

Patrones de abundancia y talla de *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* y *Holothuria arguinensis* (Echinodermata: Holoturoidea) en la isla de Gran Canaria, Atlántico oriental

Abundance and size patterns of *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* and *Holothuria arguinensis*
(Echinodermata: Holoturoidea) off Gran Canaria Island, eastern Atlantic

Pablo G. Navarro^{1,2}, Sara García-Sanz² y Fernando Tuya²

¹Instituto Canario de Ciencias Marinas, Ctra. Taliarte s/n, Telde, 35200, Las Palmas, España. pgonnav@gmail.com

²BIOGES, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 35017, Las Palmas de Gran Canaria, España

Abstract.- The spatio-temporal abundance and size patterns of *Holothuria sanctori*, *H. mammata* and *H. arguinensis* were studied from February 2009 to January 2010, off Gran Canaria Island. *Holothuria sanctori* coloration patterns and the influence of bottom rugosity on holothurian abundances were also studied. *Holothuria sanctori* was the most abundant species with 1.13 ± 0.29 ind m⁻², followed by *H. mammata* with 0.16 ± 0.22 ind m⁻² and *H. arguinensis* with 0.04 ± 0.05 ind m⁻². *Holothuria arguinensis* showed the bigger sizes, with a mean length of 255.07 ± 55.49 mm, followed by *H. mammata* with 234.29 ± 45.10 mm and *H. sanctori* with 181.35 ± 29.15 mm. Only 9 <100 mm *H. sanctori* individuals were found throughout the study, and none of *H. mammata* or *H. arguinensis*. The abundance and size did not vary between annual seasons, except small punctual fluctuations. The 3 species showed consistent temporal abundance patterns among locations. *Holothuria sanctori* coloration is related with the size of individuals. Bottom rugosity influences the abundance of holothurians, having maximum abundances of *H. sanctori* on medium rugosity bottoms and of *H. mammata* and *H. arguinensis* on high rugosity areas. This study represents a clear advance in our knowledge of the class Holothuroidea in Canary Islands, and highlights some aspects which structure holothurian populations in rocky bottoms.

Key words: Rugosity, sea cucumber, beche de mer, Canary Islands, Atlantic Ocean

Resumen.- Se estudiaron los patrones espacio-temporales de abundancia y talla de *Holothuria sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* desde febrero de 2009 a enero de 2010 en la isla de Gran Canaria. Se estudió también si la coloración de *H. sanctori* variaba con la talla de los individuos y si la rugosidad del sustrato influía sobre la abundancia de holoturias en el mismo. *Holothuria sanctori* fue la especie más abundante con $1,13 \pm 0,29$ ind m⁻², seguida de *H. mammata* con $0,16 \pm 0,22$ ind m⁻² y de *H. arguinensis* con $0,04 \pm 0,05$ ind m⁻². La especie que presentó mayor talla fue *H. arguinensis*, con una talla media de $255,07 \pm 55,49$ mm seguida de *H. mammata* con $234,29 \pm 45,10$ mm y de *H. sanctori* con $181,35 \pm 29,15$ mm. Solo se encontraron 9 individuos <100 mm de *H. sanctori* y ninguno de *H. mammata* o *H. arguinensis*. La abundancia y la estructura de tallas no variaron entre estaciones anuales, salvo pequeñas fluctuaciones puntuales. Entre localidades, las 3 especies presentaron patrones de abundancia temporales consistentes. La coloración de *H. sanctori* está relacionada con la talla de los individuos. La rugosidad del sustrato influye en la abundancia de holoturias, observándose las máximas abundancias de *H. sanctori* con rugosidades medias del sustrato y de *H. mammata* y *H. arguinensis* con altas. Este trabajo es un avance en el conocimiento de la clase Holothuroidea en Canarias principalmente sobre los aspectos que estructuran las poblaciones de holoturias en fondos rocosos.

Palabras clave: Rugosidad, holoturia, pepino de mar, Islas Canarias, océano Atlántico

INTRODUCCIÓN

Las holoturias o pepinos de mar son equinodermos de la clase Holothuroidea que, desde el punto de vista ecológico, desempeñan un papel fundamental en las comunidades bentónicas, al actuar como recicladores de nutrientes y agentes de bioturbación (Bakus 1973, Barnes 1977, Uthicke & Klumpp 1998, Uthicke 1999, 2001),

permitiendo el movimiento y oxigenación de los suelos y evitando la estratificación de los fondos (Bakus 1973, Richmond & Martínez 1993). Su participación en estos procesos los convierte en organismos indispensables para el funcionamiento de los ecosistemas marinos.

Su distribución en el sustrato depende de muchos factores, algunos de los cuales son: i) profundidad, existiendo poblaciones desde zonas costeras y charcos intermareales a profundidades abisales, donde representan casi el 90% de la biomasa total (Pawson 1970, Belyaev 1972, Hendler *et al.* 1995, Hadel *et al.* 1999); ii) temperatura (Pérez-Ruzafa 1984), variando las abundancias entre zonas tropicales, templadas y polares; iii) salinidad (Hyman 1955, Pérez-Ruzafa 1984), encontrando holoturias en desembocaduras de ríos y zonas intermareales con cambios radicales de salinidad; iv) luz (Pérez-Ruzafa 1984), ya que la mayoría de holoturoideos tienen fototropismo negativo, esto es, permanecen ocultos o semi-ocultos en grietas o cuevas durante el día y poseen una marcada actividad nocturna; v) rugosidad y complejidad del sustrato (Rooker *et al.* 1997), en principio, zonas rocosas con mayor rugosidad del sustrato albergan abundancias mayores de organismos; y/o vi) alimento (Pérez-Ruzafa 1984), zonas con mayor disponibilidad de materia orgánica presentan mayores densidades que otras con baja disponibilidad (Yingst 1982, Sibuet 1984).

La distribución espacial de las holoturias no es constante durante el año, manifestando diferencias en las abundancias entre estaciones, meses o incluso días

(Zhou & Shirley 1996). Existen ejemplos de cambios en las abundancias inter-estacionales de especies de holoturia, como *Parastichopus californicus* (Woodby *et al.* 1993) o *Cumumaria frondosa* en Alaska (Zhou & Shirley 1996). Algunos de estos cambios pueden ser producto de estrategias reproductivas, cambios en la disponibilidad de alimento, condiciones ambientales o al propio ciclo vital de la especie, existiendo especies que migran a otras profundidades o hábitats en algún periodo de su vida (Conand 1993).

En Canarias, existen principalmente 3 hábitats submareales someros donde se encuentran holoturias: i) rocas con macroalgas; ii) rocas desprovistas de cualquier tipo de cobertura vegetal, causados principalmente por la acción de alimentación del erizo *Diadema africanum*; y iii) praderas constituidas por la fanerógama marina *Cymodocea nodosa* en zonas arenosas. Las especies de holoturia más comunes que se pueden encontrar en estos hábitats son: *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823), *Holothuria mammata* (Panning, 1939) y *Holothuria arguinensis* (Khoeler et Vaney, 1906), aunque en las islas occidentales también suele aparecer *Euapta lappa* (J. Mueller, 1850), una especie de afinidad más tropical. En Canarias, también se ha descrito *H. dakarensis* (Panning,

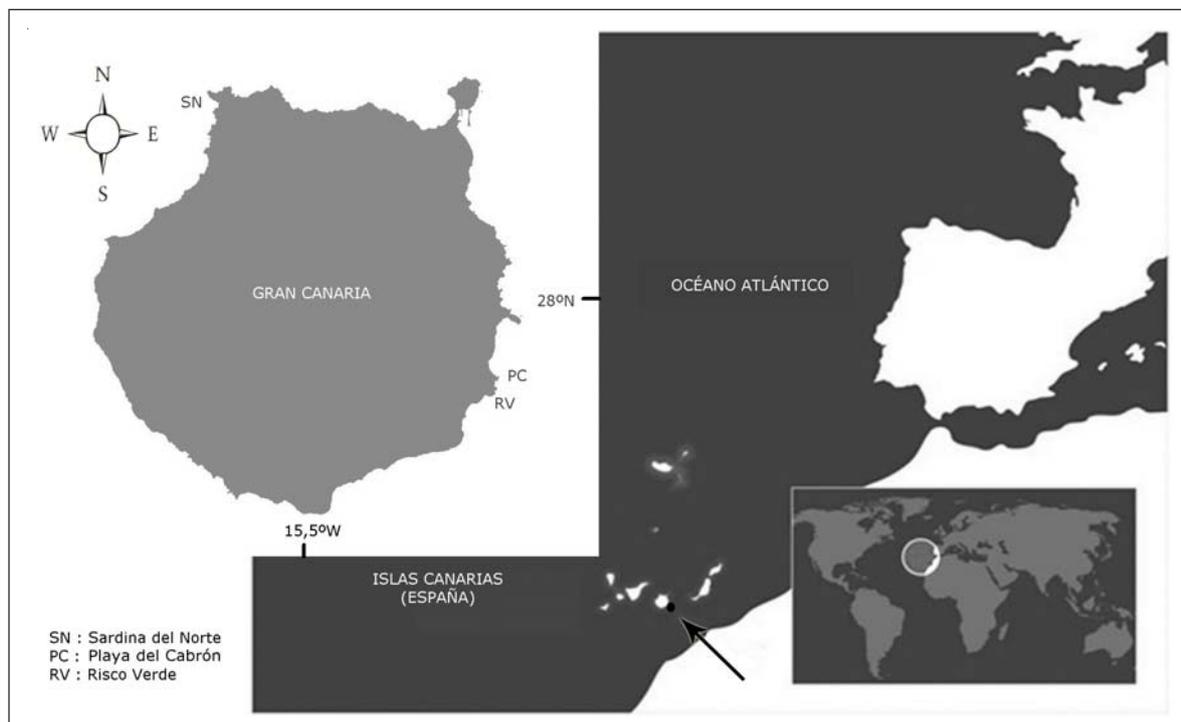


Figura. 1. Mapa de localización del área de estudio en el Atlántico oriental (derecha) y localidades muestreadas en la isla de Gran Canaria (izquierda) / Location of the study area in the eastern Atlantic (right) and study sites in Gran Canaria Island (left)

1939, Pérez-Ruzafa *et al.* 1992) y su diferenciación de *H. mammata* resulta complicada a simple vista (Borrero-Pérez *et al.* 2009, 2010).

A pesar de ser un grupo de especies relativamente abundantes y presentes en casi todas las costas de Canarias, existen muy pocos estudios sobre la biología o ecología de las holoturias en esta región. Pérez-Ruzafa (1984), publicó un estudio taxonómico, ecológico y biogeográfico de las especies presentes en Canarias y Pérez-Ruzafa & Marcos (1987) publicaron el comportamiento de algunas de ellas en la isla de Tenerife. Tuya *et al.* (2006), estudiaron las abundancias de holoturias en varios hábitats de las islas de Gran Canaria y Tenerife. Sin embargo, actualmente no hay antecedentes de estudios en los patrones espacio-temporales de abundancia y talla de holoturias en el archipiélago Canario a través de un determinado periodo de tiempo. Los objetivos de este trabajo fueron conocer patrones de variabilidad espacio-temporal en la abundancia y estructura de tallas de las holoturias que habitan en fondos rocosos someros vegetados de la isla de Gran Canaria, y determinar si existe una relación entre la rugosidad y la abundancia de holoturias y una relación entre los patrones de coloración de la especie *H. sanctori* con la talla.

MATERIALES Y MÉTODOS

LOCALIDADES DE ESTUDIO

El estudio se realizó entre febrero de 2009 y enero de 2010 en la isla de Gran Canaria, Archipiélago Canario, España (28°N, Atlántico oriental, Fig. 1). Se seleccionaron 3 localidades de sustrato rocoso vegetado con macroalgas en distintas zonas de la isla. Las localidades seleccionadas fueron: Playa del Cabrón (PC) (27°52'14.84"N; 15°23'2.31"W), Risco Verde (RV) (27°51'25.16"N; 15°23'15.90"W), y Sardina del Norte (SN) (28°9'9.87"N; 15°41'53.18"W) (Fig. 1). Las profundidades estuvieron comprendidas entre los 3 y los 10 m, aproximadamente.

Los fondos muestreados en la isla de Gran Canaria son fondos rocosos volcánicos que forman un cinturón a lo largo de la línea de costa hasta yuxtaponerse con fondos arenosos. Están formados por lenguas de basalto que se introducen el mar generando fondos abruptos y rugosos, pero mayormente carentes de bloques.

DISEÑO MUESTRAL

Para identificar los patrones de variación temporal de las holoturias en la isla de Gran Canaria se muestrearon las 3

localidades en invierno, primavera, verano y otoño. En cada estación anual se realizaron 3 muestreos aleatorios, manteniendo una cierta equidistancia entre meses para evitar que los 3 muestreos se concentraran en una ventana temporal reducida, y siempre coincidiendo en el periodo lunar comprendido entre cuarto menguante y cuarto creciente; *i.e.*, las fases lunares con menos amplitud mareal, con el fin de eliminar la variabilidad que pudiera estar asociada a los cambios entre fases lunares.

Debido al carácter nocturno de estas especies en Canarias y al comportamiento críptico de algunas de ellas durante el día (Hammond 1982), todos los muestreos se realizaron durante la noche, con ayuda de focos submarinos (Tuya *et al.* 2006). Para cuantificar la abundancia de cada especie se utilizó una modificación del método de círculo de muestreo empleado por Toral & Martínez (2004) en las Islas Galápagos. Una pareja de buceadores realizó $n = 4$ círculos de muestreo de 2 m de radio (12,5 m²) al azar, en cada localidad; *i.e.*, 50 m² muestreados por localidad y por mes. Para cada círculo, se utilizó una cuerda lastrada en ambos extremos; un buceador sostenía el final de la cuerda, nadando en círculo, anotando la abundancia y talla de las holoturias encontradas dentro del mismo. Además, se realizó una búsqueda exhaustiva de holoturias juveniles bajo las rocas o en grietas dentro del círculo. Los círculos de muestreo se espaciaron de 10 a 20 m entre sí. En todo el estudio, se muestrearon un total de 1.800 m² de sustrato rocoso.

ESTRUCTURA DE TALLAS

La talla de las holoturias se midió *in situ*, sin manipular a los animales, utilizando una cinta métrica flexible para medir el largo total del individuo en mm (distancia de boca al ano). Este método conlleva un pequeño estimado de error, ya que los pepinos de mar en el momento de la medición pueden estirarse o contraerse, pero disminuye la manipulación y consiguiente estrés de los mismos a la hora de su medida.

COLORACIÓN

La coloración en *H. mammata* y *H. arguinensis* no es muy variable: dorso y vientre marrón violáceo oscuro con pies claros en *H. mammata* y dorso marrón oscuro con vientre marrón claro o amarillento en *H. arguinensis*. *Holothuria sanctori*, sin embargo, presenta una coloración muy variable, desde marrón muy oscuro a marrón claro, pasando por marrón oscuro con anillos blanquecinos alrededor de las papilas dorsales, o marrón

claro con anillos marrón oscuro y coloraciones donde el blanco predomina sobre el marrón.

Se elaboró una escala de coloración en *H. sanctori* de 3 niveles: i) marrón (M), tegumento completamente marrón, sin manchas blancas alrededor de las papilas; ii) marrón y blanca (M/B), tegumento principalmente marrón, pero con menos del 50% de su cuerpo cubierto de manchas blancas alrededor de las papilas; y iii) blanca (B), tegumento cubierto por más del 50% de manchas blancas alrededor de las papilas que confiere una coloración casi blanca al individuo.

RUGOSIDAD DEL SUSTRATO

Se calculó el índice de rugosidad utilizando una modificación de la técnica de 'cadena y cinta' (Talbot & Goldman 1972, Risk 1972, Luckhurst & Luckhurst 1978, Kingsford & Battershill 1998), usando una cadena y una cinta métrica de 2 m de longitud. La cadena se colocó siguiendo el contorno de las rocas y grietas y se midió después la longitud de la cadena desde el punto central hasta el extremo de la cadena con la cinta métrica. La relación entre la longitud de la cadena extendida y encogida se utilizó como índice de rugosidad (IR). Tomando 5 medidas de IR se calculó el índice de rugosidad medio (IRM) de cada círculo. Para el análisis del IRM se utilizaron los datos directos, pero para facilitar su representación gráfica y obtener figuras más claras, se definieron una serie de categorías de IRM: <0,1; 0,11-0,2; 0,21-0,3; 0,31-0,4; 0,41-0,50; 0,51-0,60; 0,61-0,70; >0,70. Los valores pequeños se corresponden con rugosidades altas y los valores altos corresponden a rugosidades del sustrato bajas.

ANÁLISIS DE DATOS

Para evaluar el efecto de la temporalidad (*i.e.*, estacionalidad) sobre los patrones de abundancia, a lo largo del año se realizó un análisis de la varianza por permutaciones de 3 factores, para cada una de las 3 especies, que incluyó: 1) 'Localidad', factor aleatorio (3 niveles correspondientes a las localidades de PC, RV y SN); 2) 'Estación', factor fijo y ortogonal respecto a 'Localidad' (4 niveles, correspondientes a las 4 estaciones climáticas anuales: invierno, primavera, verano y otoño) y 3) 'Mes', factor aleatorio y anidado dentro de 'Estación' (3 niveles, correspondientes a los 3 muestreos dentro de cada estación). Se chequeó la homogeneidad de varianzas con el test de Levene. Los datos de abundancia de las 3 especies fueron transformados a raíz cuadrada para

conseguir homogeneidad de varianzas. El número de permutaciones para todos los análisis fue de 4999.

Para evaluar el efecto de la temporalidad (*i.e.*, estacionalidad) sobre la estructura de tallas de cada especie se obtuvo una tabla de contingencia 2 x N que incluyó las proporciones de individuos de las distintas tallas para cada estación anual. El factor 'estación' tenía 4 categorías (invierno, primavera, verano y otoño) y se constató su significancia mediante un test Chi cuadrado (χ^2), seleccionando sólo las clases de talla más abundantes de cada especie.

Para estudiar la relación entre la talla y la coloración de *H. sanctori* se ejecutaron tablas de contingencia 2 x N. El factor 'talla' fue categorizado en rangos, seleccionado aquellas con más abundancia: 91-120; 121-150; 151-180; 181-210; 211-240 mm. El factor 'coloración' tenía 3 categorías: Marrón; Marrón/Blanco; Blanco. Para analizar si existían diferencias significativas entre la talla y la coloración se realizó un test de Chi cuadrado (χ^2). Los valores correspondientes a las diferentes localidades se agregaron con el fin de obtener resultados más robustos.

Para evaluar la influencia de la rugosidad del sustrato sobre la abundancia de holoturias se ajustaron los datos de abundancia de cada especie con el Índice de Rugosidad Medio (IRM) mediante una regresión no lineal tipo Weibull para *H. sanctori* y una regresión lineal simple para *H. mammata* y *H. arguinensis*. Las regresiones se ajustaron con aquellos modelos que proporcionaron una mejor bondad de ajuste (parsimonia).

RESULTADOS

PATRONES DE ABUNDANCIA

De las 2.383 holoturias muestreadas, 2.032 fueron *H. sanctori* (85,30%), 280 *H. mammata* (11,70%) y 71 *H. arguinensis* (3%). *Holothuria sanctori* fue la especie más abundante con $1,13 \pm 0,29$ ind m⁻² (media \pm DE), seguida de *H. mammata* con $0,16 \pm 0,22$ ind m⁻² y de *H. arguinensis* con $0,04 \pm 0,05$ ind m⁻². Las máximas densidades medias por mes, para *H. sanctori*, fueron $1,74 \pm 0,23$ ind m⁻² y un total de 261 ejemplares, mientras que las mínimas fueron de $0,70 \pm 0,52$ ind m⁻² y 105 ejemplares (Tabla 1). Para *H. mammata*, la densidad media mensual estuvo comprendida entre $0,29 \pm 0,45$ ind m⁻² (n = 44) y $0,05 \pm 0,09$ ind m⁻² (N = 8) (Tabla 1). Para *H. arguinensis*, la densidad media mensual fluctuó entre $0,12 \pm 0,20$ ind m⁻² (N = 18) y $0,01 \pm 0,02$ ind m⁻² (N = 2) (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancias totales y densidades medias de 3 especies de holoturias en la isla de Gran Canaria / Total abundances and mean densities of 3 sea cucumber species off Gran Canaria Island

Especie	Localidad		feb-2009	mar	abr	may	jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene-2010	Total
<i>Holothuria sanctori</i>	PC	Nº total ind	59	58	45	81	33	63	88	32	32	18	33	5	547
		Ind m ⁻²	1,18	1,16	0,90	1,62	0,66	1,26	1,76	0,64	0,64	0,36	0,66	0,10	0,91
	RV	Nº total ind	44	50	34	100	61	83	56	56	56	76	103	48	767
		Ind m ⁻²	0,88	1,00	0,68	2,00	1,22	1,66	1,12	1,12	1,12	1,52	2,06	0,96	1,28
	SN	Nº total ind	53	52	49	80	66	58	81	44	62	71	50	52	718
		Ind m ⁻²	1,06	1,04	0,98	1,60	1,32	1,16	1,62	0,88	1,24	1,42	1,00	1,04	1,20
	Totales	Nº total ind	156	160	128	261	160	204	225	132	150	165	186	105	2032
		Ind m ⁻²	1,04	1,07	0,85	1,74	1,07	1,36	1,50	0,88	1,00	1,10	1,24	0,70	1,13
		DE	0,15	0,08	0,16	0,23	0,36	0,26	0,34	0,24	0,32	0,64	0,73	0,52	0,19
<i>Holothuria mammata</i>	PC	Nº total ind	13	15	21	18	41	31	20	9	7	31	8	32	246
		Ind m ⁻²	0,26	0,30	0,42	0,36	0,82	0,62	0,40	0,18	0,14	0,62	0,16	0,64	0,41
	RV	Nº total ind	0	4	2	1	3	4	7	3	2	1	0	7	34,00
		Ind m ⁻²	0,00	0,08	0,04	0,02	0,06	0,08	0,14	0,06	0,04	0,02	0,00	0,14	0,06
	SN	Nº total ind	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
		Ind m ⁻²	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Totales	Nº total ind	13	19	23	19	44	35	27	12	9	32	8	39	280,00
		Ind m ⁻²	0,09	0,13	0,15	0,13	0,29	0,23	0,18	0,08	0,06	0,21	0,05	0,26	0,16
		DE	0,15	0,16	0,23	0,20	0,46	0,34	0,20	0,09	0,07	0,35	0,09	0,34	0,22
<i>Holothuria arguinensis</i>	PC	Nº total ind	18	8	2	6	4	2	4	2	5	5	2	0	58
		Ind m ⁻²	0,36	0,16	0,04	0,12	0,08	0,04	0,08	0,04	0,10	0,10	0,04	0,00	0,10
	RV	Nº total ind	0	3	2	0	1	2	1	1	0	0	1	2	13
		Ind m ⁻²	0,00	0,06	0,04	0,00	0,02	0,04	0,02	0,02	0,00	0,00	0,02	0,04	0,02
	SN	Nº total ind	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Ind m ⁻²	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Totales	Nº total ind	18	11	4	6	5	4	5	3	5	5	3	2	71
		Ind m ⁻²	0,12	0,07	0,03	0,04	0,03	0,03	0,03	0,02	0,03	0,03	0,02	0,01	0,04
		DE	0,21	0,08	0,02	0,07	0,04	0,02	0,04	0,02	0,06	0,06	0,02	0,02	0,05

Tabla 2. Resultados del ANDEVA de 3 vías contrastando el efecto de los factores 'Estación', 'Localidad' y 'Mes' sobre la abundancia de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* / Results of 3-way ANOVA testing the effects of 'Season', 'Location' and 'Month' factors over the abundances of *H. sanctori*, *H. mammata* and *H. arguinensis*

Factores	gl	<i>Holothuria sanctori</i>				<i>Holothuria mammata</i>				<i>Holothuria arguinensis</i>			
		Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P	Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P	Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P
Estación	3	10,031	3,3438	0,75555	0,676	4,7426	1,5809	1,9158	0,1302	0,45176	0,15059	1,579	0,1982
Localidad	2	18,893	9,4463	7,5107	0,0054	115,97	57,986	98,84	0,0002	16,829	8,4146	13,733	0,0002
Mes(Estación)	8	30,032	3,754	2,9848	0,0304	5,4373	0,67966	1,1585	0,3808	3,1921	0,39902	0,65123	0,7578
Estación x Localidad	6	14,018	2,3363	1,8576	0,1614	2,7103	0,45171	0,76997	0,5988	0,5063	8,44E-02	0,13772	0,9936
Mes(Estación) x Localidad	16	20,123	1,2577	0,69403	0,7916	9,3866	0,58666	1,9644	0,0208	9,8034	0,61271	2,8562	0,0016
Residual	108	195,71	1,8122			32,253	0,29864			23,168	0,21452		

Se muestrearon un total de 851 holoturias en la localidad Playa del Cabrón (PC), 814 en Risco Verde (RV) y 718 en Sardina del Norte (SN). Las densidades medias entre localidades presentaron diferencias significativas para las 3 especies (Tabla 2; ANDEVA: 'Localidad', $P < 0,01$ para las 3 especies). En *H. sanctori*, la densidad media fue $0,91 \pm 0,50$ ind m^{-2} ($N = 547$) en PC, $1,28 \pm 0,44$ ind m^{-2} ($N = 767$) en RV y $1,20 \pm 0,25$ ind m^{-2} ($N = 718$) en SN ($F = 7,5107$; $P = 0,0054$; Fig. 2a). Para *H. mammata*, la densidad media fue $0,41 \pm 0,22$ ind m^{-2} ($N = 246$) en PC y $0,06 \pm 0,05$ ind m^{-2} ($N = 34$) en RV ($F = 98,84$; $P = 0,0002$; Fig. 2b). Para *H. arguinensis*, la densidad media fue $0,10 \pm 0,09$ ind m^{-2} ($N = 58$) en PC y $0,02 \pm 0,02$ ind m^{-2} ($N = 13$) en RV ($F = 13,733$; $P = 0,0002$; Fig. 2c). En SN no se registró ningún individuo de *H. mammata* ni de *H. arguinensis*.

Para *H. sanctori*, se observó un aumento aparente, aunque no significativo (ANDEVA, $F = 0,755$, $P = 0,676$ Tabla 2), para la densidad media de individuos, durante primavera y verano (Fig. 2a). Para *H. mammata*, este ligero aumento se produjo en verano (ANDEVA, $F = 1,916$, $P = 0,130$; Tabla 2), mientras que en otoño e invierno sus densidades medias permanecieron constantes (Fig. 2b). *H. arguinensis* no presentó diferencias significativas en la densidad media a lo largo del año (ANDEVA, $F = 1,579$, $P = 0,198$; Fig. 2c; Tabla 2). Las 3 especies presentaron patrones de abundancia temporales consistentes entre localidades (ANDEVA, $F = 1,8576$, $P = 0,1614$; $F = 0,76997$, $P = 0,5988$; $F = 0,13772$, $P = 0,9936$, para *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis*, respectivamente; Tabla 2).

Tabla 3. Tallas medias, mínimas y máximas (mm) de 3 especies de holoturias en la isla de Gran Canaria / Mean, minimum and maximum sizes (mm) of 3 sea cucumber species off Gran Canaria Island

Especie	Localidad	Nº total	Talla mínima	Talla máxima	Talla media	DE
<i>H. sanctori</i>	PC	547	110	240	171,86	24,51
	RV	767	110	300	194,12	26,24
	SN	718	30	260	174,94	30,51
	Total	2032	30	300	181,35	29,16
<i>H. mammata</i>	PC	246	100	350	234,84	44,66
	RV	34	120	330	230,29	48,65
	SN	0	0	0	0,00	0,00
	Total	280	100	350	234,29	45,10
<i>H. arguinensis</i>	PC	58	120	370	255,17	55,64
	RV	13	140	330	254,62	57,10
	SN	0	0	0	0,00	0,00
	Total	71	120	370	255,07	55,49

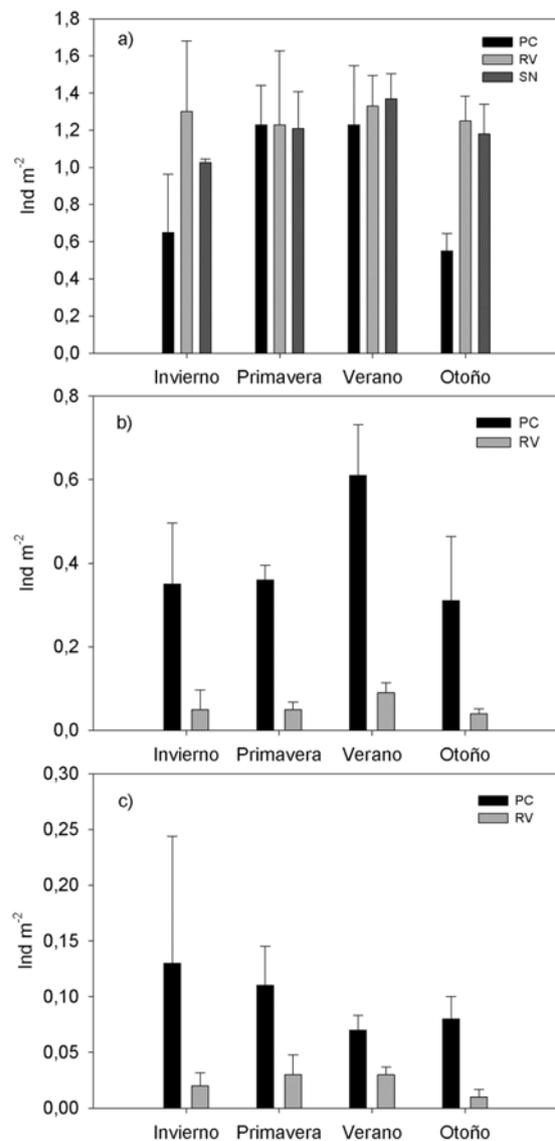


Figura 2. Densidades medias. a) *Holothuria sanctori*, b) *H. mammata* y c) *H. arguinensis* por localidad y estación. Las barras de error representan el error estándar de la media / Mean density. a) *Holothuria sanctori*, b) *H. mammata* and c) *H. arguinensis* by location and season. Error bars are standard errors of means

ESTRUCTURA DE TALLAS

La especie que presentó mayor talla fue *H. arguinensis*, con una talla media de $255,07 \pm 55,49$ mm ($N = 71$) y una talla máxima de 370 mm. La talla media de *H. mammata* fue de $234,29 \pm 45,10$ mm ($N = 280$), con una talla máxima de 350 mm. Finalmente, la talla media de *H. sanctori* fue la menor, con $181,35 \pm 29,15$ mm ($N = 2.032$) y una talla máxima de 300 mm (Tabla 3). A lo largo del estudio, sólo se

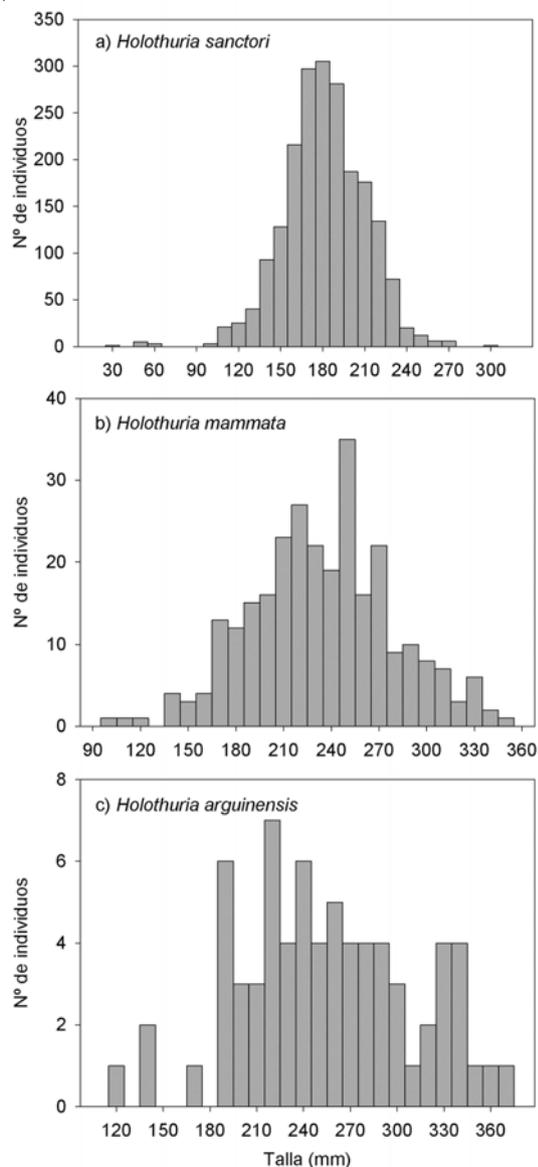


Figura 3. Distribución de clases tallas. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* y c) *H. arguinensis* (en mm) en la isla de Gran Canaria (datos agrupados para las 4 estaciones anuales) / Size-class distribution. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* and c) *H. arguinensis* (in mm) off Gran Canaria Island (pooled data for the 4 annual seasons)

encontraron 9 individuos <100 mm de *H. sanctori* (1 de 30 mm, 5 de 50 mm y 3 de 60 mm), en la localidad de SN (Fig. 3a). No se encontraron ejemplares <100 mm de *H. mammata* ni de *H. arguinensis* (Figs. 3b y 3c).

La estructura de tallas fluctuó entre estaciones anuales para *H. sanctori* ($\chi^2 = 54,296$; $P = 0,004$; $gl = 30$), siendo las tallas comprendidas entre 160 y 190 mm las más abundantes en primavera y verano (Fig. 4a). *Holothuria*

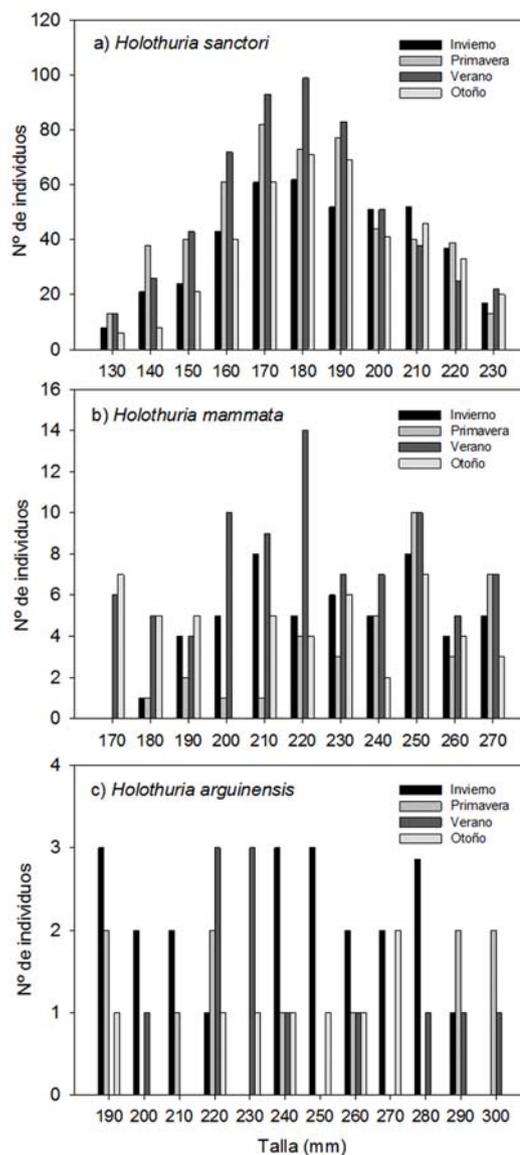


Figura 4. Estructura de tallas. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* y c) *H. arguinensis* para cada estación anual (datos agrupados para las 3 localidades) / Size structure. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* and c) *H. arguinensis* for each annual season (pooled data for the 3 locations)

mammata, a pesar de no mostrar diferencias significativas entre estaciones ($\chi^2 = 41,209$; $P = 0,083$; $gl = 30$), sí presentó más individuos de tallas comprendidas entre 200-220 mm y 250 mm en verano que en el resto de estaciones (Fig. 4b). *Holothuria arguinensis* no mostró diferencias estacionales ($\chi^2 = 34,161$; $P = 0,412$; $gl = 33$), siendo las tallas 190 mm, 220-250 mm y 280 mm las más abundantes (Fig.4c).

Tabla 4. Frecuencias y porcentajes de coloración de *Holothuria sanctori* por localidad / Coloration patterns frequency of *Holothuria sanctori* by location

Coloración	PC		RV		SN		Totales	
	Frecuencia	%	Frecuencia	%	Frecuencia	%	Frecuencia	%
M	197	36,0	315	41,1	285	39,7	797	39,2
B	113	20,7	147	19,2	148	20,6	408	20,1
M/B	237	43,3	305	39,8	285	39,7	827	40,7
Total	547	100	767	100	718	100	2.032	100

COLORACIÓN EN *H. SANCTORI*

Se registraron 797 (39,2%) ejemplares con coloración marrón (M), 408 (20,1%) blancos (B) y 827(40,7%) marrón/blanco (M/B). En las 3 localidades muestreadas hubo una proporción similar de individuos M y M/B, pero siempre un menor número de B, cercano a la mitad (Tabla 4, Fig. 5). Se detectó una conexión entre la coloración de *H. sanctori* y el tamaño de la misma ($\chi^2=20,221 P=0,010$, $gl=8$). La proporción de individuos B disminuyó al aumentar la talla.

RUGOSIDAD DEL SUSTRATO

El índice de rugosidad medio (IRM) de la isla de Gran Canaria estuvo comprendido entre 0,08 y 0,63 (Fig. 6), con una media de $0,31 \pm 0,12$ ($N=2.384$). Se obtuvo una relación significativa entre la rugosidad del sustrato y la abundancia de *H. sanctori*. Cuando la rugosidad del

sustrato fue alta ($< 0,1$), *H. sanctori* fue poco abundante. Con rugosidades bajas ($> 0,5$), en cambio, las abundancias fueron más altas, pero es con rugosidades medias (0,1-0,5) cuando se observaron las máximas abundancias de esta especie (Fig. 6a). *Holothuria mammata* y *H. arguinensis* presentaron una relación lineal significativa entre la abundancia y el IRM. La abundancia máxima de individuos de ambas especies se observó en rugosidades altas y a medida que la rugosidad del sustrato era menor, disminuyó también el número de individuos presentes (Fig. 6b).

DISCUSIÓN

PATRONES DE ABUNDANCIA

En general, no se observaron diferencias significativas en la abundancia de holoturias entre estaciones a lo largo del año. Las pequeñas diferencias en las abundancias de *H. sanctori* entre primavera/verano y otoño/invierno observadas en este estudio pueden ser debido a estrategias reproductivas, ya que el valor máximo del Índice Gonadal de esta especie se da entre mayo y agosto (Navarro *et al.* 2012). Algunas especies tienden a concentrarse y agregarse en periodos reproductivos para poder incrementar el éxito de la fertilización de gametos durante el desove (Gutt & Piepenburg 1991, Tyler *et al.* 1992, Mercier *et al.* 2000a, b), como ocurre con *Holothuria whitmaei* en las costas australianas (Shiell 2005) o con *Parastichopus californicus* en Alaska (Zhou & Shirley 1996, Cameron & Frankenboner 1986). Para *H. mammata* y *H. arguinensis*, estas diferencias de abundancia podrían seguir el mismo patrón que para *H. sanctori* y estar relacionadas con la época de máxima maduración sexual de la especie; sin embargo, es necesario estudiar el ciclo reproductivo de estas especies para poder confirmar esta suposición. Otro factor que podría estar originando estas pequeñas fluctuaciones en las densidades de *H. sanctori*,

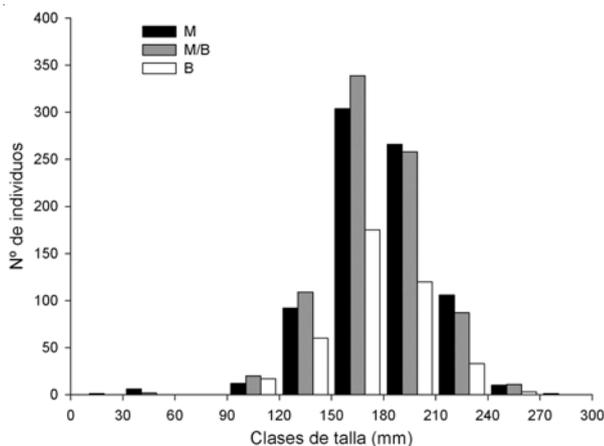


Figura 5. Distribución de los patrones de coloración de *Holothuria sanctori* en función de las clases de talla. M= marrón, M/B= marrón con blanco y B= blanco / *Holothuria sanctori* coloration pattern distribution according to size-classes. M= brown, M/B= brown/white and B= white

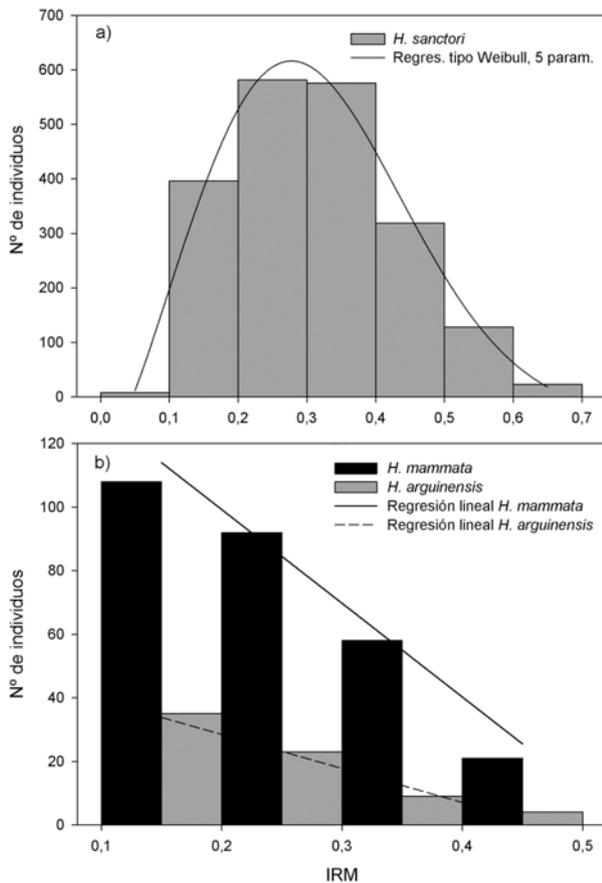


Figura 6. Abundancia. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* y *H. arguinensis* frente al Índice de Rugosidad Medio (IRM) del sustrato. a) la línea continua representa una regresión no lineal tipo Weibull ($R^2= 0,9955$, $P = 0,0090$); b) las líneas continua y discontinua representan regresiones lineales ($R^2= 0,9728$, $P = 0,0137$ y $R^2= 0,9690$, $P = 0,0156$) para *H. mammata* y *H. arguinensis*, respectivamente / Abundance. a) *H. sanctori*, b) *H. mammata* and c) *H. arguinensis* over Mean Rugosity Index (IRM). a) the solid line represents a Weibull-type non-linear regression ($R^2= 0.9955$, $P = 0.0090$); b) the solid and dotted lines represent a linear regression ($R^2= 0.9728$, $P = 0.0137$ and $R^2= 0.9690$, $P = 0.0156$) for *H. mammata* and *H. arguinensis*, respectively

durante determinadas estaciones del año, es la disponibilidad de alimento. Según Wiedemeyer (1992), la actividad de las holoturias está fuertemente influida por la abundancia o escasez de recursos alimenticios. De esta manera, sedimentos que contengan poca materia orgánica estimularían que los individuos recorran distancias mayores para ocupar sedimentos con contenidos orgánicos más altos.

Las bajas densidades observadas para *H. mammata* y *H. arguinensis* a lo largo del estudio pueden haber estado acentuadas por el reducido tamaño de la unidad de

muestreo. Debido a las diferencias de abundancia entre especies, la aplicación de un único método de muestreo multi-específico para las 3 especies puede haber subestimado el tamaño real de las poblaciones de estas 2 especies.

La identificación de *H. mammata* y *H. dakarensis* es muy complicada, incluso analizando sus espículas (Borrero-Pérez *et al.* 2009), por lo que puede que alguno de los individuos analizados e identificados como *H. mammata* sea realmente *H. dakarensis*. Para ello, se está llevando a cabo un estudio de genética de las especies de holoturia de Canarias que pueda arrojar luz en la identificación de estas 2 especies.

ESTRUCTURA DE TALLAS

La estructura de tallas de *H. sanctori* fluctuó entre estaciones, siendo las tallas más frecuentes las comprendidas entre 160 y 190 mm para primavera y verano. *Holothuria mammata*, presentó pequeñas diferencias estacionales, siendo el verano cuando aparecieron un mayor número de individuos con tallas entre 200 y 250 mm. *Holothuria arguinensis* no presentó diferencias estacionales a lo largo del año, probablemente debido al bajo número de especímenes encontrados.

Durante el estudio, se encontraron tan sólo 9 ejemplares de *H. sanctori* < 100 mm. Estos individuos se localizaron debajo de grandes piedras y en cavidades casi inaccesibles para los buceadores. Este hecho pone de manifiesto el marcado carácter críptico de los primeros estadios de las especies de holoturias en fondos someros de Canarias. De hecho, a nivel mundial sólo existen unas pocas publicaciones sobre individuos juveniles con observaciones *in situ* (Young & Chia, 1982, Tiensoongrasmee & Pontjoprawiro 1988, Cameron & Frankboner 1989, Daud *et al.* 1993, Muliani 1993, Wiedemeyer 1994, Hamel & Mercier 1996, Ramofafia *et al.* 1997, Mercier *et al.* 2000a, Purcell *et al.* 2002, Purcell 2004), ya que la mayoría de las observaciones proceden de individuos cultivados en instalaciones de acuicultura.

Tampoco hay que descartar migraciones entre hábitats de estadios juvenil a adulto (James *et al.* 1994, Lokani *et al.* 1995), ya que esto ocurre en otras especies, *e.g.*, *Holothuria scabra*, cuyos juveniles viven en las hojas de fanerógamas marinas y migran posteriormente a zonas de arena como adultos (Mercier *et al.* 2000a). El conocimiento de los patrones de distribución de estas primeras fases de vida resulta imprescindible para una adecuada gestión de poblaciones adultas.

COLORACIÓN DE *H. SANCTORI*

El cambio de coloración es un proceso que se ha descrito en otras especies de holoturias, como *Isostichopus fuscus* en Galápagos, cuyos individuos tienen variaciones de color dependiendo del color del sustrato sobre el que habitan (Sonnenholzner 1997). Los juveniles de *Holothuria fuscogilva* en Kiribati (Purcell & Tekanene 2006), en Maldivas (Reichenbach 1999) y en Fiji (Gentle 1979), presentan un patrón de coloración completamente distinto al de adultos. La razón principal la atribuyen al efecto de camuflaje, que puede proporcionarles la coloración amarilla y negra en su hábitat de juvenil, que después va cambiando a medida que van creciendo y ocupando otros hábitats.

El color de *H. sanctori* parece estar relacionado con la talla de los individuos. El cambio progresivo de coloración de blanco a marrón de algunos ejemplares a medida que el individuo crece puede ser debido a razones de camuflaje debido a su carácter marcadamente críptico.

RUGOSIDAD DEL SUSTRATO

La rugosidad o complejidad del sustrato es uno de los factores que normalmente limitan la abundancia de holoturias y, en general, de muchos otros invertebrados y vertebrados marinos (Rooker *et al.* 1997, Entrambasaguas 2008). En el caso del hábitat de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* en Canarias, al predominar los sustratos rocosos volcánicos, la complejidad del hábitat puede llegar a ser muy alta y por tanto alcanzar valores de rugosidad media elevados (0,05). *Holothuria sanctori*, en Gran Canaria, sigue una función gaussiana, con pocos individuos a altas y bajas rugosidades y muchos individuos a rugosidades medias. Una de las razones de este comportamiento es la tendencia de esta especie a refugiarse en las horas diurnas. En zonas con poca rugosidad, al no haber huecos o grietas donde refugiarse, estarían más expuestos a posibles depredadores, al igual que ocurre con otros equinodermos (Entrambasaguas *et al.* 2008). Altas rugosidades, por otra parte, suponen sustratos con desplomes y marcada verticalidad, lo que limita enormemente su movimiento y búsqueda diaria de alimento. Es probable que las rugosidades del sustrato rocoso favorezcan la abundancia de esta especie de holoturia en la isla de Gran Canaria, excepto en el caso de sustratos de marcada verticalidad. En *H. mammata* y *H. arguinensis*, la relación entre la abundancia y la rugosidad del sustrato es lineal, existiendo muchos individuos a rugosidades altas y pocos individuos si el sustrato es menos rugoso. Esta relación positiva de la abundancia

de estas 2 especies con la rugosidad del sustrato coincide con los resultados obtenidos por Mendes *et al.* (2006) en su estudio con *Holothuria grisea* en Brasil, donde la abundancia de individuos presentaba una relación lineal directa frente al IRM. Esto respalda la idea de que cuanto más rugoso sea el sustrato, más refugios habrá y más holoturias podrá albergar, hecho que es común en otras especies de equinodermos (Entrambasaguas *et al.* 2008).

Este estudio representa la primera contribución al conocimiento de los patrones de abundancia y talla de 3 especies de holoturia del Atlántico oriental, hasta ahora muy poco estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la ayuda de todos los buceadores que colaboraron en la recogida de datos durante las inmersiones nocturnas, especialmente a Juan Martínez, Diogo Tavares, Jon Vilches, Raúl Bordón y Emanuel. FT agradece en apoyo económico del Ministerio de Economía y Competitividad de España a través del programa 'Ramón y Cajal'. SG-S agradece el apoyo económico, a través de la beca de doctorado, del Cabildo de Gran Canaria.

LITERATURA CITADA

- Bakus JG. 1973.** The biology and ecology of tropical holothurians. In: OA Jones & R Edeans (eds). Biology and geology of Coral Reefs 2: 326-367. Academic Press, New York.
- Barnes RD. 1977.** Zoología de los invertebrados, 826 pp. Editorial Interamericana, México.
- Belyaev GM. 1972.** Hadal bottom fauna of the World Ocean, 199 pp. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Borrero-Pérez G, A Pérez-Ruzafa A, C Marcos & M González-Wangüemert. 2009.** The taxonomic status of some Atlanto-Mediterranean species in the subgenus *Holothuria* (Echinodermata: Holothuroidea: Holothuriidae) based on molecular evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157(1): 51-69.
- Borrero-Pérez G, J Gómez-Zurita, M González-Wangüemert, C Marcos & A Pérez-Ruzafa. 2010.** Molecular systematics of the genus *Holothuria* in the Mediterranean and Northeastern Atlantic and a molecular clock for the diversification of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(2): 899-906.
- Cameron JL & PV Fankboner. 1986.** Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproduction periodicity and spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 64: 168-175.

- Cameron JL & PV Fankboner. 1989.** Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observations on the ecology of development, recruitment and the juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 127: 43-67.
- Conand C. 1993.** Ecology and reproductive biology of *Stichopus variegatus*, an Indo-Pacific coral reef sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea). *Bulletin of Marine Science* 52: 970-981.
- Daud R, AM Tangko, A Mansyur & A Sudradjat. 1993.** Polyculture of sea cucumber, *Holothuria scabra* and seaweed, *Eucheuma* sp. in Sopura Bay, Kolaka Regency, Southeast Sulawesi. In: Sudradjat A (ed). *Prosiding Seminar Hasil Penelitian Perikanan Budidaya Pantai*, 16-19 July 1993, Maros, pp. 95-98.
- Entrambasaguas L, A Pérez-Ruzafa, JA García-Charton, B Stobart & JJ Bacallado. 2008.** Abundance, spatial distribution and habitat relationships of echinoderms in the Cabo Verde Archipelago (eastern Atlantic). *Marine and Freshwater Research* 59(6): 477-488.
- Gentle MT. 1979.** The fisheries biology of beche-de mer. *South Pacific Bulletin* 29: 25-27.
- Gutt J & D Piepenburg. 1991.** Dense aggregations of three deep-sea holothurians in the southern Weddell Sea, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 68: 277-285.
- Hadel FV, AMV Monteiro, ASF Ditadi, CG Tiago & LR Tommasi. 1999.** Invertebrados marinhos: Echinodermata. In: Joly CA & CEM Bicudo (eds). *Biodiversidade do Estado de São Paulo. Brasil: síntese ao conhecimento ao final do século XX*, 3: 5-10. FAPESP, Sao Paulo. <http://www.spc.int/DigitalLibrary/Doc/FAME/InfoBull/BDM/23/BDM23_05_Mendes.pdf>
- Hamel JF & A Mercier. 1996.** Early development, settlement, growth and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 253-271.
- Hammond LS. 1982.** Patterns of feeding and activity in deposit feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bulletin of Marine Science* 32(2): 549-571.
- Hendler G, JE Miller, DL Pawson & PM Kier. 1995.** Sea stars, sea urchins and allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean, 392 pp. Smithsonian Institution Books, Washington.
- Hyman LH. 1955.** Class Holothuroidea. In: Hyman LH (ed). *The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria* 4: 120-144. McGraw-Hill, New York.
- James DB, AD Gandhi, N Palaniswamy & JX Rodrigo. 1994.** Hatchery techniques and culture of the sea cucumber *Holothuria scabra*. *CMFRI Bulletin* 48: 120-126.
- Kingsford M & C Battershill. 1998.** Studying marine temperate environments: a handbook for ecologists, 336 pp. Canterbury University Press, Christchurch.
- Lokani P, P Polon & R Lari. 1995.** Fisheries and management of Bêche-de-mer fisheries in Western Province of Papua New Guinea. *SPC Inshore Fisheries Management / Bp5*. 1: 276-275.
- Luckhurst BE & K Luckhurst. 1978.** Analysis of the influence of the substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* 49: 317-323.
- Mendes FM, AWC Marenzi & M Di Domenico. 2006.** Population patterns and seasonal observations on density and distribution of *Holothuria grisea* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Santa Catarina Coast, Brazil. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* 23: 5-10.
- Mercier A, SC Battaglene & JF Hamel. 2000a.** Periodic movement, recruitment and size related distribution of the sea cucumber *Holothuria scabra* in the Solomon Islands. *Marine Biology* 440: 81-100.
- Mercier A, SC Battaglene & JF Hamel 2000b.** Settlement preferences and early migration of the tropical sea cucumber *Holothuria scabra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 89-110.
- Muliani. 1993.** Effect of different supplemental feeds and stocking densities on the growth rate and survival of sea cucumber, *Holothuria scabra* in Tallo River mouth, south Sulawesi. *Journal Penelitian Budidaya Pantai* 9: 15-22.
- Navarro PG, S García-Sanz & F Tuya. 2012.** Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]. *Scientia Marina* 76: 741-752.
- Pawson DL. 1970.** The marine fauna of New Zealand: Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). Department of Scientific and Industrial Research. New Zealand Oceanographic Institute 52: 7-79.
- Pérez-Ruzafa A. 1984.** Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura, Universidad de La Laguna, La Laguna, Tenerife.
- Pérez-Ruzafa A & C Marcos. 1987.** Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. *Anales de Biología* 12: 79-89.
- Pérez-Ruzafa A, C Marcos & JJ Bacallado. 1992.** Holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) de las islas Canarias. I. Consideraciones generales y Orden Aspidochirotida. *Revista Academia Canaria de la Ciencia* IV: 139-162.
- Purcell SW. 2004.** Criteria for release strategies and evaluating the restocking of sea cucumbers. In: Lovatelli A, C Conand, S Purcell, S Uthicke, J-F Hamel & A Mercier (eds). *Advances in sea cucumber aquaculture and management*, pp. 181-191. FAO, Rome.
- Purcell SW & M Tekanene. 2006.** Ontogenetic changes in colouration and morphology of white teatfish, *Holothuria fuscogilva*, juveniles in Kiribati. *SPC Bêche-de-mer Information Bulletin* 23: 29-31.

- Purcell SW, D Gardiner & J Bell. 2002.** Developing optimal strategies for restocking sand fish: A collaborative project in New Caledonia. SPC Bêche-de-mer Information Bulletin 16: 2-4.
- Ramofafia C, PT Foyle & JD Bell. 1997.** Growth of juvenile *Actinopyga mauritiana* (Holothuroidea) in captivity. Aquaculture 152: 119-128.
- Reichenbach N. 1999.** Ecology and fishery biology of *Holothuria fuscogilva* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Maldives. Bulletin of Marine Science 64: 103-113.
- Richmond R & PC Martínez. 1993.** Sea cucumber fisheries in the Galápagos Islands: Biological aspects, impacts and concerns. The World Conservation Union, IUCN, Technical Report: 1-22.
- Risk MJ. 1972.** Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. Atoll Research Bulletin 153: 1-6.
- Rooker JR, QR Dokken, CV Pattengill & GJ Holt. 1997.** Fish assemblages on artificial and natural reefs in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, USA. Coral Reefs 15: 83-92.
- Shiell G. 2005.** Spatial distribution and temporal shifts in the biology of *Holothuria whitmaei* Bell Ningaloo Reef, Western Australia. PhD thesis, La Trobe University, Wodonga. <http://www.spc.int/DigitalLibrary/Doc/FAME/InfoBull/BDM/26/BDM26_35_Shiell.pdf>
- Sibuet M. 1984.** Quantitative distribution of echinoderms (Holothuroidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) in relation to organic matter in the sediment, in deep sea basins of the Atlantic Ocean. Proceedings 5th International Echinoderm Conference 1: 99-108.
- Sonnenholzner J. 1997.** A brief survey of the commercial sea cucumber *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875) of the Galapagos Islands, Ecuador. SPC Beche-de-mer Information Bulletin 9: 12-15.
- Talbot FH & B Goldman. 1972.** A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes of One Tree Island, Great Barrier Reef system. In: Proceedings of the Symposium on Corals and Coral Reefs, Marine Biological Association of India, Cochin, pp. 245-444.
- Tiensongrusmee B & S Pontjoprawiro. 1988.** Sea cucumber culture: Potential and prospects, 22 pp. United Nations Development Programme, Executing Agency, Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Yakarta.
- 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.
- Tyler PA, CM Young, DSM Billett & LA Giles. 1992.** Pairing behaviour, reproduction and diet in the deep-sea holothurian genus *Paroriza* (Holothuroidea: Synallactidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 72: 463-472.
- Uthicke S. 1999.** Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronotus*, two sediment feeding holothurians, at Lizard Island, Great Barrier Reef. Bulletin of Marine Science 64: 129-141.
- Uthicke S. 2001.** Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 265: 153-170.
- Uthicke S & DW Klump. 1998.** Microbenthos community production in sediments of a near shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians. Marine Ecology Progress Series 169: 1-11.
- Wiedemeyer WL. 1992.** Feeding behaviour of two tropical holothurians *Holothuria (Metriatyla) scabra* (Jäger, 1833) and *H. (Halodeima) atra* (Jäger, 1833), from Okinawa, Japan. In: Richmond RH (ed). Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam 2: 854-860.
- Wiedemeyer WL. 1994.** Biology of small juveniles of the tropical holothurian *Actinopyga echinites*: Growth, mortality and habitat preferences. Marine Biology 120: 81-93.
- Woodby DA, GH Kruse & RC Larson. 1993.** A conservative application of a surplus production model to the sea cucumber fishery in southeast Alaska. In: Kruse GH, Eggers DM, RJ Marasco & C Pautzke (eds). Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations, Alaska Sea Grant College Program Report 93-02: 191-202. University of Alaska, Fairbanks.
- Yingst JY. 1982.** Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), anepibenthic deposit-feeding holothurian. Estuarine, Coastal and Shelf Science 14: 119-134.
- Young CM & FS Chia. 1982.** Factors controlling spatial distribution of the sea cucumber *Psolus chitonoides*: Settling and post settling behaviour. Marine Biology 69: 195-205.
- Zhou S & TC Shirley. 1996.** Habitat and depth distribution of the red sea cucumber *Parastichopus californicus* in a Southeast Alaska bay. Alaska Fishery Research Bulletin 3(2): 123-131.

Recibido el 4 de julio de 2012 y aceptado el 15 de mayo de 2013

Editor: Claudia Bustos D.