

VIERAEA	Vol. 33	367-383	Santa Cruz de Tenerife, diciembre 2005	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Estado de las poblaciones de *Diadema antillarum*  
(Echinoidea: Diadematidae) y del recubrimiento de  
macroalgas en las Reservas Marinas de Canarias:  
patrones de distribución espacial**

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ, SABRINA CLEMENTE, ALBERTO BRITO, JESÚS M.  
FALCÓN, NAYRA GARCÍA & JACINTO BARQUÍN

*Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Facultad de  
Biología, Universidad de La Laguna, Avenida Francisco Sánchez s/n  
38206 La Laguna, Tenerife, islas Canarias. jocarher@ull.es*

HERNÁNDEZ, J. C., S. CLEMENTE, A. BRITO, J. M. FALCÓN, N. GARCÍA & J. BARQUÍN (2005).  
Status of *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal  
cover in the Marine Protected Areas from the Canary Islands: spatial distributional  
patterns. *VIERAEA* 33: 367-383.

**ABSTRACT:** In order to determine the actual status of sublittoral rocky benthic communities in the Marine Protected Areas from the Canary Islands, we surveyed the black long-spined sea urchin (*Diadema antillarum*) populations and the non-crustose macroalgal cover, as indicators of their conservational status. Analysing the data obtained, along with certain characteristics which are peculiar to each MPA and other considerations about management and design, we conclude that they have a different conservational status. Mar de Las Calmas has the highest conservational level, followed by La Palma. La Graciosa has dense populations of *D. antillarum* and low macroalgal cover and consequently the lowest conservational status. Moreover, we have detected different spatial distributional patterns of the sea urchin populations and macroalgal cover throughout each MPA.

**Key words:** Canary Islands, Marine Protected Areas, *Diadema antillarum*, non-crustose macroalgae, conservational status, spatial distributional patterns.

**RESUMEN:** Para determinar el estado actual de las comunidades bentónicas de los fondos rocosos sublitorales iluminados en las tres reservas marinas de Canarias, se muestrearon las poblaciones de *Diadema antillarum* y el recubrimiento de macroalgas no costrosas, como indicadores del nivel de conservación de las mismas. El análisis de las variables tomadas, junto con las características particulares de cada reserva y otras consideraciones sobre su diseño y manejo, permite concluir que existe un grado de conservación diferente entre las mismas. La reserva del mar de Las Calmas es la que presenta

un estatus de conservación superior, seguida por la de La Palma. La Graciosa tiene densas poblaciones de erizos y bajos recubrimientos de macroalgas, y por lo tanto peor estado de conservación. Además, en cada una de las reservas se han detectado diferentes patrones de distribución espacial de las poblaciones de erizos y de los recubrimientos de macroalgas.

Palabras claves: islas Canarias, reservas marinas, *Diadema antillarum*, macroalgas no costrosas, estado de conservación, patrones espaciales de distribución.

## INTRODUCCIÓN

El ramoneo de los herbívoros es un factor determinante de la estructura y organización de los ecosistemas marinos (ver revisión en Vadas 1985). Muchos investigadores han comprobado el importante papel que juegan los equinoideos como controladores de la estructura de las comunidades epibentónicas, por encima incluso de otros herbívoros, gracias a la efectividad de la linterna de Aristóteles (Lawrence, 1975; Lawrence & Sammarco, 1982; Verlaque & Nédélec, 1983; Verlaque, 1984; Carpenter, 1986; Frantzis, *et al.*, 1988; McClanahan & Shafir, 1990; Vadas & Elner, 1992; Sala, 1997). Además, otros factores como su talla y capacidad de movimiento le son favorables para realizar un intenso ramoneo (Luckens, 1974; Dayton, 1975; Dayton *et al.*, 1977). Las preferencias alimenticias varían entre las diferentes especies de equinoideos, lo que produce efectos diferentes sobre las comunidades bentónicas y determina la proporción de las especies presa (Vadas, 1977; Lubchenco, 1978; ver revisión en Lawrence & Sammarco, 1982). Por otro lado, los equinoideos se encuentran con frecuencia en altas densidades poblacionales (Moore, 1966; Lawrence, 1975), pueden vivir durante varios años (Ebert, 1975) y presentar altas tasas de alimentación, a la vez que pueden persistir con escasos recursos alimenticios (Lawrence, 1975; Levitan, 1991).

La consecuencia de su intenso ramoneo es la transformación de extensas superficies del litoral en zonas dominadas por algas coralíneas costrosas y algunos invertebrados sésiles, conocidas internacionalmente como “urchin barrens” o “barren grounds” (Lawrence, 1975; Mann, 1982; Himmelman & Lavergne, 1985; Vadas & Elner, 1992) o localmente como “blanquizales” en Canarias y Madeira. Estas formaciones han sido descrito en costas templadas (Mann, 1977; Scheibling & Stephenson, 1984; Miller, 1985; Estes & Palmisiano, 1974; Duggins, 1989; McShane & Naylor, 1991; Vadas & Elner, 1992; Andrew, 1993), subtropicales (Aguilera *et al.*, 1994; Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b) y tropicales (Ogden *et al.*, 1973; Sammarco, 1982; Hay, 1984; John *et al.*, 1992; McClanahan *et al.*, 2000).

En las islas Canarias, los blanquizales están generados por tres especies de erizos: *Paracentrotus lividus* (de Lamarck, 1816), *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) y *Diadema antillarum* (Philippi) (obs. pers.). Sin embargo, son los generados por esta última los que están ampliamente extendidos a lo largo del Archipiélago (Aguilera *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004b) y alcanzan profundidades de hasta 50 m (obs. pers.). Las densidades de *Diadema antillarum* están correlacionadas negativamente con la turbulencia del agua y positivamente con la profundidad (Alves *et al.*, 2001), deduciéndose que los blanquizales deben ser más frecuentes y densos en zonas aplaceradas.

Son muchos los factores implicados en la expansión de las poblaciones de los erizos, entre ellos la sobrepesca de sus depredadores naturales, como se ha constatado para diversos erizos en diferentes latitudes (Sala & Zabala, 1996; Pinnegar *et al.*, 2000; McClanahan *et al.*, 2000; Tuya *et al.*, 2004b), pero también otros factores como el reclutamiento, la topografía y complejidad del sustrato y eventos oceanográficos particulares son muy importantes (ver revisión en Pinnegar *et al.*, 2000).

Debido al control del esfuerzo pesquero que se realiza en las reservas marinas, éstas podrían actuar como controladoras naturales de las poblaciones de erizos, en cuanto favorecen la recuperación de las poblaciones de depredadores e indirectamente la restauración de las comunidades algales, siendo una buena herramienta ecológica para recuperación de las comunidades bentónicas (Babcock *et al.*, 1999; McClanahan *et al.*, 1999; McClanahan, 2000; Shears & Babcock, 2002; Tuya *et al.*, 2004b). Además, la cobertura algal constituye un buen indicador del estado de conservación de los fondos (Piazzi *et al.*, 2002).

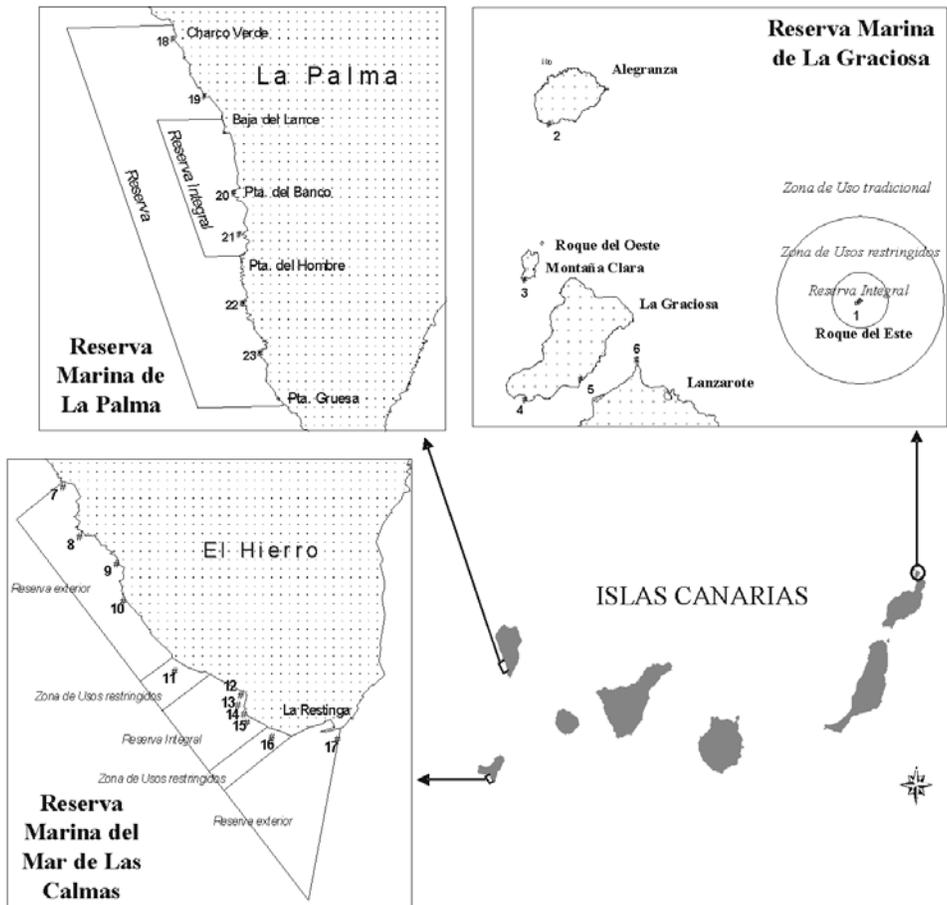
En este trabajo, nos hemos planteado valorar el estado de conservación de las comunidades bentónicas de los fondos rocosos en las reservas Marinas de Canarias, combinando el estudio del recubrimiento de macroalgas con el de las poblaciones del herbívoro clave *D. antillarum* (densidad, talla, biomasa). De esta forma, se pretende dar a conocer el estado actual de conservación de cada reserva y realizar comparaciones entre ellas. Para ello hemos empleado un método estandarizado que permitirá comparaciones futuras para valorar la eficiencia de las reservas marinas en el control de las poblaciones del erizo.

Los objetivos concretos del presente trabajo son: 1º. Comparar el estado de conservación de las tres reservas en base a los parámetros mencionados. 2º. Conocer el estado de las poblaciones de *D. antillarum* y de las comunidades de macroalgas a lo largo de cada una de las reservas estudiadas (variación entre localidades y entre niveles de profundidad).

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se ha llevado a cabo en las tres reservas marinas que existen actualmente en las islas Canarias: “La Graciosa e Islotes del Norte de Lanzarote”, “Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas” e “Isla de La Palma”. A lo largo de este trabajo nos referiremos a las mismas con la siguiente terminología: “La Graciosa”, “Mar de Las Calmas” y “La Palma”. La Graciosa fue creada en 1995 con una extensión de 70.700 ha, que comprende aguas exteriores cuya gestión compete a la Administración General del Estado y aguas interiores regidas por la Comunidad Autónoma. Mar de Las Calmas fue creada en 1996 con una extensión de 750 ha y también comprende aguas exteriores e interiores. La Palma fue establecida en 2001 con una superficie de 3719 ha y está ubicada en su totalidad en aguas exteriores.

Los muestreos se realizaron para La Graciosa en septiembre-octubre de 2001 en un total de 6 localidades: Roque del Este (sotavento), Punta La Mareta, Cuevas Coloradas, Montaña Amarilla, Caleta del Sebo y Punta Fariones. En el mar de Las Calmas se muestreó en octubre de 2001 en un total de 11 localidades: Punta Lajas del Lance, Tecorón, Cueva del Diablo, Punta Las Lapillas, Punta Las Cañas, Roque Chico, La Gabarra, Cueva Los Frailes, Punta Los Frailes, La Herradura y La Restinga. En el caso de La Palma los muestreos se llevaron a cabo en diciembre de 2004 en 6 localidades: Punta Bogullos, Punta El Remo, Punta Banco, Siete Islas, La Resbaladera y Punta Larga (tabla I y fig. 1).



**Figura 1.** Mapa de localización de las estaciones de estudio en las tres reservas marinas de Canarias. Los números corresponden a las localidades estudiadas que se recogen en la tabla I

En todas las localidades se empleó un método de recuento de erizos (*Diadema antillarum*) mediante “tramos lineales”. Este método suele utilizarse en distintas regiones para la evaluación de las densidades erizos y otros invertebrados sésiles y sedentarios; por ejemplo, en el Mediterráneo se emplea con éxito para la evaluación de las poblaciones de erizos como *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* (Harmelin *et al.*, 1980; Turón, 1995; Sala, 1996; Sala & Zabala, 1996). Nosotros lo hemos aplicado con algunas modificaciones para ajustarlo a las peculiaridades del fondo y las comunidades marinas litorales canarias, más complejas y variadas en espacios cortos (Aguilera *et al.*, 1994). Por ello, se utilizaron tramos más cortos y se realizó un mayor número de réplicas. Este método de muestreo consistió en la colocación paralela a la costa de tramos de 10 m de longitud por 2 m de ancho en dos niveles de profundidad (nivel 1:

**Tabla I.** Descriptivos de la densidad ( $n^{\circ}$  individuos/ $m^2$ ), ancho de caparazón (mm), biomasa (grerizo/ $m^2$ ) de *Diadema antillarum* y del recubrimiento de macroalgas (%) en las localidades muestreadas en las reservas marinas. \* = Zona de reserva integral.

Reserva/Localidad	Densidad		Ancho caparazón		Biomasa	Recubrimiento macroalgas	
	N	Media $\pm$ DE	N	Media $\pm$ DE	Media $\pm$ DE	N	Media $\pm$ DE
<b>La Graciosa</b>							
1. Roque del Este (sotavento)*	10	2,65 $\pm$ 0,75	57	58,33 $\pm$ 10,92	65,80 $\pm$ 18,64	10	<5%
2. Pta. La Mareta	10	3,41 $\pm$ 1,17	65	48,85 $\pm$ 9,35	67,33 $\pm$ 20,77	9	<5%
3. Cuevas Coloradas	10	4,06 $\pm$ 0,75	63	51,62 $\pm$ 9,01	102,50 $\pm$ 19,67	10	<5%
4. Montaña Amarilla	10	1,35 $\pm$ 0,49	58	54,21 $\pm$ 14,64	50,38 $\pm$ 27,84	10	20,00 $\pm$ 26,25
5. Caleta Sebo	10	0,09 $\pm$ 0,08	23	81,78 $\pm$ 14,00	7,42 $\pm$ 6,96	10	71,00 $\pm$ 6,58
6. Pta. Fariones	10	1,48 $\pm$ 0,46	55	56,44 $\pm$ 5,67	46,81 $\pm$ 15,66	10	<5%
Nivel 1	32	1,61 $\pm$ 1,43	175	61,46 $\pm$ 13,39	52,62 $\pm$ 37,86	32	23,75 $\pm$ 33,72
Nivel 2	27	2,79 $\pm$ 1,36	146	48,81 $\pm$ 9,08	61,16 $\pm$ 29,51	27	5,56 $\pm$ 16,25
Total reserva	59	2,15 $\pm$ 1,51	321	55,70 $\pm$ 13,21	56,53 $\pm$ 34,28	59	15,42 $\pm$ 28,46
<b>Mar de Las Calmas</b>							
7. Pta. Lajas del Lance	10	0,23 $\pm$ 0,13	--	--	--	10	77,00 $\pm$ 23,83
8. Tecorón	10	0,19 $\pm$ 0,14	17	39,00 $\pm$ 14,58	2,81 $\pm$ 2,12	10	100,00 $\pm$ 0,00
9. Cueva del Diablo	10	0,20 $\pm$ 0,14	6	50,83 $\pm$ 15,00	5,23 $\pm$ 3,65	10	78,00 $\pm$ 13,17
10. Pta. Las Lapillas	10	0,10 $\pm$ 0,06	9	34,00 $\pm$ 8,93	0,87 $\pm$ 0,59	10	97,00 $\pm$ 2,58
11. Pta. Las Cañas	10	0,06 $\pm$ 0,06	16	51,31 $\pm$ 13,64	1,47 $\pm$ 1,72	10	95,00 $\pm$ 2,36
12. Roque Chico*	10	0,08 $\pm$ 0,10	7	49,29 $\pm$ 10,06	1,70 $\pm$ 2,28	10	80,50 $\pm$ 21,40
13. La Gabarra*	12	0,09 $\pm$ 0,07	--	--	--	12	90,83 $\pm$ 8,48
14. Cueva Los Frailes*	10	0,06 $\pm$ 0,07	5	62,40 $\pm$ 14,31	2,53 $\pm$ 3,11	10	89,00 $\pm$ 10,49
15. Pta. Los Frailes*	10	0,08 $\pm$ 0,10	10	38,50 $\pm$ 15,43	1,17 $\pm$ 1,51	10	70,50 $\pm$ 25,65
16. La Herradura	10	0,13 $\pm$ 0,09	14	52,64 $\pm$ 11,49	3,55 $\pm$ 2,34	10	84,00 $\pm$ 18,83
17. La Restinga	10	0,05 $\pm$ 0,06	--	--	--	10	79,50 $\pm$ 3,69
Nivel 1	63	0,11 $\pm$ 0,11	--	--	2,79 $\pm$ 2,99	62	83,55 $\pm$ 18,61
Nivel 2	49	0,11 $\pm$ 0,11	--	--	1,93 $\pm$ 1,97	50	88,30 $\pm$ 13,65
Total reserva	112	0,11 $\pm$ 0,11	84	46,12 $\pm$ 14,95	2,41 $\pm$ 2,62	112	85,67 $\pm$ 16,68
<b>La Palma</b>							
18. Pta. Bogullos	10	3,25 $\pm$ 1,86	20	42,10 $\pm$ 5,56	47,28 $\pm$ 27,16	10	38,50 $\pm$ 30,37
19. Pta. Remo	10	1,75 $\pm$ 0,64	20	47,35 $\pm$ 9,68	36,21 $\pm$ 13,27	10	38,50 $\pm$ 24,04
20. Pta. Banco*	10	1,88 $\pm$ 1,22	20	39,70 $\pm$ 5,09	23,50 $\pm$ 15,26	10	56,50 $\pm$ 20,28
21. Siete Islas*	10	2,18 $\pm$ 1,47	20	37,35 $\pm$ 7,62	24,34 $\pm$ 16,42	10	35,50 $\pm$ 24,88
22. La Resbaladera	10	0,75 $\pm$ 0,57	20	59,90 $\pm$ 9,14	27,20 $\pm$ 20,71	10	53,50 $\pm$ 34,00
23. Pta. Larga	10	0,07 $\pm$ 0,09	20	58,65 $\pm$ 11,79	2,32 $\pm$ 3,27	10	61,00 $\pm$ 15,95
Nivel 1	11	0,98 $\pm$ 0,98	--	--	16,35 $\pm$ 14,57	11	74,09 $\pm$ 17,15
Nivel 2	49	1,79 $\pm$ 1,56	--	--	29,16 $\pm$ 22,52	49	41,22 $\pm$ 24,53
Total reserva	60	1,64 $\pm$ 1,50	120	47,51 $\pm$ 12,17	26,81 $\pm$ 21,76	60	47,25 $\pm$ 26,53

0-10 m y nivel 2: 10-20 m). Se realizó un número mínimo de 10 réplicas por localidad. Además de valorar la densidad de los erizos se estimó el porcentaje de recubrimiento de macroalgas no costrosas en el transecto.

En las localidades donde fue posible se recolectó una muestra representativa de erizos para obtener una media del ancho del caparazón. Sólo en las localidades de La Graciosa fue posible recolectar erizos en los dos niveles de profundidad.

Para el cálculo de la biomasa de erizos se aplicó una ecuación de regresión talla-peso seco obtenida con 2760 datos de peso seco y talla de individuos de *Diadema antillarum* recolectados en diferentes hábitats de las islas Canarias (Hernández, datos no publicados). Para cada localidad y nivel de profundidad, en los casos de los que se disponía de

la talla, se obtuvo de esta forma el peso seco medio de los individuos y éste se multiplicó por las densidades medidas en cada caso, obteniendo un valor de biomasa media de erizos (gr. erizo / m<sup>2</sup>) para cada localidad y/o nivel. Para validar este cálculo, comprobamos previamente la homogeneidad de tallas en cada localidad. Para ello, se recolectaron en diez de las localidades estudiadas tres submuestras de individuos (cada una n = 20) y se comparó el ancho de caparazón, obteniéndose en todos los casos igualdad de tallas entre las submuestras (ANOVA; p>0,05) (Hernández, datos no publicados).

Se utilizaron técnicas de análisis univariante para contrastar las variables densidad, ancho del caparazón, biomasa de erizos y recubrimiento de macroalgas, entre las localidades y niveles de profundidad dentro de cada reserva y entre las tres reservas. Se utilizaron tests estadísticos paramétricos cuando los datos cumplieron las condiciones de normalidad-homocedasticidad, y tests estadísticos no paramétricos cuando estas premisas no se verificaron. Los test paramétricos fueron: *t*-Sudent y ANOVAs de una vía. Para la interpretación de un resultado significativo de la ANOVA se aplicó el test *a posteriori* SNK (Student–Newman–Keuls). Los tests estadísticos no paramétricos utilizados fueron: U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis.

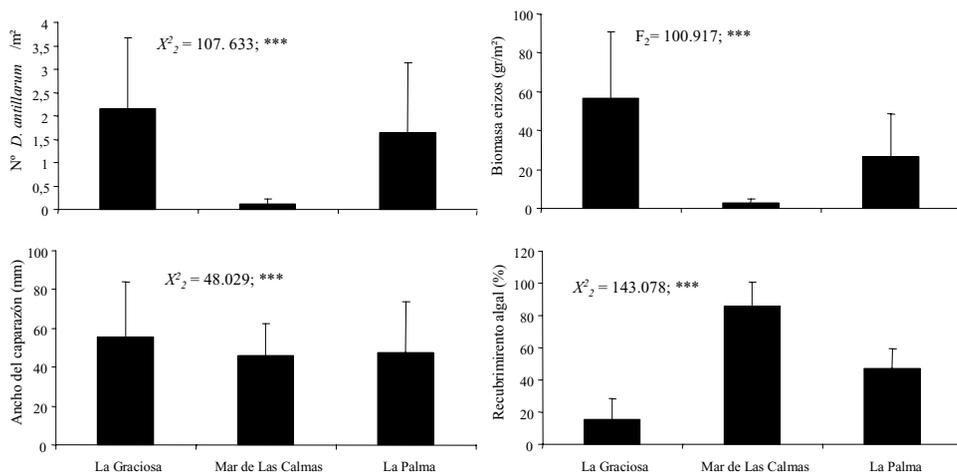
Como complemento de los análisis anteriores y con el objeto de valorar el estado de conservación de las reservas, se realizó un análisis multivariante utilizando las variables densidad y biomasa de *D. antillarum* y recubrimiento de macroalgas. Se utilizó el índice de similaridad de Bray-Curtis (Clarke & Green, 1988) sobre la matriz de datos transformada mediante log (x+1) y posteriormente se realizó un análisis de ordenación en dos dimensiones nMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling) (Clarke, 1993) de los muestreos realizados en las tres reservas. Para detectar diferencias se realizó un análisis de similaridad de una vía ANOSIM (Clarke & Green, 1988). Finalmente, el método de porcentaje de similaridad (SIMPER) se utilizó para determinar las variables que contribuyen en un porcentaje elevado a la creación de los patrones mostrados en la ordenación MDS (Clarke, 1993).

## RESULTADOS

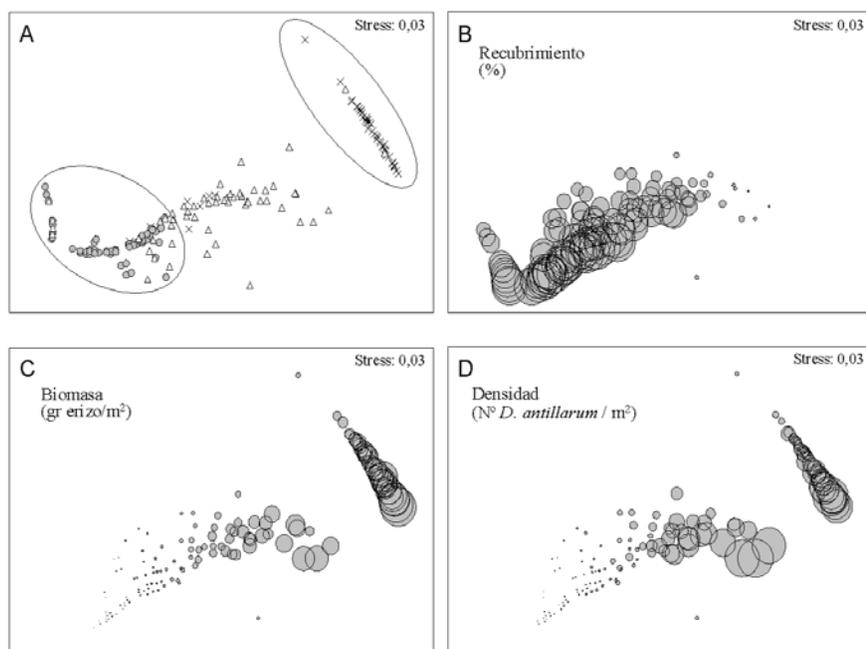
### 1. Comparaciones entre las reservas.

La densidad media de *Diadema antillarum* en La Graciosa es de  $2,15 \pm 1,51$  (individuos / m<sup>2</sup> ± DE), el diámetro medio de  $55,70 \pm 13,21$  mm y la biomasa de  $56,53 \pm 34,28$  gr. erizo/m<sup>2</sup>. El recubrimiento medio de macroalgas es de  $15,42 \pm 28,46$  % (tabla I; fig. 2). En el Mar de Las Calmas, la densidad media de *D. antillarum* es de  $0,11 \pm 0,11$  (individuos / m<sup>2</sup> ± DE), el diámetro medio de  $46,12 \pm 14,95$  mm y la biomasa de  $2,41 \pm 2,62$  gr. erizo/m<sup>2</sup>. El recubrimiento medio de macroalgas es de  $85,67 \pm 16,68$  % (tabla I; fig. 2). Por último, en La Palma la densidad media del erizo es de  $1,64 \pm 1,50$  (individuos / m<sup>2</sup> ± DE), el diámetro medio de  $47,51 \pm 12,17$  mm y la biomasa de  $26,81 \pm 21,76$  gr. erizo / m<sup>2</sup>. El recubrimiento medio de macroalgas es de  $47,25 \pm 26,53$  % (tabla I; fig. 2).

La densidad, talla y biomasa de *Diadema antillarum* y el recubrimiento de macroalgas presentan diferencias altamente significativas entre las tres reservas. Los mayores valores de los parámetros correspondientes a los erizos aparecen en La Graciosa, mientras que los menores se registraron en mar de Las Calmas. Por el contrario, el máximo recubrimiento de macroalgas se alcanzó en mar de Las Calmas y el mínimo en La Graciosa (fig. 2).



**Figura 2.** Comparación de los valores medios de densidad, ancho del caparazón y biomasa de *Diadema antillarum* y recubrimiento de macroalgas entre las reservas. [\*\*\* =  $p < 0.001$ ].



**Figura 3.** Ordenación MDS de los muestreos realizados en las tres reservas. A: equis: La Graciosa; círculos: Mar de Las Calmas; triángulos: La Palma. B: los círculos representan el recubrimiento de macroalgas no costosas. C: los círculos representan la biomasa de erizos. D: los círculos representan la densidad de *D. antillarum*.

**Tabla II.** Resultados del test ANOSIM donde se comparan las tres reservas marinas de Canarias.

	<b>Nº de permutaciones</b>	<b>R</b>	<b>sig.</b>
<b>Reservas (n=230)</b>	999	0,619	0,1
<b>La Graciosa-Mar de Las Calmas</b>	999	0,787	0,1
<b>La Graciosa-La Palma</b>	999	0,422	0,1
<b>Mar de Las Calmas-La Palma</b>	999	0,568	0,1

En el análisis de ordenación nMDS, se separan los muestreos de las tres reservas, aunque existe un grado de solapamiento entre la de La Palma y el mar de Las Calmas (fig. 3).

El ANOSIM detectó diferencias significativas entre las reservas. Al igual que en el nMDS, al estudiar los ANOSIM parciales se observa un gradiente en el que las mayores diferencias aparecen entre La Graciosa y mar de Las Calmas, seguido de La Graciosa y La Palma, correspondiendo las menores diferencias al grupo mar de Las Calmas-La Palma (tabla II).

El método de porcentaje de similaridad (SIMPER) muestra que el recubrimiento de macroalgas es la variable que contribuye en mayor medida a determinar las diferencias entre La Graciosa-mar de Las Calmas y entre La Graciosa-La Palma, explicando respectivamente el 48,20 % y el 57,26 % de las diferencias encontradas. Sin embargo, entre mar de Las Calmas y La Palma la principal variable es la biomasa de erizos, que explica el 55,88 % de las diferencias (fig. 3).

## **2. Variación entre localidades y niveles de profundidad.**

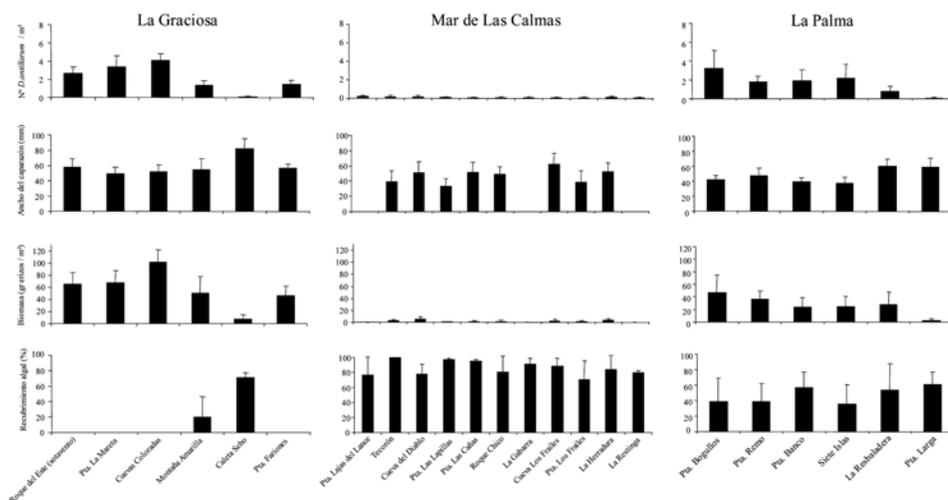
### **2.1. La Graciosa.**

Existen diferencias altamente significativas entre las densidades de *D. antillarum*, apareciendo las más altas en la localidad de Cuevas Coloradas y las más bajas en Caleta del Sebo. Se encontraron diferencias altamente significativas en el ancho del caparazón, donde las mayores tallas se registraron en Caleta del Sebo y las menores en Punta La Mareta. Existen también diferencias altamente significativas en la biomasa de erizos, encontrándose los valores más altos en la localidad Caleta del Sebo y los más bajos en Cuevas Coloradas (tabla III; fig. 4).

El recubrimiento de macroalgas varía significativamente, apareciendo el máximo en Caleta del Sebo y el mínimo en el grupo de localidades compuesto por Pta. La Mareta-Cuevas Coloradas-Pta. Fariones-Roque del Este (tabla III; fig. 4).

En cuanto a la profundidad, existen diferencias muy significativas en las densidades de *Diadema antillarum*, apareciendo los mayores valores en el nivel de profundidad de 10-20 m. Para el diámetro de caparazón se encuentran diferencias altamente significativas, siendo mayores las tallas en el nivel 0-10 m. En el caso de la biomasa no aparecen diferencias entre las profundidades (fig. 5).

El recubrimiento de macroalgas varía significativamente entre niveles de profundidad, apareciendo los mayores recubrimientos en el nivel de 0-10 m (fig. 5).



**Figura 4.** Comparación de la densidad, ancho del caparazón y biomasa de *Diadema antillarum* y recubrimiento de macroalgas (%) entre las localidades de las tres reservas estudiadas.

**Tabla III.** Resultados de las ANOVAs de una vía comparando la densidad (nº individuos/m<sup>2</sup>), diámetro de caparazón (mm) y biomasa (gr erizo/m<sup>2</sup>) de *Diadema antillarum* y recubrimiento de macroalgas (%) entre las localidades muestreadas dentro de cada reserva. \* = Zona de reserva integral

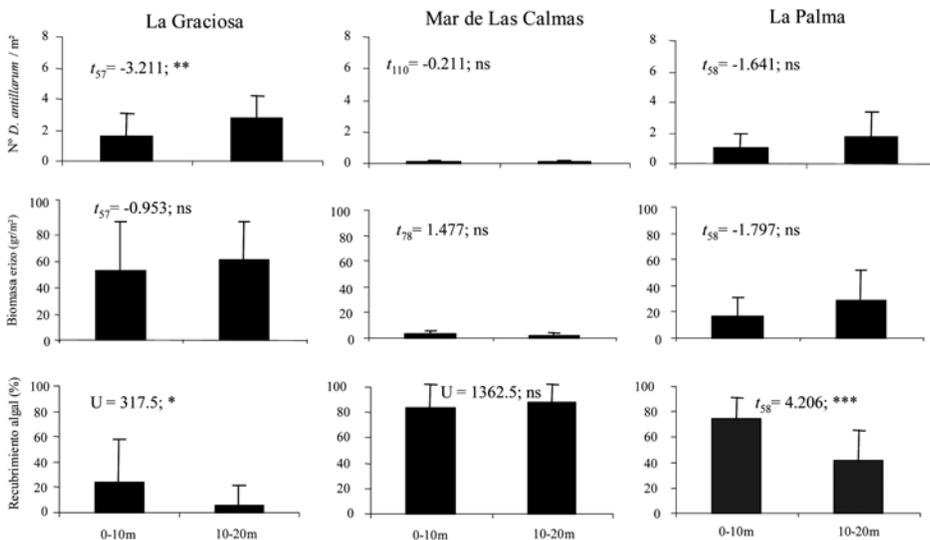
Reserva	gl	F	Sig.	SNK
<b>La Graciosa</b>				
Densidad	5	44,601	***	3>2>1*>6=4>5
Diámetro	5	35,956	***	5>1*=6=4>3>2
Biomasa	5	26,111	***	5>6=4=1*=2>3
Recubrimiento	5	64,942	***	5>4>1*=6=3=2
<b>Mar de Las Calmas</b>				
Densidad	10	4,223	***	7=9=8>16=10>13*=15*=12*>14*=11=17
Diámetro	7	4,364	***	14*=16=11>9=12*=8=15*=10
Biomasa	7	3,851	**	9=16=8=14*>12*=11=15*=10
Recubrimiento	10	4,127	***	8=10>11=13*=14*>16=12=17=9=7=15*
<b>La Palma</b>				
Densidad	5	9,487	***	18>21*=20*>19>22=23
Diámetro	5	26,220	***	22=23>19>18=20*=21*
Biomasa	5	7,269	***	18=19>22=21*=20*>23
Recubrimiento	5	1,842	ns	--

**2.2. Mar de Las Calmas.**

Existen diferencias altamente significativas entre las densidades de *Diadema antillarum*, apareciendo los valores más altos en el grupo de localidades formadas por Pta. Lajas del Lance-Cueva del Diablo y Tecorón y los más bajos en el grupo de La Restinga-Pta. Las Cañas-Cueva Los Frailes. Se encuentran diferencias altamente significativas en el diámetro del caparazón, donde las mayores tallas se registraron en el grupo de localidades de Cueva Los Frailes-La Herradura-Pta. Las Cañas- y las menores en el resto de localidades. La biomasa de erizos presenta diferencias muy significativas entre localidades, encontrándose dos grupos de localidades diferentes (tabla III; fig. 4).

El recubrimiento de macroalgas varía altamente, apareciendo el máximo en el grupo de localidades Tecorón-Pta Las Lapillas y el mínimo en el grupo de localidades compuesto por Pta. Los Frailes-Pta. Lajas del Lance-Cueva del Diablo-La Restinga-Roque Chico-La Herradura (tabla III; fig. 4).

No existen diferencias en las densidades y biomasa de *Diadema antillarum* ni en el recubrimiento de macroalgas entre los niveles de profundidad estudiados (fig. 5).



**Figura 5.** Comparación de la densidad y biomasa de *Diadema antillarum* y el recubrimiento de macroalgas entre los dos niveles de profundidad estudiados en las reservas. [ns = no significativas; \* =  $p < 0.05$ ; \*\* =  $p < 0.01$ ; \*\*\* =  $p < 0.001$ ].

**2.3. La Palma.**

Existen diferencias altamente significativas en las densidades de *D. antillarum* entre localidades, apareciendo las más altas en la localidad de Pta. Bogullos y las más bajas en el grupo de localidades compuesto por Pta. Larga-La Resbaladera. Igualmente, se encontraron diferencias altamente significativas en el diámetro del caparazón, registrándose las mayores tallas en el grupo de La Resbaladera-Pta. Larga y las menores en el grupo de Siete Islas-

Pta. Banco-Pta. Bogullos. La biomasa de erizos presenta diferencias altamente significativas entre localidades, encontrándose los valores más altos en el grupo compuesto por Pta. Bogullos-Pta. Remo y los más bajos en Pta. Larga (tabla III; fig. 4).

En cuanto al recubrimiento de macroalgas, no existen diferencias entre las localidades estudiadas (tabla III; fig. 4).

Las densidades y biomásas de *D. antillarum* no variaron significativamente entre los niveles de profundidad muestreados (fig. 5). Sin embargo, se encontraron diferencias altamente significativas en el recubrimiento de macroalgas, apareciendo los mayores recubrimientos en el nivel de 0-10 m de profundidad (fig. 5).

## DISCUSIÓN

El estudio de los recubrimientos algales, junto con el de las poblaciones de erizos parece ser apropiado para valorar el estado de conservación de las comunidades bentónicas (Piazzi *et al.*, 2002; Mc Clanahan & Shafir, 1990; McClanahan, 2000; Shears & Babcock, 2002). Por consiguiente y si aceptamos las premisas expuestas en la introducción, en las que un mayor recubrimiento algal junto con bajas densidades y biomasa de *Diadema antillarum* es indicativo de un equilibrio adecuado en los fondos rocosos de Canarias (Aguilera *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b), los resultados muestran que existen diferentes grados de conservación en nuestras reservas marinas. Estas diferencias se observan claramente en el análisis MDS, donde los muestreos realizados en las tres reservas se ordenan siguiendo un gradiente de conservación. Los extremos de este gradiente se corresponden con la reserva del mar de Las Calmas, con bajas densidades y biomasa de *D. antillarum* y elevado recubrimiento algal, y con La Graciosa, que presenta altas densidades y biomásas del erizo y bajos recubrimientos. La Palma queda en una situación de transición, aunque con un estado más próximo al del mar de Las Calmas.

En cuanto al diámetro del caparazón de *D. antillarum*, en el mar de Las Calmas y en La Palma aparecen menores tallas que en La Graciosa. Estas menores tallas pueden llevarnos a confusión, puesto que se trata de las reservas con mayores recubrimientos algales y los datos no coinciden con la tendencia general de tallas menores en zonas de altas densidades de erizos y menor disponibilidad de alimento (Levitan, 1988; Tuya *et al.*, 2004b). Sin embargo, se nos antojan otros parámetros que pueden estar limitando el tamaño de los individuos, entre los que podemos nombrar el tipo de alimento o comunidad algal dominante, la topografía del sustrato y la depredación. En ambas reservas, *Lobophora variegata* es la especie que domina la comunidad algal del sustrato rocoso (obs. pers.) y es probable que *D. antillarum* no pueda aprovechar con eficiencia esta especie como alimento, tal y como se ha demostrado para otras especies de equinoideos (Arnold *et al.*, 1995; Targett & Arnold, 1998). Esto resultaría en tallas mayores si la misma cobertura fuera de otras especies más palatables para el erizo, como pueden ser las algas carnosas y filamentosas (Sammarco, 1977; 1982; John *et al.*, 1992; Herrera-López *et al.*, 2003). Por ejemplo, en la localidad de Caleta del Sebo (La Graciosa) existen elevadas coberturas de algas de este tipo (obs. pers.) y tallas grandes de *D. antillarum*, como se ha comprobado en este trabajo. Otros factores bióticos que pueden estar influyendo en el mencionado resultado es la depreda-

ción selectiva, que junto al tamaño del refugio adecuado para escapar de la depredación pueden estar limitando las tallas (Sala & Zabala, 1996; McClanahan, 1999); en este sentido, en el mar de las Calmas se han observado erizos deformados para poder vivir en las grietas estrechas que constituyen a veces los únicos refugios presentes (pers.obs). Para el mar de Las Calmas, se tiene además datos de una mayor abundancia de depredadores especializados (Falcón, datos no publicados), lo que en parte corrobora esta hipótesis, aunque son necesarios otros estudios comparativos entre las reservas de Canarias, incluso entre archipiélagos macaronésicos (Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde) donde vive *D. antillarum*, para clarificar este interesante aspecto.

Por todo lo expuesto anteriormente, las tallas medias bajas, junto a bajas biomásas de erizos y altos recubrimientos algales, pueden ser indicadores de un buen estado de conservación, dado que además dichas variables pueden estar relacionadas con una alta presión depredadora.

A lo largo de cada una de las reservas existen diferencias en la distribución espacial de las poblaciones de erizos y de los recubrimientos algales. Para La Graciosa no parece existir un mejor estado de conservación en la zona integral (Roque del Este), como cabría esperar, ya que presenta valores relativamente altos de densidad y biomasa de erizos y bajos de recubrimiento algal; no obstante, es necesario aclarar que, debido al estado del mar, los muestreos se realizaron únicamente en la zona sur, donde el blanquizal está más desarrollado. Las localidades que parecen tener un mejor estado de conservación son Caleta del Sebo y Montaña Amarilla. En Caleta del Sebo los erizos se ubican en profundidades no superiores a 7 m, ya que debajo aparecen fondos de arena; se sitúan, por lo tanto, en una banda con mayor hidrodinamia, encontrándose únicamente individuos refugiados entre los diques del muelle. El resto de localidades presentan unos valores altos de densidades y biomasa de erizos junto a valores bajos de recubrimiento (por debajo del 5 %), por lo que concluimos que estas localidades son blanquizales.

Las densidades registradas son similares a las que encontramos en blanquizales de otras zonas del archipiélago canario que no tienen este grado de protección, sin llegar a los valores extremos que aparecen en las islas centrales (Brito *et al.*, 2004). Aparecen erizos grandes en aquellas localidades donde existe una elevada cobertura algal, lo que implica una mayor disponibilidad de alimento que resulta en tallas mayores, dada la plasticidad morfológica que presenta esta especie (Levitan, 1988; McClanahan, 1999); esto probablemente está relacionado también con un menor nivel de depredación si lo comparamos con las otras reservas. De la misma forma, los valores más altos de densidad y los más bajos de cobertura algal aparecen en el nivel más profundo, lo que puede estar relacionado directamente con una menor hidrodinamia que favorece el desarrollo de las poblaciones de erizos (Alves *et al.*, 2001), aunque otras variables como el reclutamiento, topografía, complejidad del sustrato y eventos oceanográficos pueden estar influyendo en este patrón de distribución vertical (Pinnegar *et al.*, 2000). Sin embargo, la biomasa de erizos se mantiene constante en los dos niveles de profundidad y esto puede explicarse con la disminución de las tallas al aumentar la profundidad.

En el mar de Las Calmas, a pesar de tener variaciones significativas entre localidades, las densidades y biomásas de erizos son siempre muy bajas a lo largo de toda la reserva. El recubrimiento de macroalgas es siempre alto, pero igualmente heterogéneo entre localidades. Dentro de este patrón, las localidades de la reserva integral se encuen-

tran entre las que presentan valores intermedios o bajos de densidades de erizos y altos recubrimientos. Los erizos, como hemos visto anteriormente, presentaban tallas pequeñas para las coberturas algales existentes en todas las localidades, además de aparecer siempre refugiados en grietas u oquedades, posiblemente debido a una mayor presión depredadora (Sala & Zabala, 1996; McClanahan, 1999; Guidetti *et al.*, 2003). Las poblaciones de erizos y los recubrimientos algales se mantienen constantes entre niveles de profundidad. De igual forma, el comportamiento críptico de los individuos no cambió en relación con el estrato de profundidad. Estos datos ratifican el buen estado de conservación de toda el área protegida.

En la reserva de La Palma existe una variación clara entre localidades para las densidades, tallas y biomasa de erizos, presentando la mayoría de ellas valores intermedios de densidad. Las localidades situadas al sur, como La Resbaladera y Pta. Larga, presentan un buen estado de conservación, con bajas densidades y biomasa. Los erizos más grandes se corresponden con las localidades anteriores. Por lo tanto, no existe un claro efecto de las zonas de uso en los patrones de distribución encontrados. En profundidad, a pesar de no detectarse cambios en cuanto a la densidad y biomasa de erizos, se observa una tendencia al aumento de estas variables. Sin embargo, sí existe una disminución clara del recubrimiento algal con la profundidad, no atribuible con estos resultados a una mayor presión de los erizos, aunque un estudio exhaustivo podría clarificar esta relación.

A modo de resumen, los patrones de distribución de las variables medidas en las poblaciones de *Diadema antillarum* no se corresponden con las zonas de uso dentro de cada reserva y parecen estar controlados por otros factores distintos de la depredación, como topografía del fondo, situación geográfica, número y tamaño de los refugios, tipo de comunidad algal, etc., cuya importancia está por determinar. Es este sentido, cabe señalar que incluso en determinadas localidades de la isla de El Hierro, donde teóricamente la depredación es la más alta, aparecen blanquiazales desarrollados (obs. pers.).

## AGRADECIMIENTOS

La Palma: Queremos agradecer a Carlos Sangil sus ganas y ayuda en el trabajo de mar, sin la cual este estudio no habría sido posible. Muy especialmente a su familia que estuvo a nuestra disposición en todo momento, facilitándonos enormemente la estancia, trabajo y bienestar en La Palma. A Ángel Martín Concepción de la Agencia Insular del Mar por su colaboración e interés en nuestro trabajo. A Roberto Cáceres Ventura y Ricardo Castro Martín del Club de Buceo “Cueva Bonita” en Tazacorte, por su amabilidad y buen humor que nos hicieron pasar unas jornadas de trabajo inolvidables. Mar de Las Calmas: A Gustavo González, Alejandro Sancho y Pedro Pascual por sus consejos y su colaboración en el mar. A Francisco del Club de Buceo “Meridiano Cero” y al patrón y tripulantes del barco de vigilancia de la reserva marina y los vigilantes del barco de inspección pesquera, especialmente a Juan. La Graciosa: A Gustavo González, Alejandro Sancho, Fernando Espino y Pablo Martín por hacernos más amenas las jornadas de trabajo. A los patrones y tripulantes del barco de vigilancia de la reserva (Aldecoa) y muy especialmente a los del barco de pesca Ángeles: Mingo, José y Juan José.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUILERA, F., A. BRITO, C. CASTILLA, A. DÍAZ, J. M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, A. RODRÍGUEZ, F. SABATÉ & J. SÁNCHEZ (1994). *Canarias, economía, ecología y medio ambiente*. La Laguna: Francisco Lemus editor. 361 pp.
- ALVES, F.M.A., L.M. CHÍCHARO, E. SERRAO & 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. CHÍCHARO, E. SERRAO & A. D. ABREU (2003). Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina* 67: 307-311.
- ANDREW, N.L. (1993). Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* 74: 292-302.
- ARNOLD, T.M., C.E. TAMER & W.I. HATCH (1995). Phenotypic variation in polyphenolic content of the tropical brown alga *Lobophora variegata* as a function of nitrogen availability. *Marine Ecology Progress Series* 123: 177-183.
- BABCOCK, R.C., S. NELLY, N.T. SHEARS, J.W. WALKER & T.J. WILLIS (1999). Changes in community structure in temperate marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* 189: 125-134.
- BRITO, A., J.C. HERNÁNDEZ, J.M. FALCÓN, N. GARCÍA, G. GONZÁLEZ-LORENZO, M.C. GIL-RODRÍGUEZ, A. CRUZ-REYES, G. HERRERA, A. SANCHO, S. CLEMENTE, E. CUBERO, D. GIRARD & J. BARQUÍN (2004). El Erizo de lima (*Diadema antillarum*) una especie clave en los fondos rocosos litorales de Canarias. *Makaronesia* 6: 68-86.
- CARPENTER, R.C. (1986). Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs* 56: 345-363.
- CLARKE, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- CLARKE, K.R. & R.H. GREEN (1998). Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Marine Ecology Progress Series* 46: 213-226.
- DAYTON, P.K. (1975). Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algae community. *Ecological Monographs* 45: 137-159.
- DAYTON, P.K., R.J. ROSENTHAL, L.C. MAHAN & T. ANTEZANA (1977). Population structure and foraging biology of the predaceous Chilean asteroid *Mellenaster gelatinosus* and the scape biology of its prey. *Marine Biology* 39: 361-370.
- DUGGINS, D.O. (1989). Kelp beds and sea urchins: an experimental approach. *Ecology* 61: 447-453.
- EBERT, T.A. (1975). Growth and mortality of post-larval echinoids. *American Zoologist* 15: 755-775.
- ESTES, J. & J.F. PALMISIANO (1974). Sea otters: their role in structuring near shore communities. *Science* 185: 1058-1060.

- FRANTZIS, A., J.F. BERTHON & F. MAGGIORE (1988). Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoïdea regularia) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la baie de Port Cros (Var, France). *Scientific Report of Port-Cross National Park*. 14: 81-140.
- GUIDETTI, P., S. FRASCHETTI, A. TERLIZZI & F. BOERO (2003). Distribution patterns of sea urchins and barrens in shallow Mediterranean rocky reefs impacted by the illegal fishery of the rocky-boring mollusc *Lithophaga lithophaga*. *Marine Biology* 143: 1135-1142.
- HARMELIN, J.G., C. BOUCHON, C. DUVAL & J.S. HONG (1980). Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). Eléments pour un inventaire quantitatif. *Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*. 6: 25-38.
- HAY, M.E. (1984). Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology* 65: 446-454.
- HERRERA-LÓPEZ, G., A. CRUZ-REYES, J.C. HERNÁNDEZ, N. GARCÍA, G. GONZÁLEZ-LORENZO, MC. GIL-RODRÍGUEZ, A. BRITO & J.M. FALCÓN (2003). Alimentación y diversidad algal en la dieta del erizo *Diadema antillarum* en Tenerife, islas Canarias. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. 15: 129-141.
- HIMMELMAN, J.H. & Y. LAVERGNE (1985). Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence estuary. *Nat. Can.* 112, 143-154.
- JOHN, D.M., J.H. PRICE & G.W. LAWSON (1992). Tropical east Atlantic and Islands: plant-animal interactions on tropical shores free of biotic reefs.- pp. 87-99 in: D.M. John, S.J. Hawkins and J.H. Price (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*.- Oxford: Oxford Clarendon Press, 571pp.
- LAWRENCE, J.M. (1975). On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* 13: 213-286.
- LAWRENCE, J.M. & P.W. SAMMARCO (1982). Effects of feeding on the environment: Echinoidea.- pp. 499-635 in: M. Jangoux and J.M. Lawrence (eds.). *Echinoderm Nutrition*. Rotterdam: A. A. Balkema, 635 pp.
- LEVITAN, D.R. (1988). Density-dependent size regulation and negative growth in the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *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.
- LUBCHENCO, J. (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112: 23-39.
- LUCKENS, P.A. (1974). Removal of intertidal algae by herbivores in experimental frames and shores near Auckland. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 8: 637-654.
- MANN, K.H. (1977). Destruction of kelp-beds by sea urchins, a cyclical phenomenon or irreversible degradation. *Helgolander wiss Meeresunters* 30: 455-467.

- MANN, K.H. (1982). Kelp, sea urchins and predators: a review of strong interactions in rocky subtidal systems of eastern Canada, 1970-1980. *Netherlands Journal of Sea Research* 16, 414-423.
- MCCLANAHAN, T.R. & S.H. SHAFIR (1990). Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia* 83: 362-370.
- MCCLANAHAN, T.R., N.A. MUTHIGA, A.T. KAMUKURU, H. MACHANO & R.W. KIAMBO (1999). The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern Tanzania. *Biological Conservation* 89: 161-182.
- MCCLANAHAN, T.R. (2000). Coral reef use and conservation.- pp. 39-80 in: T.R. McClanahan, C.R.C. Sheppard and D.O. Obura (eds.). *Coral reef of the Indian Ocean. Their ecology and conservation*. New York: Oxford University Press, 525pp.
- 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.
- MCSHANE, P.E. & J.R. NAYLOR (1991). A survey of Kina populations (*Evechinus chloroticus*) in Dusky Sound and Chalky Inlet, southwestern New Zealand. *New Zealand 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.
- MOORE, H.B. (1966). Ecology of echinoids.- pp 73-85 in: R.A. Boolootian (ed.) *Physiology of Echinodermata*. New York: Interscience Publications.
- OGDEN, J.C., R.A. BROWN & N. SALESKY (1973). Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: Formation of halos around West Indian path reefs. *Science* 182: 715-717.
- PIAZZI, L. G. PARDI, T. BALATA, T. CECCHI & F. CINELLI (2002). Seasonal dynamics of a subtidal northwestern Mediterranean macroalgae community relation to depth and substrate inclination. *Botanica Marina* 45: 243-252.
- PINNEGAR J.K, N.V.C. POLUNIN, P. FRANCOUR, F. BADALAMENTI, R. CHEMELLO, M.L. HARMELIN-VIVIEN, B. HEREU, M. MILAZZO, M. ZABALA, G. D'ANNA & C. PIPITONE (2000). Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* 27: 179-200.
- SALA, E. (1996). The role of fishes in the organization of a mediterranean subtidal community. *Thèse Doctorat Université d'Aix-Marseille II*, France, 180 pp.
- SALA, E., & M. ZABALA (1996). Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 140: 71-81
- SALA, E. (1997). Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean sea. *Marine Biology* 129: 531-539.
- SALA, E., C.F. BOUDERESQUE & M. HARMELIN-VIVIEN (1998). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82: 425-439.
- SAMMARCO, P.W. (1977). Regulation of competition and disturbance in a reef community by *Diadema antillarum*. IV Simposium Internacional de Ecología Tropical. Panamá.

- SAMMARCO, P.W. (1982). Effects of grazings by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 65: 83-105.
- SCHEIBLING, R.E. & R.L. STEPHENSON (1984). Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* 78: 153-164.
- SHEARS, N.T. & R.C. BABCOCK (2002). Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia* 132: 131-142.
- TARGETT, N.M. & T.M. ARNOLD (1998). Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans. *Journal of Phycology* 34: 195-205.
- TURÓN, X., G. GIRIBERT, S. LOPEZ & C. PALACÍN (1995). Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series* 122: 193-204.
- TUYA, F., A. BOYRA, P. SÁNCHEZ-JEREZ, C. BARBERA & R.J. HAROUND (2004a). Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia* 519: 211-214.
- TUYA, F., A. BOYRA, P. SÁNCHEZ-JEREZ, C. BARBERA & R.J. HAROUND (2004b). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 278: 157-169.
- VADAS, R.L. (1977). Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. *Ecological Monographs* 47: 337-371.
- VADAS, R.L. (1985). Herbivory.- pp. 531-572 in: M.M. Littler and D.S. Littler (eds.). *Handbook of Phycological Methods*. Cambridge: Cambridge University Press.
- VADAS, R.L. & R.W. ELNER (1992). Plant-animal interactions in the north-west Atlantic.- pp. 33-60 in: D.M. Jonh, S.J. Hawkins and J.H. Price (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford: Oxford Clarendon Press, 571 pp.
- VERLAQUE, M. (1984). Biologie des juveniles de l'oursin herbivore *Paracentrotus lividus* (Lamarck): sélectivité du broutage et impact de l'espèce sur les communautés algales de substrats rocheux en Corse-Méditerranée, France. *Botanica Marina* 27 :401-427.
- VERLAQUE, M. & H. NEDELEC (1983). Biologie de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) substrats rocheux en Corse (Méditerranée, France): Alimentation des adultes. *Vie et Milieu* 33 :191-201.