos diferencias entre meses aunque no picos evidentes en el tiempo. Sin embargo, la variabilidad temporal difiere entre las dos localidades dentro de cada hábitat e isla, especialmente en el caso de los blanquizales. Dentro de la zona de blanquizal en cada isla, *D. antillarum*-b no fue mucho más abundante en ninguna localidad específica. En consecuencia, hay una variación significativa en las medias de abundancias y biomasa de *Diadema antillarum*-b sobre los 12 meses en los cuatro ambientes de blanquizal. Este resultado es similar al observado para diferentes especies de erizos en hábitats desprovistos de toda cobertura vegetal (Andrew & Underwood, 1989; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Beddingfield & McClintock, 2000). Este hecho puede reflejar el efecto temporal de diferentes procesos operando a diversas escalas temporales. Hasta la fecha, sólo podemos especular en el origen de los factores que pueden conducir la dinámica temporal de las poblaciones de *Diadema antillarum*-b. Como los autores antes mencionados han considerado, los cambios en la abundancia de erizos de mar pueden ser atribuidos a la mortalidad, movilidad, y altos niveles de reclutamiento. En el presente estudio, la última explicación podría ser la más probable en vista de que hemos apreciado un importante número de

juveniles (talla 1) en casi todas las localidades de blanquizal. En el Archipiélago Canario, *D. antillarum*-b es prácticamente maduro a lo largo de todo el periodo anual (Garrido *et al.*, 2000), probablemente liberando propágulos durante todo el año. A pesar del registro de varios picos de asentamiento en el periodo de un año en algunas localidades de las Islas Canarias, las larvas planctónicas de este invertebrado se fijan constantemente a lo largo del tiempo sobre zonas de blanquizal (Hernández *et al.*, 2004). En consecuencia, la frecuencia de los eventos de asentamiento podría ayudar a explicar la observación de diferencias entre los muestreos en el blanquizal para cada localidad. Este modelo ha sido extensamente demostrado para otras especies de equinoideos (revisado por Ebert, 1983; Balch & Scheibling, 2000). Además, y a corto plazo, los procesos estocásticos influyen directamente en la abundancia (por mortalidad o reclutamiento) y/o influyen en el comportamiento de especies que podrían también explicar estas disimilitudes. En cualquier caso, el estudio de las poblaciones de erizos de mar necesita varias décadas, o incluso más, antes de que tales conclusiones puedan ser hechas (Elnor & Vadas, 1990; Hagen, 1995; Sala *et al.*, 1998b; Edmunds & Carpenter, 2001, Vanderklift & Kendrick, 2004). Por consiguiente, parece necesario más trabajo experimental para explicar la naturaleza de los factores que afectan a la dinámica temporal de este invertebrado en el Archipiélago Canario.

A diferencia con Gran Canaria, donde se observaron algunos individuos en la zona provista de cobertura algal, no se encontró ningún espécimen dentro de ese mismo hábitat en las dos localidades de Tenerife. Probablemente, la diversa arquitectura de las especies de algas que dominan este hábitat es responsable de esta discrepancia. Las praderas de algas de aguas someras en las dos localidades examinadas en Tenerife estuvieron dominadas por grandes y frondosas especies

de fucoides (principalmente los géneros *Cystoseira* y *Sargassum*); mientras que las algas de porte bajo (principalmente *Dyctiota* spp. y *Lobophora variegata*) dominaron las zonas de algas en las dos localidades examinadas en Gran Canaria. El movimiento “de barrido”, inducido por las algas de alto porte y consistencia más rígida, probablemente restringe el movimiento de los erizos y el espacio apropiado para el pastaje, como se ha observado en otras localidades del Archipiélago Canario (Tuya *et al.*, 2005) y con algas pardas de gran porte en aguas templadas (Konar 2000; Gagnon *et al.* 2004).

Todas las poblaciones de *Diadema antillarum*-b muestreadas tenían una gran agregación en las tallas mayores: hay un pico en las distribuciones de tamaño para las clases 3 y 4 (> 3,5 cm.) en la mayoría de los muestreos realizados en cada localidad. Este pico parece estable durante el muestreo anual, sugiriendo que los individuos de este tamaño crecieron poco durante el periodo de muestreo. Los picos similares de distribución de frecuencia de tallas son típicos de otros erizos de mar tales como *Evechinus chloroticus* en aguas templadas del este Australiano (Andrew & Choat, 1982), *Paracentrotus lividus* en el Mediterráneo Occidental (Sala *et al.*, 1998b; Lecchini *et al.*, 2002) e Irlanda (Barnes & Cook, 2001), *Lytechinus variegatus* y *Arbacia punctulata* en el Golfo de México (Beddingfield y McClintock, 2000), y especies que pertenecen al género *Strongylocentrotus* en Norteamérica (Tegner & Dayton, 1981; Duggins, 1983; Andrew & Choat, 1985; Dumont *et al.*, 2004). La mayoría de los individuos en la pradera de macroalgas eran de gran tamaño (tallas 3 y 4), probablemente como resultado de la alta abundancia de alimento en esta zona (Tuya *et al.*, 2001). En este sentido, *Diadema antillarum*-b ajusta el tamaño de su cuerpo en función de la disponibilidad del alimento como estrategia adaptativa para protegerse de los

efectos nocivos por el aumento de densidad demográfica y/o disminución del alimento (Levitan, 1988; Levitan, 1991).

Aparentemente, hay una considerable variación en la presencia de juveniles (talla 1, diámetro < 1,5 cm.) entre las localidades muestreadas. Algunas localidades parecen ser “fuentes” de juveniles mientras que otras parecen ser “sumideros”. En otras palabras, algunas localidades parecen ser más recluta-dependientes, mientras que otras eran aparentemente más migratorias-dependientes, respectivamente. No obstante, estos resultados deberían ser considerados con precaución; se sabe que los equinoideos pueden exhibir bajos niveles, o incluso una ausencia total de reclutamiento durante años, interrumpido por eventos esporádicos (Ebert, 1983; Lozano *et al.*, 1995). Consecuentemente, las localidades que no evidencian reclutamiento pueden haberse mantenido por intermitentes eventos de reclutamiento, que se podrían separar en el tiempo por años, o depender de las migraciones de especímenes de gran tamaño. Este patrón ha sido propuesto para *Paracentrotus lividus* en el Mediterráneo occidental (Lozano *et al.*, 1995).

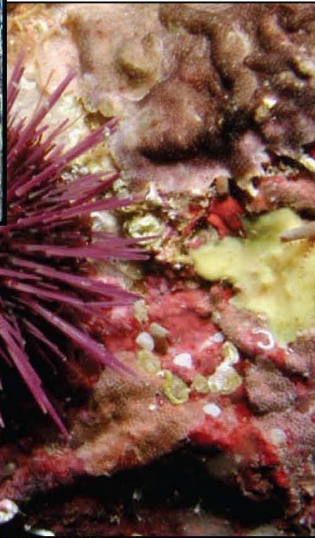
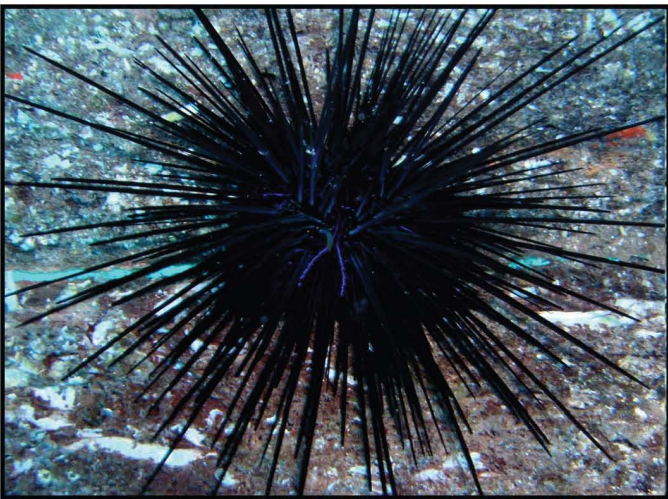
Es importante señalar que los individuos de pequeña talla fueron sólo registrados en blanquizales. Este factor podría sugerir que el reclutamiento de *Diadema antillarum*-b podría verse favorecido por la presencia de altas densidades de congéneres, lo que disminuiría el riesgo de predación e incrementaría la supervivencia de erizos juveniles. Este patrón ha sido extensamente descrito para otras especies de equinoideos que habitan en aguas templadas al comparar zonas desprovistas de cobertura algal y cercanas a áreas vegetadas (Tegner & Dayton, 1977; Highsmith, 1982; Breen *et al.*, 1985; Rogers-Bennett *et al.*, 1995; Balch & Scheibling, 2000; Dumont *et al.*, 2004). Los

juveniles de *D. antillarum*-b son probablemente muy vulnerables a los predadores por lo que sólo se encuentran en agujeros y grietas en el substrato (*pers. Obs.*; Clemente, 2007), con la aparentemente existencia de una talla de escape para predadores en el Archipiélago Canario (Tuya *et al.*, 2004a). Este comportamiento ha sido descrito en el Atlántico Oeste (Bauer, 1976; Ogden & Carpenter, 1987), y es típico de erizos de mar en diferentes océanos y latitudes (ver Lawrence, 2001 para una revisión).

La variabilidad espacio-temporal en el reclutamiento de equinoideos se ha documentado ampliamente para un importante número de especies y lugares; las causas de continuas variaciones sin explicar han sido la base de extensos estudios (Tegner & Dayton, 1981; Andrew & Choat, 1985, Andrew & Underwood, 1989; Lessios, 1988; Lozano *et al.*, 1995; Sala *et al.*, 1998b; Balch & Scheibling, 2000; McEdward & Miner, 2001, y sus referencias; Hereu *et al.*, 2004). Estos autores consideran una interacción compleja entre (i) la fuente u origen de las larvas pelágicas, (ii) la selección del hábitat por las larvas, y (iii) la mortalidad postmetamórfica, que juega probablemente un papel importante, explicando las grandes variaciones en el reclutamiento de los erizos de mar de lugar a lugar y de tiempo en tiempo dentro de un determinado lugar. Esta incertidumbre en el espacio y el tiempo puede aumentar en el caso de *Diadema antillarum*-b, sometido al transporte planctónico por periodos más largos si los comparamos con otros equinoideos, como resultado de un tiempo de desarrollo larval más largo en la columna de agua (Eckert, 1998). Además, el comportamiento de los juveniles de *D. antillarum*-b dentro de grietas se puede implicar con la existencia de un nivel importante de agregación de sus poblaciones. Ambos procesos pueden aumentar la incertidumbre en la detección de las tendencias espacio-temporales en

sus patrones de distribución. A pesar de estos resultados, sería interesante realizar estudios específicos usando técnicas más apropiadas para cuantificar el asentamiento (Hernández *et al.*, 2004; Hernández, 2006), incluyendo raspado para medir cuidadosamente el reclutamiento en el tiempo (Lozano *et al.*, 1995). En este sentido, es necesario continuar la supervisión visual de las poblaciones de *Diadema antillarum*-b como un paso importante en la valoración y modelación correcta de la estructura de la población y el reclutamiento de este invertebrado clave.

Capítulo 2



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

1. Introducción

En las comunidades bentónicas, la división del hábitat entre especies afines puede ocurrir en sustratos rocosos a escalas espaciales relativamente pequeñas. En este sentido, los mecanismos predominantes de estrés y perturbación en lugares expuestos al oleaje son las fuerzas hidrodinámicas, que afectan a diferentes aspectos de la historia biológica de los organismos marinos y conforma sus patrones de distribución, tanto en zonas intermareales como en submareales (Denny, 1988; Siddon & Witman, 2003; Taylor & Schiel, 2003; Rilov *et al.*, 2004; Lindegarth & Gamfeldt, 2005). En general, los efectos del movimiento del agua disminuyen con el aumento de la profundidad (Garrabou *et al.*, 2002; Roberts *et al.*, 2006). Consecuentemente, la flora y la fauna bentónica que se distribuye en los primeros metros del submareal deben resistir las altas presiones que les impone el ambiente, como el flujo de agua en este turbulento ambiente (Koehl, 1996). Las diferencias en la morfología y el tamaño entre (y dentro de) las especies, influyen directamente en la capacidad de resistir a estas fuerzas hidrodinámicas. Por lo tanto, la cuantificación de los efectos producidos por las fuerzas hidrodinámicas en los patrones de distribución y abundancia de organismos marinos, y en la forma en que estos efectos varían en el espacio y el tiempo, es clave para comprender las consecuencias ecológicas del diseño morfológico y los efectos posteriores de estos procesos sobre la estructura de los sistemas béticos (Denny, 1988; Koehl, 1996; Helmuth & Denny, 2003).

Los equinoideos que habitan en las costas expuestas al oleaje son vulnerables a ser desplazados por fuerzas de elevación y arrastre, inducidas por el movimiento del agua. De hecho, el hidrodinamismo puede afectar a la distribución espacial del hábitat en varias especies de erizos de mar tanto en el intermareal como en el submareal rocosos (Denny & Gaylord, 1996; Chelazzi *et al.*, 1997; Freeman, 2003; Verling *et al.*, 2005). En los primeros metros del submareal canario, la distribución de las comunidades bentónicas normalmente muestra cambios coherentes en el conjunto de la estructura de la población con la profundidad. Dentro de la zona más somera, encontramos una amplia zona ocupada por macroalgas que forma praderas oligoespecíficas dominadas por algas pardas fotófilas. El pastoreo intensivo por parte de la abundante población del erizo de púas lagas, *Diadema antillarum-b*, produce una clara interfase entre estas praderas algales de las zonas someras y las zonas más profundas desprovisto de vegetación (Tuya *et al.*, 2004a). Tanto en la zona más somera como en aquellas más profundas también aparecen otras especies de erizos, como son *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus*, que van a contribuir en la estructura y organización de las comunidades bentónicas donde están presentes.

En este capítulo vamos a examinar a través de muestreos en el mar y también con análisis en el laboratorio la relación existente entre la morfología de los erizos, el hidrodinamismo y la segregación batimétrica. Mediante trabajo de campo, se cuantificará si los adultos de tres especies de erizos de mar con diferentes morfologías: *Diadema antillarum-b*, *Arbacia lixula*, y *Paracentrotus lividus*, son sistemáticamente segregados con la profundidad en los fondos rocosos submareales del Archipiélago Canario. A través de experimentos en tanques de olas, comprobamos si la intensidad del flujo de agua es un posible mecanismo para explicar estos patrones. Como resultado, comprobamos la

hipótesis de que la diferente morfología explica la segregación en el hábitat de las distintas especies de erizos de mar en fondos rocosos someros.

2. Material y métodos

2.1. Estudio de campo: área de estudio y diseño de muestreo

El estudio de campo se llevó a cabo en fondos rocosos someros entre 1 y 9 m de profundidad en las siete islas principales que constituyen el Archipiélago Canario (28° N, Océano Atlántico Este), durante los meses de junio a octubre de 2005. En el Archipiélago Canario, podemos encontrar diferentes grados de exposición al oleaje en una misma isla dependiendo de su topografía, aunque si simplificamos podemos agruparlos en dos niveles principales de exposición al oleaje: alta exposición al oleaje, en localidades situadas al norte, noreste y este de las islas; y baja exposición al oleaje, en localidades situadas en las vertientes sur, suroeste y oeste de las islas.

En cada isla se muestrearon dos localidades, separadas entre sí por decenas de Km. (Figura 13); todas las localidades se encontraban fuera de zonas de veda a la pesca, y fueron seleccionados en base a la accesibilidad y su similitud en el perfil batimétrico. Sólo las localidades con escasa pendiente fueron seleccionados, evitando en todos los casos, paredes verticales y veriles escarpados. Estratificamos los muestreos en cuatro niveles de profundidad: 1-3 m, 3-5 m, 5-7 m y 7-9 m. Todas las localidades estaban expuestas al oleaje dominante del NW y/o NE inducido por los vientos alisios.

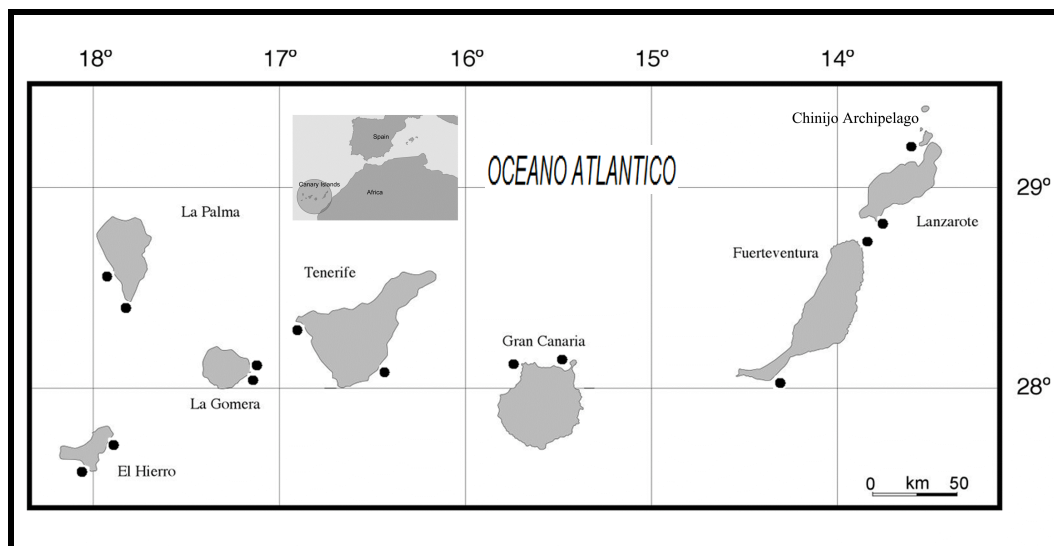


Figura 13. Mapa del área de estudio, los círculos muestran las localidades muestreadas en cada isla.

2.2. Estudio de campo: muestreo y análisis estadístico

La abundancia de adultos de todas las especies de erizos de mar fue contada por los buceadores utilizando cuadrantes de 1 x 1 m (1m^2) en cada uno de los estratos de profundidad dentro de cada localidad. Se debe resaltar que ninguna de las tres especies de erizo de mar es recolectada, comercialmente o de forma recreativa, en ninguna de las localidades del área de estudio. Los cuadrantes, separados por decenas de metros, se colocaron al azar en la horizontal o en superficies ligeramente inclinadas con el fin de reducir al mínimo el efecto de la complejidad del sustrato. *Arbacia lixula* presentó un comportamiento muy diferente respecto a su patrón de distribución, en comparación con las otras especies, ya que por lo general forman densas agregaciones (> 10 individuos) entrelazados por las espinas de los individuos en el estrato somero, con espacios

de separación de varios metros entre agregaciones vecinas. Por lo tanto, esta especie presenta densidades muy desiguales según se muestree esas agregaciones o los grandes huecos entre las mismas. Como regla general, se decidió ubicar al azar los cuadrantes incluyendo 2 ó 3 de estos grupos por cuadrante. Por lo que existe una inevitable sobreestimación de la densidad de esta especie en los muestreos realizados, de lo contrario las densidades habrían sido excepcionalmente bajas.

Se aplicó un modelo mixto de ANOVA tri-factorial para probar la consistencia en las diferencias en la abundancia de cada especie entre los cuatro estratos de profundidad a través de isla y localidades dentro de cada isla. El modelo incorpora los siguientes factores: (1) “Isla” (factor fijo con siete niveles correspondientes a las siete islas que constituyen el Archipiélago Canario), (2) “estratos de profundidad” (factor fijo con 4 niveles, y ortogonal a “Isla”, y (3) “Localidad” (factor aleatorio con dos niveles, anidados en las “Islas”). Los datos contenían muchos ceros y eran demasiados dispersos para un ANOVA convencional, incluso sobre valores transformados. Por tanto, se realizó un ANOVA estimando los p valores a través de 4999 permutaciones utilizando el paquete estadístico PERMANOVA (Anderson, 2005). El test estadístico que proporciona este software (pseudo-F) es un análogo multivariante del univariado F de Fisher, y en el contexto univariado los dos son idénticos cuando se calcula a partir de una matriz de diferencia simétrica sobre la base de la distancia euclídea (Anderson, 2005). Este enfoque no requiere ninguna distribución de supuestos, además de la aditividad de los efectos e intercambiabilidad de los errores. Cuando procedió, se ejecutaron *a posteriori* comparaciones por pares utilizando 999 permutaciones, en particular cuando el factor de los estratos de “profundidad” fue significativo, ya sea como efecto principal o como una interacción a plazo.

2.3. Experimento hidrodinámico

En un tanque de flujo (300 cm de largo 32 cm de altura y 11 cm de ancho, Figura 14) ubicado en los laboratorios del Dpto. de Física de la ULPGC se realizaron los experimentos hidrodinámicos para evaluar los efectos de la velocidad de un flujo unidireccional de agua en el desprendimiento de las tres especies de erizos de mar.

Los especímenes de *Diadema antillarum*-b (diámetro que van de 22 a 27 mm), *Arbacia lixula* (diámetro sin espinas de 23 a 29 mm) y *Paracentrotus lividus* (diámetro de 19 a 30 mm) fueron recogidos por buceadores en los fondos rocosos de Arinaga (Gran Canaria, 27°51,30'N, 15°23,00'W). Los erizos de mar fueron cuidadosamente separados del sustrato para evitar, tanto como fue posible, rasgar las podias o dañar las espinas, y se mantuvieron en contenedores de plástico. Todos los individuos fueron rápidamente transportados al laboratorio, y se mantuvieron en tanques aireados hasta su uso en los ensayos.

Cada erizo de mar fue colocado en la proximidad de la corriente del tanque de flujo, y se esperó ~30 s para permitir a los individuos fijarse a la parte inferior del tanque (Figura 14). Después de este tiempo, cada uno de ellos fue sometido a un aumento gradual del flujo unidireccional. Se registró la “velocidad de desprendimiento” para cada uno de los individuos, como la velocidad en la que el individuo se desprendió de la parte inferior de la cisterna. Este protocolo se repitió ocho veces ($n = 8$) para seis individuos de cada especie con tallas diferentes. A partir de los resultados obtenidos, se aplicaron modelos de regresión para cada especie relacionando su media de “velocidad de desprendimiento” con su estructura de talla (test diámetro). A pesar de que los erizos de mar viven en zonas expuestas a flujos turbulentos, nuestro enfoque minimalista nos permitió estimar

las diferentes capacidades de las tres especies para soportar un flujo unidireccional. Posteriormente, la velocidad del agua en (sólo) una dirección se utilizó como un sustituto de la energía de las olas, siguiendo el sistema clásico de la teoría lineal de ondas (Fowler-Walker *et al.*, 2006). Teniendo en cuenta la media de “velocidad de desprendimiento” para cada especie, hemos desarrollado un modelo para estimar los límites de profundidad, donde cada especie puede soportar de manera lineal un conjunto de olas de altura de hasta 5 m. Estas relaciones se trazan para cada especie, y todos los cálculos se realizaron siguiendo la teoría lineal de ondas en aguas someras, utilizando la fórmula general:

$$u_o = H/2 \sqrt{(g/z)}$$

donde u_o es la máxima velocidad unidireccional del oleaje de flujo inducido en el fondo (en nuestro caso, la “velocidad de desprendimiento” para cada especie), H indica la altura de las olas, g es la aceleración de la gravedad, y z representa la profundidad.

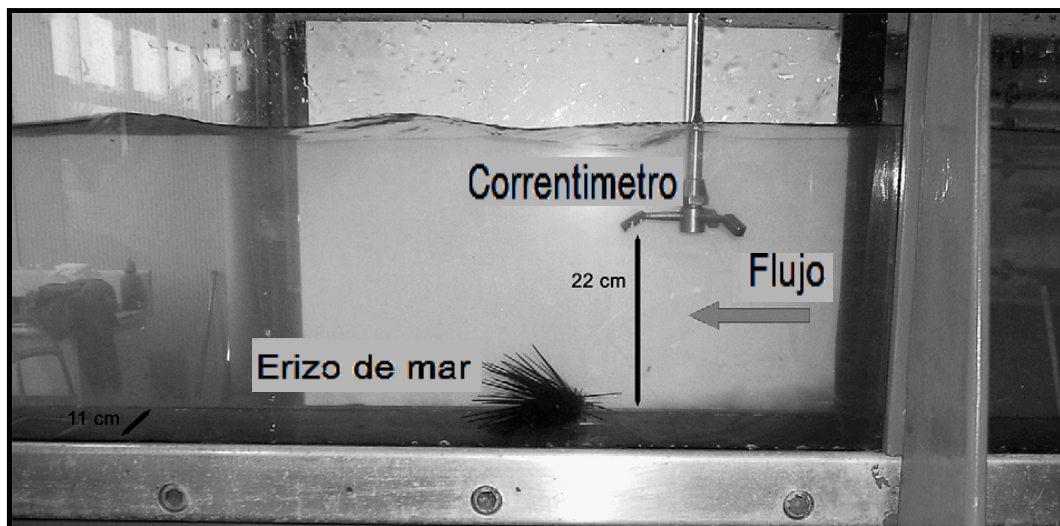


Figura 14. Tanque de oleaje inducido utilizado en los experimentos hidrodinámicos.

2.4. Mediciones morfológicas

La superficie de adherencia de cada erizo, calculado a partir del ratio cuerpo-altura (Denny, 1988), se midió con la ayuda de calibradores en 20 individuos de cada especie (diámetro del caparazón que va desde 20-75, 30-57, y 30-63 mm para *Diadema antillarum-b*, *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus*, respectivamente), como una forma de cuantificar la capacidad de la resistencia al desprendimiento, y por lo tanto la eficiencia de adherencia para cada una de las especies (Rilov *et al.*, 2005). Las diferencias en las proporciones de las tres especies se analizaron utilizando modelos de ANOVA de 1 vía, y por pruebas SNK para resolver las diferencias entre cada par de especies.

3. Resultados

3.1. Estudio de campo

En general, el patrón de distribución vertical para individuos adultos de las tres especies de erizos de mar es claro. *Diadema antillarum-b* estaba casi ausente en el estrato 1-3 m de profundidad, y va aumentando notablemente su densidad con la profundidad (Tabla II, Figura 15). En contraste, tanto *Arbacia lixula* como *Paracentrotus lividus* mostraron una tendencia opuesta con mayor número de individuos en aguas someras (Tabla II, Figura 15), mostrando al mismo tiempo un solapamiento en la ocupación de los fondos rocosos por parte de ambas especies. Estas diferencias fueron apoyadas por el ANOVA realizado para cada una de las especies (Tabla III). En todos los casos, sin embargo, se detectaron algunas incoherencias en los patrones de distribución vertical de estas especies entre localidades en algunas islas (“Loc (I) × P”, $p < 0,001$; Tabla III). Las pruebas de comparaciones de las diferencias en la abundancia de cada especie de erizo de

mar, entre los cuatro niveles batimétricos en cada una de las 14 localidades (Tabla IV), refuerzan los resultados generales esbozados anteriormente. Por ejemplo, las diferencias entre el estrato somero (1-3 m) y el estrato más profundo (7-9 m) fueron detectados por *D. antillarum*-b y *P. lividus* en todas las localidades, y en 12 (de 14) localidades para *A. lixula*. Las diferencias entre los cuatro estratos de profundidad fueron consistentes entre las islas para las tres especies (“I × P”, $p > 0,01$; Tabla III). Sin embargo, la variabilidad de un lugar a otro dentro cada una de las islas fue considerablemente alta (“Loc (I)”, $p < 0,001$); en todos los casos (Tabla IV), lo que puede enmascarar las diferencias de abundancias entre las islas.

Tabla II. Densidad media (\pm SE) de cada especie de erizo de mar por estrato de profundidad en cada localidad dentro de cada isla.

Isla	Estrato de profundidad	Localidad	<i>Diadema antillarum</i> -b		<i>Arbacia lixula</i>		<i>Paracentrotus lividus</i>	
			Media	SE	Media	SE	Media	SE
Lanzarote	1-3	1	0,1	0,10	0,1	0,10	2,0	0,8
		2	0	0	0	0	5,0	1,6
	3-5	1	2	1,07	2,5	0,70	0,1	0,1
		2	0	0	0	0	11,5	3,2
	5-7	1	7,2	1,32	1,5	0,61	0	0
		2	3,8	0,92	2,8	1,08	0,2	0,1
	7-9	1	11,7	2,05	1,8	0,50	0,1	0,1
		2	6,2	1,04	0,3	0,22	0,5	0,3
Fuerteventura	1-3	1	0	0	0	0	8,6	2,4
		2	0	0	7,6	2,35	0	0
	3-5	1	0,5	0,23	0,1	0,10	1,7	1,0
		2	0,1	0,27	3,8	2,04	0	0
	5-7	1	5,8	1,05	0	0	0	0

Resultados

Hidrodinamismo y segregación batimétrica

		2	1,2	0,30	0	0	0	0
	7-9	1	8,9	1,04	0	0	0	0
		2	2,4	0,51	0	0	0	0
Gran Canaria	1-3	1	0,1	0,10	2	0,76	0	0
		2	1,8	0,75	0,3	0,22	1,5	0,8
	3-5	1	1	0,48	0,3	0,16	0	0
		2	3,4	0,65	0	0	0,7	0,3
	5-7	1	4,4	0,76	0	0	0	0
		2	7,7	1,13	0	0	0,3	0,2
	7-9	1	8,2	1,03	0	0	0	0
		2	8,2	1,48	0	0	0	0
Tenerife	1-3	1	0	0	0,6	0,17	0,8	0,6
		2	0	0	0,3	0,22	0,1	0,1
	3-5	1	4,4	0,98	0,5	0,31	0,9	0,9
		2	4,2	1,12	0,7	0,53	0,5	0,2
	5-7	1	8,2	1,56	0	0	0	0
		2	7,4	1,17	0,2	0,2	0,2	0,2
	7-9	1	1	0,26	0	0	0	0
		2	3,2	0,62	0	0	0	0
La Gomera	1-3	1	0	0	0,1	0,10	0	0
		2	0,2	0,14	0	0	0	0
	3-5	1	0,1	0,10	0	0	0	0
		2	1	0,30	0	0	0	0
	5-7	1	0	0	0	0	0	0
		2	2,3	0,53	0	0	0	0
	7-9	1	0,5	0,31	0	0	0	0
		2	2,1	0,47	0,1	0,10	0	0
El Hierro	1-3	1	0	0	0	0	0,3	0,2
		2	0	0	0	0	0	0
	3-5	1	0,3	0,16	0	0	0,3	0,2
		2	0	0	0	0	0	0

	5-7	1	1,9	0,53	0	0	0	0
		2	0,2	0,14	0,1	0,10	0	0
	7-9	1	3,1	0,89	0	0	0	0
		2	1,1	0,28	0	0	0	0
La Palma	1-3	1	0	0	14,1	3,80	0	0
		2	0	0	2,1	0,60	0	0
	3-5	1	0,1	0,10	12,5	3,33	0	0
		2	0,9	0,32	1,7	0,40	0,1	0,1
	5-7	1	1,4	0,41	3	1,58	0	0
		2	5,8	0,96	0,7	0,26	0	0
	7-9	1	3,5	1,46	1,3	0,86	0	0
		2	7,5	1,53	0,2	0,14	0,1	0,1

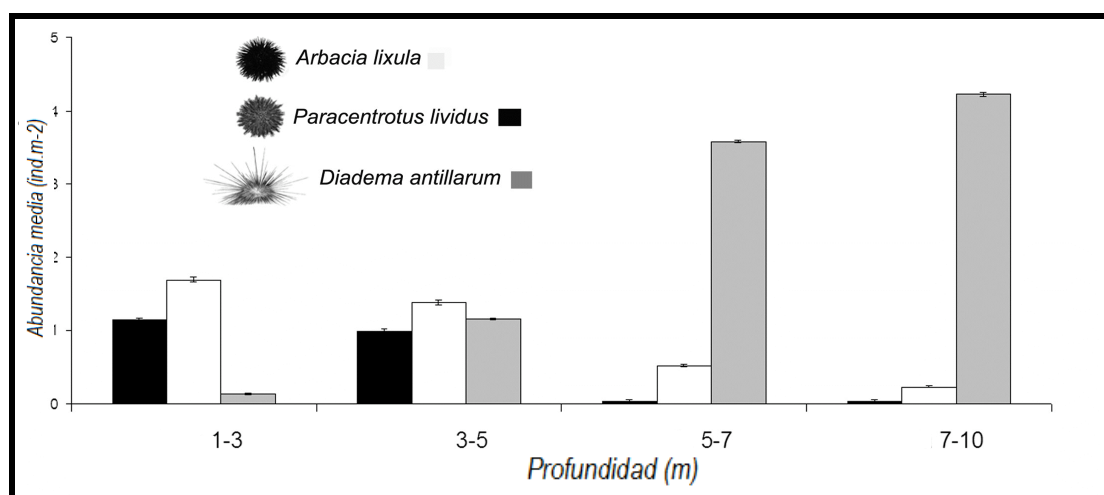


Figura 15. Abundancia media (y barras de error estándar, \pm SE) de las 3 especies de erizo de mar en cada estrato de profundidad en el área de estudio. (n = 140 para cada una de las especies).

Tabla III. Análisis de los efectos de las «islas» (factor fijo), "profundidad" (factor fijo y ortogonal a «Islas»), y "Localidades" (factor aleatorio y anidado dentro de «islas»), sobre la abundancia de las tres especies de erizos de mar. Los análisis se basan en diferencias Euclideas de datos no transformados a través de 4999 permutaciones. ns: no significativo, *: $P < 0,01$, **: $P < 0,001$.

Fuente de variación	<i>Diadema antillarum-b</i>		<i>Arbacia lixula</i>		<i>Paracentrotus lividus</i>	
	MS	F	MS	F	MS	F
Islas = I	18293,57	1,13 n.s.	30319,70	3,70 n.s.	9410,7	1,02 n.s.
Profundidad = P	171641,37	42,40 **	8062,08	3,13*	10778	1,84*
Localidades (I)	16101,44	12,58**	8175,95	7,65**	9144,2	1,93*
I x P	6067,89	1,49 n.s.	5825,02	2,27 n.s.	5779,2	0,98 n.s.
Loc (I) x P	4047,45	3,16 **	2555,94	2,34**	5845,9	1,23**
Residual	1279,58		1067,52		4721,9	

Tabla IV. Comparaciones por pares *a posteriori* (999 permutaciones) de las abundancias de las 3 especies de erizos de mar en cada uno de las 14 localidades. Los números y porcentajes representan el número de lugares con un resultado significativo de "profundidad" ($p < 0,01$).

	<i>Diadema antillarum-b</i>		<i>Arbacia lixula</i>	<i>Paracentrotus lividus</i>
1-3 < 3-5	8 (57%)	1-3 > 3-5	6 (42%)	6 (42%)
1-3 < 5-7	13 (92%)	1-3 > 5-7	10 (71%)	8 (57%)
1-3 < 7-9	14 (100%)	1-3 > 7-9	12 (85%)	14 (100%)
3-5 < 5-7	8 (57%)	3-5 > 5-7	5 (35%)	2 (14%)
3-5 < 7-9	9 (64%)	3-5 > 7-9	9 (64%)	6 (42%)
5-7 < 7-9	1 (7%)	5-7 > 7-9	1 (7%)	1 (7%)

3.2. Experimentos de hidrodinamismo

Tanto *Arbacia lixula* como *Paracentrotus lividus* mostraron una mayor capacidad de resistencia frente el desprendimiento que *Diadema antillarum-b* (Figura 16). La “velocidad media de desprendimiento” fue aproximadamente 50% y 300% mayor para *A. lixula* y *P. lividus*, respectivamente, en relación a *D. antillarum-b*. Según nuestro modelo teórico, *A. lixula* se pueden encontrar de forma considerable en aguas más someras que las otras dos especies (Figura 17). *Diadema antillarum-b*, por otra parte, se espera que habiten en aguas más profundas que las otras 2 especies (Figura 17). Por último, *P. lividus* se encuentra en profundidades intermedias entre las otras 2 especies (Figura 17).

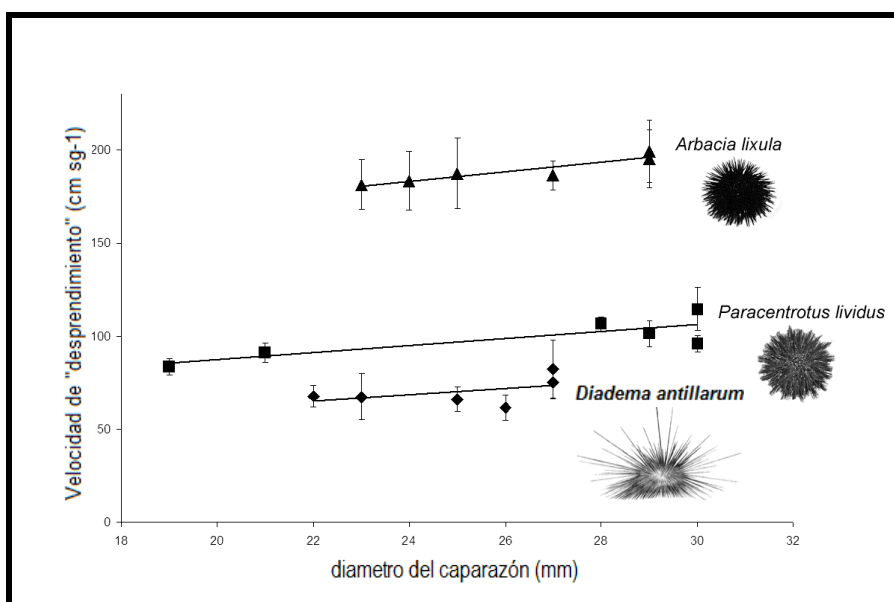


Figura 16. Media de las velocidades de desprendimiento para cada una de las 3 especies de erizo de mar calculada a partir de los experimentos hidrodinámicos. Las barras de error representan el error estándar de las medias (\pm SE).

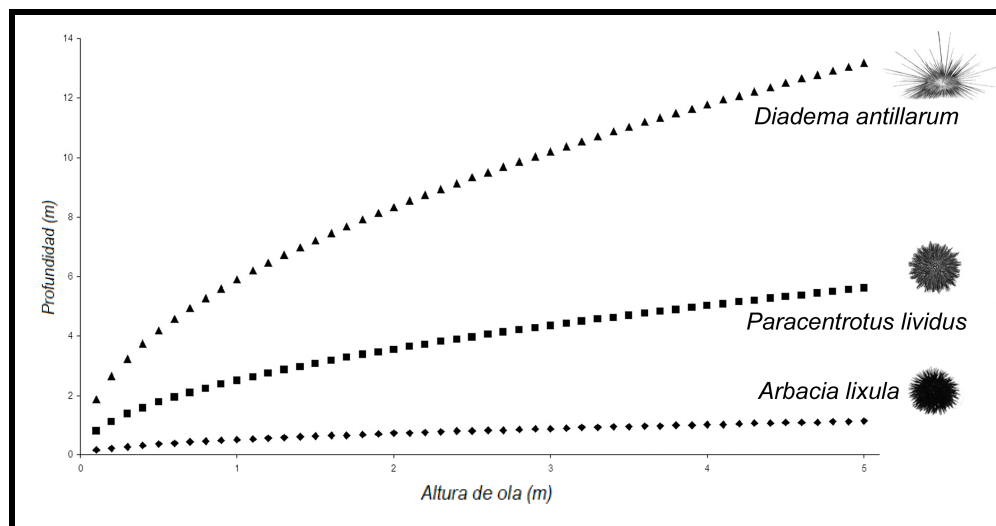


Figura 17. Modelo teórico, basado en la teoría lineal de ondas en aguas someras, para la estimación de los límites de profundidad, donde cada especie puede soportar ondas lineales para un conjunto de altura de olas de hasta 5 m.

3.3. Mediciones morfológicas: superficie de adherencia, ratio altura de cuerpos

Arbacia lixula (media \pm ES = 4,98 \pm 1,64) y *Paracentrotus lividus* (media \pm ES = 4,20 \pm 1,36) presentaron una superficie de adherencia similar al ratio altura-cuerpo, ($p > 0,05$). Sin embargo, ambas especies tuvieron valores significativamente mayores ($p < 0,0001$) que *Diadema antillarum-b* (media \pm ES = 1,41 \pm 0,54).

4. Discusión

Los patrones de zonación de las comunidades bentónicas están generados con frecuencia por fuerzas hidrodinámicas naturales (Siddon & Witman, 2003). Nuestras observaciones de campo junto con los datos experimentales en el laboratorio revelan que el riesgo de desprendimiento, probablemente asociados a las olas, parece jugar un papel relevante en la determinación de los patrones de distribución vertical de erizos de mar en los fondos rocosos de la región oriental del Atlántico. Tanto *Arbacia lixula* como *Paracentrotus lividus* parecen estar bien adaptados a las turbulentas aguas de los primeros metros del submareal; estas dos especies muestran una mayor resistencia al movimiento del agua. En cambio, en *D. antillarum-b* se aprecia un aumento de las densidades con la profundidad, estando prácticamente ausente en los estratos someros de muchas localidades, donde hay mayor movimiento de agua inducida por la acción de las olas. Nuestros experimentos hidrodinámicos demuestran claramente que este equinoideo está mal adaptado al movimiento de agua unidireccional, presentando un mayor riesgo de desprendimiento. Además, la superficie de adherencia del ratio altura del cuerpo es mayor para *A. lixula* y *P. lividus* en comparación con *D. antillarum-b*, reforzando las observaciones de que las dos primeras especies son menos propensas al desprendimiento en las aguas superficiales, más turbulentas. La alta proporción de la superficie de adherencia en relación a la altura del cuerpo ayuda a soportar los golpes de las olas (Rilov *et al.*, 2005). Es evidente que *D. antillarum-b* tiene una morfología menos adaptada para resistir el movimiento del agua: su superficie de adherencia con relación a la altura del cuerpo es tres veces inferior a los índices encontradas tanto en *A. lixula* como en *P. lividus*. En consecuencia, esta especie prospera en los fondos rocosos de la zona más profunda, con menor intensidad de flujo de agua. Además, las espinas de *D.*

antillarum-b son extremadamente frágiles, y no las pueden utilizar para ayudarse en la fijación al sustrato, mientras que *A. lixula* y *P. lividus* tienen espinas más cortas, y duras, con las que se pueden ayudar a engancharse al sustrato. Paradójicamente, sin embargo, esta carencia de diseño mecánico de *D. antillarum*-b a entornos turbulentos es una adaptación adecuada para reducir al mínimo el riesgo de ser atacado por depredadores potenciales (Ogden & Carpenter, 1987; Tuya *et al.*, 2004a). En cualquier caso, es necesario señalar que nosotros asumimos la hipótesis de que el comportamiento de un flujo unidireccional puede extrapolarse al flujo turbulento y a las corrientes inducidas por el batir de las olas en el medio natural, por lo que las adaptaciones morfológicas de las 3 especies de erizos estudiadas deben ser más complejas.

Aunque por lo general, tanto *Arbacia lixula* como *Paracentrotus lividus* ocupan los estratos someros de los arrecifes en el área de estudio, nuestros resultados revelan que *P. lividus* está comparativamente menos adaptados para resistir el flujo inducido por desprendimiento. En el Mediterráneo, estas dos especies simpátricas pueden estar separados por la profundidad, *P. lividus* se encuentra a más profundidad que *A. lixula* (Chelazzi *et al.* 1997). Del mismo modo, en paredes verticales, a veces *A. lixula* ocupa la zona más somera de estas paredes, mientras que *P. lividus* se encuentra a profundidades mayores, en las grietas en la parte inferior de las paredes de roca (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Bulleri *et al.*, 1999). El movimiento de agua es probablemente más perjudicial para *P. lividus* que para *A. lixula* (Chelazzi *et al.*, 1997; Verling *et al.*, 2005). De hecho, la fuerza (tenacidad de adhesión) necesaria para desalojar *A. lixula* del sustrato es mucho mayor que la necesario para desalojar a *P. lividus* (Bulleri *et al.*, 1999; Guidetti & Mori, 2005). En el Archipiélago Canario, *P. lividus* puede horadar en el sustrato rocoso, sobre todo en los fondos de arenisca, perforando

agujeros de su tamaño en el sustrato, donde se refugian y descansan durante el día. Este comportamiento probablemente ofrece un nivel adicional de protección al desplazamiento de estos erizos de mar, lo que les permite resistir mejor los golpes de las olas. Tal comportamiento de perforación se ha observado en Irlanda (Verling *et al.*, 2005), y en el Mediterráneo (Chelazzi *et al.*, 1997), pero no se ha documentado para las otras dos especies. El hecho de que *A. lixula* presente una mayor abundancia que *P. lividus* en los estratos más profundos podría estar relacionados con la capacidad de esta especie a pastar en algas coralinas incrustantes, o incluso sobre los invertebrados sésiles (Chelazzi *et al.*, 1997). Por lo tanto, esta especie podría estar en condiciones de pastar con éxito en zonas más profundas de los fondos dominado por las altas abundancias de *D. antillarum*-b con la falta de algas carnosas. Normalmente, diferentes especies de erizos de mar pueden coexistir en el mismo hábitat con diferentes dietas (Cobb & Lawrence, 2005; Vanderklift *et al.*, 2006). Nuestros resultados fomentan el desarrollo de estudios adicionales a fin de evaluar si la segregación de los erizos de mar implica o depende de las preferencias de la dieta.

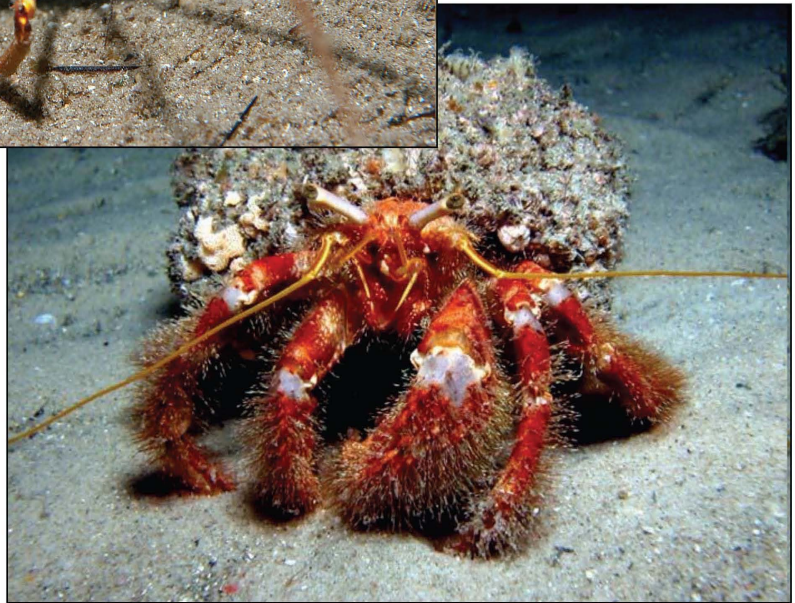
Varios estudios han mostrado una talla en el gradiente de densidad de equinodermos que habitan en las zonas del intermareal y submareal inferior (Larson, 1968; Freeman, 2003). Estas diferencias entre especies en sus abundancias se han atribuido al estrés causado por el movimiento del agua. La separación de los diferentes tamaños y especies pueden servir para limitar la competencia inter-específica entre los erizos de mar, y refleja las divergencias en la historia evolutiva de las especies (Blake, 1990; Mayr & Berger, 1992; Freeman, 2003; Cobb & Lawrence, 2005; Vanderklift *et al.*, 2006). Los mecanismos que mantienen estos gradientes de abundancia en el espacio y el tiempo dependen en gran medida de la interacción dinámica entre la alimentación, la competencia, la

depredación, y factores físicos, tales como las fuerzas hidrodinámicas (Doering & Phillips, 1983; Freeman, 2003). Creemos que los patrones observados en la segregación vertical de los erizos de mar en el Archipiélago Canario pueden ser atribuibles a la interacción de dos mecanismos complementarios. Un factor primordial que controla el patrón de abundancia en el eje vertical, como antes descrito, es el movimiento del agua. En segundo lugar, parece que *D. antillarum-b* puede restringir tanto a *Arbacia lixula* como a *Paracentrotus lividus* a zonas superficiales de los fondos rocosos. En este sentido, *D. antillarum-b* es una especie muy voraz en comparación con otros equinoideos (Williams, 1981; Tuya *et al.*, 2001), que monopoliza el sustrato rocoso a través de los fondos del Atlántico Oriental, con una abundancia que, en muchas localidades, puede superar fácilmente los 8 ind. m² (Tuya *et al.*, 2004a, 2005). De hecho, *D. antillarum-a* exhibe un comportamiento agresivo frente a otras especies de erizo de mar en el Caribe (Shulman, 1990), desplazándolos. Por otra parte, *D. antillarum-b* se desplaza distancias más largas por día (1.0-5.1 m; Tuya *et al.*, 2004b) que *P. lividus* (0.06-2.2 m; Hereu, 2005), comportamientos que limitan el acceso de los recursos a los congéneres y pueden afectar a la densidad de la población, la supervivencia y la reproducción de algunos, o todos los miembros, de estas poblaciones (Shulman, 1990). En cualquier caso, la evidencia experimental a través de una cuantificación de las manipulaciones sería necesaria para comprobar esta hipótesis de una forma rigurosa en las costas canarias.

En resumen, las variaciones con la profundidad de las abundancias de adultos de erizos de mar existen en todo el Archipiélago Canario. Estas segregaciones verticales parecen ser el resultado de sus diferentes características morfológicas y, en consecuencia, su mayor o menor resistencia a la intensidad del oleaje. El diseño morfológico de *A. lixula* y *P. lividus* parece estar bien adaptado

para reducir al mínimo las posibilidades de ser arrancados y despedidos de los fondos rocosos más someros, mientras que *D. antillarum*-b no. La relación con la profundidad en la abundancia de los adultos de las 3 especies fue consistente a lo largo de las islas. Como resultado general, se ha demostrado la consistencia de estos patrones a la mayor escala considerada por nuestro estudio; es decir, todo el Archipiélago Canario. Así mismo, estos resultados corroboran las observaciones realizadas por Alves *et al.* (2001) en la cercana Isla de Madeira, por lo que podemos extender este patrón general en la distribución vertical de estos erizos de mar a los fondos templados de la zona oriental del Océano Atlántico.

Capítulo 3



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

En las costas templadas de los diferentes océanos, los erizos de mar juegan un papel importante en la diversidad, composición y organización de la biota que habita los fondos rocosos (Lawrence 1975, Carpenter *et al.* 1990, Shears & Babcock 2003). En general, las altas densidades de estos herbívoros causan cambios cualitativos y cuantitativos en la composición y estructura de las comunidades de organismos sésiles (Knowlton 2004). Así mismo, se observan disminuciones en la diversidad y abundancia local, tanto de comunidades algales (Andrew 1993, Alves *et al.* 2001, Benedetti-Cecchi *et al.* 2003, Tuya *et al.* 2004 a, b) como de invertebrados (*e.g.*, Pawlik *et al.* 1995, Edmunds & Carpenter 2001, Miller *et al.* 2003, Cebrián & Uriz 2006), debido al intenso pastoreo o a la competencia por el sustrato. Como ya hemos comentado en capítulos anteriores, *D. antillarum-b* transforma áreas cubiertas de algas erectas a sustratos carentes de ellas en el Archipiélago Canario (Tuya *et al.* 2004a y b). Estas superficies empobrecidas son un ejemplo típico de latitudes templadas con fondos deforestados, como resultado del sobre-pastoreo de los erizos de mar.

Los invertebrados vágiles, es decir, aquellos móviles con capacidad de movimientos propios sobre el fondo en su búsqueda de alimento y cobijo en los bosques y praderas algales, también podrían verse afectados por la presencia de erizos en altas densidades (Begin *et al.* 2004, Tuya *et al.* 2008); por tanto, la

disminución o desaparición de la cobertura vegetal debido al sobre-pastoreo de erizos de mar puede derivar en bajas diversidades y abundancias, tanto de especies de macroalgas (Tuya & Haroun, 2006) como de especies de invertebrados (Witman & Dayton 2001). Sin embargo, los efectos que tienen las altas densidades de estos herbívoros sobre la diversidad y estructura de las comunidades de invertebrados bentónicos vágiles no han sido analizados en detalle y podrían mostrar resultados distintos a los ya descritos para otros organismos bentónicos sésiles (macroalgas e invertebrados adheridos).

En este estudio, se analiza y describe el efecto de la densidad de las poblaciones del erizo *D. antillarum*-b sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles (> 2 cm) presentes en los fondos rocosos del Archipiélago Canario. Específicamente, se predice (1) que las altas densidades de *D. antillarum*-b producen una disminución en la diversidad de la comunidad de mega-invertebrados vágiles, y (2) que la composición de las comunidades de mega-invertebrados varían entre fondos sometidos a diferentes densidades de *D. antillarum*-b.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio y diseño de muestreo

En cada una de las ocho islas principales del Archipiélago Canario se seleccionaron 3 localidades sobre sustratos rocosos, separadas por decenas de kilómetros, (Figura 18). Todas las localidades fueron muestreadas entre 10-18 metros de profundidad y presentaron fondos rocosos con una pendiente similar: verticalidad entre 0 y 15° de inclinación, para minimizar el efecto del tipo de

hábitat sobre los patrones de distribución de las especies (atendiendo a los criterios de García-Charton & Pérez-Ruzafa (1999) para este tipo de muestreo). Cada localidad se visitó en 4 ocasiones ('campañas') entre febrero-2003 y octubre-2004, con una separación aproximada de seis meses entre campañas sucesivas (febrero-marzo 2003; septiembre-octubre 2003; febrero-marzo 2004; septiembre-octubre 2004). La presencia y abundancia de las diferentes especies de mega-invertebrados ($> 2\text{cm}$) se registró visualmente en tablillas subacuáticas durante la inmersión con equipos autónomos de buceo, anotando los valores observados para cada una de ellas dentro de las áreas de muestreo (cuadrados de 2×2 metros (4 m^2), con $n = 16$ réplicas por localidad y campaña de muestreo. Los cuadrados se colocaron de manera aleatoria ("*haphazard*") sobre el substrato. Para cada réplica, un buceador procedió a la identificación y anotación en una tablilla provista de papel resistente al agua, de las especies de mega-fauna durante un periodo de tiempo entre 4-5 minutos. La identificación de muchos organismos se ejecutó hasta el nivel de género y/o familia, debido a las limitaciones impuestas por la técnica de muestreo. La densidad de individuos de *D. antillarum*-b se cuantificó en cada réplica.

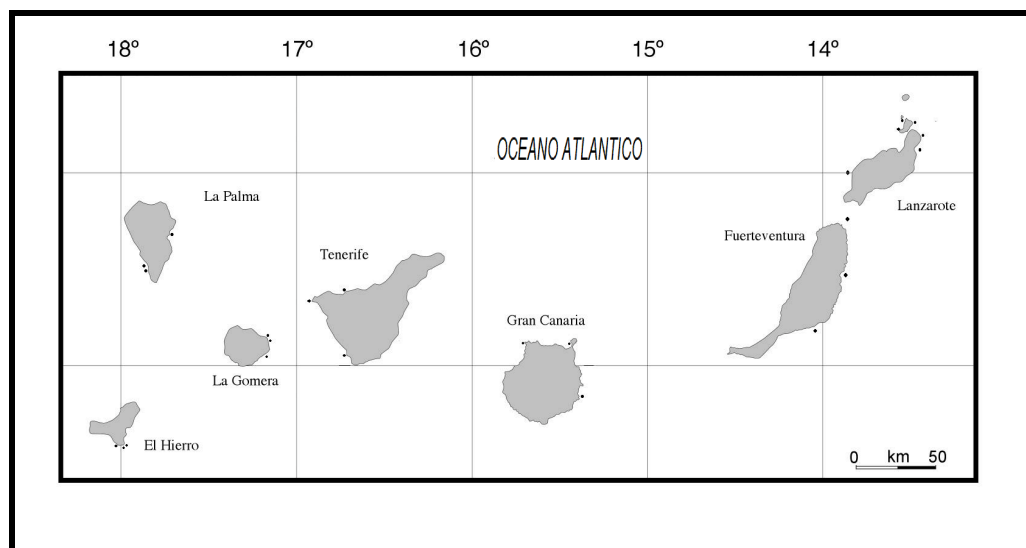


Figura 18. Mapa del Archipiélago Canario que muestra las localidades de muestreo en cada isla para el análisis de la diversidad y composición de mega-invertebrados.

Cada localidad se clasificó en 4 categorías de acuerdo con la densidad media de individuos de *D. antillarum*: $< 2 \text{ ind. m}^{-2}$, $2-4 \text{ ind. m}^{-2}$, $4-8 \text{ ind. m}^{-2}$ y $>8 \text{ ind. m}^{-2}$. Esta categorización ya ha sido empleada anteriormente para describir los diferentes estados de organización de los fondos rocosos del Archipiélago Canario (Tuya *et al.* 2004b).

2.2. Análisis de datos

Un análisis de correlación comprobó la significación de la relación entre la riqueza de especies mega-invertebrados y la densidad media de erizos *D. antillarum-b* por localidad. Se usó la técnica de análisis de correspondencia canónicas (CAP, Anderson & Willis 2003) para visualizar y contrastar las diferencias en la composición de la comunidad mega-invertebrada entre las cuatro

categorías de fondo definidas anteriormente. En esencia, esta técnica busca ejes en el espacio multidimensional que maximicen la separación entre grupos (categorías de fondo en este caso). El análisis se basó en el índice de disimilitud de Jaccard, que es ideal para analizar datos de incidencia (es decir, presencia-ausencia, Clarke & Warwick 2001). El estadístico ‘trace’ comprobó, a través de 999 permutaciones de los datos, la significancia de las diferencias en composición de la comunidad de mega-invertebrados entre las cuatro categorías. Finalmente, se empleó el procedimiento no paramétrico ANOSIM para determinar la significancia de las diferencias en la composición de la comunidad mega-invertebrada entre cada par de categorías; las interpretaciones del estadístico R siguieron las indicaciones de Clarke (1993). Todos estos análisis multivariados se ejecutaron con el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick 2001). Para este análisis, se agruparon los datos correspondientes a los cuatro periodos de muestreo (“campanas”) para cada localidad.

Finalmente, un análisis de correlaciones bivariadas (correlación de Spearman) permitió identificar las especies o taxa mega-invertebradas, para las cuales se disponía de datos cuantitativos y que se correlacionaron negativa o positivamente con la densidad de *D. antillarum*-b.

3. Resultados

Se observaron 33 taxones de mega-invertebrados vágiles a lo largo de la zona de estudio (Tabla V). Se registró una clara disminución de la riqueza de especies mega-invertebradas al incrementarse la densidad media de erizos por localidad ($r_s = -0,20$, $P < 0,001$, Figura 19). En localidades con bajas densidades de erizos (< 2 ind. m^{-2}), la riqueza de especies presenta fluctuaciones considerables (entre 0-16

especies, Figura 19), mientras que en localidades con altas densidades de *D. antillarum*-b (> 8 ind. m^{-2}), la riqueza de mega-invertebrados es siempre baja e inferior a 9 especies en todo los casos (Figura 19).

El análisis de ordenación CAP separó eficientemente las comunidades mega-invertebradas correspondientes a las cuatro categorías de fondo consideradas a lo largo de primer eje canónico (Figura 20, $\delta_1^2 P < 0,01$); por ejemplo, las localidades con bajas densidades de erizos tendieron a agruparse en la parte inferior derecha del diagrama. Sin embargo, estas diferencias en la composición de las comunidades mega-invertebradas entre categorías de fondo solamente fueron significativas entre fondos con densidades de *D. antillarum*-b entre 0-2 ind. m^{-2} y fondos con densidades > 8 ind. m^{-2} (ANOSIM, R-estadístico = 0,14, $P = 0,04$).

Tabla V. Abundancias medias de los mega-invertebrados móviles identificados en las distintas islas del Archipiélago Canario; media \pm error estándar.

Especies	Hierro	La Palma	Gomera	Tenerife	Gran Canaria	Fuerteventura	Lanzarote	Chinijo
<i>Aplysia dactylomela</i>	---	---	0,1667 \pm 0,112	0,083 \pm 0,083	0,1 \pm 0,1	---	---	---
<i>Arbaciella elegans</i>	---	---	0,25 \pm 0,179	0,5 \pm 0,358	---	1,75 \pm 1,75	---	1,833 \pm 1,418
<i>Arbacia lixula</i>	---	---	---	1,5 \pm 1,5	0,7 \pm 0,7	---	1,333 \pm 1,333	1,083 \pm 0,528
<i>Bulma rugosa</i>	---	---	1 \pm 1,0	---	---	---	---	---
<i>Cerithium spp</i>	---	---	---	0,083 \pm 0,083	---	3,666 \pm 3,666	---	0,083 \pm 0,083
<i>Charonia spp</i>	0,083 \pm 0,083	---	0,167 \pm 0,167	---	0,4 \pm 0,305	---	---	0,083 \pm 0,083
<i>Columbella spp</i>	1,083 \pm 0,712	0,111 \pm 0,111	3,333 \pm 2,669	0,083 \pm 0,083	---	---	---	4,333 \pm 4,333
<i>Conus pulcher canariensis</i>	0,416 \pm 0,336	---	---	0,333 \pm 0,256	---	0,083 \pm 0,083	0,083 \pm 0,083	---
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	0,583 \pm 0,398	0,778 \pm 0,521	0,583 \pm 0,287	0,166 \pm 0,166	0,1 \pm 0,1	---	0,416 \pm 0,259	0,083 \pm 0,083
<i>Cymatium spp</i>	---	---	0,333 \pm 0,224	0,083 \pm 0,083	---	---	---	---
<i>Dardanus spp</i>	0,5 \pm 0,261	0,111 \pm 0,111	3,916 \pm 2,783	1,666 \pm 0,873	1,3 \pm 0,844	0,166 \pm 0,112	---	---
<i>Echinaster sepositus</i>	---	---	---	---	---	0,083 \pm 0,083	---	0,083 \pm 0,083
<i>Erosaria spurca</i>	0,083 \pm 0,083	---	---	---	---	0,083 \pm 0,083	---	0,166 \pm 0,166
<i>Galathea spp</i>	---	---	---	---	---	0,166 \pm 0,112	---	---
<i>Grapsus adscensionis</i>	---	---	0,083 \pm 0,083	0,583 \pm 0,398	0,3 \pm 0,153	---	---	---
<i>Hermodice carunculata</i>	2,083 \pm 0,679	1,222 \pm 0,596	1,583 \pm 0,596	0,333 \pm 0,188	0,6 \pm 0,498	1,583 \pm 1,322	0,583 \pm 0,583	0,666 \pm 0,432

Resultados

Mega-invertebrados

<i>Holothuria spp</i>	1,25±0,509	0,111±0,111	13,916±7,735	5,083±1,721	3,6±1,579	1,166±0,842	2,416±1,293	1,916±0,829
<i>Hypselodoris picta webbi</i>	0,166±0,112	0,222±0,222	0,25±0,179	0,25±0,179	0,1±0,1	0,583±0,259	0,166±0,112	---
<i>Lima lima</i>	0,083±0,083	0,111±0,111	---	---	---	---	0,083±0,083	---
<i>Lurida lurida</i>	0,333±0,256	---	0,083±0,083	0,083±0,083	---	---	---	---
<i>Lysmata grabhami</i>	0,333±0,256	0,111±0,111	0,333±0,224	---	---	0,25±0,25	---	---
<i>Marthasterias glacialis</i>	---	---	0,333±0,188	---	---	---	---	---
<i>Octopus vulgaris</i>	0,083±0,083	---	0,166±0,112	0,166±0,112	4±4	---	---	---
<i>Ophiaster ophidianus</i>	---	---	0,166±0,166	0,166±0,166	---	---	---	---
<i>Pagurus spp</i>	1,666±0,620	0,556±0,556	1,416±0,514	0,166±0,166	0,4±0,266	0,666±0,512	0,416±0,416	---
<i>Paracentrotus lividus</i>	0,083±0,083	---	2,166±1,570	0,916±0,434	11,9±9,980	1,416±1,416	9,666±7,633	1±0,460
<i>Percnon gibbesi</i>	1,75±0,863	1,333±0,687	1,416±0,528	0,833±0,386	2,7±1,591	---	0,333±0,333	---
<i>Phalium spp</i>	---	---	---	0	---	---	0,083±0,083	---
<i>Scyllarides latus</i>	---	---	0,083±0,083	0	---	---	---	---
<i>Sepia officinalis</i>	---	---	0,083±0,083	0,083±0,083	---	---	---	---
<i>Sphaerechinus granularis</i>	0,083±0,083	0,222±0,222	1,333±1,163	2,25±1,219	1,3±1,3	1,583±1,583	0,416±0,416	---
<i>Stenorhynchus lanceolatus</i>	3,25±0,954	2,333±0,833	2,5±0,996	3,583±1,835	2,8±0,813	2,833±1,120	0,666±0,666	0,333±0,256
<i>Thais haemastoma</i>	2,583±1,630	2,667±2,179	1,333±0,915	2±1,826	0,4±0,221	1,333±0,555	0,25±0,179	0,5±0,288

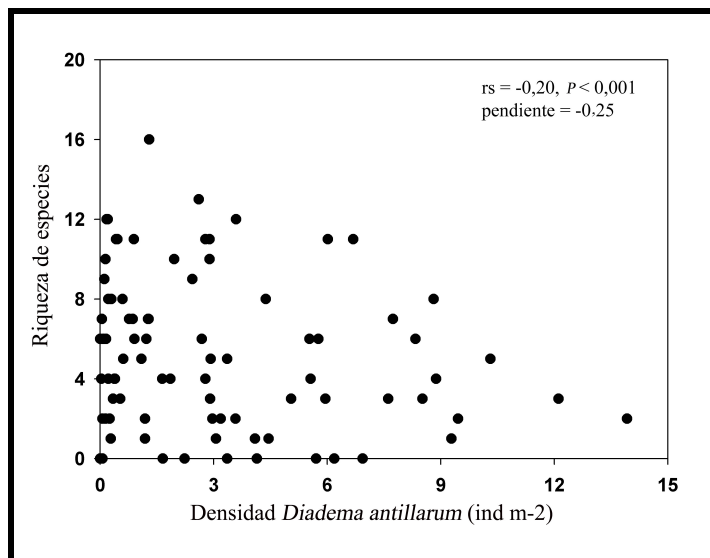


Figura 19. Relación entre la riqueza de especies de mega-invertebrados vágiles y la densidad media de erizos *D. antillarum*-b por localidad.

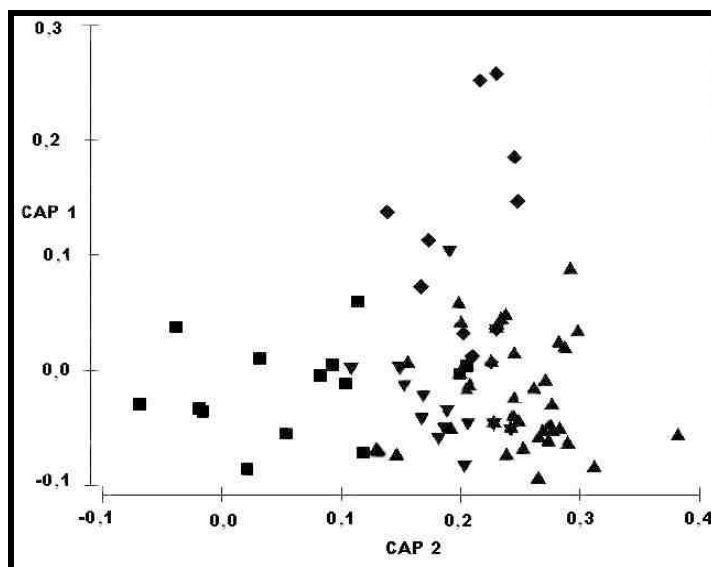


Figura 20. Diagrama de ordenación CAP mostrando los cambios en la composición de la comunidad de mega-invertebrados sobre fondos rocosos del Archipiélago Canario en función de la

densidades del erizo *D. antillarum*-b. ▲: 0-2 ind. m⁻², ▼: 2-4 ind. m⁻², ◆: 4-8 ind. m⁻², ■: > 8 ind. m⁻².

El análisis de correlaciones mostró que la abundancia de los cangrejos ermitaños *Pagurus* spp. y *Dardanus* spp., el erizo *Sphaerechinus granularis*, y el molusco *Aplysia dactylomela* se correlacionaron ($P < 0,05$) negativamente con la abundancia de *D. antillarum*-b. Únicamente el crustáceo decápodo *Stenorhynchus lanceolatus* presentó una correlación positiva ($P < 0,05$) con la abundancia de *D. antillarum*.

4. Discusión

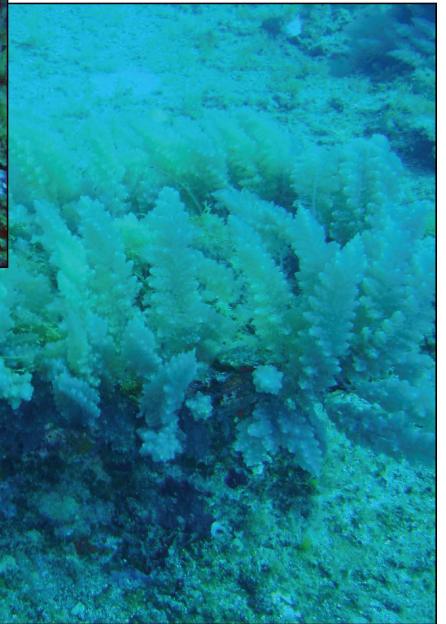
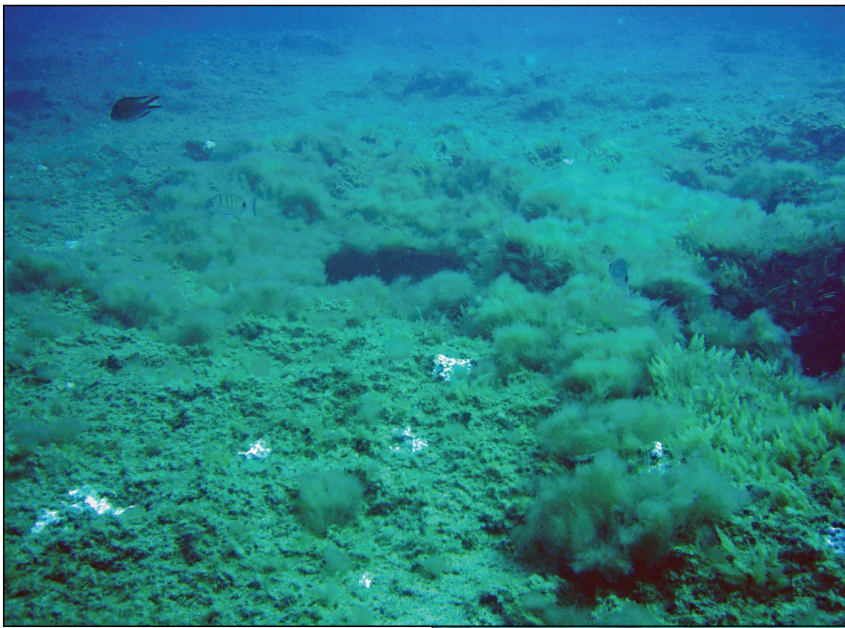
Este estudio muestra el papel relevante que juega el erizo *D. antillarum*-b, como agente determinante de la diversidad y composición de comunidades mega-invertebradas sobre fondos rocosos someros del Archipiélago Canario. En general, los incrementos en densidad de este erizo de mar se han correlacionado con una disminución en la riqueza de especies mega-invertebradas, culminando en un cambio drástico en la composición de las comunidades mega-invertebradas entre fondos con elevadas (> 8 ind. m⁻²) y bajas (< 2 ind. m⁻²) densidades de *D. antillarum*-b. Este resultado corrobora las observaciones realizadas sobre arrecifes artificiales en el Archipiélago Canario, donde el erizo *D. antillarum*-b determinó los patrones de sucesión ecológica sobre los mismos (Herrera, 1998; Garrido, 2003); el reclutamiento de individuos de *D. antillarum*-b produjo una caída en la diversidad algal, así como en la diversidad de la comunidad de mega-invertebrados.

En Canarias, *D. antillarum*-b es el principal herbívoro sobre fondos rocosos y cuando las densidades de sus poblaciones alcanzan los 10 ind. m⁻², este erizo puede llegar a consumir la totalidad de la producción primaria bentónica (Tuya *et al.* 2004b). La desaparición de la biomasa algal supone la pérdida del hábitat para numerosas especies de peces (Tuya *et al.*, 2005), limitando así zonas potenciales de reproducción, cría y alimentación. De igual forma, la disminución en la diversidad (riqueza) de especies mega-invertebradas detectadas por este estudio en fondos con altas densidades del erizo *D. antillarum*-b podría deberse tanto a la escasez de alimento, como a una disminución en la disponibilidad de refugio, o a una combinación de ambas. Los bosques y praderas algales juegan un papel importante como elementos amortiguadores de las tasas de predación que ejercen potenciales depredadores, como los peces, sobre los invertebrados bentónicos sésiles o vágiles (Roberts & Poore 2005), además de reducir los niveles de estrés ambiental, por ejemplo el inducido por fuerzas hidrodinámicas (Bruno *et al.* 2003), y proporcionar lugares de puesta a numerosos invertebrados bentónicos.

Los cambios en la organización de los sistemas bentónicos no afectan por igual a todas las especies; la presencia de estados alternativos para un mismo sistema (es decir, ‘forestado’ vs. ‘deforestado’ o efecto “flip-flap”) producen cambios en la composición de especies, siendo unas especies reemplazadas por otras (Shears & Babcock, 2003; Knowlton, 2004). Por ejemplo, la abundancia de algunas especies de holoturias puede verse favorecida localmente por las altas densidades del erizo *D. antillarum*-b en el Archipiélago Canario (Tuya *et al.* 2006). En nuestro estudio, sin embargo, no se detectó dicha correlación, debido probablemente a que el cambio en la escala espacial de los muestreos condiciona dicha relación. Por otro lado, las altas densidades de erizos de púas largas *D.*

antillarum-b facilitan altas densidades del crustáceo decápodo *Stenorynchus lanceolatus*. Este patrón está vinculado, probablemente, a que este cangrejo encuentra refugio entre las largas púas de los erizos, lo que ofrece un refugio ante sus depredadores (Espino *et al.* 2006). También, se detectó que ciertas taxones se correlacionaron negativamente con las densidades del erizo *D. antillarum*-b a lo largo de todas las localidades muestreadas en el archipiélago. Por ejemplo, los cangrejos ermitaños *Pagurus* spp. y *Dardanus* spp. o el molusco *Aplysia dactylomela* encuentran refugio y alimento en fondos rocosos vegetados de Canarias (Espino *et al.* 2006). Por tanto, la desaparición de dicha vegetación algal posiblemente les afecta negativamente. En resumen, los resultados obtenidos en este capítulo resaltan el papel clave que desempeña el erizo *D. antillarum*-b en la estructura y organización de las comunidades de mega-invertebrados vágiles.

Capítulo 4



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

Como hemos podido comprobar a lo largo de los anteriores capítulos, los hábitats submareales templados, como los dominados por el erizo *D. antillarum-b* en Canarias, son heterogéneos en cuanto a la distribución y organización de las comunidades bentónicas. Una serie de factores pueden facilitar o perturbar la presencia y abundancia de macroalgas submareales que viven en fondos duros y, por tanto, afectar a la composición y a la estructura de sus comunidades (Lüning, 1990). Por ejemplo, la luz, la sedimentación, el pastoreo, y el flujo de agua se han destacado en repetidas ocasiones como factores determinantes importantes en la estructura de las comunidades de macroalgas (Schiel & Foster, 1986; Witman & Dayton, 2001). A su vez, el reconocimiento de efectos interactivos entre los procesos físicos y biológicos pueden facilitar el desarrollo de modelos predictivos sobre la estructura y el mantenimiento de la heterogeneidad de las comunidades submareales (Connell, 2005).

El incremento de la profundidad afecta directamente a diferentes propiedades abióticas de la columna de agua, tales como la disponibilidad de luz, las concentraciones de nutrientes, la tasa de sedimentación y la temperatura (Garrabou *et al.*, 2002). Por ejemplo, un aumento de la profundidad está asociado con una disminución en la disponibilidad de luz, y, normalmente, un descenso (o limitación) en el crecimiento de las algas y, en general, en la producción primaria

bentónica, afectando a la comunidad dominante (Witman & Dayton 2001). La variabilidad espacial horizontal, a pequeña escala (de cm a metros), en la estructura y la abundancia de las comunidades algales indica claramente que otros mecanismos también son relevantes a la hora de influir en los patrones de abundancia de algas y en la estructura de los fondos submareales (Fowler-Walker & Connell, 2002; Schils & Coppejans, 2003; Terlizzi *et al.*, 2007). Por ejemplo, la deposición de sedimentos puede modificar la diversidad y abundancia de algas a pequeña escala (Schiel & Foster, 1986; Airoidi & Virgilio, 1998), a menudo indirectamente, facilitando que algas filamentosas oportunistas sustituyan a macroalgas erectas (Airoidi & Cinelli 1997; Irving & Connell, 2002); así mismo, la sedimentación puede promover la diversidad a través de la prevención de la monopolización del espacio por especies competitivamente superiores (Little *et al.*, 1983a; Airoidi, 2003).

La presencia de altas densidades de poblaciones de erizos de mar ha sido ampliamente defendido como un mecanismo clave que determina la organización y funcionamiento de los fondos templados: los erizos de mar a través del sobrepastoreo pueden causar la eliminación de macroalgas erectas, y, en última instancia, convertir zonas densas de algas en extensos blanquizales (“urchin-barrens”) ocupadas casi exclusivamente por algas calcáreas costrosas y por escasos invertebrados sésiles (Dayton *et al.*, 1992; Andrew, 1993; Andrew & Underwood, 1993; Graham, 2004; Tuya *et al.*, 2004a). La intensidad del pastoreo del erizo de mar y, posteriormente, sus efectos sobre la organización de los ecosistemas bentónicos, es sin embargo, bastante heterogéneo a través del espacio y el tiempo (Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998). En este sentido, varios mecanismos, tanto abióticos como bióticos, han sido mencionados como determinantes para

alterar las densidades de erizos, y por tanto las tasas de alimentación; así, por ejemplo, los cambios en el comportamiento (Sala *et al.*, 1998) y el reclutamiento (Ebert, 1983; Balch & Scheibling, 2000) son dos de los principales mecanismos estudiados. En el primer caso, las diferencias en la turbulencia, la acción del oleaje, rugosidad del sustrato y la heterogeneidad, son factores que habitualmente influyen en el reclutamiento de los erizos y, en consecuencia, tienen un efecto evidente sobre el pastoreo de algas (Lawrence, 2001). Por ejemplo, la turbulencia del agua normalmente disminuye al aumentar la profundidad (Denny, 1988; Roberts *et al.*, 2006) y, por tanto, aumentan la susceptibilidad de las algas erectas a ser objeto de pastoreo por parte de los erizos (Alves *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2007). Del mismo modo, el efecto negativo del sobrepastaje de los erizos de mar sobre las macroalgas erectas puede ser exacerbado, bajo circunstancias de un aumento en las cargas de sedimentos que faciliten a las algas filamentosas, a través de una inhibición del reclutamiento de macroalgas erectas (Valentín & Johnson, 2005); sin embargo, el efecto de los erizos sobre las macroalgas puede ser menor si los altos niveles de sedimentación tienen efectos adversos sobre el asentamiento de las larvas y la posterior supervivencia de los juveniles de erizos de mar.

Ya sabemos que el erizo de púas largas, *D. antillarum*-b es un equinoideo gregario que se encuentra en casi todos los hábitats marinos en el submareal somero de las aguas templadas del Atlántico oriental, desde Madeira hasta el Golfo de Guinea, y que en esta región, esta especie desempeña un papel fundamental en la estructuración de los fondos rocosos submareales (Alves *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2004a), ya que está directamente implicada en la transformación de grandes zonas de fondos cubiertos por las algas erectas a zonas

desprovistas de casi ninguna vegetación conocidas popularmente como “blanquizales” (= urchin-grazed barrens), siguiendo el paradigma clásico de las cascadas tróficas (Sala *et al.*, 1998). De hecho, la contribución de otros herbívoros (por ejemplo, peces herbívoros) a la generación de esos blanquizales es insignificante en comparación con el causado por el pastoreo de *D. antillarum-b* (Tuya *et al.*, 2004b).

Las posibles interacciones entre los diferentes factores a menudo son ignoradas en las hipótesis planteadas sobre la estructura de las comunidades bentónicas, a pesar de que podría aclarar una cantidad sustancial de la variabilidad espacial de las comunidades. En este estudio, hemos tratado de determinar experimentalmente el efecto interactivo entre la existencia (presencia vs. ausencia) de *D. antillarum-b* y las diferencias en la profundidad y la sedimentación (ambiental *versus* aumento) para explicar la estructura de las comunidades de macroalgas en los fondos rocosos del Atlántico oriental. En concreto, se realizaron experimentos en donde se manipularon las densidades de erizo de mar para constatar las siguientes hipótesis: que (1) la eliminación de dichos erizos afecta de forma diferente a la estructura de las comunidades de macroalgas entre estratos someros y profundos, y que (2) el efecto de la eliminación de erizos sobre las poblaciones de macroalgas es distinta en virtud de los diferentes escenarios de sedimentación (incrementada *versus* natural); en particular, se predijo que las algas erectas se verían más afectadas que las filamentosas y cespitosas por el pastaje de los erizos en aquellas zonas donde la carga de sedimentos es mayor.

2. Material y método

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en 3 localidades, separadas por 1 - 2 km de distancia, en la costa norte de Gran Canaria (Archipiélago Canario, 28 ° N, Océano Atlántico Este), entre marzo de 2007 y marzo de 2008 (Figura 21). Cada localidad incluía fondos rocosos (rocas basálticas) desprovistos de vegetación entre 4-20 m de profundidad (“blanquizales”), y las 3 eran zonas expuestas al oleaje del NW y corrientes del NE. Estas localidades están caracterizadas por blanquizales maduros, con altas densidades de erizos y distribución aleatoria. Las variables oceanográficas (es decir, patrones de las corrientes costeras, la temperatura superficial del mar, la exposición al oleaje) eran similares de un lugar a otro (González Barbuzano, 2003). La temperatura superficial del mar oscila entre los 18-19 °C en invierno a 23-24 °C en verano. En esta zona, la distribución de las comunidades bentónicas a lo largo del eje batimétrico muestra un patrón de zonación clásico para los fondos rocosos someros del Archipiélago Canario. Dentro de la zona superficial (0-3 m), hay amplias zonas con comunidades de macroalgas dominantes, principalmente algas pardas erectas y ramificadas (Tuya & Haroun, 2006) mientras que el erizo de púas largas presenta bajas densidades (0-1 ind. m⁻²). El intensivo pastoreo de *D. antillarum*-b produce una clara interfase entre estas zonas someras y las aguas más profundas desprovistas de vegetación (por debajo de 3 m de profundidad, la densidad media de este erizo suelen oscilar entre 4 y 6 ind. m⁻²; Tuya *et al.*, 2004a).

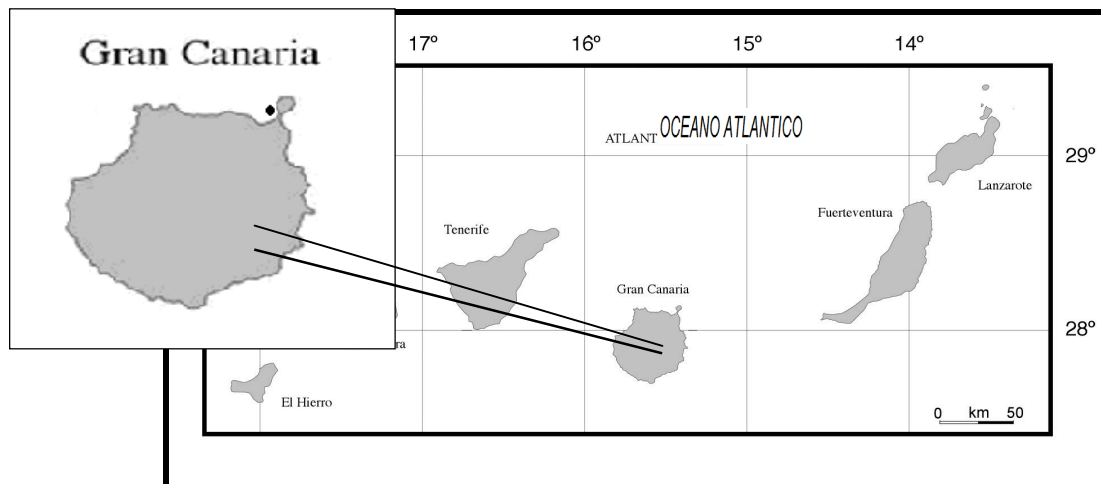


Figura 21. Mapa de la isla de Gran Canaria, donde se muestra el área experimental elegida.

2.2. Efecto interactivo entre la presencia de erizos y la profundidad: diseño experimental

En cada localidad, se colocaron distintos tipos de parcelas circulares (diámetro = 2 m) para cada tratamiento y estrato de profundidad; en unas parcelas se llevó a cabo la eliminación de todos los erizos (-U) y en otras se mantuvo las densidades de erizos en los niveles naturales (es decir, áreas sin tocar o controles, +U). Dentro de cada localidad, se colocaron 2 parcelas de cada tratamiento (-U y +U) en 2 estratos diferentes de profundidad: “somero” (6-8 m) y “profundo” (16-18 m); es decir, 8 parcelas por localidad. Todas las parcelas se establecieron en superficies horizontales de fondos con similares densidades de erizos (rango entre 4-6 ind. m⁻²) y desprovista de vegetación. El centro de cada parcela experimental se marcó con un clavo de metal perforado en el fondo y etiquetado para su posterior identificación. Todas las parcelas fueron creadas a principios de marzo de 2007, y se visitaron aproximadamente cada 4 semanas para mantener los

tratamientos y cuantificar los cambios en la estructura de las comunidades, hasta el final del experimento (marzo de 2008). Dado que los adultos de *D. antillarum*-b mostraron un comportamiento de "homing behavior" (Tuya *et al.*, 2004c), la recolonización por los erizos de las parcelas eliminadas (-U) se limitó principalmente a los juveniles (obs. personales) durante el estudio, los cuales se esconden en microhábitats crípticos como fisuras y grietas (Hernández, 2006). La inmigración de los adultos de *D. antillarum*-b en las parcelas eliminadas (-U), en cualquiera de las 4 semanas de período, fue, en todos los casos, ≤ 2 ind. parcela⁻¹, y en cualquier caso, esos individuos fueron eliminados sistemáticamente en cada visita de muestreo.

2.3. Efecto interactivo entre la presencia de erizos y la sedimentación: diseño experimental

El segundo experimento se llevó a cabo en los mismos lugares y utilizando los mismos métodos que se describen en el anterior experimento, pero sólo se realizó en un estrato de profundidad (6-8 m de profundidad). En cada localidad, se colocaron 2 parcelas de cada tratamiento (-U y + U), y cada 4 semanas se revisaron las parcelas, restableciendo los tratamientos e incrementando la sedimentación mediante la adición de sedimentos de arena (grano de 0,28 mm de diámetro medio; 40,44 g de peso húmedo por parcela experimental), como una fina "lluvia" (Aioldi & Virgilio, 1998; Connell, 2005) distribuida de manera uniforme dentro de cada parcela. Las otras 4 parcelas se mantuvieron en estado "natural"; es decir, no hubo manipulación de los niveles de sedimentación. Para determinar por aproximación el nivel de sedimentación en el área de estudio, se colocaron trampas de sedimento (de 63,58 cm² de superficie circular), que fueron

situadas a unos 30 cm por encima del fondo, y se cuantificó la tasa media de acumulación diaria de los sedimentos (mg. de peso húmedo⁻² días⁻¹) durante 4 días sucesivos. Las parcelas asignadas al «incremento» de la sedimentación fueron sometidas a un triple aumento en las tasas de sedimentación (0,67 g de peso húmedo m⁻² día⁻¹) con respecto a los niveles naturales de sedimentación obtenidos (0,22 g de peso húmedo m⁻² día⁻¹). Este aumento fue seleccionado para representar un escenario realista en los cambios de las cargas de sedimentos en el área de estudio (González Barbuzano, 2003), la cual carece de fuentes de escorrentía importante (tales como ríos, arroyos o quebradas) durante todo el año.

2.4. Muestras

Para ambos experimentos, y en cada periodo de muestreo (es decir, cada 4 semanas a partir de marzo de 2007 hasta marzo de 2008), los muestreos fueron realizados *in-situ* por buceadores cuantificando el porcentaje de cobertura de algas en cuatro cuadrantes de 50 x 50 cm (0,25 m²) dentro de cada parcela, siguiendo procedimientos aplicados anteriormente para la misma área de estudio (Tuya y Haroun, 2006). Los cuadrantes, separados por 10s de cm, fueron establecidos al azar dentro de cada parcela. Este es una técnica rápida y no destructiva que permite evaluar la estructura de las comunidades y la posición dominante de la biota sésil (Fowler-Walker & Connell, 2002; McClanahan *et al.*, 2003). Los valores finales para cada taxón se expresaron en porcentajes. Los taxones que presentaron menos de un 4% de cobertura se omitieron. Las respuestas de las algas pueden ser identificadas, sin pérdida de ninguna información importante, a través de grupos taxonómicos en vez de especies (Terlizzi *et al.* 2003). Las macroalgas fueron clasificadas por grupos morfológicos (Tabla VI), teniendo en

2.5. Análisis estadístico

Para cada experimento se evaluó, usando el modelo ANOVA multi y univariado, las diferencias entre las categorías (y combinaciones) de los factores predictivos. El análisis de la varianza permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2001) fue utilizado para dividir ambas variabilidades (univariado y multivariado), ya que este enfoque permite hacer pruebas multivariadas de las interacciones, y utiliza permutaciones para calcular los *P*-valores. Se prefirió este último porque los datos eran de distribución desconocida y sobre-dispersos.

El test estadístico (*pseudo-F*) es un análogo multivariado del coeficiente univariado de Fisher, y en el contexto univariado los dos son idénticos cuando se utiliza la distancia Euclídea como medida de disimilitud (Anderson, 2001). Dado que los datos obtenidos de las mismas unidades experimentales a través del tiempo están a menudo autocorrelacionados, y por tanto la hipótesis de los análisis no pueden ser satisfechas, analizamos los datos al final del período experimental de acuerdo con un modelo de efectos mixtos de ANOVA de cuatro factores: (1) "Localidad" (factor aleatorio con tres niveles), (2) "erizos" (factor fijo con 2 niveles: -U vs. +U y ortogonal a los anteriores factores), (3) "profundidad" (estrato profundo vs. estratos somero) o "sedimentación" (ambiente natural vs. incrementado, factor fijo con 2 niveles, y ortogonales a los anteriores factores), y (4) «Parcelas» (factor aleatorio con 2 niveles, anidados en el segundo orden de interacción entre "Localidades", "Erizos", y "Profundidad" o "Sedimentación"). Los datos en bruto se transformaron a la raíz cuadrada de los taxa más abundantes, y el análisis multivariado (todo el conjunto de macroalgas) y univariado (% de cobertura, frondosas y coralináceas costrosas) se basaron en las disimilitudes de Bray-Curtis y las distancias Euclídeas, respectivamente. Los *P*-

cuenta la forma de las algas citadas en la literatura (Steneck & Dethier, 1994; Fowler-Walker & Connell, 2002; McClanahan *et al.*, 2003; Vaselli *et al.*, 2008), y aplicadas anteriormente en el área de estudio (Tuya y Haroun, 2006). En este sentido, se distinguieron a) algas cespitosas, que consisten en pequeñas algas en forma de cojín así como especies filamentosas, por lo general <5 cm de altura (por ejemplo, *Colpomenia sinuosa*, *Dasycladus vermicularis*, *Jania spp.* *Ceramium spp.*); b) algas frondosas, erectas y ramificadas (por ejemplo, *Asparagopsis spp.* *Corallina elongata*, *Dyctiota spp.* *Padina pavonica*, *Stypocaulon scoparium*, *Stypopodium zonale*, *Zonaria tournefortii*), de 1 a 15 cm de altura, que constituyen láminas delgadas y especies de porte arbóreo; y c) por último, algas coralíneas, que consisten en algas calcáreas costrosas (por ejemplo, los géneros *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Neogoniolithon*, *Titanoderma*), las cuales fueron contadas cuando no estaban cubiertas por otras algas.

Tabla VI. Lista de las principales especies de macroalgas encontradas en las distintas parcelas experimentales agrupadas por grupos morfológicos.

Macroalgas no costrosas		
Cespitosas		Frondosas
Cespitosas	Erectas no ramificadas	Erectas ramificadas
<i>Caulerpa webbiana</i>	<i>Colpomenia sinuosa</i>	<i>Asparagopsis taxiforme</i>
<i>Cianofitas no identificadas</i>	<i>Lobophora variegata</i>	<i>Dictyota dichotoma</i>
<i>Cotoniella filamentosa</i>		<i>Dictyota spp.</i>
<i>Filamentosas no identificadas</i>		<i>Padina pavonica</i>
<i>Jania adhaerens</i>		<i>Stypopodium zonale</i>
<i>Lophocladia trichoclados</i>		
Macroalgas costrosas		
<i>Lithothamnion spp.</i>		
<i>Neogoniolithon orotavicum</i>		
<i>Titanoderma spp.</i>		

valores se calcularon a partir de 4999 permutaciones sin restricciones de los datos primarios. Cuando fue preciso, se realizaron comparaciones *a posteriori* entre pares utilizando 4999 permutaciones, para poner a prueba las diferencias entre los niveles de factores fijos. Para visualizar los modelos multivariados, la ordenación no-métrica a escala multidimensional (nMDS), se llevó a cabo en la raíz cuadrada de los datos transformados. Las diferencias en la variabilidad (dispersión) en la estructura de las comunidades entre los tratamientos fueron probados a través de comparaciones por parejas con la rutina PERMDISP (Anderson, 2004) a través de 4999 permutaciones de los datos primarios. Todos los análisis se realizaron mediante el paquete estadístico PRIMER 6.0.

3. Resultados

3.1. Efectos de la eliminación de erizos sobre las comunidades de algas entre los estratos someros y profundos

Tras un año realizando una eliminación selectiva de erizos *Diadema-b* para controlar sus poblaciones, el efecto más significativo es la diferencia encontrada en la capacidad de repoblación de las parcelas experimentales por parte de los distintos grupos morfológicos de macroalgas, siendo evidente la diferencia entre los dos estratos de profundidad (Figura 22). Es en el estrato somero donde es más patente el aumento del porcentaje de cobertura por parte de las macroalgas, un hecho esperable debido a la mayor disponibilidad de luz en esos estratos más someros.

En un primer momento, el grupo morfológico que predomina es el de las algas cespitosas o filamentosas (Figura 22), presentando un aumento más

llamativo frente a las erectas ramificadas. Las algas costrosas son las únicas que presentan el patrón contrario (Figura 22), disminuyendo su cobertura en las parcelas experimentales al incrementarse la cobertura de los otros dos grupos.

En el estrato somero, tanto para las algas cespitosas como erectas, al eliminar los erizos del sustrato, estas se veían favorecidas en su crecimiento, pero también se observa un ligero aumento de la cobertura de macroalgas en aquellas parcelas donde la eliminación de los erizos no se llevo a cabo (Figura 22), aunque siempre el mayor aumento se registró en las parcelas con eliminación de erizos. Esto se puede explicar debido a la cercanía de las parcelas de actuación, ya que al cabo de unos meses de eliminación, se observó en las zonas cercanas a la eliminación una agrupación de los erizos.

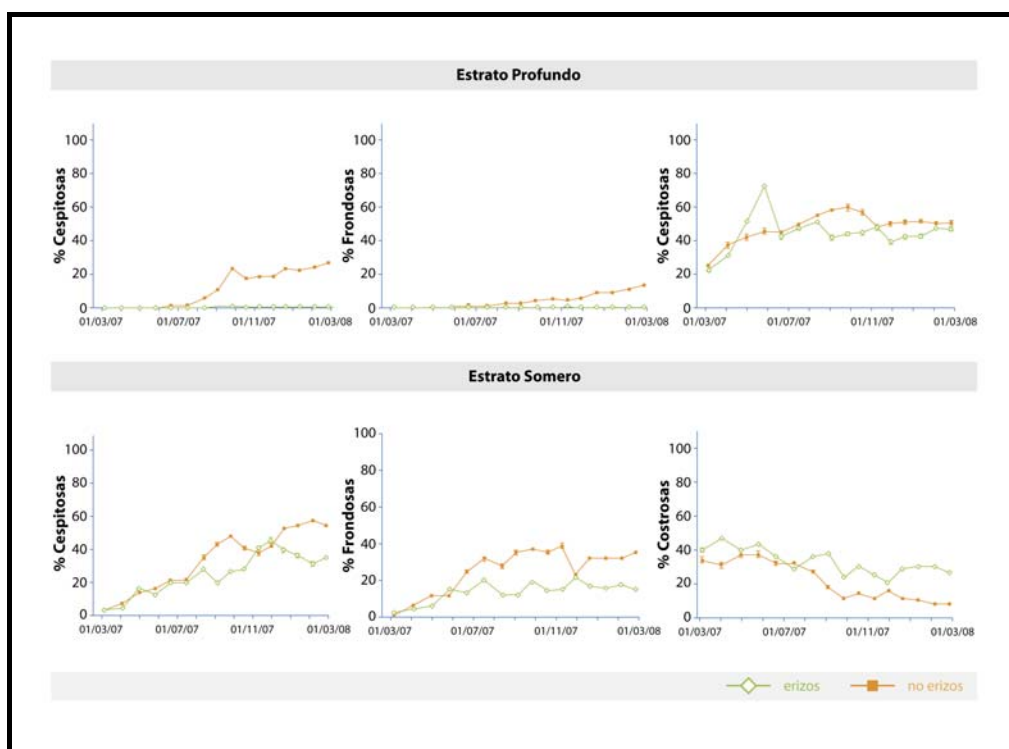


Figura 22. Evolución del porcentaje de cobertura (y barras de error estándar) durante el tiempo del experimento, para cada grupo morfológico y por estrato de profundidad. (Página anterior)

Las diferencias en la estructura de las comunidades algales entre las parcelas de erizos eliminadas y las parcelas control, al final del experimento, cambió entre el estrato somero y profundo (Tabla VII, PERMANOVA, 'E x P', $p < 0,05$); este efecto interactivo fue consistente entre localidades (Tabla VII, PERMANOVA, 'Lo x E x P', $p > 0,1$), aunque los efectos de "erizos" y "profundidad" variaron entre localidades. En general, la estructura de las comunidades de algas en el estrato superficial es más variable (es decir, dispersos) en relación con las comunidades de algas en los estratos profundos (Tabla VIII, PERMDISP, la mayoría de las comparaciones por pares, $p < 0,01$); que, de hecho, tienden a agruparse en el espacio de ordenación (Figura 23).

Para algas cespitosas, la dirección y magnitud de las diferencias entre los tratamientos de erizos (-U *versus* + U) fue consistente entre los estratos de profundidad (Tabla VII, "E x P" y "Lo x E x P", $p > 0,10$, Figura 23). Se detectaron diferencias en el porcentaje de cobertura entre los tratamientos de erizos (-U *versus* + U) y el estrato profundo (Tabla VII, "erizos" y "Profundidad", $p < 0,05$, Figura 24). Las parcelas donde los erizos fueron retirados (-U) contenían 3,1 veces más cobertura de algas que aquellas parcelas intactas (control) (+ U), mientras que las parcelas en el estrato superficial contenían 1,6 veces mayor cobertura algal que en los fondos del estrato profundo (Figura 23). Estas diferencias entre los tratamientos de erizos y los estratos de profundidad, sin embargo, difieren ligeramente en magnitud entre localidades (Tabla VII, "Lo x E", "Lo x P", $p < 0,05$, Figura 23).

En el caso de las algas frondosas, las diferencias entre los tratamientos de erizos variaron del estrato profundo a los fondos someros (Tabla VII, “E x P”, $p = 0,07$, Figura 23), como resultado de una mayor magnitud de la respuesta (es decir, mayor porcentaje de cobertura) en el estrato somero en relación al estrato profundo (Figura 24), que incluso varía entre localidades (Tabla VII, “Lo x E x P”, $p < 0,05$, Figura 24). Se detectaron diferencias en el porcentaje de cobertura entre los tratamientos de erizo (-U *versus* + U) y estratos de profundidad (Tabla VII, “Erizos” y “Profundidad”, $p < 0,05$, Figura 24). En las parcelas donde los erizos fueron retirados (-U) había 3,4 veces más cobertura de algas que en las parcelas donde los erizos no fueron eliminados (+ U), mientras que en las parcelas en el estrato superficial había 5,7 veces mayor cobertura algal que en los fondos del estrato profundo (Figura 24). Estas diferencias entre los tratamientos de erizo y los estratos de profundidad difieren en magnitud entre localidades (Tabla VII, “Lo x E”, “Lo x P”, $p < 0.05$, Figura 24).

Por último, y para el caso de las algas coralináceas, la localidad número 1 contenía un mayor porcentaje de cobertura que los otros lugares en el tiempo final del experimento (Tabla VII, “Localización”, $p < 0,01$, Figura 24), en particular en el estrato superficial, lo que resultó en un efecto interactivo entre estos dos factores (Tabla VII, “Lo x P”, $p < 0,01$, Figura 24).

Tabla VII. Resultados del ANOVA univariado y multivariado de las pruebas de los efectos de "Localidades" (factor aleatorio), "erizos" (factor fijo con 2 niveles y ortogonales a los anteriores factores), 'Profundidad' (factor fijo con 2 niveles y ortogonales a los anteriores factores), y "Sitios" (factor aleatorio con 2 niveles, anidados en el segundo orden de interacción entre "Localidades", "erizos" y "Profundidad") sobre la estructura de las comunidades de algas y el % de cobertura de algas de cada grupo morfológico al final del experimento.

Fuente de variación	df	Comunidades algales			Algas Cespitosas			Algas Frondosas			Algas Costrosas		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	p
Lo = Localidades	2	17479	39.37	0.0002	0.41	2.25	0.1475	66.21	10.11	0.0027	4.35	12.28	0.0013
E= Erizos	1	25678.2	5.77	0.0462	39.47	37.99	0.0253	799.26	24.49	0.039	0.09	0.86	0.4513
P = Profundidad	1	59751	4.75	0.0762	52.01	45.95	0.0211	1186.76	11.87	0.0478	18.4	4.08	0.1808
Sitio(Lo x E x P)	12	443.94	2.58	0.0004	0.18	3.97	0.0001	65.521	5.60	0.0000	0.35	1.69	0.0866
Lo x E	2	4448.1	10.02	0.0002	1.03	5.71	0.0181	32.00	4.98	0.0266	0.10	0.31	0.7413
Lo x P	2	12581	28.33	0.0002	1.14	6.22	0.014	95.57	14.59	0.0006	4.52	12.78	0.0011
E x P	1	5863.4	11.30	0.0268	2.09	7.94	0.1062	341.26	11.74	0.0757	1.01	1.85	0.3072
Lo x E x P	2	518.8	1.16	0.3696	0.26	1.45	0.2723	29.07	4.44	0.0361	0.54	1.55	0.2529
Residual	72	172.27			0.04			1.17			0.20		

Tabla VIII. Resultados de los pares de comparación de la dispersión multivariada entre los tratamientos de erizos (eliminados = -U Vs. parcelas de control = +U) entre los estratos someros y profundos.

Grupos	t	p
+U Somero vs. -U Somero	51,606	0,001
+U Somero vs. +U Profundo	61,981	0,001
+U Somero vs.-U Profundo	35,019	0,009
-U Somero vs. +U Profundo	29,805	0,012
-U Somero vs.-U Profundo	0,61471	0,724
+U Profundo vs. -U Profundo	22,442	0,10

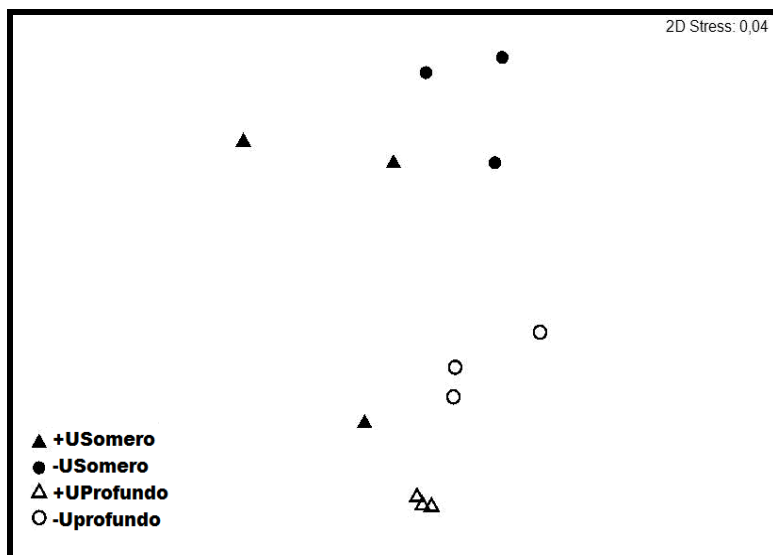


Figura 23. La ordenación no-métrica a escala multidimensional mostró los centroides de las comunidades algales que estaban sujetas a la eliminación de erizos (círculos) o a la preservación de las densidades naturales de los erizos (controles, triángulos) en el estrato somero (símbolos vacíos) y en el profundo (símbolos llenos) en el tiempo final del experimento. Las parcelas han sido promediadas dentro de cada tratamiento para cada una de las tres localidades.

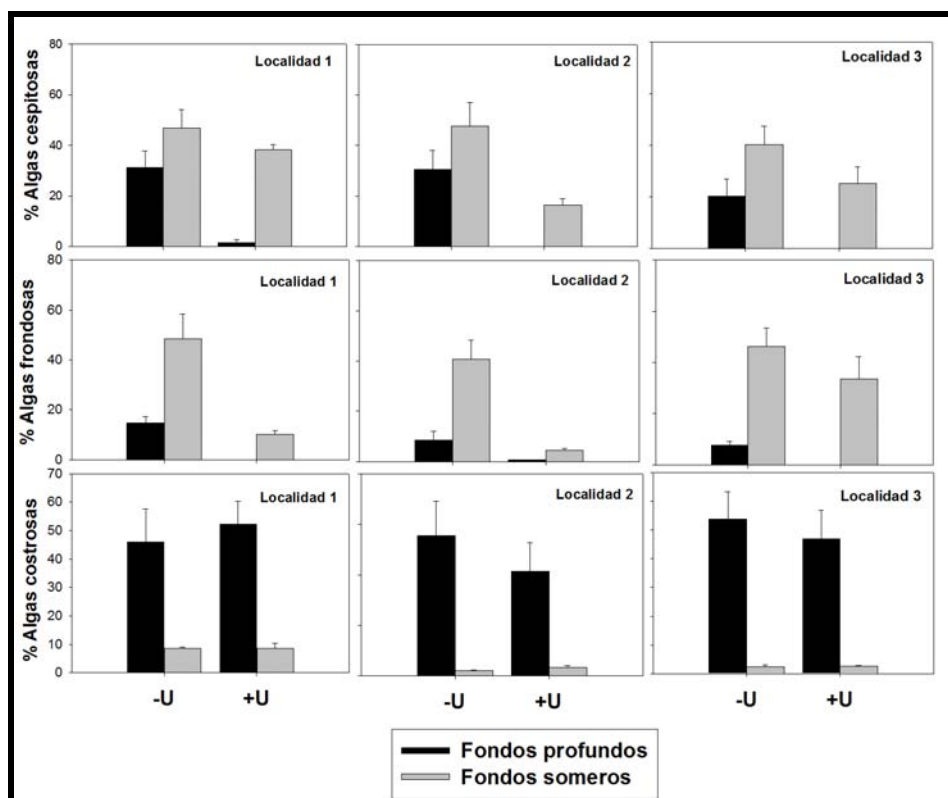


Figura 24. Media del porcentaje de cobertura (y barras de error estándar, \pm SE) de cada grupo morfológico de macroalgas sujeto a eliminación de erizos (-U) o manteniendo la densidad natural de los mismos (+U) en estratos someros (barras grises) y en estratos profundos (barras negras) al final del periodo del experimento.

3.2. Efecto de la eliminación de los erizos sobre las comunidades de algas entre niveles altos y bajos de sedimentación

En el experimento de manipulación de erizos más la adición de sedimentos, los datos obtenidos nos muestran que es en las algas cespitosas y en las costrosas donde se aprecia una pequeña diferencia entre las parcelas con

adición triplicada de sedimentos y aquellas en las que no (Figura 25). Para las algas erectas esta diferencia es mucho menor.

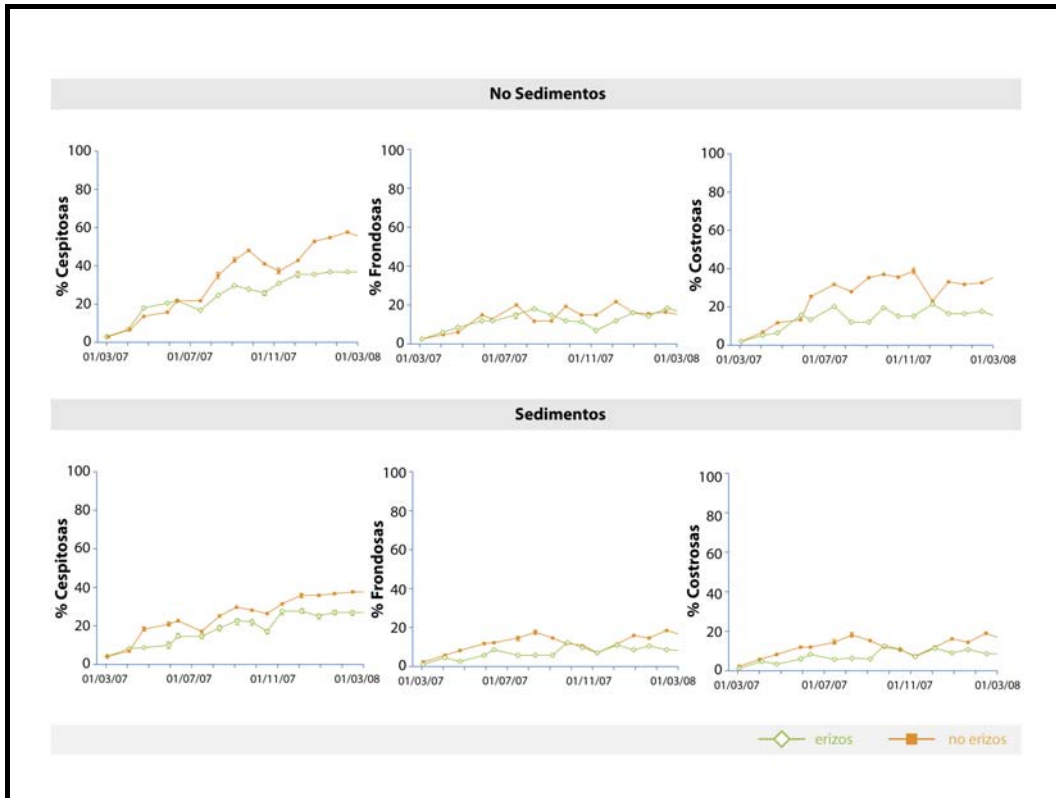


Figura 25. Evolución del porcentaje de cobertura (y barras de error estándar) durante el tiempo del experimento, para cada grupo morfológico y para cada tratamiento de sedimentación.

El efecto de las manipulaciones de erizos (-U *versus* + U) en la estructura de las comunidades de algas fue independiente de los niveles de sedimentación al final del experimento (Tabla IX, PERMANOVA, “E x Se”, $p > 0,05$), aunque varió entre localidades (Tabla IX, PERMANOVA, Lo x E’, $p < 0,05$). Por otra parte, las diferencias en la dispersión en la estructura de las comunidades no se observaron entre los distintos tratamientos (comparaciones por pares, $p > 0,05$, PERMDISP, Tabla X, excepto entre -U -Sedimentos y + U + Sedimentos).

Tanto para algas cespitosas como frondosas, se observó una significativa mayor cobertura al final del experimento, dentro de las parcelas donde se han eliminado los erizos (Tabla IX, $p < 0,05$, 2,1 veces para cespitosas y 2,5 veces para frondosas, Figura 26), independientemente de los niveles de sedimentación (Tabla IX, “E x Se”, $p > 0,05$, Figura 27). Las diferencias entre los niveles de sedimentación no causaron un cambio significativo en la cobertura de ambos grupos de algas (Tabla IX, “Sedimentación”, $p > 0,05$, Figura 27). Por último, la localidad número 1 contenía más algas coralináceas que otros lugares al final del experimento (Tabla IX, “Localidades”, $p < 0,01$, Figura 27), que incluso dio lugar a un efecto interactivo con las manipulaciones de erizos (Tabla IX, “E x Lo”, $p < 0,05$, Figura 27). No se detectaron otros efectos significativos.

Tabla IX. Resultados del ANOVA de “Localidades” (factor aleatorio), “erizos” (factor fijo con 2 niveles y ortogonales al anterior), “Sedimentación” (factor fijo con 2 niveles y ortogonales a los anteriores) , y "Sitios" (factor aleatorio con 2 niveles y anidados en el segundo orden de interacción entre "Localidades", "erizos" y "sedimentación") sobre la estructura de las comunidades de algas y el % de cobertura de algas de cada grupo morfológico al final del experimento.

Fuente de variación	df	Comunidades Algales			Algas Cespitosas			Algas Frondosas			Algas Costrosas		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	p	MS	F	p
Lo = Localidades	2	5414	42.78	0.0002	1.09	4.73	0.0306	6.70	18.43	0.0002	483.29	119.90	0.0001
E = Erizos	1	5649.7	7.21	0.0310	13.65	38.65	0.0249	27.33	28.82	0.0330	49.59	2.27	0.2711
Se = Sedimentación	1	1861.4	5.32	0.0924	0.05	0.14	0.7485	0.67	4.12	0.1794	12.76	1.08	0.4075
Sitios (Lo x E x Se)	12	126.5	0.81	0.7261	0.23	4.59	0.0000	0.36	2.51	0.0081	4.03	1.16	0.3265
Lo x E	2	784.1	6.19	0.0002	0.35	1.53	0.2564	0.94	2.60	0.1150	21.87	5.43	0.021
Lo x Se	2	349.7	2.76	0.0033	0.38	1.68	0.2275	0.16	0.45	0.6481	11.79	2.93	0.0923
E x Se	1	1303.9	1.63	0.2876	1.29	1.47	0.3489	4.35	3.03	0.2237	0.84	0.05	0.8487
Lo x E x Se	2	800.93	6.32	0.0004	0.88	3.81	0.0524	1.13	3.13	0.0982	14.00	3.47	0.1055
Residual	72	156.7			0.05			0.14			3.46		

Tabla X. Resultados de los pares de comparación de la dispersión multivariada entre los tratamientos de erizos (eliminados = -U vs. parcelas control= +U) y los niveles de sedimentación.

Grupos	T	p
+U –Sedimentos vs. –U –Sedimentos	58,242	0,058
+U –Sedimentos vs. +U +Sedimentos	14,399	0,078
+U –Sedimentos vs. –U +Sedimentos	16,404	0,067
–U –Sedimentos vs. +U +Sedimentos	60,828	0,003
–U –Sedimentos vs. –U +Sedimentos	39,072	0,088
+U +Sedimentos vs. –U +Sedimentos	0,501	0,438

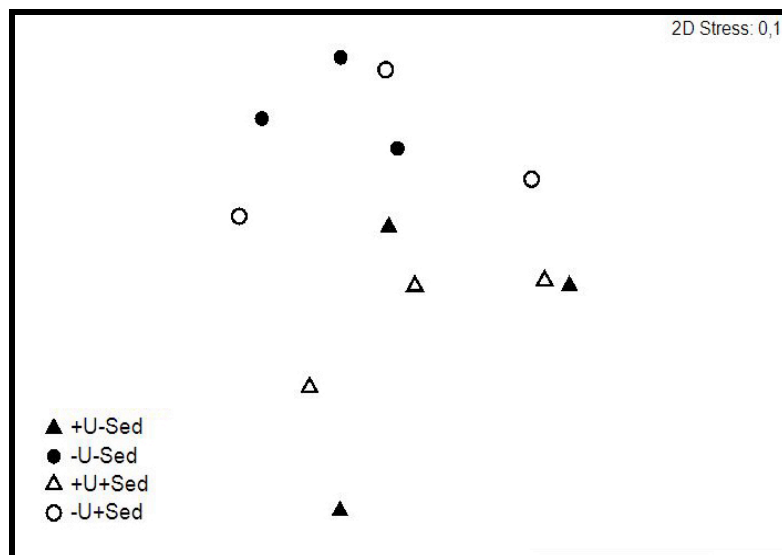


Figura 26. La ordenación no-métrica a escala multidimensional mostró los centroides de las comunidades algales que estaban sujetas a la eliminación de erizos (círculos) o a la preservación de las densidades naturales de los erizos (controles, triángulos) al exagerar (símbolos vacíos) o mantener el ambiente natural (símbolos llenos) de sedimentación en el periodo final del experimento. Los valores de las parcelas han sido promediados dentro de cada tratamiento para cada una de las tres localidades.

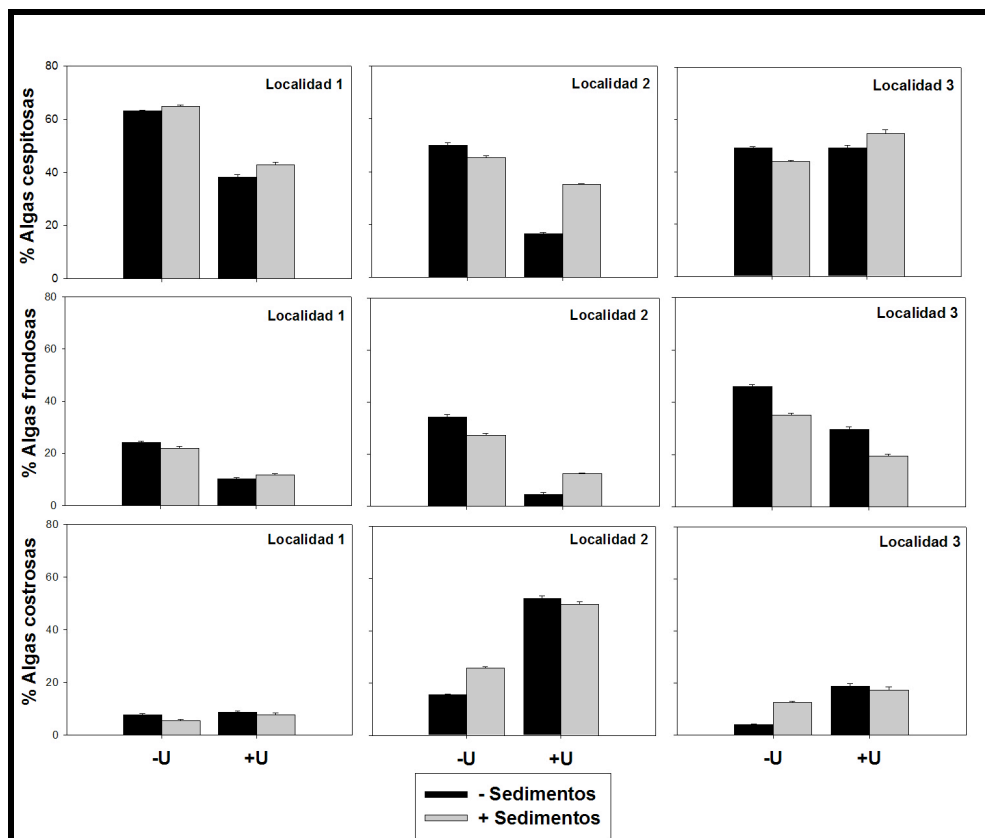


Figura 27. Media del porcentaje de cobertura (y barras de error estándar, \pm SE) de cada grupo funcional de macroalgas sujeto a la eliminación de erizos (-U) o preservando la densidad natural de los erizos (+U) al exagerar la sedimentación (+ sedimentos) o en ambiente natural (-sedimentos) al final del periodo del experimento.

4. Discusión

4.1. Efectos de la eliminación de erizos sobre las comunidades de macroalgas en los estratos someros y profundos

El papel clave que desempeñan los erizos de mar determinando la estructura de las comunidades de algas se ha demostrado experimentalmente en las latitudes templadas (por ejemplo, Andrew 1993; Dayton *et al.*, 1992; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Alves *et al.*, 2001; Bulleri *et al.*, 2002; Graham 2004). Normalmente se ha observado un aumento en la cobertura de algas erectas, tanto de tipo cespitoso como arbustivo, en las parcelas donde se eliminaron los erizos de mar (o la reducción), lo cual es consistente con nuestras observaciones de los fondos rocosos del submareal en Gran Canaria. Del mismo modo, las diferencias en la composición y la estructura de macroalgas erectas entre estratos batimétricos se han observado en los fondos submareales templados (por ejemplo, Garrabou *et al.*, 2002; Balata & Piazzzi, 2008; Vergés *et al.*, 2009). Es importante destacar que nuestro estudio demostró que la magnitud en las diferencias en la estructura de las comunidades de algas entre las parcelas sometidas a manipulaciones erizo (manipulados *versus* control) cambió de aguas someras a profundas. Estos resultados ponen de manifiesto, por lo tanto, la influencia de las condiciones físicas (es decir, profundidad) para interactuar con los procesos biológicos (es decir, la abundancia de erizo) y crear patrones en la organización de las comunidades bentónicas submareales. Las diferencias en profundidad no sólo mantienen las diferencias en la composición y estructura de las comunidades de algas, también pueden dar lugar a divergencias durante la sucesión cuando la densidad de grandes herbívoros son alterados. En este contexto, las algas

frondosas aumentaron más en abundancia (es decir, cobertura) en las aguas someras que en las profundas, cuando se retiraron los erizos; no se observa este patrón en las algas de tipo cespitoso. Como resultado, demostramos la capacidad de la profundidad de imponer un fuerte efecto sinérgico que facilita el montaje y mantenimiento de algas erectas o arbustivas en aguas someras.

Normalmente, grandes parches del sustrato, en los que los grandes herbívoros han sido excluidos, son colonizados por una serie de especies de macroalgas, principalmente a través de la llegada de propágulos de las poblaciones adyacentes (Airoldi, 2000). Las diferencias en sus habilidades para sobrevivir y posterior crecimiento afectan a la tasa de colonización del parche. Debido a que un aumento de la profundidad está relacionado con una disminución en la disponibilidad de luz y por tanto, en un descenso (o limitación) en el crecimiento de las algas, los resultados de nuestro experimento sugieren que el crecimiento está más limitado por la luz para las algas frondosas (erectas ramificadas) que en algas filamentosas o tipo cespitoso. Esta percepción está en consonancia con sus diferencias morfológicas y ecológicas (Steneck & Dethier, 1994; McClanahan *et al.*, 2003), y podría explicar en parte el gran aumento comparativo en la cubierta de algas de tipo arbustivo, donde se han eliminado erizos, desde profundidad al estrato superficial. En general, la morfología filamentosa (o con forma de cojín) es más eficiente que la más tupida para capturar la luz incidente (Littler *et al.*, 1983b), por ejemplo, el auto-sombreado (auto-degradación) está más limitado en relación con las algas de tipo arbustivo (Littler & Arnold, 1980). Por otra parte, también es posible que la proximidad a la fuente de donantes de propágulos pudiera explicar algunas de estas observaciones. Existen extensas zonas de algas arbustivas que dominan la comunidad dentro de la

zona somera (0-3 m) en el área de estudio (Tuya y Haroun, 2006); estas zonas podrían comportarse como áreas donantes y suministrar los propágulos de los estratos adyacentes (es decir, el "estrato somero" en nuestro experimento), ya que la dispersión de propágulos de algas en general, muestran una fuerte disminución exponencial de varios metros desde las algas donantes o parentales (Santelices, 1990; Kendrick y Walker, 1991; Coleman, 2003). Evidentemente, otros factores potenciales (o incluso combinaciones) que varían con la profundidad (por ejemplo, la turbulencia inducida por las olas) podría afectar también a cada grupo morfológico de forma diferente. Más enfoques experimentales son necesarios para desentrañar los distintos mecanismos que subyacen a la propuesta de los patrones observados. La falta de respuesta observada en las algas coralináceas incrustantes puede explicarse por la corta duración del experimento. Ya que tanto las filamentosas o tipo césped, como las algas de porte arbóreo no han tenido tiempo suficiente para monopolizar todo el espacio disponible dentro de las parcelas, lo que impide la exclusión competitiva de algas coralináceas incrustantes. Además, las algas coralináceas incrustantes son capaces de reducir la colonización de los posibles competidores, lo que sugiere que su presencia en determinados hábitats submareales no está determinado por el pastoreo de los herbívoros (por ejemplo, erizos de mar), como mecanismo favorecedor para evitar una avalancha de especies de algas erectas (Bulleri *et al.*, 2002).

Por último, los resultados de este experimento indicaron que la estructura de las comunidades de algas en el estrato superficial fue considerablemente más variable en comparación con las comunidades de algas en el estrato profundo. Estos resultados apoyan la noción de que los ambientes someros suelen ser más variables, y más extremas, que los más profundos (Garrabou *et al.*, 2002). De

hecho, los hábitats someros están notoriamente más afectados por las fluctuaciones de un conjunto de factores ambientales, tales como la temperatura del agua de mar, la turbulencia y la exposición a las fuerzas hidrodinámicas, la salinidad, la luz, etc., a través de ciclos anuales (Denny, 1988). Como resultado de ello, importantes fluctuaciones en tales rangos de factores inducen un alto grado de heterogeneidad en el medio ambiente, y por tanto ecológico.

4.2. Efecto de la eliminación de los erizos sobre las comunidades de algas entre niveles altos y bajos de sedimentación

Una vez más, a lo largo de la fase experimental se detectó un aumento en la cobertura algal tanto de tipo cespitoso como de tipo arbustivo, tras eliminar los erizos de mar. Sin embargo, los patrones observados en la estructura de estas comunidades fue independiente de los niveles de sedimentación. En este sentido, se conoce que las algas filamentosas pueden tolerar una fuerte acumulación de sedimentos (Airoldi & Virgilio, 1998; Airoldi, 2003; Connell, 2005). Del mismo modo, las algas coralináceas incrustantes también han sido analizadas experimentalmente y no se ven afectadas por grandes tasas de sedimentación (Kendrick, 1991; Vaselli *et al.*, 2008), aunque es posible que existan efectos negativos de los sedimentos para algunos taxones (Airoldi, 2003). Para macroalgas erectas ramificadas, la falta de respuesta a un cambio en el nivel de sedimentación es de alguna manera inesperada, especialmente cuando va unida a un cambio en la densidad de grandes herbívoros (Valentine & Johnson, 2005). Son varias las razones que permitirían explicar este resultado; en primer lugar, es posible que la dosis añadida fuera insuficiente para detectar un cambio significativo en estos conjuntos de algas, mientras que también es posible que la

duración del período experimental o, incluso, la frecuencia de la adición de sedimentos, no fueran suficientes para detectar un cambio perceptible en la fisionomía de las comunidades bentónicas correspondientes y, por lo tanto, en su grado de cobertura. La duración y la intensidad de los tratamientos de sedimentos afecta de forma notoria a los resultados de estos experimentos (Airoidi & Cinelli, 1997; Airoidi, 2003; Vaselli *et al.*, 2008). Por ejemplo, los intervalos de tiempo entre las adiciones de sedimentos podrían haber sido considerablemente largos, y, por consiguiente, es posible que los sedimentos fueran barridos por las olas entre dos adiciones consecutivas. En segundo lugar, también es posible que las macroalgas erectas de tipo arbustivo puedan tolerar de manera más eficiente la sedimentación que lo que se sospechaba. En tercer lugar, no podemos descartar la posibilidad de que el experimento se llevó a cabo a una profundidad demasiado profundo para este tipo morfológico de macroalgas, y, por lo tanto, tuvieran una respuesta mucho más lenta y a más largo plazo; es decir sería necesario disponer de un periodo de muestreo mayor al anual para detectar cambios medibles. Por el momento, es difícil estimar la importancia relativa de estas explicaciones. Por ejemplo, en la mayoría de los estudios que tratan, a través de manipulación experimental, sobre los efectos de la sedimentación en macroalgas, se han añadido dosis 1 o 2 órdenes de magnitud más grande que el nuestro (Airoidi & Virgilio, 1998; Connell, 2005). También se ha demostrado que una ligera reducción en la cantidad de sedimentos sobre los conjuntos de algas, pueden afectar a la diversidad y el predominio de estas macroalgas, en particular para la colonización de los parches de roca desnuda (Airoidi & Cinelli, 1997), en situaciones similares a nuestras parcelas donde se habían eliminado los erizos de mar. Dado que las respuestas parecen ser específicas y cada especie responde a las perturbaciones

inducidas por los sedimentos y las características del régimen de sedimentación de manera diferente (Airoldi, 2003), es evidente que son necesarias distintas aproximaciones experimentales para abordar el potencial interactivo de la sedimentación con los mecanismos biológicos (es decir, pastoreo, la competencia) y la configuración de la organización de las comunidades bentónicas submareales en el área de estudio.

Discusión



Discusión general

El estudio de las poblaciones de *Diadema antillarum*-b ha experimentado en los últimos años un aumento evidente, intentando explicar la naturaleza de los factores que afectan a la dinámica y ecología de este invertebrado en el Archipiélago Canario, encontrándonos por ejemplo, con las tesis doctorales realizadas por F. Tuya en el año 2002, J.C. Hernández en el 2006 y S. Clemente en el 2007, donde se abordaron principalmente aspectos relacionados con el movimiento de los adultos y preferencias alimentarias, el reclutamiento de los juveniles y los predadores potenciales, respectivamente. A lo largo de los diferentes capítulos de esta memoria de tesis doctoral, se ha intentado profundizar y comprender mejor el papel fundamental que desempeña *Diadema antillarum*-b en los procesos ecológicos determinantes de la estructura y organización de las comunidades bentónicas en los fondos rocosos someros de Canarias.

Sabemos que existen diferencias en la abundancia y biomasa de *D.antillarum*-b entre hábitats dominados por praderas de macroalgas y aquellos sin cobertura vegetal (blanquizal) en Canarias y que resultados similares se han observado para diferentes especies de erizos en hábitats desprovistos de toda cobertura vegetal (Andrew & Underwood, 1989; Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Beddingfield & McClintock, 2000). Las variaciones en la abundancia de erizos de mar pueden ser atribuidos a la mortalidad, movilidad, y a otros procesos ligados al reclutamiento. En este trabajo hemos apreciado un importante número de juveniles en casi todas las localidades de blanquizal, lo que nos indica un reclutamiento anterior, y además las diferencias encontradas en la presencia de

juveniles coinciden con las diferentes condiciones ambientales (profundidad, temperatura) de cada localidad muestreada. Según Hernández (2006), el reclutamiento está definido por los picos de asentamiento anteriores que parece estar determinado por las temperaturas máximas (23°-24°). Según Garrido *et al.*, 2000, en Canarias *D. antillarum*-b es prácticamente maduro a lo largo de todo el periodo anual probablemente liberando propágulos durante todo el año.

Debido a la diferente arquitectura de las especies de macroalgas que dominan la zona fotófila muestreadas tanto en Gran Canaria como en Tenerife, se observaron algunos individuos de *D. antillarum*-b y todos de gran tamaño (talla 4) en la primera isla, debido a la abundante comida (Tuya *et al.*, 2001), pero no se encontró ningún espécimen dentro de ese mismo hábitat en las dos localidades de la segunda. Otra diferencia la encontramos en la zona de blanquizal, donde vemos que en las dos localidades más al norte de cada isla los individuos de tallas pequeñas eran escasos o no aparecían, mientras que las localidades al este presentan un suave aumento en el número de juveniles con el tiempo, y durante casi todo el estudio se encuentran individuos pequeños, indicando que el reclutamiento de *D. antillarum*-b podría verse favorecido por la presencia de altas densidades de congéneres. Resultados similares fueron encontrados por Hernández (2006), para quien la presencia y abundancia de reclutas en una zona concreta está determinada positivamente por la presencia de adultos, la inclinación del sustrato y el número de agujeros, y negativamente por la cobertura de macrófitos corticados. Esta hipótesis la corrobora posteriormente Clemente (2007) afirmando que los juveniles de *D. antillarum*-b constituyen la clase de talla más susceptible a la depredación. Todas las poblaciones de *D. antillarum*-b muestreadas tenían una gran agregación en las tallas mayores (> 3.5 cm) en la

mayoría de los muestreos realizados en cada localidad. Esta distribución asimétrica de la frecuencia de tallas es típica de otros erizos de mar tales como *Evechinus chloroticus* en aguas templadas del este Australiano (Andrew & Choat, 1982), *Paracentrotus lividus* en el Mediterráneo Occidental (Sala *et al.*, 1988b; Lecchini *et al.*, 2002) e Irlanda (Barnes y ladrón, 2001), *Lytechinus variegatus* y *Arbacia punctulata* en el Golfo de México (Beddingfield & McClintock, 2000), y especies del género *Strongylocentrotus* en Norteamérica (Tegner & Dayton, 1981; Duggins, 1983; Andrew & Choat, 1985; Dumont *et al.*, 2004).

La variabilidad espacio-temporal en el reclutamiento de equinoideos se ha documentado ampliamente para un importante número de especies y lugares; las causas de continuas variaciones sin explicar han sido la base de extensos estudios (Tegner & Dayton, 1981; Andrew & Choat, 1985, Andrew & Underwood, 1989; Lessios, 1988; Lozano *et al.*, 1995; Sala *et al.*, 1998b; Balch & Scheibling, 2000; McEdward & Miner, 2001, y sus referencias; Hereu *et al.*, 2004). Esta incertidumbre en el espacio y el tiempo puede aumentar en el caso de *D. antillarum-b*, sometido al transporte planctónico por periodos más largos que otros equinoideos, como resultado de un tiempo de desarrollo larval más prolongado en la columna de agua (Eckert, 1998). Además, el comportamiento de los juveniles de *D. antillarum-b* dentro de grietas se puede relacionar con la existencia de un nivel importante de agregación de sus poblaciones.

Según Clemente (2007), densidades medias superiores a 4 ind. /m² reducen drásticamente las comunidades de macroalgas no costrosas por debajo del 50%. Nosotros, en nuestro estudio, hemos encontrado poblaciones que superan estas densidades, llegando a más de 6 ind. /m² para las localidades del norte de las islas, en estas localidades la cobertura de macroalgas era inferior al 30%.

Profundizando en el comportamiento y adaptación al medio de esta especie, nuestras observaciones de campo junto con los datos experimentales obtenidos en el laboratorio muestran claras diferencias respecto al riesgo al desprendimiento asociado al oleaje entre las especies de equinodermos más abundantes en Canarias, mostrando un patrón de distribución vertical extensible a los fondos rocosos de la región oriental del Atlántico. Si volvemos a fijarnos en los resultados de Clemente (2007), esta autora ya apuntaba a la incidencia del oleaje de mar de fondo del NO-NNO como un factor determinante en el límite superior del rango batimétrico de *D. antillarum*-b en las zonas de mayor hidrodinamismo, registrando las mayores densidades entre los 14 y 20 metros de profundidad.

En nuestro caso, se revela que tanto *Arbacia lixula* como *Paracentrotus lividus* parecen estar mejor adaptados a las turbulentas aguas de los primeros metros del submareal; estas dos especies presentan una mayor resistencia al movimiento del agua. En cambio, *D. antillarum*-b aumenta con la profundidad, estando prácticamente ausente en los estratos someros de muchas localidades. En los experimentos hidrodinámicos se demuestra claramente un mayor riesgo de desprendimiento para esta especie. La alta proporción de la superficie de adherencia con relación a la altura del cuerpo ayuda a soportar los golpes de las olas en el caso de las 2 especies más someras (*A. lixula* y *P. lividus*) mientras que *D. antillarum*-b tiene una morfología menos adaptada para resistir el movimiento del agua ya que su superficie de adherencia al ratio altura del cuerpo es tres veces inferior que para las otras dos especies. Además, las espinas de *D. antillarum*-b son extremadamente frágiles, y no pueden ser usadas para ayudarse en la fijación al sustrato, mientras que *A. lixula* y *P. lividus* tienen espinas más cortas, y duras,

que se pueden utilizar para ayudar a engancharse al sustrato. Por otra parte, este diseño menos hidrodinámico de *D. antillarum*-b tiene, sin embargo, obvias ventajas adaptativas al reducir el riesgo de ser atacado por depredadores potenciales (Ogden & Carpenter, 1987; Tuya *et al.*, 2004a).

Señalar que por lo general, *A. lixula* y *P. lividus* ocupan los estratos someros de los arrecifes en el área de estudio, aún así *P. lividus* está comparativamente menos adaptados para resistir el flujo inducido por desprendimiento. En el Mediterráneo, estas dos especies simpátricas pueden estar separados por la profundidad; *P. lividus* se encuentra a más profundidad que *A. lixula* (Chelazzi *et al.* 1997). El hecho de que *A. lixula* presente una mayor abundancia que *P. lividus* en los estratos más profundos podría estar relacionados con la capacidad de esta especie a pastar en algas coralinas incrustantes, o incluso sobre los invertebrados sésiles (Chelazzi *et al.*, 1997). Por lo tanto, esta especie podría estar en condiciones de pastar con éxito en zonas más profundas de los fondos dominado por las altas abundancias de *D. antillarum*-b.

Los patrones de segregación vertical observados en los erizos de mar en el Archipiélago Canario pueden ser atribuibles a la interacción de dos mecanismos complementarios. En primer lugar sería el movimiento del agua. Y en segundo lugar, parece que *D. antillarum*-b puede restringir tanto a *A. lixula* como a *P. lividus* a la zonas superficiales de los fondos rocosos. *D. antillarum*-b es una especie muy voraz en comparación con otros equinoideos (Williams, 1981; Tuya *et al.*, 2001), que monopoliza el sustrato rocoso a lo largo de los fondos rocosos del Atlántico Oriental; además, para esta especie en el Caribe se ha descrito un comportamiento agresivo frente a otras especies de erizo (Shulman, 1990).

Por lo tanto, podemos afirmar que *D. antillarum*-b, es un agente determinante de la diversidad y composición de comunidades bentónicas y en este estudio en particular hemos visto como condiciona a los mega-invertebrados de los fondos rocosos someros del Archipiélago Canario. Al igual que ocurre con las macroalgas y los peces, los incrementos en densidad de este erizo de mar se han correlacionado con una disminución en la riqueza de especies mega-invertebradas, culminando en un cambio drástico en la composición de las comunidades mega-invertebradas entre fondos con elevadas (> 8 ind. m^{-2}) y bajas (< 2 ind. m^{-2}) densidades de *D. antillarum*-b. La disminución en la diversidad (riqueza) de especies mega-invertebradas detectadas por este estudio en fondos con altas densidades del erizo *D. antillarum* podría deberse tanto a la escasez de alimento, como a una disminución en la disponibilidad de refugio, o a una combinación de ambas.

Las altas densidades de *D. antillarum*-b facilitan altas densidades del crustáceo decápodo *Stenorynchus lanceolatus*. Este cangrejo encuentra refugio entre las largas púas de los erizos, lo que ofrece una mayor protección ante sus depredadores (Espino *et al.*, 2006). También, es interesante resaltar que en nuestro estudio se detectó que ciertas especies de invertebrados se correlacionaron negativamente con las densidades del erizo *D. antillarum*-b; así por ejemplo, los cangrejos ermitaños *Pagurus* spp. y *Dardanus* spp. o el molusco *Aplysia dactylomela*, que encuentran refugio y alimento en fondos rocosos vegetados de Canarias (Garrido, 2003; Espino *et al.*, 2006), se ven afectados negativamente por la desaparición de la vegetación algal.

El conocimiento que actualmente se tiene de *Diadema antillarum*-b hace que en este trabajo hayamos optado por realizar experimentos de manipulación para

tratar de favorecer la vuelta al control “top-down” señalado por Clemente (2007) para las poblaciones de *D. antillarum*-b que aún se conserva en la Reserva Marina de Interés Pesquera de La Restinga (esta reserva comparativamente tiene unos niveles inferiores en densidad de la población que su homóloga en el Archipiélago Chinijo (Hernández et al., 2005b, 2007a)) o el existente en la Reserva Marina de Interés Pesquero de La Palma (Hernández et al., 2005b, 2007a). Por todo esto en el último capítulo hemos diseñado una serie de experimentos, en los que se reduce la densidad de erizos y/o se aumenta la sedimentación.

Se ha observado un aumento en la cobertura de algas erectas, tanto de tipo cespitoso como arbustivo, en las parcelas donde se eliminaron los erizos de mar, lo cual es consistente con nuestras observaciones de los fondos rocosos del submareal en Gran Canaria. Así mismo, observamos diferencias en la estructura de las comunidades de macroalgas entre las parcelas sometidas a manipulaciones (manipulados vs. control) en áreas situadas en aguas someras y otras más profundas. Estos resultados ponen de manifiesto, por tanto, la influencia de condiciones físicas como la profundidad para interactuar con procesos biológicos (es decir, la abundancia de erizo). Las diferencias en profundidad no sólo mantienen las diferencias en la composición y estructura de las comunidades de macroalgas, pero también pueden dar lugar a divergencias durante la sucesión cuando la densidad de grandes herbívoros son alterados. En este contexto, las algas frondosas aumentaron más en abundancia (es decir, cobertura) en las aguas someras que en las profundas, cuando se retiraron los erizos, mientras que no se observó este patrón en macroalgas de tipo cespitoso. La profundidad está relacionado, entre otros, con una disminución en la disponibilidad de luz y por tanto, en un descenso (o limitación) en el crecimiento de las algas. También es

posible que la proximidad a la fuente de donantes de reclutas pudiera explicar algunas de estas observaciones, dado que existen extensas zonas de macroalgas arbustivas dominantes en la zona somera (0-3 m) en el área de estudio (Tuya & Haroun, 2006). Otros factores potenciales (o incluso combinaciones de ellos) que varían con la profundidad (por ejemplo, la turbulencia inducida por las olas) podría afectar también a cada grupo morfológico de forma diferente. La falta de respuesta observada en las algas coralináceas incrustantes puede explicarse por la corta duración del experimento. Además, las algas coralináceas incrustantes son capaces de reducir la colonización de los posibles competidores, lo que sugiere que su presencia en determinados hábitats submareales no está determinado por el pastoreo de los herbívoros (por ejemplo, erizos de mar), como mecanismo favorecedor para evitar una avalancha de especies de algas erectas (Bulleri *et al.*, 2002).

Otro resultado de este experimento indica que la estructura de las comunidades de algas en el estrato superficial fue considerablemente más variable en comparación con las comunidades de macroalgas en el estrato profundo. Estos resultados apoyan la noción de que los ambientes someros suelen ser más variables y heterogéneos, con condiciones ambientales más extremas, que los más profundos (Garrabou *et al.*, 2002). De hecho, los hábitats someros están notoriamente más afectados por las fluctuaciones de un conjunto de factores ambientales, tales como la temperatura del agua de mar, la turbulencia y la exposición a las fuerzas hidrodinámicas, la salinidad, la luz, etc., a través de ciclos anuales (Denny, 1988).

Al añadir el nivel de sedimentación como variable, apreciamos un aumento en la cobertura de algas de tipo cespitoso y arbustivo, donde los erizos de

mar se han eliminado; sin embargo, las pautas en la estructura de estas comunidades fue independientemente de los niveles de sedimentación. En este sentido, se conoce que las algas filamentosas pueden tolerar una fuerte acumulación de sedimentos (Airoldi & Virgilio, 1998; Airoldi, 2003; Connell, 2005). Del mismo modo, las algas coralináceas incrustantes también han sido observadas experimentalmente y no se ven afectadas por grandes tasas de sedimentación (Kendrick, 1991; Vaselli *et al.*, 2008), aunque es posible que existan efectos negativos de los sedimentos para algunos taxones (Airoldi, 2003). Para macroalgas erectas ramificadas, la falta de respuesta a un cambio en el nivel de sedimentación es de alguna manera inesperada, especialmente cuando va unida a un cambio en la densidad de grandes herbívoros (Valentine & Johnson, 2005). Ya hemos señalado que es posible que la dosis añadida fuera insuficiente para detectar un cambio significativo en estos conjuntos de algas, mientras que también es posible que la duración del período experimental, e incluso la frecuencia de la adición de sedimentos, no fueran suficientes para detectar un cambio perceptible en su cubierta macroscópico. La duración y la intensidad de los tratamientos de sedimentos afectan de forma notoria a los resultados de estos experimentos (Airoldi & Cinelli, 1997; Airoldi, 2003; Vaselli *et al.*, 2008). También, puede suceder que las macroalgas erectas arbustivas en el área de estudio de sedimentación sean capaces de tolerar de manera más eficiente que lo esperado.

Como corolario de este último capítulo se pone de manifiesto la relativa recuperación que los fondos someros rocosos pueden presentar tras la eliminación y control del erizo *D. antillarum*-b. Sin embargo este esfuerzo inicial de eliminación de ejemplares de erizo debe combinarse con otras medidas paralelas, a más largo plazo, como es una mayor protección de las especies conocidas como

potenciales predadores (peces e invertebrados) de *D. antillarum*-b para que en un futuro estas zonas pasen a ser controladas de manera natural por dichas especies.

Conclusiones



Conclusiones

1. Existen diferencias en la abundancia y biomasa de *D. antillarum*-b entre los fondos de “blanquizal” y “praderas macroalgas”, siendo consistentes estas diferencias a lo largo del tiempo.
2. Hay una considerable variación en la abundancia de juveniles de *Diadema antillarum*-b entre localidades. Algunas localidades parecen ser “fuentes” de juveniles mientras que otras parecen ser “sumideros”. Los individuos de pequeña talla fueron registrados sólo en “blanquizales”. El reclutamiento de *Diadema antillarum*-b está favorecido por la presencia de altas densidades de congéneres, lo que potencialmente parece disminuir el riesgo de predación e incrementaría la supervivencia de erizos juveniles.
3. Los adultos de erizos de mar muestran un claro patrón de segregación vertical, como resultado de sus diferentes características morfológicas y, en consecuencia, su mayor o menor resistencia al oleaje.
4. *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* están adaptadas a resistir las turbulentas aguas de los primeros metros del submareal; mostrando, así, una mayor resistencia al movimiento del agua. *Diadema antillarum*-b tiene una morfología menos adaptada que las anteriores, no es capaz de prosperar en aguas someras, y aumenta así su abundancia con la profundidad.

5. La presencia del erizo *Diadema antillarum*-b influye sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles en fondos rocosos del Archipiélago Canario, con una clara disminución de la riqueza de especies mega-invertebradas al incrementarse la densidad de erizos.
6. En localidades con bajas densidades de *D. antillarum*-b (< 2 ind. m^{-2}), la riqueza de especies mega-invertebradas vágiles presenta fluctuaciones considerables (entre 0 y 16 especies), mientras que en localidades con altas densidades (> 8 ind. m^{-2}), la riqueza de es siempre inferior a 9 especies.
7. La profundidad afecta al efecto del erizo *Diadema antillarum*-b sobre los patrones de organización de las comunidades submareales bentónicas del Archipiélago Canario.
8. El efecto del erizo *Diadema antillarum*-b sobre los patrones de organización de comunidades submareales bentónicas es independiente de incrementos suaves en sedimentación.

Referencias

Influence of wave exposure and habitat variation of the sea urchin *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations in the Canary Islands - Eastern Atlantic

S. Clemente^{1,2} & J.C. Hernández^{1,2}

1. Depto. Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

2. Biology Department, Villanova University, Villanova, Pennsylvania, USA

Received 06-X-2007. Corrected 31-I-2008

Abstract: *Diadema aff. antillarum* performs a key role in structuring the rocky reef habitats in the Canary Islands; increased sea urchin populations cover crustose algae. In the Canary Islands macroalgal systems. However, understanding of the process between states is still poor. Moreover, knowledge of spatial variations are scarce. Here an extensive study of *D. aff. antillarum* were presented, with particular emphasis on two main factors: non-crustose macroalgal assemblages. Secondly, the spatial scales: both on a large scale (between islands and sites with scale) and on a smaller scale (between depths and habitats with different characteristics). The influence on the observed spatial pattern between the studied *D. aff. antillarum* higher than 4 ind.m⁻² drastically reduce non-crustose macroalgal cover. In the HFA, the highest density of *D. aff. antillarum* is found in the island of Tenerife. The main factor determining sea urchin density: more highly vegetated rocky grounds covered with crustose algae can be found at shallower depths in lesser exposed sites; (5) when sea urchin density is limited to under 1 ind.m⁻² and (6) high relative to a lower non-crustose macroalgal cover. Rev. Biol. Trop.

Key words: Canary Islands, *Diadema aff. antillarum*, complexity.

The importance of herbivorous sea urchins in structuring marine algal assemblages is well known (Lawrence 1975, Lawrence and Sammarco 1982, Dayton and Tegner 1984, Harold and Pearse 1987). At moderate population densities, sea urchins may alter plant species composition and promote species diversity through selective feeding (Sammarco et al. 1974, Sammarco 1982). However, at high densities they can dramatically reduce

AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS
Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems (2007)
Published online in Wiley InterScience (www.interscience.wiley.com) DOI: 10.1002/aqc.903

Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* and macroalgal cover in marine protected areas (MPAs) and highly fished area (HFA) in the Canary Islands

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ^{1,2}*, SABRINA CLEMENTE¹

¹Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

²Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Farmacia, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

ABSTRACT

1. The aim was to determine the status of subtidal rocky reef (MPAs) of the Canary Islands: (1) La Graciosa, (2) Mar de La Graciosa and (3) La Graciosa. The study was based on sea urchin populations and non-crustose macroalgal cover. 2. Comparing characteristics between each MPA and the HFA design, it was concluded that the three MPAs each have a different marine reserve was found to have the most desirable conservation status based on sea urchin populations and non-crustose macroalgal cover. 3. Conversely, 'La Graciosa' had the highest density of *D. aff. antillarum* out of the three MPAs. Values were comparable to have the undesired conservation status. 4. Different spatial distribution patterns of non-crustose macroalgal cover were observed between the three MPAs and the HFA. The intensity of grazing activity of the key herbivore *D. aff. antillarum* correspond to different phase shifts that imply differing resilient future conservation strategies. Copyright © 2007 John Wiley & Sons, Ltd.

Received 16 October 2006; Revised 25 July 2007; Accepted 17 August 2007

KEY WORDS: marine protected areas (MPAs), highly fished area (HFA), conservation status, spatial distribution patterns, Canary Islands

*Correspondence to: J.C. Hernández, Department of Biology, Villanova University, E-mail: josecarlos.hernandez@villanova.edu

AQUATIC CONSERVATION: MARINE AND FRESHWATER ECOSYSTEMS
Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems (2007)
Published online in Wiley InterScience (www.interscience.wiley.com) DOI: 10.1002/aqc.903

Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in marine protected areas (MPAs) and highly fished area (HFA) in the Canary Islands

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ^{1,2}*, SABRINA CLEMENTE¹

¹Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

²Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Farmacia, Universidad de La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

1. The aim was to determine the status of subtidal rocky reef (MPAs) of the Canary Islands: (1) La Graciosa, (2) Mar de La Graciosa and (3) La Graciosa. The study was based on sea urchin populations and non-crustose macroalgal cover. 2. Comparing characteristics between each MPA and the HFA design, it was concluded that the three MPAs each have a different marine reserve was found to have the most desirable conservation status based on sea urchin populations and non-crustose macroalgal cover. 3. Conversely, 'La Graciosa' had the highest density of *D. aff. antillarum* out of the three MPAs. Values were comparable to have the undesired conservation status. 4. Different spatial distribution patterns of non-crustose macroalgal cover were observed between the three MPAs and the HFA. The intensity of grazing activity of the key herbivore *D. aff. antillarum* correspond to different phase shifts that imply differing resilient future conservation strategies. Copyright © 2007 John Wiley & Sons, Ltd.

Received 16 October 2006; Revised 25 July 2007; Accepted 17 August 2007

KEY WORDS: marine protected areas (MPAs), highly fished area (HFA), conservation status, spatial distribution patterns, Canary Islands

*Correspondence to: J.C. Hernández, Department of Biology, Villanova University, E-mail: josecarlos.hernandez@villanova.edu



BLANQUIZAES EN CANARIAS
La explosión demográfica del erizo *Diadema antillarum* en los fondos rocosos de Canarias

Published by the University of La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain. The cover features three panels: the top left shows a sea urchin on a rocky substrate, the top right shows a close-up of a sea urchin, and the bottom panel shows a large sea urchin population on a rocky reef.

Referencias

- Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Fernández-Palacio, J.M., Rodríguez, A., Sabaté, F. y Sánchez, J., 1994. *Canarias: Economía, Ecología y Medio Ambiente*. Francisco Lemus Editor. Islas Canarias, 361 pp.
- Airoidi, L., Cinelli, F., 1997. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*. **215**: 269-288.
- Airoidi, L., Virgilio, M., 1998. Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Marine Ecology Progress Series*. **165**, 271–282.
- Airoidi, L., 2000. Responses of algae with different life histories to temporal and spatial variability of disturbance in subtidal reefs. *Marine Ecology Progress Series*. **195**, 81-92.
- Airoidi, L., 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanogr. Marine Biology. Annu. Rev.* **41**, 161–236.
- Alves, F.M.A., L.M. Chicharo, E. Serrao, and A.D. Abreu. 2001. Algal cover and sea-urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). *Scientia Marina*. **65**: 383-392.

- Alves, F.M.A., L.M. Chicharo, E. Serrao, and A.D. Abreu. 2003. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina*. **67**: 307–311.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance in ecology. *Austral Ecol.* **26**, 32-46.
- Anderson MJ & TJ Willis. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* **84**: 511-525.
- Anderson, M.J., 2004. PERMDISP: *a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests*. Department of Statistics. University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: *a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance*. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Andrew, N.L., Choat, J.H. 1982. The influence of predation and conspecific adults on the survivorship of juveniles *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Oecologia* **54**: 80-87.

- Andrew, N.L., Choat, J.H. 1985. Habitat related differences in the growth and survivorship of juvenile echinoids. *Marine Ecology Progress Series*. **27**: 155-161.
- Andrew NL, Underwood AJ (1989) Patterns of abundance of the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* (Agassiz) on the central coast of New South Wales, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology* **131**: 61-80
- Andrew NL. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* **74**: 292–302.
- Andrew, N.L., Underwood, A.J., 1993. Density-dependent foraging in the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* on shallow subtidal reefs in New South Wales, Australia. *Marine Ecology Progress Series*. **99**, 89–98.
- Atkinson, C., Hopley, S., Mendelsohn, L. y Yacowitz, S., 1973. En: *Special Publications No 2, West Indies Lab.*, edited by J.C. Odgen, D.P. Abbott and I. Abbott, West Mies Laboratory, St. Croix, pp: 65 - 80.
- Babcock RC, Nelly S, Shears NT, Walker JW, Willis TJ. 1999. Changes in community structure in temperate marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* **189**: 125–134.

-
- Bak, R.P.M. 1985. Recruitment patterns and mass mortalities in the sea urchin *Diadema antillarum*. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congress.* **5**: 267-272.
- Balata, D., Piazzzi, L., 2008. Patterns of diversity in rocky subtidal macroalgal assemblages in relation to depth. *Bot. Mar.* **51**, 464–471.
- Balch, T., Scheibling, R.E. 2000. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series.* **205**: 139-154.
- Barnes, D.K.A., Cook, A.C. 2001. Implications of temporal and spatial variability in *Paracentrotus lividus* populations to the associated commercial coastal fishery. *Hydrobiologia* **465**: 95-102.
- Barton, E.D., Aristegui, J., Tett, P., Canton, M., García-Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., Almeida, C., Almunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escanez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Laatzén, F., Molina, R., Montero, M.F., Navarro-Pérez, E., Rodríguez, J.M., van Lenning, K., Veleza, H., Wilda, K. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progress in Oceanography* **41**: 455–504.
- Bauer, J.C. 1976a. Growth, aggregation, and maturation in the echinoid *Diadema antillarum*. *Bulletin of Marine Science.* **26**: 273–277.

- Bauer, J.C. 1982. On the growth of a laboratory reared sea urchin, *Diadema antillarum* (Echinodermata: echinoidea). *Bulletin of Marine Science*, **32**(2): 643 - 645.
- Beddingfield, S.D., McClintock, J.B. 2000. Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a north Florida Bay, Gulf of Mexico. P.S.Z.N.I. *Marine Ecology*. **21**: 17-40.
- Begin C, LD Johnson & JH Himmelman. 2004. Macroalgal canopies: distribution and diversity of associated invertebrates and effects on the recruitment and growth of mussels. *Marine Ecology Progress Series*. **271**: 121-132.
- Benedetti-Cecchi, L., F. Bulleri, and F. Cinelli. 1998. Density dependent foraging of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*. **163**: 203-211.
- Blake, D.B., 1990. Adaptive zone of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*. **46**, 701-718.
- Breen PA, Carson TA, Foster JB, Stewart EA (1982) Changes in subtidal community structure associated with British Columbia sea otter transplants. *Marine Ecology Progress Series*. **7**: 13-20.

- Breen, P.A., Carolsfeld, W., Yamanaka, K.L. 1985. Social behaviour of juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz). *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*. **92**: 45-61.
- Brito, A., T. Cruz, E. Moreno & J.M. Pérez (1984) Fauna Marina de las Islas Canarias. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*. Ed. Edirca. Las Palmas de G.C., pp. 42-65.
- Brito, A., J.M. Falcón, J.G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández (2001) *Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquizal en la reserva marina de La Graciosa*. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias, 36 pp.
- Bruno JF, JJ Stachowicz & MD Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 119-125.
- Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Cinelli, F., 1999. Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lam. in the Northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **241**, 81-95.
- Bulleri, F., Bertocci, I., Micheli, F., 2002. Interplay of encrusting coralline algae and sea urchins in maintaining alternative habitats. *Marine Ecology Progress Series*. **243**, 101-109.

-
- Cabanillas, N. 2009. *Ecología y Estatus Trófico del Erizo de Mar Diadema antillarum (Philippi, 1985) en los Fondos Rocosos de las Islas Canarias. Gran Canaria, España. Tesis Doctoral*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 274 pp.
- Carpenter R.C., 1981. Grazing by *Diadema antillarum* and its effects on the benthic algal community. *Journal of Marine Resources*, **39**: 749-765.
- Carpenter RC. 1990. Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology* **104**: 79-86.
- Casañas A, Hanek–Larsen H, Haroun RJ (1998) Developmental stages of blanquizar due to herbivory by the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in the Canary Islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, **5**: 139–146.
- Cebrián E & MJ Uriz. 2006. Grazing on fleshy seaweeds by sea urchins facilitates sponge *Cliona viridis* growth. *Marine Ecology Progress Series*, **323**: 83-89.
- Chelazzi, G., Serra, G., Bucciarelli, G., 1997. Zonal recovery after experimental displacement in two sea urchins co-occurring in The Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **212**, 1-7.

- Chiappone, M., Swanson, D.W., Miller, S.L. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **235**: 117-126.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**: 117-143.
- Clarke KR & RM Warwick. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 144 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Clemente, S. 2007. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna.
- Clemente, S. & Hernández, J.C., 2008. Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands – Eastern Atlantic Ocean). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. Vol. 56 (Suppl. 3): 229-254.*
- Cobb, J., Lawrence, J.M., 2005. Diets and coexistence of the sea urchin *Lytechinus variegatus* and *Arbacia punctulata* (Echinodermata) along the central Florida gulf coast. *Marine Ecology Progress Series*. **295**, 171-182.

-
- Coleman, M.A., 2003. The role of recruitment in structuring patterns of small-scale spatial variability in intertidal and subtidal algal turfs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **291**, 131–145.
- Connell, S.D., 2005. Assembly and maintenance of subtidal habitat heterogeneity: synergistic effects of light penetration and sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*. **289**, 53-61.
- Davenport, R., Never, S., Helmke, P., Perez-Moreno, J., Llinas, O., 2002. Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from Seawifs imagery. *Deep-Sea Research II* **49**: 3481–3496.
- Dayton, P.K., Tegner, M.J., Parnell, P.E., Edwards, P.B., 1992. Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs*, **62(3)**, 421–445.
- Denny, M.W., 1988. *Biology and the Mechanisms of Wave-Swept Environment*. Princeton University Press, New York, 329 pp.
- Denny, M.W., Gaylord, B., 1996. Why the urchins lost its spines: hydrodynamics forces and survivorship in three echinoids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **199**: 717-729.
- Diehl, S., 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*. **73**: 1646 – 1661.

- Doering, P.H., Phillips, D.W., 1983. Maintenance of the shore-level size gradient in the marine snail *Tegula funebris* (A. Adams): importance of behaviour responses to light and sea star predators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **199**, 717-729.
- Duggins DO (1980) Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology* **61**: 447-453.
- Duggins, D. 1983. Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. *Ecology* **64**: 1610 - 1619.
- Duggins, D. 1989. Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology*, **61**: 447 - 453.
- Dumont, C., Himmelman, J.H., Russell, M.P. 2004. Size-specific movement of green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* on urchin barrens in eastern Canada. *Marine Ecology Progress Series*. **276**: 93-101.
- Ebert, T.A. 1983. Recruitment in echinoderms. En: M. Jangoux & J.M. Lawrence (eds.) *Echinoderm studies*, vol **1**. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, pp 169-203.
- Eckert, G.L. 1998. Larval development, growth and morphology of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Bulletin of Marine Science*. **63**: 443-451.

- Edmunds PJ, Carpenter RC (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.
- Elnor, R.W., Vadas, R.L. 1990. Inference in ecology: The sea urchin phenomenon in the North-western Atlantic. *Am. Nat.* 1990: 108-125.
- Espino F, A Boyra, F Tuya & RJ Haroun. 2006. *Guía visual de las especies marinas de Canarias*, 482 pp. Ediciones Oceanográfica, Telde.
- Estes J.A & J.F. Palmisiano (1974) Sea otters: their role in structuring near shore communities. *Science*, **185**: 1058-1060.
- Fowler-Walker, M.J., Connell, S.D., 2002. Opposing states of subtidal habitat across temperate Australia: consistency and predictability in kelp canopy-benthic associations. *Marine Ecology Progress Series*. **240**, 49-56.
- Fowler-Walker, M.J., Wernberg, T., Connell, S.D., 2006. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? *Marine Biology* **147**, 823-831.
- Freeman, S.M., 2003. Size-dependent distribution, abundance and diurnal rhythmicity patterns in the short-spined sea urchin *Anthocidaris crassispina*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**, 703-713.

- Gagnon, P., J.H. Himmelman, and L.E Johnson. 2004. Temporal variation in community interfaces: kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens. *Marine Biology*. **144**: 1191-1203.
- García-Charton JA & A Pérez-Ruzafa. 1999. Ecological heterogeneity and the evaluation of the effects of marine reserves. *Fisheries Research* **42**: 1-20.
- Garrabou, J., Ballesteros, E., Zabala, M., 2002. Structure and dynamics of North-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**, 493-508.
- Garrido, M., R.J. Haroun, Lessios, H.A. 2000. Annual reproductive periodicity of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi in the Canary Islands. *Bulletin of Marine Science*. **67**: 989-996.
- Garrido, M. (2003) *Contribución al conocimiento de Diadema antillarum Philippi 1845, en Canarias*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Departamento de Biología. 107 pp.
- González Barbuzano, J.R., 2003. *Las Canteras y Bahía de El Confital: libro blanco*. Cabildo de Gran Canaria, Consejería de Obras Públicas e Infraestructuras, Las Palmas de Gran Canaria.

-
- Graham, M.H., 2004. Effects of local deforestation of the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* **7**, 341–357.
- Guidetti, P., Mori, M., 2005. Morpho-functional defences of Mediterranean sea urchins, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*, against fish predators. *Marine Biology* **147**, 797-802.
- Guidetti, P., 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, **16(3)**, 963 – 976.
- Hagen, N.T. 1985. Recurrent destructive grazing of successionaly immature kelp forests by green sea urchins in Vestfjorden, northern Norway. *Marine Ecology Progress Series* **123**: 95-106.
- Hariston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin L.B, 1960. Community structure population control and competition. *Animal. Nature.*, **94**: 421 – 425.
- Haroun R, Gil-Rodríguez MC, Wildpret de la Torre W (2003) *Plantas marinas de Canarias*. **Canseco Press**, Talavera, España.
- Harrold C, Reed DC. 1985. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology* **66**: 1160-1169.

- Hay, M.E. (1984) Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology*, **65**: 446-454.
- Helmuch, B., Denny, M.W., 2003. Predicting wave exposure in the rocky intertidal zone: do bigger waves always lead to larger forces? *Limnology and Oceanography* **48**, 1338-1345.
- Hereu, B., 2005. Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. *Marine Ecology* **26**, 54-62.
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., Sala, E. 2004. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Marine Biology* **144**: 1011-1018.
- Hernández, J.C., Brito, A., García, N., Gil-Rodríguez, M.C., Herrera, G., Cruz-Reyes, A., González-Lorenzo, G., Falcón, J.M., Cubero, E., Girard, D. 2004. Aproximación a la estrategia reproductiva del erizo de lima (*Diadema antillarum*) en las Islas Canarias. **Proceedings of the XIII Simposio Ibérico del Bentos Marino.**
- Hernández, J.C., S. Clemente, J.M. Falcón, A. Brito, & J. Barquín (2005a) Valoración de las Reservas Marinas de Canarias como herramienta de ordenación para el control de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae). *Vieraea*, **33**: 399-418.

-
- Hernández, J.C., S. Clemente, A. Brito, J.M. Falcón, N. García & J. Barquín (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., 2006. *Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo Diadema aff. antillarum, Phillipi 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento*. **Tesis Doctoral**, Universidad de La Laguna.
- Hernández, J.C., A. Brito, E. Cubero, D. Girard, G. González-Lorenzo & J.M. Falcón (2006) Temporal patterns of larval settlement of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the Canary Islands using an experimental larval collector. *Bulletin of Marine Science.*, **78** (2): 271–279.
- Hernández, J.C., Clemente, S., Sangil, C., Brito, A. 2007a. 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 Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* (2007).
- Herrera R. 1998. *Dinámica de las comunidades bentónicas de los arrecifes artificiales de Arguineguín (Gran Canaria) y Lanzarote*. **Tesis Doctoral**, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, 355 pp.

- Herrera, R., M. Garrido & L. Moro (2000) ¿Pierde biodiversidad el medio marino canario? Los banquizales y el erizo *Diadema antillarum* (Parte I). *Medio Ambiente Canarias*, 17: 22 -25. [online].
<http://www.gobcan.es/medioambiente/revista/2000/17/234/>.
- Highsmith, R.C. 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adult sand dollar beds. *Ecology* **63**: 329-337.
- Irving, A.D., Connell, S.D., 2002. Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal vs. invertebrate dominated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*. **245**, 83–91.
- Johnston, C.S., 1969. The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the Eastern Canaries. *International. Revue ges. Hydrobiology*. **54**: 473 – 490.
- Kendrick, G.A., 1991. Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **147**, 47–63.
- Kendrick, G.A., Walker, D.I., 1991. Dispersal distances for propagules of *Sargassum spinuligerum* (Sargassaceae, Phaeophyta) measured directly by

vital staining and venturi suction sampling. *Marine Ecology Progress Series* **79**, 133-138.

Knowlton, N. 2004. Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* **60**: 387-396.

Koehl, M.A.R., 1996. When does morphology matters? *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 501-542. Larson, B.A.S., 1968. Scuba-studies on vertical distribution of Swedish rockybottom echinoderms. A methodological study. *Ophelia* **5**, 137-156.

Konar, B. 2000. Seasonal inhibitory effects of marine plants on sea-urchins: structuring communities the algal way. *Oecologia* **125**: 208-217.

Krebs, C., 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. 2ª edición, Editorial Harla, México D.F., 542 pp.

Larson, B.A.S., 1968. Scuba-studies on vertical distribution of Swedish rockybottom echinoderms. A methodological study. *Ophelia* **5**: 137-156.

Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **13**: 213-286.

Lawrence, J.M. 2001. *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier Science.

- Lecchini, D., Lenfant, P., Planes, S. 2002. Variation in abundance and population dynamics of the sea-urchin *Paracentrotus lividus* on the Catalan coast (north-western Mediterranean Sea) in relation to habitat and marine reserve. *Vie et Milieu* **52**: 111-118.
- Lessios, H.A., 1981. Reproductive periodicity of the echinoid *Diadema* and *Echinometra* on two coast of Panamá. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **80**: 47-61.
- Lessios, H.A., 1984. Possible prezygotic reproductive isolation in sea urchins separated by the isthmus of Panama. *Evolution*, **38(5)**: 1144-1148.
- Lessios HA. 1988. Population dynamics of *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) following mass mortality in Panama. *Marine Biology* **99**: 515-526.
- Lessios, H.A., Kessing, B.D., Pearse, J.S., 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution*, **55(5)**: 955-975.
- Levitan, D.R. 1988. Density-dependent size regulation and negative growth in the sea urchin *Diadema antillarum*. *Oecologia* **76**: 627-629.

-
- Levitan, D.R. 1991. Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Marine Biology*. **111**: 431 – 435.
- Lewis, J.B. 1966. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum*. *Bulletin of Marine Science*, **16**: 151 - 158.
- Lewis, G.A. 1980. Geotactic movements following disturbance in the European sea urchin *Echinus esculentus* (Echinodermata, Echinoidea). *Progress in Underwater Science*, **5**: 171 - 186.
- Lindgarth, M., Gamfeldt, L., 2005. Comparing categorical and continuous ecological analyses: effects of “wave exposure” on rocky shores. *Ecology* **85**, 1346-1357.
- Littler, M.M., Arnold, K.E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretive problems. *Aquat. Bot.* **3**, 141-156.
- Littler, M.M., Martz, D.R., Littler, D.S., 1983a. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series*. **11**, 129-139.
- Littler, M.M., Littler, D.S., Taylor, P.R., 1983b. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology* **19**, 223-235.

- Lozano, J. Galera, J., López, S., Turón, X., Palacín, C., Morera, G. 1995. Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series* **122**: 179-191.
- Lüning, K., 1990. *Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology*. Wiley, New York.
- Mann KH. 1977. Destruction of kelp-beds by sea urchins, a cyclical phenomenon or irreversible degradation. *Helgoland Wiss Meeresunters* **30**: 455-467.
- Mayr, M., Berger, A., 1992. Territoriality and microhabitat selection in two intertidal New Zealand fisheries. *Journal of Fish Biology* **40**, 243-256.
- McClanahan, T.R. & Muthiga, N.A. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, **166**: 269 - 276.
- McClanahan, T.R. & Shafir, S.H. 1990. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef. *Oecologia*, **83**: 362 - 370.
- McClanahan, T.R., 1992. Resource utilization, competition and predation: a model and example from coral reef grazers. *Ecological Modelling*. **61**: 195 - 215.

- 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. 1999. Predation and the control of the sea urchin *Echinometra viridis* and fleshy algae in the patch reefs of Glovers Reef, *Belize. Ecosystems* **2**: 511–523.
- McClanahan, T.R., Sala, E., Stickels, P.A., Cokos, B.A., Baker, A.C., Starger, C.J., Jones, S.H., 2003. Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral condition on Glover’s Reef, Belize. *Marine Ecology Progress Series*, **261**, 135-147.
- McEdward, L.R., Miner, B.G. 2001. *Echinoid larval ecology*. In: Edible Sea Urchins: Biology and Ecology, J.M. Lawrence (ed). **Elsevier Science**.
- McShane, P.E. & J.R. Naylor (1991) A survey of Kina populations (*Evechinus chloroticus*) in Dusky Sound and Chalky Inlet, southwestern. *N. Z. Fish. Assmt.Res. Doc.*, **91**: 17-21.
- Miller, R.J. (1985) Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, **84**: 275-286.

- Miller RJ, AJ Adams, NB Ogden, JC Ogden & JP Ebersole. 2003. *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs* **22**: 181-187.
- Ogden, J.C., Carpenter, R.C. 1987. *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Florida) -the long-spine black sea urchin*. **Biological Report U.S. Fish and Wildlife Service, 27 pp.**
- Paine, R.T., 1966. [Food Web Complexity and Species Diversity](#). *The American Naturalist*. **Vol. 100. n.º 910**. pp. 65–75.
- Pawlik JR, B Chanas, RJ Toonen & W Fenical. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish: I. Chemical deterrence. *Marine Ecology Progress Series* **127**: 183-194.
- Randall, J.E., Schroeder, R.E. & Stark, W.A. 1964. Notes on the biology of the equinoid *Diadema antillarum*. *Caribbean Journal of Science*, **4(2 y 3)**: 421 - 433.
- Reyes, J., Ocana, O., Sanson, M., Brito, A., 2000. Descripción de las comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de La Graciosa e islotes del Norte de Lanzarote (islas Canarias). *Vieraea* **28**: 137–154.

- Rilov, G., Benayahu, Y., Gasith, A., 2004. Life on the edge: do biomechanical and behavioural adaptations to wave-exposure correlate with habitat partitioning in predatory whelks? *Marine Ecology Progress Series* **282**, 193-204.
- Rilov, G., Gasith, A., Benayahu, Y., 2005. Effect of disturbance on foraging: whelk activity on wave-exposed rocky shores with minimal tidal range. *Marine Biology* **147**, 421-428.
- Roberts DA & AGB Poore. 2005. Habitat configuration affects colonization of epifauna in a marine algal bed. *Biological Conservation* **127**: 18-26.
- 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.
- Rogers-Bennett, L., Bennett, W.A., Fastenau, H.C., Dewees, C.M., 1995. Spatial variations in red sea urchin reproduction and morphology: implications for harvest refugia. *Ecol. Appl.* **5**: 1171-1180.
- Sala, E., Boudouresque, C.F., Harmelin-Vivien, M.L., 1998a. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* **83**:425-439.

-
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alva, V., Coma, R., Garrabou, J. 1998b. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the north-western Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series* **168**: 135-145.
- Sala, E. & Zabala, M. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* population in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, **140(1-3)**: 71 – 81.
- Santelices, B., 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. **28**, 177-276.
- Scheibling, R.E., Stephenson, R.L., 1984. Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* **78**:153–164.
- Shears, N.T. & Babcock, R.C., 2003. Continuing trophic cascade effects after 25 years of no-take marine reserve protection. *Marine Ecology Progress Series*. **246**: 1-16.
- Schiel, D.R. & Foster, M.S., 1986. The structure of subtidal algal stands in temperate waters. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. **24**, 265-307.

-
- Schils, T. & Coppejans, E., 2003. Spatial variation in subtidal plant communities around the Socorra Archipelago and their biogeographic affinities within the Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. **251**, 103–114
- Shulman, M.J., 1990. Aggression among sea urchins on Caribbean coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **140**, 197-207.
- Siddon, C.E., Witman, J.D., 2003. Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Marine Ecology Progress Series* **261**, 99-110.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* **69**, 476-498.
- Strong, D.R., 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor control in speciose ecosystems. *Ecology*, **73**: 747 – 754.
- Taylor, D.I., Schiel, D.R., 2003. Wave-related mortality in zygotes of habitatforming algae from different exposures in southern New Zealand: the importance of “stickability”. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **290**, 229-245.
- Tegner, M.J. & Dayton, P.K. 1977. Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. *Science* **196**: 324-326.

- Tegner, M.J. & Dayton, P.K. 1981. Population structure, recruitment, and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*) in a kelp forest. *Marine Ecology Progress Series*. **5**: 255-268.
- Tegner MJ, Levin LA (1983) Spiny lobsters and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **73**: 125-150.
- Terlizzi, A., Bevilacqua, S., Fraschetti, S. and Boero, F., 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Mar. Poll. Bull.* **46**, 544-560.
- Terlizzi, A., Anderson, M.J., Fraschetti, S., Benedetti-Cecchi, L., 2007. Scales of spatial variation in Mediterranean subtidal sessile assemblages at different depths. *Marine Ecology Progress Series*. **332**, 25–39.
- Thomsen, M.S., Wernberg, T., 2005. What affects the forces required to break or dislodge macroalgae? *European Journal of Phycology* **40**, 139-148.
- Tomas, F., J. Romero and X. Turón. – 2004. Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, **282**: 173-184.

-
- Turón, X., Giribert, G., López, S., Palacín, C. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series* **122**: 193-204.
- Tuya F, Martín JA, Reuss GM, Luque A (2001) Feeding preferences of the sea urchin *Diadema antillarum* in Gran Canaria Island (Central – East Atlantic Ocean). *Journal of Marine Biology Assoc UK* **81**: 1–5.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barberá, and 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., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barberá, and R.J. Haroun. 2004b. Can alone one single species determine the structure of a rocky benthic community: the case of the black long-spined sea urchin *Diadema antillarum* in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia* **519**: 211-214.
- Tuya, F., Martin, J.A., Luque, A., 2004c. Patterns of nocturnal movement of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (Canary Islands, central east Atlantic Ocean). *Helgoland Marine Resarch.* **58**, 26-31.
- Tuya, F., P. Sánchez-Jerez, and R.J. Haroun. 2005. Factors affecting interfaces between algal assemblages and urchin barrens in the eastern Atlantic: the

- role of functional grouping level of dominant algae. *Marine Ecology Progress Series* **287**: 255-260.
- Tuya, F., Haroun, R.J., 2006. Spatial patterns and response to wave exposure of photophilic algal assemblages across the Canarian Archipelago: a multiscaled approach. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 15-28.
- Tuya F, JC Hernández & S Clemente. 2006. Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia* **571**: 191-199.
- Tuya F, J Cisneros-Aguirre, L Ortega-Borges & RJ 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, T Wernberg & MS Thomsen. 2008. The spatial arrangement of reefs alters the ecological patterns of fauna between interspersed habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **78**: 774-782.
- Underwood AJ (1997) *Experiments in Ecology: their logical design and interpretation using Analysis of Variance*. **Cambridge University Press, Cambridge**.
- Vadas, R.L. & R.W. Elnor. 1992. Plant-animal interactions in the north-west Atlantic. In: D.M. Jonh, S.J. Hawkins and J.H. Price (eds.), *Plant-Animal*

- Interactions in the Marine Benthos*, pp. 33-60. Oxford Clarendon Press, Oxford.
- Valentine, J., Johnson, C.R., 2005. Persistence of sea urchin (*Heliocidaris erythrogramma*) barrens on the east coast of Tasmania: Inhibition of macroalgal recovery in the absence of high densities of sea urchins. *Botanica Marina* **48**, 106-115.
- Vanderklift, M.A., Kendrick, G.A. 2004. Variation in abundances of herbivorous invertebrates in temperate subtidal rocky reef habitats. *Marine and Freshwater Research* **55**: 93-103.
- Vanderklift, M.A., Kendrick, G.A., Smit, A.J., 2006. Differences in trophic position among sympatric sea urchin species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**, 291-297.
- Vaselli, S., Bertocci, I., Maggi, E., Benedetti-Cecchi, L., 2008. Effects of mean intensity and temporal variance of sediment scouring events on assemblages of rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **364**, 57–66.
- Vergés, A., Alcoverro, T., Ballesteros, E., 2009. Role of fish herbivory in structuring the vertical distribution of canopy algae *Cystoseira spp.* in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* **375**, 1–11.

- Verling, E., Barnes, D.K.A., Crook, A.C., 2005. Smashing tests? Patterns and mechanisms of adult mortality in a declining echinoid population. *Marine Biology* **147**, 509-515.
- Weil, E., F. Losada & D. Bone. 1984. Spatial variations in density and size of the echinoid *Diadema antillarum* Philippi on some Venezuelan coral reefs. *Bijdragen tot de Dierkunde* **54**: 73-82.
- Williams, A.H., 1981. An analysis of competitive interactions in a patchy back-reef environment. *Ecology* **62**, 1107-1120.
- Wirtz, P. & H. Debelius. 2003. *Mediterranean and Atlantic Invertebrate Guide*. **Conch Books, Germany**. 305 pp.
- Witman JD & P Dayton. 2001. Rocky subtidal communities. En: Bertness MD, SD Gaines & ME Hay (eds) *Marine Community Ecology*, 339-366 pp. Sinauer Associates, Sunderland.

Anexos

ANEXO A



- Datos de Biomasa (gr./m^2) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 1 (Risco Verde) en la Isla de Gran Canaria.

Biomasa Blanquizal-Localidad 1	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 1	Error Estándar Blanquizal-Localidad 1	Biomasa Zona Algas-Localidad 1	Desviación Estándar Zona Algas-Localidad 1	Error Estándar Zona Algas-Localidad 1
129,14203	137,214111	43,39091178	0	0	0
136,59055	190,8916591	60,3652429	0	0	0
122,36161	86,86551452	27,4692876	0,49842	1,576142431	0,49842
180,17102	152,8014567	48,3200633	1,11438	3,523978979	1,11438
98,94768	97,14423853	30,71970553	2,58578	8,176954328	2,58578
155,49422	161,1103381	50,94756231	0	0	0
160,04274	164,0965777	51,89189419	0	0	0
119,93252	110,2983744	34,87940854	0	0	0
101,699	83,75200453	26,48470929	0	0	0
78,2275	53,66914769	16,97167468	11,4939	24,27064001	7,675050272
52,75614	50,59865269	16,0006989	1,77026	5,598053651	1,77026
45,68102	48,58648218	15,36439472	6,30334	19,93291127	6,30334
78,25123	45,56244005	14,40810863	11,50074	20,92356359	6,616611772
65,14042	42,53839792	13,45182254	10,3948	21,91421592	6,929883545
51,09378	61,50537714	19,44970801	4,48724	14,18989881	4,48724
111,79814	83,81766736	26,5054737	8,90048	18,95866342	5,995255782
54,08496	54,02135198	17,08305145	13,32528	23,45102714	7,415865924
38,45139	39,89478376	12,61583834	10,61946	18,77645978	5,937637931
58,16895	47,0729751	14,88578175	8,24393	14,3587219	4,540626548
85,33824	43,41999887	13,73060924	23,29822	37,62746582	11,89884946
62,11664	30,77067958	9,730543261	18,07519	33,52062245	10,60015155
109,27092	96,30774984	30,45518458	16,32812	32,53764248	10,28930599
80,60792	46,95648166	14,8489433	16,37942	28,33075827	8,958972399
74,91249	75,04727066	23,73203075	10,883	19,79979516	6,26124499

- Datos de Biomasa (gr./m^2) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 2 (Punta Gorda, El Confital) en la Isla de Gran Canaria.

Biomasa Blanquizal-Localidad 2	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 2	Error Estándar Blanquizal-Localidad 2	Biomasa Zona Algas-Localidad 2	Desviación Estándar Zona Algas Localidad 2	Error Estándar Zona Algas-Localidad 2
323,29628	203,5194013	64,35848561	0	0	0
223,24083	124,6563434	39,419797	35,44293	118,1431	37,36012858
241,62911	211,6387131	66,92603745	0	0	0
242,05013	143,553244	45,39552166	0	0	0
214,9755	116,3338376	36,78798957	0	0	0
224,94356	121,8974391	38,54735485	0	0	0
140,57853	120,1614421	37,99838439	31,35193	66,81634547	21,12918366
140,01181	104,5095979	33,04883667	0	0	0
143,39696	119,2700038	37,71648686	0	0	0
195,93821	122,3551556	38,69209752	29,80223	94,24292615	29,80223
190,5871	138,4610178	43,78521833	33,00154545	80,51462797	25,46096093
199,06122	94,57707252	29,90789636	18,59504	58,80267958	18,59504
209,26438	114,7548288	36,28866316	14,39138	45,50953947	14,39138
165,72754	146,6188921	46,3649647	19,80014	62,61354039	19,80014
137,4047	28,54560654	9,026913386	35,9444	84,15063215	26,61076641
212,04934	160,3022873	50,69203421	25,32223	53,98732376	17,07229079
190,60518	113,0041485	35,73504942	18,07264	57,15070573	18,07264
249,90513	100,0941798	31,65255888	15,6952	49,63258033	15,6952
223,92033	127,7677138	40,4036987	15,7079	33,36528515	10,55102958
241,99554	156,0722447	49,35437726	0	0	0
220,80723	125,7715235	39,77244789	9,38135	29,66643353	9,38135
242,90999	139,1488152	44,00271897	27,17078889	53,42502143	16,89447518
330,16437	197,9863164	62,60877055	28,65251	90,60719228	28,65251
315,99537	187,0028335	59,13548829	53,00368	112,4855616	35,57105786

- Datos de Abundancia (ind./m²) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 1 (Risco Verde) en la Isla de Gran Canaria.

Abundancia Blanquizal-Localidad 1	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 1	Error Estándar Blanquizal-Localidad 1	Abundancia Zona Algas-Localidad 1	Desviación Estándar Zona Algas-Localidad 1	Error Estándar Zona Algas-Localidad 1
3,9	2,998147576	0,94809751	0	0	0
6,3	7,242620766	2,290317785	0	0	0
6,6	4,718756898	1,492201952	0,1	0,316227766	0,1
7,2	6,811754546	2,154065923	0,2	0,632455532	0,2
4,3	3,301514804	1,044030651	0,2	0,632455532	0,2
5,3	3,945461528	1,247664485	0	0	0
6,2	4,825856286	1,526069752	0	0	0
5,8	5,287301349	1,671991494	0	0	0
5,6	2,836272985	0,89690827	0	0	0
4,7	3,653004851	1,155181563	0,6	1,349897115	0,426874949
4,5	3,503966007	1,108051343	0,1	0,316227766	0,1
3,9	2,378141198	0,752034278	0,2	0,632455532	0,2
4,2	2,223210069	0,703040754	0,3	0,856289491	0,270782513
4,5	2,068278941	0,654047229	0,5	1,08012345	0,341565026
4,7	3,368151488	1,065103021	0,2	0,632455532	0,2
6,3	3,917198545	1,238726945	0,4	0,843274043	0,266666667
4,6	2,951459149	0,933333333	0,5	0,849836586	0,268741925
5,1	3,510302298	1,110055054	0,6	1,0749677	0,339934634
5,8	3,119829055	0,986576572	0,5	0,849836586	0,268741925
6,2	3,675746334	1,162373052	1	1,632993162	0,516397779
6	2,748737084	0,869226987	0,8	1,475729575	0,466666667
6,8	4,685675571	1,481740718	0,9	1,663329993	0,525991128
6,2	3,457680661	1,093414631	0,5	0,849836586	0,268741925
4,4	2,170509413	0,686375343	0,5	0,971825316	0,307318149

- Datos de Abundancia (ind./m²) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 2 (Punta gorda, El Confital) en la Isla de Gran Canaria.

Abundancia Blanquizal-Localidad 2	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 2	Error Estándar Blanquizal-Localidad 2	Abundancia Zona Algas-Localidad 2	Desviación Estándar Zona Algas Localidad 2	Error Estándar Zona Algas-Localidad 2
5,8	3,881580434	1,227463509	0	0	0
3,7	2,002775851	0,633333333	0,5	1,58113883	0,5
4,5	3,40750805	1,077548658	0	0	0
5	3,055050463	0,966091783	0	0	0
4,4	2,270584849	0,718021974	0	0	0
5,1	2,601281735	0,822597512	0	0	0
3,3	2,830390629	0,895048105	0,5	1,08012345	0,341565026
3,6	2,458545189	0,777460253	0	0	0
5,7	4,785394446	1,513274595	0	0	0
5	3,527668415	1,115546702	0,5	1,58113883	0,5
5,1	3,604010112	1,139688066	0,6	1,349897115	0,426874949
5,8	2,658320272	0,840634681	0,3	0,948683298	0,3
6,3	2,983286778	0,943398113	0,2	0,632455532	0,2
5,3	4,831608888	1,527888885	0,3	0,948683298	0,3
5,3	3,020301677	0,955103252	0,6	1,349897115	0,426874949
5	3,887301263	1,229272594	0,5	1,08012345	0,341565026
5,3	2,626785107	0,830662386	0,4	1,264911064	0,4
5,9	2,233582076	0,70632067	0,3	0,948683298	0,3
5,4	2,796823595	0,884433277	0,3	0,674948558	0,213437475
5,9	4,175324339	1,320353488	0	0	0
4,8	2,616188916	0,827311576	0,2	0,632455532	0,2
5,8	3,293090409	1,041366623	0,5	1,08012345	0,341565026
6,5	3,628590176	1,147460965	0,5	1,58113883	0,5
6,2	3,155242551	0,997775303	0,9	1,91195072	0,604611905

- Datos de Abundancia (ind./m²) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 1 (Abades) en la Isla de Tenerife.

Abundancia Blanquizal-Localidad 1	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 1	Error Estándar Blanquizal-Localidad 1	Abundancia Zona Algas-Localidad 1	Desviación Estándar Zona Algas-Localidad 1	Error Estándar Zona Algas-Localidad 1
9,7	0	4	0	5,716448004	1,807699582
11,4	0	4,5	0	5,719362824	1,808621329
6	0	2,7	0	5,395471352	1,706197852
5,7	0	3,5	0	2,213594362	0,7
3,6	0	4	0	2,67498702	0,845905169
7,5	0	1,5	0	3,027650354	0,957427108
4,5	0	1,8	0	2,415229458	0,763762616
6,3	0	2,2	0	3,267686916	1,033333333
6,6	0	4,6	0	3,062315754	0,96838927
6,5	0	2,4	1,01	3,100179206	0,980362745
7,6	0	3,6	0	3,306559138	1,045625809
8	0	4,8	0	4,294699576	1,358103252

- Datos de Abundancia (ind./m²) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 2 (La Nea) en la Isla de Tenerife.

Abundancia Blanquizal-Localidad 2	Desviación Estándar Blanquizal-Localidad 2	Error Estándar Blanquizal-Localidad 2	Abundancia Zona Algas-Localidad 2	Desviación Estándar Zona Algas-Localidad 2	Error Estándar Zona Algas-Localidad 2
2,160246899	0,683130051	0	0	0	0
2,013840996	0,636832439	0	0	0	0
1,636391694	0,51747249	0	0	0	0
3,341656276	1,056724499	0	0	0	0
2,708012802	0,856348839	0	0	0	0
0,971825316	0,307318149	0	0	0	0
1,135292424	0,359010987	0	0	0	0
1,813529401	0,573488351	0	0	0	0
1,173787791	0,371184291	0	0	0	0
0,966091783	0,305505046	0	0	0	0
0,966091783	0,305505046	0	0	0	0
2,043961296	0,646357314	0	0	0	0

- Datos de Biomasa (gr./m^2) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 1 (Abades) en la Isla de

Biomasa Blanquizal-Localidad 1	Desviación Estandar Blanquizal-Localidad 1	Error Estandar Blanquizal-Localidad 1	Biomasa Zona Algas-Localidad 1	Desviación Estandar Zona Algas-Localidad 1	Error Estandar Zona Algas-Localidad 1
111,39896	0	256,1695	0	64,60125253	20,42870977
64,05065	0	241,85354	0	44,9380735	14,21066659
55,97208	0	76,33716	0	41,21473452	13,03324343
72,4588	0	134,69185	0	33,71398511	10,6612982
55,10042	0	196,1642	0	39,5572889	12,5091131
102,9415	0	73,73028	0	40,64129996	12,85190749
68,41594	0	92,7655	0	41,358437	13,07868614
98,20586	0	87,213	0	51,67445218	16,34089657
83,76634	0	242,03346	0	39,93266132	12,62781628
92,78906	0	97,26387	0	51,98490671	16,43907092
45,76863	0	105,76574	0	19,846308	6,275953641
58,95525	0	136,84616	0	44,57520189	14,09591651

Tenerife.

- Datos de Biomasa (gr./m^2) de *Diadema antillarum*-b utilizados en la variabilidad espacio-temporal para la Localidad 2 (La Nea) en la Isla de Tenerife.

Biomasa Blanquizal-Localidad 2	Desviación Estandar Blanquizal-Localidad 2	Error Estandar Blanquizal-Localidad 2	Biomasa Zona Algas-Localidad 2	Desviación Estandar Zona Algas-Localidad 2	Error Estandar Zona Algas-Localidad 2
156,1144382	49,36772004	0	0	0	0
115,8626014	36,63897161	0	0	0	0
63,4919943	20,07793152	0	0	0	0
121,2308781	38,33656976	0	0	0	0
134,2253511	42,44578293	0	0	0	0
44,84601859	14,18155627	0	0	0	0
62,83842048	19,87125333	0	0	0	0
75,6986447	23,9380133	0	0	0	0
67,05614619	21,20501531	0	0	0	0
57,69963487	18,24622664	0	0	0	0
43,40661246	13,72637609	0	0	0	0
64,37135842	20,35601087	0	0	0	0

- Datos de las frecuencias de tallas en el blanquízal para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 1 (Risco Verde) en la Isla de Gran Canaria.

Blanquízal Localidad 1 Gran Canaria				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
18-may-04	10,26	7,69	38,46	43,59
01-jun-04	3,23	19,35	46,77	30,65
14-jun-04	6,06	36,36	28,79	28,79
25-jun-04	13,89	6,94	37,50	41,67
09-jul-04	4,65	23,26	39,53	32,56
23-jul-04	4,65	23,26	39,53	32,56
09-ago-04	3,77	16,98	30,19	49,06
22-ago-04	6,45	24,19	46,77	22,58
08-sep-04	7,02	29,82	38,60	24,56
27-sep-04	1,79	44,64	41,07	12,50
20-oct-04	0	35,56	60	4,44
04-nov-04	0	41,79	50,75	7,46
16-nov-04	2,56	51,28	35,90	10,26
30-nov-04	0	31,11	62,22	6,67
15-dic-04	6,38	46,81	42,55	4,26
03-ene-05	4,76	20,63	57,14	17,46
25-ene-05	28,26	15,22	50,00	6,52
21-feb-05	11,76	49,02	39,22	0,00
07-mar-05	20,69	31,03	44,83	3,45
28-mar-05	17,74	30,65	40,32	11,29
15-abr-05	18,33	30	51,67	0
29-abr-05	16,18	17,65	48,53	17,65
09-may-05	24,19	14,52	56,45	4,84
17-may-05	22,73	20,45	29,55	27,27

- Datos de las frecuencias de tallas en la zona vegetada para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 1 (Risco Verde) en la Isla de Gran Canaria.

Zona Algas Localidad 1 Gran Canaria				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
18-may-04	0	0	0	0
01-jun-04	0	0	0	0
14-jun-04	0	100	0	0
25-jun-04	0	100	0	0
09-jul-04	0	100	0	0
23-jul-04	0	0	0	0
09-ago-04	0	0	0	0
22-ago-04	0	0	0	0
08-sep-04	0	0	0	0
27-sep-04	0	0	83,33	16,67
20-oct-04	0	0	100	0
04-nov-04	0	0	50	50
16-nov-04	0	0	33,33	33,33
30-nov-04	0	40	20	40
15-dic-04	0	0	100	0
03-ene-05	0	0	100	0
25-ene-05	0	0	80	20
21-feb-05	0	0	100	0
07-mar-05	0	20	80	0
28-mar-05	0	0	90	10
15-abr-05	0	12,5	75	12,5
29-abr-05	0	0	100	0
09-may-05	0	0	20	80
17-may-05	0	0	100	0

- Datos de las frecuencias de tallas en el blanquizal para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 2 (Punta Gorda, El Confital) en la Isla de Gran Canaria.

Blanquizal Localidad 2 Gran Canaria				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
18-may-04	0	0	1,72	98,28
01-jun-04	0	0	0	100
14-jun-04	0	4,44	2,22	93,33
25-jun-04	0	0	12	88
09-jul-04	0	2,27	4,55	93,18
23-jul-04	0	0	13,73	86,27
09-ago-04	0	0	9,09	90,91
22-ago-04	0	0	16,67	83,33
08-sep-04	0	7,02	57,89	35,09
27-sep-04	0	0	30	70
20-oct-04	0	0	31,37	68,63
04-nov-04	0	0	32,76	67,24
16-nov-04	0	0	34,92	65,08
30-nov-04	0	0	42,31	57,69
15-dic-04	0	1,89	35,85	62,26
03-ene-05	0	1,92	11,54	86,54
25-ene-05	0	0	17,02	82,98
21-feb-05	0	0	13,79	86,21
07-mar-05	0	0	20,37	79,63
28-mar-05	0	0	13,56	86,44
15-abr-05	0	0	8,33	91,67
29-abr-05	0	1,69	15,25	83,05
09-may-05	0	1,56	0	98,44
17-may-05	0	0	3,23	96,77

- Datos de las frecuencias de tallas en la zona vegetada para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 2 (Punta Gorda, El Confital) en la Isla de Gran Canaria.

Zona Algas Localidad 2 Gran Canaria				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
18-may-04	0	0	0	0
01-jun-04	0	0	0	100
14-jun-04	0	0	0	0
25-jun-04	0	0	0	0
09-jul-04	0	0	0	0
23-jul-04	0	0	0	0
09-ago-04	0	0	0	100
22-ago-04	0	0	0	0
08-sep-04	0	0	0	0
27-sep-04	0	0	0	100
20-oct-04	0	0	0	100
04-nov-04	0	0	0	100
16-nov-04	0	0	0	100
30-nov-04	0	0	0	100
15-dic-04	0	0	0	100
03-ene-05	0	0	0	100
25-ene-05	0	0	0	100
21-feb-05	0	0	0	100
07-mar-05	0	0	0	100
28-mar-05	0	0	0	0
15-abr-05	0	0	0	100
29-abr-05	0	0	0	100
09-may-05	0	0	0	100
17-may-05	0	0	0	100

- Datos de las frecuencias de tallas en el blanquizal para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 1 (Abades) en la Isla de Tenerife.

Blanquizal Localidad 1 Tenerife				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
14/05/2004	0	27,84	70,10	2,06
15/06/2004	1,75	82,46	14,91	0,88
12/07/2004	0	80,20	19,80	0
18/08/2004	0	5,00	35,00	60
09/09/2004	1,72	29,31	68,97	0
24/09/2004	0	22,81	75,44	1,75
04/10/2004	0	0,00	97,22	2,78
20/10/2004	0	6,35	90,48	3,17
16/11/2004	3,70	3,70	88,89	3,70
18/12/2004	6,56	11,48	75,41	6,56
27/04/2005	19,74	55,26	25,00	0
11/05/2005	18,75	40,00	41,25	0

- Datos de las frecuencias de tallas en la zona vegetada para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 1 (Abades) en la Isla de Tenerife.

Zona Algas Localidad 1 Tenerife				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
14/05/2004	0	0	0	0
15/06/2004	0	0	0	0
12/07/2004	0	0	0	0
18/08/2004	0	0	0	0
09/09/2004	0	0	0	0
24/09/2004	0	0	0	0
04/10/2004	0	0	0	0
20/10/2004	0	0	0	0
16/11/2004	0	0	0	0
18/12/2004	0	0	0	0
27/04/2005	0	0	0	0
11/05/2005	0	0	0	0

- Datos de las frecuencias de tallas en el blanquizar para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 2 (La Nea) en la Isla de Tenerife.

Blanquizar Localidad 2 Tenerife				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
14/05/2004	0	0	0	100
15/06/2004	2,22	0	2,22	95,56
12/07/2004	0	0	7,41	92,59
18/08/2004	0	0	11,43	88,57
09/09/2004	0	0	2,50	97,50
24/09/2004	0	0	6,67	93,33
04/10/2004	0	0	5,56	94,44
20/10/2004	0	0	22,73	77,27
16/11/2004	2,17	0	8,70	89,13
18/12/2004	0	0	16,67	83,33
27/04/2005	0	5,56	41,67	52,78
11/05/2005	0	4,17	52,08	43,75

- Datos de las frecuencias de tallas en la zona vegetada para la variabilidad espacio temporal en la Localidad 2 (La Nea) en la Isla de Tenerife.

Zona Algas Localidad 2 Tenerife				
Fecha muestreo	% Frecuencia de tallas			
	Talla 1	Talla 2	Talla 3	Talla 4
14/05/2004	0	0	0	0
15/06/2004	0	0	0	0
12/07/2004	0	0	0	0
18/08/2004	0	0	0	0
09/09/2004	0	0	0	0
24/09/2004	0	0	0	0
04/10/2004	0	0	0	0
20/10/2004	0	0	0	0
16/11/2004	0	0	0	0
18/12/2004	0	0	0	0
27/04/2005	0	0	0	0
11/05/2005	0	0	0	0

ANEXO B



- Datos en bruto para la segregación batimétrica tomados en las 7 islas del archipiélago canario.

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
	1	1	1	1	2	0	1
	1	1	1	2	2	0	0
	1	1	1	3	4	0	0
	1	1	1	4	7	1	0
	1	1	1	5	5	0	0
	1	1	2	1	0	0	0
	1	1	2	2	0	0	0
	1	1	2	3	0	0	0
	1	1	2	4	0	0	0
	1	1	2	5	0	0	0
	1	2	1	1	0	0	0
	1	2	1	2	5	0	0
	1	2	1	3	6	0	0
	1	2	1	4	4	0	0
	1	2	1	5	3	0	0
	1	2	2	1	1	0	0
	1	2	2	2	1	0	0
	1	2	2	3	3	0	0
	1	2	2	4	14	0	0
	1	2	2	5	13	0	0
	3	1	1	1	0	0	0
	3	1	1	2	1	3	1
	3	1	1	3	0	0	0
	3	1	1	4	0	1	0
	3	1	1	5	0	3	1
	3	1	2	1	0	6	2
	3	1	2	2	0	0	11
	3	1	2	3	0	3	2
	3	1	2	4	0	4	0
	3	1	2	5	0	5	3
	3	2	1	1	7	0	0
	3	2	1	2	21	0	0
	3	2	1	3	31	0	0
	3	2	1	4	23	0	0
	3	2	1	5	7	0	0
	3	2	2	1	1	0	0
	3	2	2	2	5	0	0
	3	2	2	3	3	0	0
	3	2	2	4	8	0	0
	3	2	2	5	9	0	0
	5	1	1	1	0	2	13
	5	1	1	2	0	2	12
	5	1	1	3	0	0	11
	5	1	1	4	0	1	3
	5	1	1	5	0	3	5
	5	1	2	1	0	1	2
	5	1	2	2	0	6	2
	5	1	2	3	0	0	8

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum	
El Hierro	5	1	2	4	0	0	7	
	5	1	2	5	0	0	9	
	5	2	1	1	1	9	2	
	5	2	1	2	0	2	0	
	5	2	1	3	0	7	1	
	5	2	1	4	0	6	4	
	5	2	1	5	0	3	2	
	5	2	2	1	0	0	6	
	5	2	2	2	0	0	5	
	5	2	2	3	0	0	4	
	5	2	2	4	1	1	4	
	5	2	2	5	0	0	10	
	7	1	1	1	1	0	0	5
	7	1	1	2	2	0	1	12
	7	1	1	3	3	0	0	22
	7	1	1	4	4	0	3	13
	7	1	1	5	5	0	4	18
	7	1	2	1	1	0	0	4
	7	1	2	2	2	0	3	11
	7	1	2	3	3	0	3	5
	7	1	2	4	4	1	3	8
	7	1	2	5	5	0	1	19
	7	2	1	1	1	0	1	3
	7	2	1	2	2	1	0	5
	7	2	1	3	3	3	2	6
	7	2	1	4	4	0	0	4
	7	2	1	5	5	0	0	2
	7	2	2	1	1	0	0	10
	7	2	2	2	2	0	0	8
	7	2	2	3	3	0	0	12
	7	2	2	4	4	1	0	4
	7	2	2	5	5	0	0	8

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
La Palma	1	1	1	1	5	0	0
	1	1	1	2	2	0	0
	1	1	1	3	13	0	0
	1	1	1	4	7	0	0
	1	1	1	5	18	0	0
	1	1	2	1	24	0	0
	1	1	2	2	2	0	0
	1	1	2	3	5	0	0
	1	1	2	4	2	0	0
	1	1	2	5	8	0	0
	1	2	1	1	0	8	0
	1	2	1	2	0	0	0
	1	2	1	3	0	12	0
	1	2	1	4	0	0	0
	1	2	1	5	0	20	0
	1	2	2	1	0	12	0

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
	1	2	2	2	0	0	0
	1	2	2	3	0	15	0
	1	2	2	4	0	0	0
	1	2	2	5	0	9	0
	3	1	1	1	0	0	1
	3	1	1	2	2	0	1
	3	1	1	3	0	1	0
	3	1	1	4	0	0	0
	3	1	1	5	0	0	1
	3	1	2	1	10	0	0
	3	1	2	2	2	0	0
	3	1	2	3	2	0	2
	3	1	2	4	1	0	0
	3	1	2	5	0	0	0
	3	2	1	1	0	6	1
	3	2	1	2	0	0	0
	3	2	1	3	0	20	0
	3	2	1	4	0	0	0
	3	2	1	5	0	2	0
	3	2	2	1	0	0	1
	3	2	2	2	0	2	2
	3	2	2	3	0	0	2
	3	2	2	4	0	0	0
	3	2	2	5	0	8	0
	5	1	1	1	0	0	5
La Palma	5	1	1	2	0	0	14
	5	1	1	3	0	0	3
	5	1	1	4	0	0	6
	5	1	1	5	0	0	5
	5	1	2	1	0	0	6
	5	1	2	2	0	0	6
	5	1	2	3	0	0	2
	5	1	2	4	0	0	4
	5	1	2	5	0	0	7
	5	2	1	1	0	0	2
	5	2	1	2	0	0	2
	5	2	1	3	0	0	2
	5	2	1	4	0	0	0
	5	2	1	5	0	0	2
	5	2	2	1	0	0	2
	5	2	2	2	0	0	1
	5	2	2	3	0	0	0
	5	2	2	4	0	0	1
	5	2	2	5	0	0	0
	7	1	1	1	0	0	12
	7	1	1	2	0	0	13
	7	1	1	3	0	0	7
	7	1	1	4	0	0	4
	7	1	1	5	0	0	10
	7	1	2	1	0	0	8
	7	1	2	2	0	0	14
	7	1	2	3	0	0	6

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
La Palma	7	1	2	4	0	0	7
	7	1	2	5	0	0	8
	7	2	1	1	0	0	4
	7	2	1	2	0	0	0
	7	2	1	3	0	0	2
	7	2	1	4	0	0	5
	7	2	1	5	0	0	2
	7	2	2	1	0	0	3
	7	2	2	2	0	0	4
	7	2	2	3	0	0	1
	7	2	2	4	0	0	2
	7	2	2	5	0	0	1

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
La Gomera	1	1	1	1	0	3	0
	1	1	1	2	0	0	0
	1	1	1	3	0	6	1
	1	1	1	4	0	2	0
	1	1	1	5	0	0	0
	1	1	2	1	0	1	0
	1	1	2	2	0	2	0
	1	1	2	3	0	0	0
	1	1	2	4	0	6	0
	1	1	2	5	0	0	0
	1	2	1	1	7	0	0
	1	2	1	2	1	0	0
	1	2	1	3	0	0	0
	1	2	1	4	4	0	0
	1	2	1	5	3	0	0
	1	2	2	1	0	0	4
	1	2	2	2	0	1	5
	1	2	2	3	0	2	4
	1	2	2	4	0	0	5
	1	2	2	5	0	0	0
	3	1	1	1	1	0	0
	3	1	1	2	0	1	2
	3	1	1	3	0	0	0
	3	1	1	4	0	0	0
	3	1	1	5	0	1	1
	3	1	2	1	0	0	4
	3	1	2	2	0	0	0
	3	1	2	3	0	1	0
	3	1	2	4	0	0	3
	3	1	2	5	0	0	0
	3	2	1	1	1	2	0
	3	2	1	2	1	0	2

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
	3	2	1	3	2	0	2
	3	2	1	4	0	0	5
	3	2	1	5	1	0	1
	3	2	2	1	1	0	5
	3	2	2	2	0	0	7
	3	2	2	3	0	0	5
	3	2	2	4	0	0	3
	3	2	2	5	0	0	3
	5	1	1	1	0	0	10
	5	1	1	2	0	0	3
	5	1	1	3	0	0	4
	5	1	1	4	0	0	2
	5	1	1	5	0	0	3
	5	1	2	1	0	0	5
	5	1	2	2	0	0	5
	5	1	2	3	0	0	6
	5	1	2	4	0	0	2
	5	1	2	5	0	0	4
	5	2	1	1	0	0	4
	5	2	1	2	0	0	6
	5	2	1	3	1	0	6
	5	2	1	4	0	0	9
	5	2	1	5	1	0	6
	5	2	2	1	0	0	11
	5	2	2	2	1	0	7
	5	2	2	3	0	0	16
	5	2	2	4	0	0	7
	5	2	2	5	0	0	5
	7	1	1	1	0	0	9
	7	1	1	2	0	0	12
	7	1	1	3	0	0	2
	7	1	1	4	0	0	9
	7	1	1	5	0	0	11
	7	1	2	1	0	0	4
	7	1	2	2	0	0	6
	7	1	2	3	0	0	10
	7	1	2	4	0	0	10
	7	1	2	5	0	0	9
	7	2	1	1	0	0	8
	7	2	1	2	0	0	7
	7	2	1	3	0	0	4
	7	2	1	4	0	0	20
	7	2	1	5	0	0	4
	7	2	2	1	0	0	9
	7	2	2	2	0	0	10
	7	2	2	3	0	0	8
	7	2	2	4	0	0	6
	7	2	2	5	0	0	6

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum	
Tenerife	1	1	1	1	0	1	0	
	1	1	1	2	0	0	0	
	1	1	1	3	5	1	0	
	1	1	1	4	3	0	0	
	1	1	1	5	0	0	0	
	1	1	2	1	0	1	0	
	1	1	2	2	2	0	1	0
	1	1	2	3	0	1	0	
	1	1	2	4	0	0	0	
	1	1	2	5	0	1	0	
	1	2	1	1	0	1	0	
	1	2	1	2	0	2	0	
	1	2	1	3	0	0	0	
	1	2	1	4	0	0	0	
	1	2	1	5	1	0	0	
	1	2	2	1	0	0	0	
	1	2	2	2	2	0	0	0
	1	2	2	3	0	0	0	
	1	2	2	4	0	0	0	
	1	2	2	5	0	0	0	
	3	1	1	1	1	0	0	7
	3	1	1	2	2	0	1	9
	3	1	1	3	3	0	1	7
	3	1	1	4	4	0	0	5
	3	1	1	5	5	0	0	5
	3	1	2	1	0	0	0	0
	3	1	2	2	2	0	3	2
	3	1	2	3	3	0	0	3
	3	1	2	4	4	9	0	0
	3	1	2	5	5	0	0	6
	3	2	1	1	1	1	0	0
	3	2	1	2	2	0	0	0
	3	2	1	3	3	0	2	1
	3	2	1	4	4	2	0	4
	3	2	1	5	5	1	0	5
	3	2	2	1	1	0	0	8
	3	2	2	2	2	1	0	7
	3	2	2	3	3	0	0	9
	3	2	2	4	4	0	0	1
	3	2	2	5	5	0	5	7
	5	1	1	1	1	0	0	7
	5	1	1	2	2	0	0	5
	5	1	1	3	3	0	0	12
	5	1	1	4	4	0	0	0
	5	1	1	5	5	0	0	10
	5	1	2	1	1	0	0	7
	5	1	2	2	2	0	0	14
	5	1	2	3	3	0	0	16
	5	1	2	4	4	0	0	7
	5	1	2	5	5	0	0	4
	5	2	1	1	1	0	0	9
	5	2	2	1	2	0	0	13

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
Tenerife	5	2	1	3	0	0	3
	5	2	1	4	0	0	6
	5	2	1	5	0	0	11
	5	2	2	1	0	0	12
	5	2	2	2	0	0	4
	5	2	2	3	0	0	5
	5	2	2	4	0	0	7
	5	2	2	5	2	2	4
	7	1	1	1	0	0	1
	7	1	1	2	0	0	0
	7	1	1	3	0	0	0
	7	1	1	4	0	0	1
	7	1	1	5	0	0	0
	7	1	2	1	0	0	1
	7	1	2	2	0	0	2
	7	1	2	3	0	0	2
	7	1	2	4	0	0	2
	7	1	2	5	0	0	1
	7	2	1	1	0	0	6
	7	2	1	2	0	0	4
	7	2	1	3	0	0	1
	7	2	1	4	0	0	3
	7	2	1	5	0	0	4
	7	2	2	1	0	0	0
	7	2	2	2	0	0	2
	7	2	2	3	0	0	3
	7	2	2	4	0	0	6
	7	2	2	5	0	0	3

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
Gran Canaria	1	1	1	1	0	0	0
	1	1	1	2	0	1	0
	1	1	1	3	0	0	0
	1	1	1	4	0	0	0
	1	1	1	5	0	0	0
	1	1	2	1	0	0	0
	1	1	2	2	0	0	0
	1	1	2	3	0	0	0
	1	1	2	4	0	0	0
	1	1	2	5	0	0	0
	1	2	1	1	0	0	0
	1	2	1	2	0	0	1
	1	2	1	3	0	0	0
	1	2	1	4	0	0	1
	1	2	1	5	0	0	0
	1	2	2	1	0	0	0
	1	2	2	2	0	0	0

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
	1	2	2	3	0	0	0
	1	2	2	4	0	0	0
	1	2	2	5	0	0	0
	3	1	1	1	0	0	1
	3	1	1	2	0	0	0
	3	1	1	3	0	0	0
	3	1	1	4	0	0	0
	3	1	1	5	0	0	0
	3	1	2	1	0	0	0
	3	1	2	2	0	0	0
	3	1	2	3	0	0	0
	3	1	2	4	0	0	0
	3	1	2	5	0	0	0
	3	2	1	1	0	0	0
	3	2	1	2	0	0	0
	3	2	1	3	0	0	1
	3	2	1	4	0	0	2
	3	2	1	5	0	0	0
	3	2	2	1	0	0	2
	3	2	2	2	0	0	1
	3	2	2	3	0	0	0
	3	2	2	4	0	0	2
	3	2	2	5	0	0	2
	5	1	1	1	0	0	0
	5	1	1	2	0	0	0
	5	1	1	3	0	0	0
	5	1	1	4	0	0	0
	5	1	1	5	0	0	0
	5	1	2	1	0	0	0
	5	1	2	2	0	0	0
	5	1	2	3	0	0	0
	5	1	2	4	0	0	0
	5	1	2	5	0	0	0
	5	2	1	1	0	0	3
	5	2	1	2	0	0	4
	5	2	1	3	0	0	1
	5	2	1	4	0	0	1
	5	2	1	5	0	0	4
	5	2	2	1	0	0	0
	5	2	2	2	0	0	5
	5	2	2	3	0	0	2
	5	2	2	4	0	0	2
	5	2	2	5	0	0	1
	7	1	1	1	0	0	0
	7	1	1	2	0	0	0
	7	1	1	3	0	0	1
	7	1	1	4	0	0	0
	7	1	1	5	0	0	0
	7	1	2	1	0	0	1
	7	1	2	2	0	0	0
	7	1	2	3	0	0	0

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
Gran Canaria	7	1	2	4	0	0	3
	7	1	2	5	0	0	0
	7	2	1	1	0	0	2
	7	2	1	2	0	0	5
	7	2	1	3	0	1	3
	7	2	1	4	0	0	3
	7	2	1	5	0	0	3
	7	2	2	1	0	0	1
	7	2	2	2	0	0	1
	7	2	2	3	0	0	2
	7	2	2	4	0	0	1
	7	2	2	5	0	0	0

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum	
Fuerteventura	1	1	1	1	0	0	0	
	1	1	1	2	0	0	0	
	1	1	1	3	0	0	0	
	1	1	1	4	1	0	0	
	1	1	1	5	0	0	0	
	1	1	2	1	0	0	0	
	1	1	2	2	0	0	0	
	1	1	2	3	1	0	0	
	1	1	2	4	0	0	0	
	1	1	2	5	1	0	0	
	1	2	1	1	0	0	0	
	1	2	1	2	0	0	0	
	1	2	1	3	0	0	0	
	1	2	1	4	0	0	0	
	1	2	1	5	0	0	0	
	1	2	2	1	0	0	0	
	1	2	2	2	0	0	0	
	1	2	2	3	0	0	0	
	1	2	2	4	0	0	0	
	1	2	2	5	0	0	0	
	3	1	1	1	1	0	0	1
	3	1	1	2	2	0	0	1
	3	1	1	3	3	0	0	0
	3	1	1	4	4	0	0	0
	3	1	1	5	5	1	0	0
	3	1	2	1	1	0	0	0
	3	1	2	2	2	0	0	0
	3	1	2	3	3	1	0	1
	3	1	2	4	4	0	0	0
	3	1	2	5	5	1	0	0
	3	2	1	1	1	0	0	0
	3	2	1	2	2	0	0	0
	3	2	1	3	3	0	0	0
	3	2	1	4	4	0	0	0
	3	2	1	5	5	0	0	0
	3	2	2	1	1	0	0	0
3	2	2	2	2	0	0	0	

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
Fuerteventura	3	2	2	3	0	0	0
	3	2	2	4	0	0	0
	3	2	2	5	0	0	0
	5	1	1	1	0	0	3
	5	1	1	2	0	0	4
	5	1	1	3	0	0	2
	5	1	1	4	0	0	0
	5	1	1	5	0	0	1
	5	1	2	1	0	0	2
	5	1	2	2	0	0	1
	5	1	2	3	0	0	0
	5	1	2	4	0	0	5
	5	1	2	5	0	0	1
	5	2	1	1	0	0	0
	5	2	1	2	0	0	0
	5	2	1	3	0	0	1
	5	2	1	4	0	0	0
	5	2	1	5	0	1	0
	5	2	2	1	0	0	0
	5	2	2	2	0	0	1
	5	2	2	3	0	0	0
	5	2	2	4	0	0	0
	5	2	2	5	0	0	0
	7	1	1	1	0	0	6
	7	1	1	2	0	0	5
	7	1	1	3	0	0	3
	7	1	1	4	0	0	1
	7	1	1	5	0	0	8
	7	1	2	1	0	0	0
	7	1	2	2	0	0	1
	7	1	2	3	0	0	5
	7	1	2	4	0	0	0
	7	1	2	5	0	0	2
	7	2	1	1	0	0	2
	7	2	1	2	0	0	1
	7	2	1	3	0	0	2
	7	2	1	4	0	0	0
	7	2	1	5	0	0	2
	7	2	2	1	0	0	0
	7	2	2	2	0	0	2
	7	2	2	3	0	0	1
	7	2	2	4	0	0	1
	7	2	2	5	0	0	0

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
Lanzarote	1	1	1	1	0	10	0
	1	1	1	2	0	6	0
	1	1	1	3	0	8	0
	1	1	1	4	0	25	0
	1	1	1	5	0	40	0
	1	1	2	1	0	15	0
	1	1	2	2	0	19	0
	1	1	2	3	0	14	0
	1	1	2	4	0	0	0
	1	1	2	5	0	3	0
	1	2	1	1	0	2	0
	1	2	1	2	0	4	0
	1	2	1	3	0	5	0
	1	2	1	4	0	0	0
	1	2	1	5	0	2	0
	1	2	2	1	0	1	0
	1	2	2	2	0	0	0
	1	2	2	3	0	3	0
	1	2	2	4	0	0	0
	1	2	2	5	0	4	0
	3	1	1	1	0	10	0
	3	1	1	2	0	18	0
	3	1	1	3	0	18	0
	3	1	1	4	0	4	0
	3	1	1	5	0	13	0
	3	1	2	1	0	15	0
	3	1	2	2	0	35	0
	3	1	2	3	0	0	0
	3	1	2	4	0	12	0
	3	1	2	5	0	0	1
	3	2	1	1	1	0	0
	3	2	1	2	0	2	0
	3	2	1	3	0	3	1
	3	2	1	4	0	4	2
	3	2	1	5	0	1	1
	3	2	2	1	0	2	0
	3	2	2	2	0	0	0
	3	2	2	3	0	2	3
	3	2	2	4	0	1	1
	3	2	2	5	0	2	1
	5	1	1	1	0	1	2
	5	1	1	2	0	0	2
	5	1	1	3	0	16	0
	5	1	1	4	0	4	2
	5	1	1	5	0	5	1
	5	1	2	1	0	0	0
	5	1	2	2	0	0	4
	5	1	2	3	0	3	2
	5	1	2	4	0	1	1
	5	1	2	5	0	0	0
	5	2	1	1	0	1	4

Isla	Profundidad	Localidad	Sitio	n	P. lividus	A. lixula	D. antillarum
	5	2	1	2	0	1	5
	5	2	1	3	0	0	2
	5	2	1	4	0	0	7
	5	2	1	5	0	2	9
	5	2	2	1	0	0	6
	5	2	2	2	0	0	4
	5	2	2	3	0	1	3
Lanzarote	5	2	2	4	0	2	12
	5	2	2	5	0	0	6
	7	1	1	1	0	0	10
	7	1	1	2	0	1	13
	7	1	1	3	0	0	5
	7	1	1	4	0	8	0
	7	1	1	5	0	0	0
	7	1	2	1	0	0	2
	7	1	2	2	0	4	0
	7	1	2	3	0	0	1
	7	1	2	4	0	0	1
	7	1	2	5	0	0	3
	7	2	1	1	0	0	13
	7	2	1	2	0	0	16
	7	2	1	3	0	0	3
	7	2	1	4	0	0	8
	7	2	1	5	0	0	2
	7	2	2	1	0	0	6
	7	2	2	2	0	0	3
	7	2	2	3	0	1	12
	7	2	2	4	0	1	5
	7	2	2	5	1	0	7

- Media de los datos presentados antes.

Isla x Prof.	media P.lividus	media A.lixula	media D.antillarum	desviación estándar P.l	desviación estándar A.l	desviación estándar D.a	error estándar P.l	error estándar A.l	error estándar D.a
1x1	3,5	0,05	0,05	4,071725355	0,223606798	0,223606798	1,287592613	0,070710678	0,070710678
1x3	5,8	1,25	1	8,994735302	1,970172314	2,51312345	2,844385051	0,62302319	0,794719414
1x5	0,1	2,15	5,5	0,307793506	2,739093204	3,859370006	0,097332853	0,866177325	1,220439955
1x7	0,3	1,05	8,95	0,732695097	1,394538218	5,661271942	0,231698534	0,440991705	1,790251379
2x1	4,3	3,8	0	6,783105949	6,362720372	0	2,145006441	2,012068849	0
2x3	0,85	1,95	0,55	2,277463964	4,773556547	0,759154655	0,720197341	1,509531123	0,24006578
2x5	0	0	3,5	0	0	3,31662479	0	0	1,048808848
2x7	0	0	5,65	0	0	4,15837772	0	0	1,314994497
3x1	0,75	1,15	0,95	1,831737743	1,899445903	1,848897253	0,579246334	0,600657534	0,584672648
3x3	0,35	0,15	2,2	0,670820393	0,366347549	2,117595459	0,212132034	0,115849267	0,669642481
3x5	0,15	0	6,05	0,366347549	0	3,379115425	0,115849267	0	1,068570122
3x7	0	0	8,2	0	0	3,847076812	0	0	1,216552506
4x1	0,45	0,45	0	1,276302225	0,604805319	0	0,403602201	0,191256235	0
4x3	0,7	0,6	4,3	2,028740859	1,313893371	3,197038103	0,64154419	0,415489565	1,010992217
4x5	0,1	0,1	7,8	0,447213595	0,447213595	4,187701291	0,141421356	0,141421356	1,324267424
4x7	0	0	2,1	0	0	1,83245593	0	0	0,579473445
5x1	0	0,05	0,1	0	0,223606798	0,307793506	0	0,070710678	0,097332853
5x3	0	0	0,55	0	0	0,825577947	0	0	0,26107067
5x5	0	0	1,15	0	0	1,631111988	0	0	0,5158029
5x7	0	0,05	1,3	0	0,223606798	1,454575359	0	0,070710678	0,459977116
6x1	0,15	0	0	0,366347549	0	0	0,115849267	0	0
6x3	0,15	0	0,15	0,366347549	0	0,366347549	0,115849267	0	0,115849267
6x5	0	0,05	1,05	0	0,223606798	1,468081455	0	0,070710678	0,464248119
6x7	0	0	2,1	0	0	2,245463262	0	0	0,710077831
7x1	0	8,05	0	0	10,24682236	0	0	3,240329743	0
7x3	0,05	7,1	0,5	0,223606798	9,066421565	0,827170192	0,070710678	2,867054237	0,261574182
7x5	0	1,85	3,6	0	3,631369178	3,168928094	0	1,148339763	1,002103052
7x7	0,05	0,75	5,5	0,223606798	1,943274502	4,968320695	0,070710678	0,614517354	1,571120954

- Datos morfológicos de las 3 especies de erizos:

	<i>Diadema antillarum</i>				
	Diámetro caparazón	radio	Superficie adherencia	Altura cuerpo	ratio
1	6,5	3,25	33,17	16	2,07
2	7,5	3,75	44,16	18	2,45
3	3,2	1,6	8,04	7	1,15
4	4	2	12,56	8,8	1,43
5	3	1,5	7,07	8	0,88
6	3,6	1,8	10,17	9	1,13
7	4	2	12,56	10,5	1,20
8	3,5	1,75	9,62	9	1,07
9	4,2	2,1	13,85	10,2	1,36
10	2	1	3,14	7,8	0,40
11	4,5	2,25	15,90	12	1,32
12	2	1	3,14	8	0,39
13	6	3	28,26	14,5	1,95
14	4	2	12,56	8	1,57
15	3,7	1,85	10,75	9,5	1,13
16	4	2	12,56	9	1,40
17	7,2	3,6	40,69	17,5	2,33
18	4,2	2,1	13,85	10	1,38
19	5,3	2,65	22,05	12,5	1,76
20	5,6	2,8	24,62	13,9	1,77

	<i>Paracentrotus lividus</i>				
	Diámetro caparazón	radio	Superficie adherencia	Altura cuerpo	ratio
1	3	1,5	7,07	2	3,53
2	4,7	2,35	17,34	4,5	3,85
3	4,8	2,4	18,09	4,2	4,31
4	5,5	2,75	23,75	4,3	5,52
5	6,3	3,15	31,16	4,8	6,49
6	5,3	2,65	22,05	4,9	4,50
7	4,8	2,4	18,09	3,8	4,76
8	5,8	2,9	26,41	4	6,60
9	3,2	1,6	8,04	3,2	2,51
10	3,4	1,7	9,07	3,8	2,39
11	4,6	2,3	16,61	4,2	3,95
12	5	2,5	19,63	4,5	4,36
13	4,6	2,3	16,61	4,2	3,95
14	3	1,5	7,07	2,8	2,52
15	5,3	2,65	22,05	4,8	4,59
16	4,7	2,35	17,34	4,50	3,85
17	3,6	1,8	10,17	3,80	2,68
18	4,8	2,4	18,09	3,80	4,76
19	3	1,5	7,07	3,20	2,21
20	6,3	3,15	31,16	4,70	6,63

	<i>Arbacia lixula</i>				
	Diámetro caparazón	radio	Superficie adherencia	Altura cuerpo	ratio
1	5	2,5	19,63	3,80	5,16
2	4,8	2,4	18,09	2,80	6,46
3	5,5	2,75	23,75	3,80	6,25
4	5	2,5	19,63	3,30	5,95
5	6	3	28,26	3,00	9,42
6	4,6	2,3	16,61	4,00	4,15
7	5,7	2,85	25,50	3,00	8,50
8	3,2	1,6	8,04	3,00	2,68
9	3,8	1,9	11,34	2,80	4,05
10	5	2,5	19,63	4,00	4,91
11	3,8	1,9	11,34	3,00	3,78
12	3,8	1,9	11,34	3,00	3,78
13	4,1	2,05	13,20	3,00	4,40
14	4,2	2,1	13,85	3,20	4,33
15	4	2	12,56	3,00	4,19
16	4,3	2,15	14,51	3,30	4,40
17	4	2	12,56	3,10	4,05
18	5	2,5	19,63	3,80	5,16
19	3,8	1,9	11,34	2,80	4,05
20	4	2	12,56	3,20	3,93

ANEXO C



- Los datos siguientes muestran la riqueza de mega invertebrados y abundancia de *Diadema* para cada localidad muestreada y por cada campaña de muestreo.

Localidad	Campaña 1		Campaña 2		Campaña 3		Campaña 4	
	media erizos (ind/m2)	nº especies invertebrados	media erizos (ind/m2)	nº especies invertebrados	media erizos (ind/m2)	nº especies invertebrados	media erizos (ind/m2)	nº especies invertebrados
El Hierro I	0,906250	6	2,4375	9	1,21875	6	1,1875	2
El Hierro II	0,046875	7	2,890625	10	1,265625	7	0,21875	4
El Hierro III	0,421875	11	0,296875	8	0,21875	8	0,375	4
La Palma I	2,437500	9	0,0625	0	2,78125	4	1,640625	4
La Palma II	2,890625	11	2,234375	0	8,515625	3	2,96875	2
La Palma III	0,296875	8	**	**	**	**	**	**
Gomera I	2,609375	13	0,171875	12	6,015625	11	8,8125	8
Gomera II	2,906250	3	2,78125	11	0,453125	11	0,140625	10
Gomera III	0,281250	1	2,6875	6	6,6875	11	5,53125	6
Tenerife I	1,296875	16	1,09375	5	1,953125	10	0,25	2
Tenerife II	13,921875	9	12,109375	3	3,578125	2	8,875	4
Tenerife III	0,171875	12	5,046875	3	0,140625	2	0,765625	7
Gran Canaria I	0,890625	11	0,0625	2	0,03125	4	0,609375	5
Gran Canaria II	8,328125	6	0,59375	8	0,34375	3	0	6
Gran Canaria III	**	**	1,28125	7	0,390625	4	**	**
Fuerteventura I	0	5	0,15625	6	5,703125	0	1,859375	4
Fuerteventura II	0,109375	9	0,203125	12	6,9375	0	5,953125	3
Fuerteventura III	7,609375	3	4,140625	0	0,859375	7	9,28125	1
Lanzarote I	6,187500	0	0,53125	3	0	0	9,453125	2
Lanzarote II	0,078125	6	1,1875	1	3,359375	5	0	0
Lanzarote III	4,453125	1	3,59375	12	4,453125	1	2,921875	5
Chinijo I	0	5	5,5625	4	0	1	7,734375	7
Chinijo II	1,656250	0	3,0625	1	3,359375	0	5,765625	6
Chinijo III	10,312500	5	4,09375	1	3,1875	2	4,375	8
** no teníamos datos								

Diadema lentilium	Anemone pulcata	Anteon affinis	Apysia dactyloides	Alptasia mutabilis	Arbaciella elegans	Arbacia iliada	Astrea	Cerithium spp	Charonia spp	Columbella spp	Conus pulcher canariensis	Coscinasteris tenusolina	Cymatium spp	Dardanus spp	Echinaster secosatus	Erosaria suriza	Gastrea spp
58																	
27																	
156																	
195																	
19																	
173																	
186																	
18																	
83																	
89																	
11																	
0																	
407																	
67																	
633																	
0																	
121																	
860																	
396																	
6																	
285																	
150																	
189																	
15																	
4																	
143																	
1																	
178																	
172																	
70																	
775																	
323																	
36																	
4																	
82																	
10																	
12																	
35																	
34																	
76																	
220																	
355																	
196																	
262																	
72																	
81																	
14																	
178																	
548																	
385																	
29																	
428																	
129																	
259																	
5																	
21																	
22																	
28																	
369																	
644																	
63																	
0																	
218																	
285																	
0																	
218																	
204																	
76																	
14																	
34																	
108																	
190																	
54																	
5																	
354																	
18																	
568																	
49																	
39																	
0																	
119																	
391																	
594																	
523																	
0																	
187																	
495																	
358																	
292																	

ANEXO D



- Tablas de datos de los porcentajes de los grupos morfológicos algales que aparecen en las 3 localidades a lo largo del experimento de repoblación entre estratos de profundidad.

Localidad 1								
estrato profundo					estrato somero			
% <i>Cespitosas</i>	No erizos	es	erizos	Es	No erizos	es	erizos	es
03-mar-07	0	0	0	0	2,34375	0,26933757	9,375	0,88112735
03-abr-07	0	0	0	0	8,59375	0,63108043	17,96875	1,46807033
25-abr-07	0	0	0	0	30,46875	2,42695628	36,71875	1,43731925
29-may-07	0	0	0	0	20,3125	0,82996464	42,1875	1,69770751
12-jun-07	0	0	0	0	35,15625	0,72282473	36,71875	1,22124272
16-jul-07	0	0	0	0	41,40625	1,2653882	42,1875	1,13924519
10-ago-07	3,90625	0,38369434	0	0	54,6875	0,94234449	42,96875	2,89891866
04-sep-07	7,8125	0,47871355	0	0	53,125	1,15470054	46,09375	2,27397778
25-sep-07	22,65625	0,7794185	0	0	20,3125	0,6403882	58,59375	1,6803729
17-oct-07	17,1875	0,98863057	0	0	37,5	1,47196014	40,625	1,56344632
07-nov-07	20,3125	1,30085865	0	0	60,15625	1,35840442	33,59375	1,64562073
05-dic-07	22,65625	0,85996898	0	0	59,375	2,47168784	42,96875	2,46517883
29-dic-07	24,21875	0,69774861	0	0	61,71875	1,50561424	50,78125	1,38536297
21-ene-08	25,78125	0,38369434	0,78125	0,125	60,15625	1,1937293	56,25	1,34568328
15-feb-08	28,90625	0,56210539	0,78125	0,125	53,90625	0,82679575	55,46875	1,07600948
05-mar-08	31,25	0,55767754	1,5625	0,14433757	57,8125	0,61237244	43,75	0,5
% <i>Fronzosas</i>	No erizos	Es	erizos	Es	No erizos	es	erizos	es
03-mar-07	0	0	0	0	3,125	0,36435678	0,78125	0,125
03-abr-07	0	0	0	0	14,84375	1,05544993	1,5625	0,25
25-abr-07	0	0	0	0	4,6875	0,49789096	12,5	0,80146217
29-may-07	0	0	0	0	21,09375	0,9437293	21,875	1,27240928
12-jun-07	0	0	0	0	10,15625	0,55433895	28,125	1,06066017
16-jul-07	0	0	0	0	28,125	1,22427191	21,875	0,9534292
10-ago-07	3,90625	0,38369434	0	0	25,78125	0,78050967	2,34375	0,23935678
04-sep-07	3,125	0,36435678	0	0	35,9375	1,12833552	15,625	0,95742711
25-sep-07	3,90625	0,32912415	0	0	42,96875	0,83520457	14,0625	0,55393321
17-oct-07	5,46875	0,44348092	0	0	22,65625	0,56210539	12,5	0,40824829
07-nov-07	3,125	0,39433757	0	0	13,28125	1,01475652	8,59375	0,89849411
05-dic-07	7,03125	0,44348092	0	0	10,15625	0,74970489	17,506444	1,2219333
29-dic-07	9,375	0,40824829	0	0	22,65625	0,51870058	24,21875	0,63732505
21-ene-08	8,59375	0,44348092	0	0	14,0625	0,4330127	17,96875	0,51870058
15-feb-08	10,9375	0,43957643	0	0	16,40625	0,79328999	18,75	0,44774861
05-mar-08	14,84375	0,44348092	0	0	16,40625	0,51933757	17,96875	0,458914
% <i>Costosas</i>	No erizos	Es	erizos	es	No erizos	es	erizos	es
03-mar-07	50	1,93957643	35,9375	1,06344632	8,59375	0,8020032	13,28125	1,49535192
03-abr-07	35,9375	2,27915088	32,03125	1,04081894	10,4166667	0,85144435	13,28125	1,4965197
25-abr-07	23,4375	1,23561954	52,34375	1,2175257	0	0	13,28125	1,96187623
29-may-07	28,125	1,52349411	77,34375	0,80039053	12,5	0,79056942	8,59375	1,07600948
12-jun-07	35,15625	1,02207532	40,625	1,1154026	11,71875	0,42695628	8,59375	0,7794185
16-jul-07	43,75	0,70412415	46,09375	1,21577677	7,8125	0,4330127	7,03125	0,56210539
10-ago-07	50,78125	1,5195325	65,625	0,80146217	14,0625	0,67933895	16,40625	0,71807033
04-sep-07	46,09375	1,40016477	46,09375	0,74970489	5,46875	0,625	11,71875	0,66367513
25-sep-07	76,5625	2,41844487	39,0625	0,77918408	10,15625	0,38369434	9,375	0,43957643
17-oct-07	64,0625	1,25296577	40,625	0,86468376	11,71875	0,44774861	7,8125	0,61142375
07-nov-07	50,78125	1,43844632	48,4375	0,80195628	7,8125	0,36435678	7,8125	0,56210539
05-dic-07	50	0,61237244	47,65625	0,74970489	10,15625	0,56210539	8,59375	0,44774861
29-dic-07	54,6875	0,90530339	47,65625	0,56210539	7,03125	0,52687276	8,59375	0,36435678
21-ene-08	57,8125	0,70643546	43,75	0,85391256	3,90625	0,458914	7,8125	0,47871355
15-feb-08	53,125	1,47705619	46,09375	0,96701801	5,46875	0,34846171	8,59375	0,55393321
05-mar-08	46,09375	1,54760394	52,34375	0,87708756	8,59375	0,52687276	7,8125	0,61435678

Localidad 2									
estrato profundo					estrato somero				
% Cespitosas	No erizos	es	erizos	es	No erizos	es	erizos	es	
03-mar-07	0	0	0	0	0	0	1,5625	0,25	
03-abr-07	0	0	0	0	0	0	3,125	0,20412415	
25-abr-07	0	0	0	0	0	0	1,5625	0,25	
29-may-07	0	0	0	0	0	0	3,125	0,20412415	
12-jun-07	0	0	0	0	1,5625	0,14433757	5,46875	0,42695628	
16-jul-07	0	0	0	0	6,25	0,20412415	6,25	0,28867513	
10-ago-07	5,46875	0,44774861	0	0	15,625	0,91786765	25	0,89361512	
04-sep-07	9,375	0,70710678	3,90625	0,47855339	16,40625	0,78050967	27,34375	0,79328999	
25-sep-07	29,6875	0,89684569	0,78125	0,125	29,6875	1,1724693	29,6875	0,45412415	
17-oct-07	17,1875	0,52687276	0,78125	0,125	21,875	0,58600545	24,21875	0,55393321	
07-nov-07	12,5	0,49279928	1,5625	0,14433757	25,78125	1,43141289	30,46875	1,67487121	
05-dic-07	15,625	0,74418587	0,78125	0,125	34,375	0,59083366	43,75	1,81140375	
29-dic-07	28,125	0,86435678	0,78125	0,125	43,75	1,27071213	29,6875	1,5331094	
21-ene-08	24,21875	0,56210539	0	0	32,03125	0,71563142	29,6875	1,36084392	
15-feb-08	27,34375	0,44348092	0,78125	0,125	38,28125	0,98735165	30,46875	1,24783941	
05-mar-08	30,46875	0,56210539	0	0	33,59375	0,38369434	32,8125	1,12866099	
% Frondosas	No erizos	es	erizos	es	No erizos	es	erizos	es	
03-mar-07	0	0	0	0	1,5625	0,25	0	0	
03-abr-07	0	0	0	0	7,8125	0,59824236	0	0	
25-abr-07	0	0	0	0	3,125	0,20412415	0	0	
29-may-07	0	0	0	0	7,03125	0,42695628	0	0	
12-jun-07	0	0	0	0	8,59375	0,625	1,5625	0,14433757	
16-jul-07	0	0	0	0	7,8125	0,32274861	2,34375	0,23935678	
10-ago-07	0	0	0	0	7,8125	0,36435678	7,8125	0,34846171	
04-sep-07	1,5625	0,14433757	0	0	10,9375	0,47871355	10,9375	0,61435678	
25-sep-07	2,34375	0,26933757	0	0	16,40625	0,50688131	21,875	0,57274861	
17-oct-07	5,46875	0,44348092	0	0	17,1875	0,39433757	30,46875	0,66631306	
07-nov-07	3,125	0,28867513	1,5625	0,14433757	20,3125	0,69867651	32,8125	1,46611717	
05-dic-07	5,46875	0,32912415	0,78125	0,125	25	0,54015028	34,375	1,2748132	
29-dic-07	7,8125	0,52687276	0	0	15,625	0,37519137	31,25	0,86850826	
21-ene-08	12,5	0,46708618	0,78125	0,125	16,40625	0,23935678	23,4375	0,68439929	
15-feb-08	14,0625	0,34846171	0,78125	0,125	15,625	0,49279928	25,78125	1,04218799	
05-mar-08	15,625	0,55767754	0,78125	0,125	17,96875	0,51933757	21,09375	1,07071797	
% Costrosas	No erizos	es	erizos	es	No erizos	es	erizos	es	
03-mar-07	17,1875	0,99975181	18,75	1,3925088	56,25	2,15153381	61,71875	1,12631862	
03-abr-07	32,03125	0,71807033	28,90625	1,32908151	60,15625	2,52392398	64,84375	1,39074908	
25-abr-07	50,78125	1,73935678	55,46875	0,84072695	59,375	1,6844265	74,21875	1,10371355	
29-may-07	67,1875	0,94648472	75,78125	0,97533685	54,6875	2,22901948	74,21875	0,88339175	
12-jun-07	50,78125	1,69880929	40,625	1,90627633	65,625	1,57252919	69,53125	1,06926831	
16-jul-07	62,5	1,14422836	47,65625	0,82912415	69,53125	1,11392437	71,09375	0,90789234	
10-ago-07	64,84375	1,14945798	43,75	1,30085865	60,15625	0,74970489	49,21875	0,875	
04-sep-07	82,03125	0,42695628	35,9375	1,21182786	60,15625	1,29298169	45,3125	0,676302	
25-sep-07	70,3125	1,48721187	53,125	0,86891538	42,96875	0,56457643	32,03125	0,89085727	
17-oct-07	58,59375	0,88339175	50	1,17347598	45,3125	0,46708618	35,9375	0,46708618	
07-nov-07	53,125	0,75576131	42,96875	1,12313914	50,78125	1,51836856	30,46875	2,08954034	
05-dic-07	56,25	0,99649719	40,625	0,85391256	28,125	1,1553474	18,75	1,20848803	
29-dic-07	55,46875	0,74970489	48,4375	1,1154026	34,375	1,71343205	32,03125	1,66462296	
21-ene-08	58,59375	1,05544993	42,1875	1,11787329	42,96875	1,02392398	35,15625	0,65236152	
15-feb-08	65,625	1,07383259	46,09375	0,63108043	39,0625	0,81489401	32,03125	1,35278989	
05-mar-08	55,46875	0,74970489	41,40625	1,33162053	32,8125	0,32274861	35,15625	0,78050967	

Localidad 3								
estrato profundo					estrato somero			
% Cespitosas	No erizos	es	erizos	es	No erizos	es	erizos	es
03-mar-07	0	0	0	0	0	0	2,34375	0,23935678
03-abr-07	0	0	0	0	0	0	0	0
25-abr-07	0	0	0	0	13,28125	1,53280103	5,46875	0,23935678
29-may-07	0	0	0	0	13,28125	1,53280103	5,46875	0,23935678
12-jun-07	3,125	0,288675135	0	0	32,8125	1,11783133	10,9375	0,53867513
16-jul-07	3,125	0,204124145	0	0	16,40625	0,84301408	13,28125	1,17421138
10-ago-07	7,03125	0,562105389	0	0	23,4375	0,875	25	1,60397363
04-sep-07	13,28125	0,739356777	0	0	14,84375	0,64760507	32,03125	1,32493941
25-sep-07	17,96875	0,834992935	0	0	39,84375	0,86098007	45,3125	1,83675774
17-oct-07	15,625	0,74418587	0	0	32,8125	0,66631306	48,4375	0,86556197
07-nov-07	21,875	1,1000302	0	0	39,0625	0,88944817	44,53125	1,20886282
05-dic-07	16,40625	0,562105389	0	0	35,9375	0,83327701	46,09375	0,64760507
29-dic-07	18,75	0,666313059	0	0	38,28125	1,0330525	50,78125	0,71563142
21-ene-08	15,625	0,645497224	0	0	44,53125	1,47257749	50	0,84316511
15-feb-08	17,1875	0,62915287	0	0	32,8125	0,34846171	53,90625	0,91347557
05-mar-08	20,3125	0,676302003	0	0	46,875	0,55195628	51,5625	0,77918408
% Frondosas	no erizos	es	erizos	es	no erizos	es	erizos	es
03-mar-07	0	0	0	0	1,5625	0,25	1,5625	0,14433757
03-abr-07	0	0	0	0	3,90625	0,23935678	3,90625	0,48935678
25-abr-07	0	0	0	0	3,90625	0,375	27,34375	1,49603034
29-may-07	0	0	0	0	3,90625	0,72855339	27,34375	1,49603034
12-jun-07	2,34375	0,125	0	0	31,25	0,78867513	32,8125	1,86048183
16-jul-07	1,5625	0,144337567	0	0	35,9375	0,676302	57,8125	2,59425312
10-ago-07	2,34375	0,125	0	0	35,15625	0,47855339	38,28125	3,06871531
04-sep-07	3,90625	0,269337567	0	0	40,625	0,55767754	25,78125	1,3445444
25-sep-07	3,90625	0,383694344	0	0	32,8125	0,85144435	40,625	1,62304143
17-oct-07	4,6875	0,348461713	0	0	28,125	0,64222853	38,28125	1,40016477
07-nov-07	4,6875	0,364356777	0	0	36,71875	0,69579224	49,21875	1,1745058
05-dic-07	4,6875	0,348461713	0	0	19,53125	0,67695628	24,21875	1,87790178
29-dic-07	7,8125	0,439576435	0	0	20,3125	0,79369572	32,8125	1,11435678
21-ene-08	7,8125	0,439576435	0	0	25,78125	0,458914	43,75	0,75576131
15-feb-08	8,59375	0,269337567	0	0	33,59375	0,66506172	36,71875	0,92933895
05-mar-08	7,8125	0,364356777	0	0	34,375	0,55195628	41,40625	0,99410176
% Costrosas	no erizos	es	erizos	es	no erizos	es	erizos	es
03-mar-07	8,59375	0,383694344	12,5	0,47871355	39,0625	1,98745614	44,53125	1,375
03-abr-07	43,75	1,452833056	34,375	1,95655716	49,21875	1,28086885	35,9375	1,27381026
25-abr-07	51,5625	1,938357756	46,09375	1,54815406	50,78125	1,89341215	37,5	1,17933895
29-may-07	40,625	2,487727555	61,71875	0,875	59,375	1,06066017	35,15625	1,58282718
12-jun-07	46,09375	0,960073659	45,3125	1,22752328	17,1875	0,47871355	31,25	1,06109614
16-jul-07	41,40625	2,081164914	48,4375	0,94234449	17,96875	0,92694887	10,9375	0,39433757
10-ago-07	49,21875	0,758463091	43,75	1,09445053	21,09375	0,68844632	31,25	1,5897022
04-sep-07	50,78125	0,758463091	42,1875	2,46107219	20,3125	0,6403882	26,5625	0,8903882
25-sep-07	57,03125	1,987372436	39,84375	1,22124272	10,15625	0,56210539	2,34375	0,375
17-oct-07	46,875	1,462370303	42,1875	1,61374306	25	0,55195628	9,375	0,47871355
07-nov-07	39,84375	1,152281588	49,21875	1,10261826	9,375	0,75474498	3,125	0,28867513
05-dic-07	42,96875	1,861694782	28,125	1,48643528	29,6875	0,79924318	15,625	1,03055659
29-dic-07	42,1875	1,899169546	29,6875	1,42933895	30,46875	0,66506172	11,71875	0,884854
21-ene-08	37,5	1,108677891	41,40625	1,53600893	27,34375	0,66506172	5,46875	0,32912415
15-feb-08	35,9375	1,398923984	51,5625	1,14502661	21,09375	0,76933757	9,375	0,56210539
05-mar-08	53,90625	1,330530831	46,875	0,94234449	16,40625	1,04283168	6,25	0,25

- Tablas de datos de los porcentajes de los grupos morfológicos algales que aparecen en las 3 localidades a lo largo del experimento de repoblación con diferentes aportes de sedimentos.

Localidad 1								
sin sedimentos					con sedimentos			
% <i>Cespitosas</i>	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	3,90625	7,8125	0,32912415	0,82134077	3,125	7,03125	0,36435678	0,32912415
03-abr-07	16,40625	10,15625	1,17695628	0,92219448	12,5	18,75	1,08953346	0,81649658
25-abr-07	28,90625	38,28125	1,43731925	2,42695628	42,1875	19,53125	1,96649458	0,85172921
29-may-07	34,375	28,125	0,86891538	1,65875676	39,84375	21,875	1,31041435	1,51709564
12-jun-07	29,6875	42,1875	0,7309969	1,21307055	34,375	31,25	1,01768324	1,41173887
16-jul-07	37,5	46,09375	1,07274861	1,33188478	17,96875	25	0,83210678	1,32250042
10-ago-07	51,5625	46,09375	1,85974369	1,98151946	40,625	36,71875	0,94010422	2,28868667
04-sep-07	63,28125	35,9375	1,60108992	1,82758839	59,375	52,34375	0,95100948	2,30122118
25-sep-07	53,90625	25	1,12776064	1,19300047	46,09375	46,09375	1,23035945	1,24413796
17-oct-07	44,53125	33,59375	1,61098007	1,42442639	38,28125	28,90625	1,38349514	0,91506172
07-nov-07	39,0625	54,6875	1,83906686	1,16495829	54,6875	64,0625	1,13518076	1,99452367
05-dic-07	42,1875	60,15625	1,58771324	3,34915342	67,1875	46,875	2,31730366	1,20088027
29-dic-07	55,46875	57,03125	0,91506172	1,97591549	64,84375	38,28125	0,86161306	1,25902219
21-ene-08	66,40625	50	0,48935678	2,05005581	65,625	50,78125	0,86435678	0,91506172
15-feb-08	68,75	40,625	0,60355339	1,29925185	64,0625	46,875	0,67933895	0,79369572
05-mar-08	63,28125	38,28125	0,125	0,98737244	64,84375	42,96875	0,56210539	0,88339175
% <i>Frondosas</i>	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	0,78125	3,125	0,125	0,36435678	2,34375	2,34375	0,23935678	0,375
03-abr-07	6,25	10,15625	0,54006172	0,7653882	6,25	10,15625	0,28867513	0,65972577
25-abr-07	6,25	10,9375	0,46708618	0,83226694	8,59375	3,125	0,47855339	0,28867513
29-may-07	5,46875	37,5	0,55433895	1,66179964	20,3125	10,9375	0,89684569	0,5
12-jun-07	9,375	28,90625	0,35355339	1,26144573	18,75	15,625	1,02813174	0,8660254
16-jul-07	18,75	31,25	1,02813174	1,14956937	18,75	5,46875	1,26478432	0,52803191
10-ago-07	9,375	18,75	0,35355339	0,66631306	18,75	7,8125	1,14412281	0,61142375
04-sep-07	27,34375	24,21875	1,64228171	0,44348092	25,78125	9,375	0,56210539	0,8660254
25-sep-07	36,71875	20,3125	0,72282473	0,66631306	19,53125	25	0,23935678	1,1215197
17-oct-07	23,4375	11,71875	0,52687276	0,44348092	15,625	15,625	0,75474498	0,84316511
07-nov-07	21,09375	0,78125	1,78825063	0,125	5,46875	3,125	0,61757993	0,36435678
05-dic-07	18,287694	9,375	1,05377054	0,91786765	19,53125	17,1875	0,90566984	1,09021419
29-dic-07	32,8125	14,0625	0,62915287	0,52687276	28,125	10,15625	0,90019864	0,56210539
21-ene-08	22,65625	9,375	0,458914	0,49279928	21,09375	10,9375	0,73506452	0,4330127
15-feb-08	22,65625	12,5	0,43957643	0,80146217	25	12,5	0,46708618	0,47871355
05-mar-08	24,21875	10,15625	0,458914	0,51933757	21,875	11,71875	0,85355339	0,458914
% <i>Costrosas</i>	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	11,71875	10,15625	0,125	0,36435678	2,34375	8,59375	0,26933757	0,80182648
03-abr-07	10,9375	12,7604167	1,45710678	0,89085727	0	4,6875	0	0,75
25-abr-07	13,28125	0	1,96187623	0	0,78125	17,1875	0,125	1,58061827
29-may-07	19,53125	1,5625	1,6165789	0,25	0	7,03125	0	0,8080127
12-jun-07	17,96875	2,34375	0,96701801	0,23935678	3,90625	7,03125	0,38369434	0,56210539
16-jul-07	12,5	2,34375	0,75576131	0,23935678	7,03125	35,15625	0,31457643	0,63108043
10-ago-07	21,875	8,59375	0,79369572	0,60371355	13,28125	36,71875	0,56210539	1,9678289
04-sep-07	7,03125	10,15625	0,66367513	0,625	6,25	17,1875	0,28867513	0,55195628
25-sep-07	8,59375	10,9375	0,26933757	0,55393321	8,59375	17,1875	0,44348092	0,34846171
17-oct-07	10,15625	9,375	0,41367513	0,64549722	3,90625	14,0625	0,38369434	0,52687276
07-nov-07	4,6875	10,9375	0,36435678	0,56210539	0	0	0	0
05-dic-07	8,59375	10,15625	0,44774861	0,56210539	7,8125	6,25	0,55393321	0,70710678
29-dic-07	9,375	6,25	0,44774861	0,44348092	7,03125	7,03125	0,44348092	0,56210539
21-ene-08	5,46875	6,25	0,38369434	0,55393321	5,46875	7,8125	0,38369434	0,55393321
15-feb-08	5,46875	8,59375	0,38369434	0,51870058	7,03125	7,03125	0,375	0,56210539
05-mar-08	7,8125	8,59375	0,44348092	0,69774861	5,46875	7,8125	0,44348092	0,52687276

Localidad 2								
Sin sedimentos					Con sedimentos			
% Cespitosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	0,78125	0,78125	0,125	0,125	5,46875	3,125	0,44348092	0,28867513
03-abr-07	3,125	0	0,20412415	0	7,03125	3,90625	0,82912415	0,32912415
25-abr-07	1,5625	0	0,25	0	10,15625	3,90625	0,57129385	0,38369434
29-may-07	3,125	0	0,20412415	0	20,3125	5,46875	1,33109911	0,44348092
12-jun-07	7,03125	0	0,57129385	0	31,25	10,9375	0,36435678	0,5
16-jul-07	12,5	0	0,49279928	0	30,46875	15,625	0,38369434	0,84316511
10-ago-07	29,6875	10,9375	1,13518076	0,676302	31,25	17,1875	0,40824829	0,52687276
04-sep-07	30,46875	13,28125	0,90566984	0,66812983	27,34375	12,5	0,375	0,90019864
25-sep-07	43,75	15,625	0,78147441	0,84511904	35,15625	16,40625	0,56210539	0,63732505
17-oct-07	31,25	14,84375	0,69645774	0,44348092	38,28125	20,3125	0,7948511	0,74153272
07-nov-07	31,25	25	1,20088027	1,90540384	35,9375	15,625	1,06972715	1,08012345
05-dic-07	31,25	46,875	1,05591899	1,34631842	38,28125	33,59375	0,97712145	0,75846309
29-dic-07	43,75	29,6875	1,44902184	1,35479969	40,625	34,375	0,68957643	0,89361512
21-ene-08	40,625	21,09375	1,21650635	0,85996898	42,1875	26,5625	0,36435678	0,55393321
15-feb-08	46,875	21,875	1,12651316	1,10867789	46,875	30,46875	0,43957643	0,57129385
05-mar-08	50	16,40625	0,95024995	0,56210539	45,3125	35,15625	0,71259914	0,32912415
% Frondosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	0,78125	0,78125	0,125	0,125	3,125	0	0,39433757	0
03-abr-07	7,03125	0,78125	0,47324236	0,125	10,9375	2,34375	0,95742711	0,26933757
25-abr-07	3,125	0	0,20412415	0	14,0625	4,6875	0,71259914	0,36435678
29-may-07	7,03125	0	0,42695628	0	13,28125	5,46875	0,56210539	0,44348092
12-jun-07	10,15625	0	0,76933757	0	14,84375	8,59375	0,48935678	0,32912415
16-jul-07	10,15625	0	0,56210539	0	22,65625	9,375	0,69867651	0,28867513
10-ago-07	13,28125	2,34375	0,44348092	0,26933757	32,03125	9,375	1,125	0,40824829
04-sep-07	19,53125	2,34375	0,85371355	0,23935678	17,1875	7,03125	0,52687276	0,32912415
25-sep-07	32,8125	5,46875	0,63188131	0,44774861	14,0625	10,15625	0,36435678	0,44774861
17-oct-07	37,5	10,15625	0,67695628	0,38369434	15,625	13,28125	0,40824829	0,57129385
07-nov-07	43,75	9,375	1,69770751	0,46708618	14,0625	16,40625	0,55393321	0,56210539
05-dic-07	18,75	40,625	0,90649797	0,90846551	14,84375	14,0625	0,458914	0,67933895
29-dic-07	31,25	15,625	0,91438411	0,32931551	19,53125	14,0625	0,75846309	0,4330127
21-ene-08	34,375	5,46875	0,54006172	0,38369434	21,09375	19,53125	0,79599097	0,38369434
15-feb-08	34,375	7,03125	1,09150635	0,44348092	29,6875	11,71875	0,80195628	0,56457643
05-mar-08	34,375	4,6875	0,97569876	0,61435678	27,34375	12,5	0,625	0,25
% Ccostrosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	53,90625	64,0625	1,87133578	1,40651665	90,625	90,63	1,28643783	0,95742711
03-abr-07	55,46875	69,53125	2,81800047	1,0966726	91,40625	91,41	0,78147441	0,458914
25-abr-07	75	58,59375	1,84039144	0,94774861	87,5	87,50	0,7794185	0,84962137
29-may-07	70,3125	58,59375	1,94947487	1,16293635	79,6875	79,69	0,55393321	0,67933895
12-jun-07	75	60,15625	1,49303941	1,1487581	72,65625	72,66	0,26933757	0,48935678
16-jul-07	74,21875	66,40625	1,01077441	1,0110423	67,96875	67,97	0,32912415	0,90789234
10-ago-07	50	59,375	0,57274861	1,05195628	65,625	65,63	0,44348092	0,5
04-sep-07	44,53125	60,9375	0,78050967	1,18877402	69,53125	69,53	0,34846171	0,63108043
25-sep-07	23,4375	51,5625	0,39433757	1,06109614	62,5	62,50	0,56210539	0,68957643
17-oct-07	25	56,25	0,28867513	0,64549722	55,46875	55,47	0,36435678	0,51870058
07-nov-07	25	56,25	1,21662541	2,39128349	52,34375	52,34	0,91786765	1,01330409
05-dic-07	34,375	12,5	0,46409657	1,89973885	40,625	40,63	0,61142375	0,55393321
29-dic-07	21,875	44,53125	0,76531237	2,61274264	43,75	43,75	0,26933757	0,36435678
21-ene-08	21,875	56,25	0,66300474	1,01328076	46,875	46,88	0,32912415	0,36435678
15-feb-08	15,625	55,46875	0,64733883	1,52034506	51,5625	51,56	0,26933757	0,74153272
05-mar-08	15,625	52,34375	0,35355339	0,74970489	25,78125	50,00	0,26933757	0,55393321

Localidad 3								
Sin sedimentos					Con sedimentos			
% Cespitosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	2,34375	0	0,23935678	0	6,25	3,90625	0,43957643	0,38369434
03-abr-07	0	0	0	0	0,78125	3,90625	0,125	0,48935678
25-abr-07	10,15625	8,59375	1,17924764	0,59291017	7,8125	9,375	0,55393321	1,0687293
29-may-07	10,15625	8,59375	1,17924764	0,59291017	11,71875	19,53125	0,71951235	2,35806132
12-jun-07	26,5625	17,1875	0,53867513	1,11783133	24,21875	14,84375	1,125	1,7410254
16-jul-07	14,84375	14,84375	0,80433895	1,21288651	17,96875	5,46875	1,13078868	0,71807033
10-ago-07	23,4375	25	1,57148472	0,90748891	21,09375	24,21875	1,00430655	1,53440651
04-sep-07	35,15625	11,71875	1,24971975	0,72282473	26,5625	29,6875	0,25	1,00302275
25-sep-07	46,09375	39,0625	1,3666387	1,33109911	46,875	57,8125	0,79369572	2,05712643
17-oct-07	46,09375	35,15625	0,9007946	0,63108043	42,1875	60,15625	0,80195628	1,50749731
07-nov-07	41,40625	42,1875	1,12145902	0,97685196	42,96875	67,1875	0,84301408	0,97307443
05-dic-07	53,125	28,90625	0,61237244	0,86850965	45,3125	58,59375	0,6828377	0,91506172
29-dic-07	57,8125	31,25	0,76738869	0,98129523	53,90625	53,90625	0,26933757	1,09185802
21-ene-08	57,03125	37,5	0,75977328	1,55596933	53,90625	60,9375	0,82679575	0,99975181
15-feb-08	56,25	30,46875	0,46708618	0,7948511	53,90625	58,59375	0,375	1,4641458
05-mar-08	49,21875	49,21875	0,44774861	0,88339175	43,75	54,6875	0,6830127	1,39397429
% Frondosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	1,5625	1,5625	0,25	0,14433757	0	0	0	0
03-abr-07	5,46875	2,34375	0,48935678	0,23935678	0,78125	0,78125	0,125	0,125
25-abr-07	24,21875	7,03125	1,55645391	0,31457643	1,5625	7,03125	0,14433757	0,66506172
29-may-07	24,21875	7,03125	1,55645391	0,66812983	7,03125	13,28125	0,23935678	1,06851297
12-jun-07	54,6875	9,375	1,79560358	0,85355339	36,71875	28,125	0,96701801	1,10391256
16-jul-07	65,625	28,125	1,81129136	1,45926375	57,03125	26,5625	1,95597171	1,39549722
10-ago-07	60,15625	13,28125	2,5931125	0,9541562	52,34375	18,75	1,24971975	1,26760367
04-sep-07	57,8125	8,59375	1,18270959	0,71951235	56,25	13,28125	0,54006172	1,11050724
25-sep-07	41,40625	32,03125	1,10989009	1,36459569	37,5	10,9375	0,8660254	1,02985539
17-oct-07	44,53125	21,875	1,23240444	0,80998886	44,53125	14,84375	0,57912415	0,98735165
07-nov-07	51,5625	34,375	0,95742711	0,91287093	39,84375	11,71875	0,84301408	0,9007946
05-dic-07	30,46875	13,28125	1,2175257	1,33733236	30,46875	4,6875	0,38369434	0,45412415
29-dic-07	34,375	18,75	0,79369572	1,11435678	25,78125	5,46875	0,458914	0,52803191
21-ene-08	37,5	32,03125	0,57735027	0,63732505	30,46875	8,59375	0,44774861	0,71807033
15-feb-08	39,0625	31,25	0,5	1,09440067	28,90625	14,0625	0,64760507	0,93512105
05-mar-08	46,09375	29,6875	0,60371355	0,94234449	35,15625	19,53125	0,67695628	0,63732505
% Costrosas	No erizos	Erizos	es	es	No erizos	Erizos	es	es
03-mar-07	36,71875	46,875	1,91144666	1,45100948	22,65625	44,53125	1,08839411	1,02049722
03-abr-07	27,34375	57,8125	1,08839411	1,466285	25	35,15625	1,10867789	1,39074908
25-abr-07	25	63,28125	1,87291493	1,19983617	12,5	25	0,47871355	1,4490316
29-may-07	23,4375	71,09375	1,722098	0,92138935	14,0625	23,4375	0,47871355	1,21307055
12-jun-07	3,90625	44,53125	0,31457643	1,22523326	9,375	10,9375	0,57274861	0,94867243
16-jul-07	10,15625	18,75	0,458914	0,86237244	10,9375	28,125	0,79006172	1,66611795
10-ago-07	10,9375	41,40625	1,18145391	1,09669461	1,5625	47,65625	0,25	0,94428034
04-sep-07	3,125	43,75	0,5	1,03077641	4,6875	30,46875	0,75	0,71951235
25-sep-07	3,125	9,375	0,36435678	0,57274861	5,46875	14,0625	0,59291017	0,52687276
17-oct-07	9,375	25	0,36435678	0,66631306	8,59375	14,0625	0,48935678	0,45412415
07-nov-07	3,90625	8,59375	0,38369434	0,65972577	5,46875	9,375	0,56457643	0,68957643
05-dic-07	6,25	39,0625	0,55767754	1,27212224	17,96875	20,3125	0,44348092	0,75
29-dic-07	4,6875	37,5	0,36435678	1,18555895	14,0625	25	0,34846171	0,57274861
21-ene-08	4,6875	28,125	0,25	0,74418587	10,15625	21,09375	0,71807033	0,44348092
15-feb-08	3,90625	26,5625	0,38369434	0,94774861	10,15625	15,625	0,69579224	0,75
05-mar-08	3,90625	18,75	0,26933757	1,02349411	12,5	17,1875	0,55393321	1,20100948

ANEXO E

1. Asistencias a congresos, coloquios y encuentros científicos:

- Presentación del póster: “**Experiencias de reducción de las poblaciones de *Diadema antillarum* en la isla de Gran Canaria: regeneración de hábitats rocosos submareales**”. ISMS09, II Simposio Internacional de Ciencias del Mar, Vigo (España). Duración Simposio: del 27–30 Abril de 2009.
- Presentación del póster: “**The control programme of *Diadema antillarum* in the Canary Islands (Spain). First data in benthic structure**”. XV SIEBM, Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina. Instituto Do Mar, Institute of Marine Research, Funchal (Madeira), Portugal. Duración Simposio: del 9-13 de Septiembre de 2008.
- Presentación de la Comunicación Oral: “**Benthic invertebrates communities: relationship between structure and barren type of habitat**”. 43 EMBS, European Marine Biology Symposium. Universidad Dos Açores, Ponta Delgada (Portugal). Duración Simposio: del 8-12 de Septiembre de 2008.
- Presentación de la Comunicación Oral: “**Variabilidad espacio-temporal de las poblaciones del erizo de púas largas *Diadema antillarum* en Canarias**”. XIV SIEBM, Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina. Universitat de Barcelona. Duración Simposio: del 12-15 de Septiembre de 2006.

- Presentación del póster: **“Spatio-Temporal variability in a key herbivore, the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in the Eastern Atlantic”**. 7th International Temperate Reef Symposium. University of California, Santa Barbara, CA USA. Duración Simposio: del 26 de Junio al 1 de Julio de 2006.
- **Basic Course on Design and Analysis of Ecological Experiments**, Universidad de Dos Açores, Ponta Delgada. **Duración:** 13-23 Septiembre 2004.
- Presentación del póster: **“Análisis preliminar de la epifauna asociada a praderas de *Cymodocea Nodosa* (Ucria) Ascherson en Gran Canaria”**. XIII Simposio Ibérico de Estudios de Bentos Marino. Lugar de celebración: Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Año: 2004.
- Presentación del póster: **“Observación preliminar de las praderas de *Halophila decipiens* en el Archipiélago Canario”**. XIII Simposio Ibérico de Estudios de Bentos Marino. Lugar de celebración: Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Año: 2004.
- **Curso de Aptitud Pedagógica** (180 horas), Instituto de Ciencias de la Educación, Universidad Complutense de Madrid. Curso Académico 2003-2004.

- **Curso de Oceanografía Física, Química y Biológica.** (Facultad de Ciencias del Mar, U.L.P.G.C., 1999).
- **Curso de Ecosistemas Litorales Subacuáticos.** (Facultad de Ciencias del Mar, U.L.P.G.C, 1997). 30 horas teoría y práctica.
- **Curso de Estudios de Mamíferos Marinos.** (Facultad de Veterinaria, Universidad Complutense de Madrid, 11 y 12 de Mayo de 1996).

2. Publicaciones científicas:

- *AUTORES:* **Leonor Ortega-Borges**, Fernando Tuya and Ricardo J. Haroun.

TITULO: Does depth and sedimentation interact with sea urchins to affect algal assemblage patterns on Eastern Atlantic reefs?

REVISTA: Journal of Shellfish Research, Vol. 28, No 4, 1-9, 2009.

FECHA PUBLICACIÓN: 2009.

- *AUTORES:* **L. Ortega-Borges**, F. Tuya, R.J. Haroun.

TITULO: El erizo de mar *Diadema antillarum* Phillipi (1845) influye sobre la diversidad y composición de la comunidad de mega-invertebrados vágiles en fondos rocosos del Archipiélago Canario.

REVISTA: Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(2): 489-495, agosto de 2009, Chile.

FECHA PUBLICACIÓN: 2009.

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

- *AUTORES:* F. Tuya, **Ortega-Borges, L.**, Del Rosario-Pinilla, A.B, Haroun, R.J.
TITULO: Spatio-Temporal Variability in a key herbivore, the long-spined black sea urchin (*Diadema antillarum*, Echinodermata: Echinoidea), in the Eastern Atlantic.
REVISTA: Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 86: 791-797.
FECHA PUBLICACIÓN: 2006.

- *AUTORES:* F. Tuya, **L. Ortega-Borges**, P. Sanchez-Jerez , R.J. Haroun . *TITULO:* Effect of fishing pressure on the spatio-temporal variability of the parrotfish, *Sparisoma cretense* (Pisces: Scaridae), across the Canarian Archipelago (eastern Atlantic).
REVISTA: Fisheries Research 77: 24–33.
FECHA PUBLICACIÓN: 2006.



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
Departamento de Biología



Bioges

Biodiversity and Environmental
Management Centre