

VIERAEA	Vol. 33	399-418	Santa Cruz de Tenerife, diciembre 2005	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

Valoración de las Reservas Marinas de Canarias como herramientas de ordenación para el control de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae)

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ, SABRINA CLEMENTE, JESÚS M. FALCÓN,
ALBERTO BRITO & 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, J. M. FALCÓN, A. BRITO & J. BARQUÍN (2005). Marine protected areas from the Canary Islands as controlling force of *Diadema antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations. *VIERAEA* 33: 399-418.

ABSTRACT: In the present study we assess the effects of two Marine Protected Areas (MPAs) from the Canary Islands as a controlling force of *Diadema antillarum* populations. In this sense, we evaluate to what extent the densities of sea urchin before enforcement determines the effectiveness of the MPAs. Therefore, we have used the densities of sea urchin estimated by surveys using the point-count or stationary visual-census method during several years before and after the establishment of both MPAs. We have observed that densities of *D. antillarum* in the previous period were noticeably higher in La Graciosa MPA than in Mar de Las Calmas MPA. Moreover, we show an indirect reserve effect that reduces sea urchin densities at Mar de Las Calmas but not at La Graciosa. We conclude that the initial sea urchin densities are of relevance to allow MPAs to function as controlling tools to decline the densities in urchin populations, and consequently, regulations of fishing pressure by their own are not enough.

Key words: Canary Islands, Marine Protected Areas, *Diadema antillarum*, reserve effect.

RESUMEN: En el presente trabajo se valora el efecto en el control de las poblaciones de *Diadema antillarum* de las dos primeras reservas marinas creadas en Canarias, evaluando en qué medida las densidades de erizos previas a su declaración han influido en estos procesos. Para ello, se ha utilizado una base de datos de densidades del erizo, estimadas mediante una técnica de recuento visual estacionario, que comprende varios años antes y después del establecimiento de ambas reservas. Los resultados muestran que las densidades de *D. antillarum* en el

periodo previo eran notablemente mayores en la reserva marina de La Graciosa que en la del mar de Las Calmas. Los análisis antes-después, ponen de manifiesto un efecto reserva de reducción de las densidades de este macroinvertebrado para el mar de Las Calmas, pero no en el caso de La Graciosa. Concluimos que el estado inicial de las densidades de erizos afecta al funcionamiento de las reservas como controladoras de los mismos y que la regulación pesquera por sí sola no es suficiente para revertir zonas de blanquizar maduro.

Palabras clave: islas Canarias, reservas marinas, *Diadema antillarum*, efecto reserva.

INTRODUCCIÓN

En muchas partes del mundo, algunas especies de equinoideos aparecen en altas densidades poblacionales, eliminando casi por completo las comunidades vegetales. Su intenso ramoneo altera la estructura del ecosistema, transformando extensas zonas del litoral en blanquiales o zonas dominadas por el erizo, algas coralináceas costrosas y algunos invertebrados sésiles (Lawrence, 1975; Mann, 1982; Himmelman & Lavergne, 1985; Vadas & Elner, 1992). Por este motivo, y a pesar de la controversia que existe en la actualidad con el término "especie clave" (De Leo & Levin, 1997; Khanina, 1998; Piraino & Fanelli, 1999; Davic, 2000; 2002; 2003; Higdon, 2002), en muchos casos estas especies de erizos han sido consideradas como tales (Paine & Vadas, 1964; Underwood, 1992; Lessios *et al.*, 2001; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b).

Concretamente, en las islas Canarias, Madeira e islas Salvajes las poblaciones del erizo de origen tropical *Diadema antillarum* Philippi presentan actualmente unas densidades muy altas en la mayor parte de los fondos infralitorales rocosos, llegando incluso a densidades medias de 11 individuos/m² en algunas zonas y constituyendo blanquiales donde las coberturas de macroalgas se reducen drásticamente (Aguilera *et al.*, 1994; Alves *et al.*, 2003; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b).

El aumento desmesurado de las poblaciones de erizos puede ser debido a diferentes factores como: situación geográfica, especies implicadas, condiciones climáticas, actuaciones antrópicas (sobrepesca, contaminación, etc.) y posibles interacciones entre ellos. En los ecosistemas marinos bentónicos la estructura de las comunidades está determinada en gran medida por una compleja interrelación de factores tales como condiciones ambientales, competición, depredación y reclutamiento (Menge & Sutherland, 1987). En este sentido, actualmente se discute sobre la importancia de los procesos de regulación de cascada trófica o "top-down" (ej: depredador-herbívoro-alga) y cascada trófica inversa o "bottom-up" (ej: alga-herbívoro-depredador) en el control de la estructura de las comunidades (Hunter & Price, 1992; Power, 1992; Pinnegar *et al.*, 2000). Por un lado, los procesos de regulación de cascada trófica o "top-down" se dan en ecosistemas donde la depredación es un factor importante capaz de mantener en bajas densidades las poblaciones de herbívoros, lo que permite el desarrollo de las comunidades de algas (Sala *et al.*, 1998a; Shears & Babcock, 2002). Por el contrario, los procesos de regulación por cascada trófica inversa o "bottom-up" aparecen cuando determinados factores azarosos afectan a la abundancia de algas, extendiendo sus efectos a los niveles tróficos superiores y determinando así la dinámica de poblaciones de herbívoros y de sus depredadores (Hunter &

Price, 1992). Probablemente, ambos procesos reguladores actúen de forma simultánea en las comunidades marinas, aunque en diferente medida dependiendo de la heterogeneidad y características ambientales de las mismas (Pinnegar *et al.*, 2000).

En la mayoría de los trabajos consultados de diferentes partes del mundo nos encontramos con que la sobrepesca es uno de los principales factores que favorecen la expansión de las poblaciones de erizos (McClanahan & Muthiga; 1988; 1989; McClanahan & Shafir, 1990; Sala & Zabala, 1996; Sala, 1997; McClanahan, 2000), ya que la desaparición o reducciones de depredadores importantes provoca la pérdida de muchos procesos de cascada trófica (Steneck, 1998; Pace *et al.*, 1999; Pinnegar *et al.*, 2000). Estos efectos se ven acentuados cuando la disminución del nivel de depredación puede favorecer el aumento de las poblaciones de un herbívoro clave (Power, 1992), como es el caso de *Diadema antillarum*, que influye enormemente en el desarrollo de las comunidades algales (Knowlton, 2001; Tuya *et al.*, 2004a y b).

Las reservas marinas, al presentar gradientes en la intensidad del esfuerzo pesquero, incluyendo zonas de protección total o reserva integral, ofrecen una valiosa oportunidad para evaluar el efecto de la pesca en la estructura de la comunidad (Bohnsack, 1990; Jones *et al.*, 1993; Jennings & Polunin, 1997; Russ & Alcala, 1998 a y b; Edgar & Barrett, 1999). Actualmente se sabe que el llamado "efecto reserva", se manifiesta de forma directa en el incremento de la densidad y la talla de las especies explotadas (García-Rubies & Zabala, 1990; Bayle-Sempere & Ramos-Espla, 1993; Francour, 1993; Polunin & Roberts, 1993; McClanahan & Kaunda-Arara, 1995; Harmelin *et al.*, 1995; Jennings *et al.*, 1996; Edgar & Barret, 1999), aunque también pueden aparecer efectos indirectos como la reducción o control de las poblaciones de erizos por procesos de cascada trófica (McClanahan & Shafir, 1990; Babcock *et al.*, 1999; Shears & Babcock, 2002).

En el presente trabajo, nos planteamos valorar el papel de las dos primeras reservas marinas creadas en Canarias como herramientas de ordenación para el control de las poblaciones del herbívoro clave, *Diadema antillarum*, por procesos de cascada trófica, una vez que han transcurrido alrededor de diez años de su declaración, así como determinar en qué medida las densidades de erizos previas han influido en estos procesos.

MATERIAL Y MÉTODOS

La reserva marina de interés pesquero de "La Graciosa e islotes al norte de Lanzarote" fue declarada en 1995 y tiene una superficie rectangular de 70700 ha. Abarca la costa norte de Lanzarote y los islotes de La Graciosa, Montaña Clara, Roque del Oeste, Alegranza y Roque del Este. Está sectorizada en tres zonas de uso: zona de reserva integral, delimitada por un círculo de 1 milla de radio centrado en el Roque del Este; zona de usos restringidos, situada en un anillo de 2 millas alrededor de la reserva integral; y zona de uso tradicional, que comprende el resto de la reserva (fig. 1). Las actividades permitidas se regulan de la siguiente forma: en la zona de reserva integral, solamente actividades científicas; en la zona de usos restringidos se permite, además, pescas profesionales con aparejos de anzuelo y artes tradicionales dirigidos a la salema y a las especies pelágicas migratorias; finalmente, en la zona de uso tradicional, también se permite el buceo autónomo previa autorización, así como las pescas deportivas con currica y liña; la pesca con liña está

restringida en el Roque del Oeste y Montaña Clara, donde sólo se puede realizar más allá de los 500 m de la bajamar.

La reserva marina de interés pesquero de "Punta de La Restinga - Mar de Las Calmas" se sitúa en el sector sur occidental de la isla de El Hierro, fue declarada en 1996 con una superficie rectangular de 750 ha. Está sectorizada en tres zonas de uso: zona de reserva integral, entre el roque de Naos y el inicio de la playa de La Herradura; le sigue a cada lado una zona de usos restringidos y otra de reserva exterior o de usos tradicionales (fig. 1). Las actividades permitidas dentro de la reserva son: en la zona de reserva integral, solamente actividades científicas y la pesca de túnidos; en la zona de usos restringidos se permite, además, la pesca marítima profesional con liña y actividades de buceo previa autorización; finalmente, en la zona de reserva exterior se permiten también las restantes pesquerías artesanales realizadas tradicionalmente por pescadores locales.

Con el objeto de poder valorar el efecto de las reservas sobre las poblaciones de erizos era indispensable trabajar con una base de datos extensa, que nos permitiera aplicar los diseños pertinentes. Por ello, dado que no disponíamos de datos previos a la creación de las reservas tomados con métodos de muestreo específicos, como cuadrículas o transectos, decidimos utilizar los valores de densidad de *Diadema antillarum* estimados mediante una técnica de recuento visual estacionario ("punto fijo"), descrita por Bortone *et al.*, (1989) y modificada por Falcón *et al.* (1993), empleada normalmente para el muestreo de peces; los erizos se registraron como una variable independiente para el estudio posterior de las comunidades de peces. El muestreo abarca una superficie delimitada por un círculo imaginario de 5.6 m de radio (100 m² de superficie), marcado por un cabo en uno de cuyos extremos se coloca el buceador. Los erizos presentes en dicho círculo se cuentan en su totalidad cuando su número es pequeño o medio, o bien se estima su cantidad cuando es grande.

La totalidad de la base de datos incluye muestreos realizados en diferentes localidades de las reservas marinas de La Graciosa y el mar de Las Calmas durante varios años y abarcando las diferentes zonas de uso de las mismas (tabla I), excepto en La Graciosa donde las grandes profundidades (alrededor de los 100 m) de la zona de usos restringidos no permiten el muestreo.

El tratamiento estadístico de los datos para valorar el efecto reserva se llevó a cabo mediante el análisis de la varianza (ANOVA). Para la reserva marina de La Graciosa se utilizó un diseño múltiple antes-después-control-impacto (MBACI) (Keough & Mapstone, 1995; Underwood, 1997), basado en varios periodos antes y después de la creación de la reserva. En el caso de la reserva marina del mar de Las Calmas se empleó un diseño de tipo antes-después-control-impacto (BACI) (Green, 1979; Underwood, 1997) con varias estaciones de control y de impacto en los diversos sectores de uso y en un único periodo antes y después de su creación.

Con el objetivo de confeccionar los diseños correspondientes al análisis de ANOVA se escogieron en primer lugar aquellas localidades que se repitieron en los periodos de muestreos antes-después de la creación de las reservas y entre ellas se eligió al azar las localidades para balancear el modelo, esto es, un número igual de localidades dentro de cada zona de uso y periodo antes-después (tabla I y fig.1).

Para el análisis general del efecto de las dos reservas conjuntamente se realizó una ANOVA de tres vías de diseño ortogonal con dos factores fijos: Impacto vs .Control (IC) con dos niveles (reserva integral y resto reserva), Antes vs. Después (AD) con dos niveles y el factor Reserva (Re) aleatorio con dos niveles. El número de réplicas fue 24.

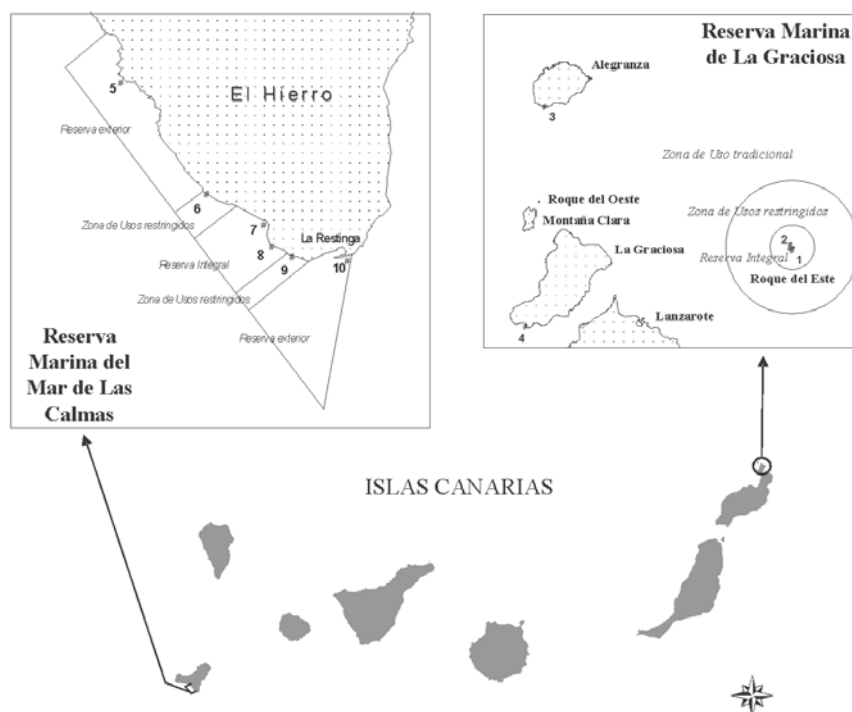


Figura 1. Mapa de las localidades incluidas en los diseños MBACI (La Graciosa) y BACI (mar de Las Calmas) para evaluar el efecto reserva. Los números corresponden a las localidades incluidas en los diseños MBACI: 1. Roque del Este (sotavento); 2. Roque del Este (barlovento); 3. Pta. La Mareta; 4. Montaña Amarilla; y BACI: 5. Tecorón; 6. Pta. Las Cañas; 7. Roque Chico; 8. Pta. Los Frailes; 9. La Herradura; 10. La Restinga.

Este modelo se define de la siguiente forma: $X = \text{Media} + \text{IC} + \text{AD} + \text{Re} + \text{IC} \times \text{AD} + \text{IC} \times \text{Re} + \text{AD} \times \text{Re} + \text{IC} \times \text{AD} \times \text{Re} + \text{Residual}$.

Para La Graciosa se aplicó un modelo parcialmente jerárquico (MBACI) con tres factores ortogonales fijos: Impacto vs. Control (IC) con dos niveles (reserva integral y zona de uso tradicional), Antes vs. Después (AD) con dos niveles, Tiempo anidado en AD (Ti(AD)), con dos niveles; y el factor localidad aleatorio anidado en IC (Lo(IC)) con dos niveles. El número de réplicas fue 13. Este modelo se define de la siguiente forma: $X = \text{Media} + \text{IC} + \text{Lo}(\text{IC}) + \text{AD} + \text{Ti}(\text{AD}) + \text{IC} \times \text{AD} + \text{IC} \times \text{Ti}(\text{AD}) + \text{AD} \times \text{Lo}(\text{IC}) + \text{Ti}(\text{AD}) \times \text{Lo}(\text{IC}) + \text{Residual}$. Atendiendo a las indicaciones de Keough & Mapstone (1995) y Kingsford (1998) para un diseño parcialmente jerárquico MBACI, el factor tiempo anidado (Ti(AD)) lo hemos tratado como un factor fijo y por lo tanto con dos niveles, ya que de esta forma se puede calcular el denominador de las medias cuadráticas para todos los factores.

Para el mar de Las Calmas se aplicó un modelo parcialmente jerárquico (BACI) con dos factores ortogonales fijos: Impacto vs. Control (IC) con tres niveles (reserva integral, zona de usos restringidos y reserva exterior) y Antes vs. Después (AD) con dos niveles;

Tabla I. Estadísticos descriptivos de las densidades de *Diadema antillarum* tomadas en las Reservas Marinas de Canarias desde el año 1991 hasta el 2001. Grado protección: 1. Zona reserva integral; 2. Zona de usos restringidos; 3. Zona de uso tradicional / reserva exterior. N = número de réplicas; DE: desviación estándar. [*: Localidades incluidas en los diseños MBACI y BACI].

LA GRACIOSA	Localidad	Grado de protección	N	Media	DE
1991 (antes)	El Veril	3	16	1,46	1,26
	Los Jameos	3	12	1,78	0,97
	Pto. Viejo-Alegranza	3	8	1,08	1,15
	Total	3	36	1,48	1,14
1992 (antes)	Los Jameos	3	3	0,87	0,12
	Pta. La Mareta	3	6	0,88	0,53
	La Maribunda	3	11	0,08	0,12
	El Trancadero	3	12	0,87	0,68
	Baja del Veril	3	4	1,38	0,48
	Total	3	36	0,68	0,63
1994 (antes)	Pta. La Mareta*	3	14	2,89	2,61
	Pto. Viejo-M.Clara	3	12	0,29	0,32
	Caleta del Mato	3	5	0,18	0,20
	Calladito-El Bermejo	3	22	1,29	1,38
	La Capilla	3	16	0,61	1,15
	Baja de Los Jureles	3	23	1,87	2,17
	Cuevas Coloradas	3	18	0,78	1,14
	Caletón Oscuro	3	22	0,07	0,10
	Pta. del Probí (Oeste)	3	19	3,11	2,49
	Montaña Amarilla*	3	18	3,42	0,91
	Pta. Fariones	3	18	2,20	1,44
	Playa del Salado	3	18	1,00	1,25
	Veril de Las Agujas	3	15	3,13	1,54
	Pta. de La Sonda	3	18	3,59	2,23
	Los Entraderos	3	18	0,00	0,01
	El Roquete	3	18	0,01	0,02
	Roque del Este (sotavento)*	1	12	0,54	0,95
	Roque del Este (barlovento)*	1	12	0,79	1,10
	Baja del Roque del Este	1	16	0,27	0,54
	Total			313	1,44
1995 (antes)	Pta. La Mareta*	3	96	2,74	2,54
	Cuevas Coloradas	3	108	0,81	1,55
	Montaña Amarilla*	3	104	1,53	1,41
	Pta. Fariones	3	102	1,42	1,20
	Roque del Este (sotavento)*	1	48	0,70	0,98
	Roque del Este (barlovento)*	1	55	0,35	0,77
	La Caletilla	3	92	0,11	0,35
	Bajón de la Pta. del Agua	3	16	5,44	4,57
	Caletón de La Arena	3	28	1,10	1,34
	La Carrera	3	25	3,53	2,69
	Total		674	1,37	1,99

1996 (antes)	El Veril	3	12	3,17	2,52
	Pta. La Mareta*	3	36	2,02	1,60
	Cuevas Coloradas	3	30	1,55	2,13
	Montaña Amarilla*	3	31	2,55	2,75
	Pta. Fariones	3	36	1,58	0,94
	Roque del Este (sotavento)*	1	22	0,38	0,62
	Roque del Este (barlovento)*	1	15	0,11	0,17
	La Caletilla	3	30	0,48	1,06
	Total		212	1,50	1,89
1997 (después)	Pta. La Mareta*	2	36	1,84	1,26
	Cuevas Coloradas	3	36	0,99	1,11
	Montaña Amarilla*	3	41	1,21	0,96
	Pta. Fariones	3	39	1,26	1,00
	Roque del Este (sotavento)*	1	21	0,76	0,86
	Roque del Este (barlovento)*	1	18	0,07	0,11
	La Caletilla	3	84	0,06	0,09
	Los Morros	3	28	1,63	0,83
	Total		333	0,88	1,05
1998 (después)	Roque del Este (sotavento)	1	6	0,14	0,14
	Roque del Este (barlovento)	1	9	0,02	0,03
	La Caletilla	3	21	0,04	0,03
	Los Morros	3	14	1,25	0,42
	Total		50	0,39	0,87
2001 (después)	Pta. La Mareta*	3	24	2,83	1,37
	Cuevas Coloradas	3	24	1,30	1,83
	Montaña Amarilla*	3	30	1,78	1,29
	Pta. Fariones	3	24	0,98	0,78
	Roque del Este (sotavento)*	1	18	0,32	0,58
	Roque del Este (barlovento)*	1	16	0,02	0,02
	La Caletilla	3	24	0,06	0,09
	Total		160	1,14	1,44
MAR DE LAS CALMAS					
1994 (antes)	Muelle de La Restinga*	2	36	0,11	0,12
	Roque de Naos	1	18	0,01	0,02
	Roque Chico*	1	18	0,03	0,03
	Pta. Tifirabe	2	18	0,04	0,05
	Cueva de Los Frailes	1	18	0,03	0,04
	La Gabarra	1	36	0,05	0,06
	Bahía de Rosalía	2	18	0,09	0,08
	Pta. de Los Frailes*	1	12	0,05	0,03
	Cueva del Diablo	2	18	0,08	0,07
	Tecorón*	2	18	0,15	0,12
	Pta. Las Cañas*	3	16	0,05	0,05
	La Herradura*	3	18	0,06	0,05
	Pta. Lajas del Lance	2	18	0,11	0,12
	Pta. Las Lapillas	2	18	0,05	0,05
		Total		280	0,06

1997 (después)	Muelle de La Restinga	2	30	0,05	0,06
	Roque Chico	1	61	0,02	0,03
	Cueva de Los Frailes	1	41	0,02	0,03
	La Gabarra	1	34	0,02	0,03
	Pta. de Los Frailes	1	30	0,02	0,03
	Cueva del Diablo	2	65	0,04	0,05
	Tecorón	2	66	0,02	0,03
	Pta. Las Cañas	3	35	0,02	0,03
	La Herradura	3	34	0,02	0,02
	Pta. Lajas del Lance	2	30	0,03	0,05
	Pta. Las Lapillas	2	30	0,02	0,02
	Total		456	0,03	0,04
1998 (después)	Muelle de La Restinga	2	32	0,02	0,04
	Roque Chico	1	30	0,02	0,04
	La Gabarra	1	32	0,03	0,04
	Pta. de Los Frailes	1	26	0,02	0,02
	Cueva del Diablo	2	31	0,02	0,02
	Tecorón	2	30	0,03	0,04
	Pta. Lajas del Lance	2	30	0,03	0,03
Total		211	0,02	0,03	
2001 (después)	Muelle de La Restinga*	2	30	0,04	0,06
	Roque Chico*	1	24	0,01	0,02
	Cueva de Los Frailes	1	30	0,01	0,02
	La Gabarra	1	24	0,01	0,02
	Pta. Los Frailes*	1	24	0,01	0,01
	Cueva del Diablo	2	24	0,03	0,03
	Tecorón*	2	24	0,02	0,02
	Pta. Las Cañas*	3	24	0,02	0,02
	La Herradura*	3	24	0,05	0,06
	Pta. Lajas del Lance	2	24	0,04	0,04
	Pta. Las Lapillas	2	30	0,02	0,03
Total		282	0,02	0,03	

y el factor localidad aleatorio anidado en IC (Lo(IC)) con dos niveles. El número de réplicas fue 12. Este modelo se define de la siguiente forma: $X = \text{Media} + \text{IC} + \text{Lo}(\text{IC}) + \text{AD} + \text{IC} \times \text{AD} + \text{AD} \times \text{Lo}(\text{IC}) + \text{Residual}$.

Los datos fueron transformados mediante $\ln(x+1)$ para conseguir la igualdad de varianza (Underwood, 1997), cuando aun así no obtuvimos varianzas homogéneas el nivel de significación considerado fue 0,01 en lugar de 0,05 (Underwood, 1981).

Se utilizaron los paquetes estadísticos SPSS 12.0 para la estadística descriptiva y GMAV-5 (Underwood *et al.*, 2002) para el cálculo de las ANOVAs bajo las especificaciones de Underwood (1977; 1981).

En todos los modelos empleados, las estaciones de control se encuentran dentro de la propia reserva, en la zona de uso tradicional, evitando así elegir estaciones demasiado alejadas y con unas condiciones topográficas y oceanográficas muy diferentes de las de impacto, pues es conocido que en Canarias existe una gran heterogeneidad ambiental y de las comunidades marinas en espacios relativamente cortos (Aguilera *et al.*, 1994; Falcón *et al.*, 1996). Además, la elección de los controles dentro de la zona de uso tradicional

está plenamente justificada desde el punto de vista del esfuerzo pesquero en el caso de la reserva del mar de las Calmas, pues la actividad extractiva en dicha zona ha seguido siendo similar a la realizada antes de su creación, ya que existían las mismas restricciones en el uso de artes y trampas desde antes de 1994 en toda la Isla. En La Graciosa, a pesar de que en la actualidad están prohibidas determinadas artes y métodos de pesca (nasas, palangres y trasmallos) en la zona de uso tradicional, la implementación de la vigilancia en la práctica no comenzó hasta 1997. De todas formas, la actividad pesquera en el área es muy intensa y se centra en gran medida en esta zona.

RESULTADOS

Para la Reserva Marina de La Graciosa se dispone de muestreos de erizos realizados desde cinco años antes de su puesta en funcionamiento (1991, 1992, 1994, 1995, 1996) y tres años posteriores (1997, 1998, 2001) (tabla I). En el periodo anterior a la creación de la reserva las densidades de *Diadema antillarum* presentaron valores relativamente altos para las estaciones estudiadas, oscilando entre un mínimo de $0,68 \pm 0,63$ registrado en el año 1992 y un máximo en 1996 con $1,50 \pm 1,89$ individuos / m². Tras la creación de la reserva la densidad media varió entre un mínimo de $0,39 \pm 0,87$ individuos / m² en 1998 y un máximo de $1,14 \pm 1,44$ individuos / m² en 2001 (tabla I). En general, las densidades medias mínimas se registraron sobre todo en la localidad del Roque del Este (barlovento), localizada en la zona de reserva integral, y las máximas aparecieron con frecuencia en la Pta. La Mareta, que se encuentra en la zona de uso tradicional (tabla I; fig. 2).

En la Reserva Marina del mar de Las Calmas se realizaron muestreos un año antes de su puesta en funcionamiento (1994) y tres años después (1997, 1998 y 2001). Durante el periodo previo, la densidad media de *D. antillarum* fue muy baja, de $0,06 \pm 0,08$ individuos / m², al igual que en el periodo posterior a la creación de la reserva, donde alcanzó $0,02 \pm 0,03$ individuos / m² (tabla I). En términos generales, se observaron densidades más bajas en las localidades situadas en la zona integral, si bien las medias oscilaron en un rango muy corto (tabla I; fig. 2).

Al analizar el efecto de las dos reservas en conjunto, el análisis de la varianza muestra diferencias altamente significativas en la interacción de los factores principales impacto vs. control x reserva (IC x Re). Esto indica que las densidades de *D. antillarum* varían entre la zona integral y el resto, en diferente magnitud en cada una de las reservas estudiadas (tabla II; fig. 3).

En el diseño MBACI aplicado a La Graciosa se obtuvieron diferencias significativas únicamente en el factor impacto vs. Control (IC), indicando que es la fuente de variación más importante de las densidades de *D. antillarum*, antes y después de la creación de la reserva (tabla II). Se diferencia la zona de reserva integral, con las menores densidades, del resto de la reserva (fig. 3).

Finalmente, en el diseño BACI utilizado para los datos disponibles del mar de Las Calmas se encontraron diferencias muy significativas en el factor principal antes vs. después (AD) (tabla II). El periodo posterior a la creación de la reserva presenta menores densidades de *D. antillarum* que el periodo anterior (fig. 3). También aparecen diferencias muy significativas en el factor localidad anidado en impacto vs. Control (Lo(IC)),

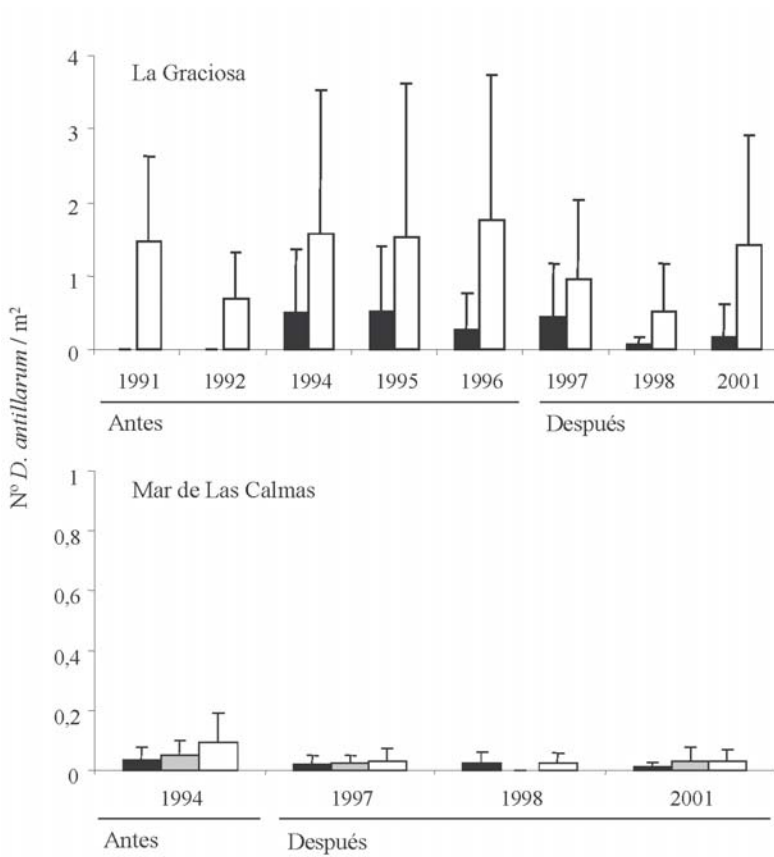


Figura 2. Densidades de *Diadema antillarum* (media \pm desviación estándar) para las reservas marinas de La Graciosa y el mar de Las Calmas tomadas antes y después de su puesta en funcionamiento. [Barras negras: zona integral; Barras grises: zona usos restringidos; Barras blancas: zona de usos tradicionales / reserva exterior].

indicando una variación diferente entre localidades para las distintas zonas de uso de la reserva (tabla II).

DISCUSIÓN

Las poblaciones de *Diadema antillarum* a lo largo del archipiélago Canario se encuentran por lo general en altas densidades (Aguilera *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2002; Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004a; Tuya *et al.*, 2004b) y ocupan grandes extensiones del sustrato duro de la franja rocosa costera (0-50 m de profundidad), abarcando hasta un

Tabla II. A. Resultados del ANOVA de tres vías para contrastar las variaciones en las densidades de *Diadema antillarum* en el conjunto de las reservas. B: Resultados del ANOVA de cuatro vías para valorar las variaciones en las densidades de *Diadema antillarum* en La Graciosa con un diseño MBACI. C: Resultados del ANOVA de tres vías para contrastar las variaciones en las densidades de *Diadema antillarum* en el mar de Las Calmas con un diseño BACI. [ns: no significativo; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$].

Fuente variación	gl	MC	F	p
A. Efecto reserva				
Impacto-Control	1	1209675,000	1,10	ns
Antes-Después	1	6075,000	20,25	ns
Reserva	1	1303502,0833	94,06	***
IC x AD	1	9352,0833	3,28	ns
IC x Re	1	1104133,3333	79,67	***
AD x Re	1	300,0000	0,02	ns
IC x AD x Re	1	2852,0833	0,21	ns
Residual	184	13858,4692		
B. La Graciosa-MBACI				
Impacto-Control	1	522,3994	61,84	*
Localidad (IC)	2	8,4482	2,57	ns
Antes-Después	1	4,6633	5,18	ns
Tiempo (AD)	1	2,5937	0,63	ns
IC x AD	1	0,0624	0,07	ns
IC x Ti	1	12,6604	3,09	ns
AD x Lo(IC)	2	0,9002	0,27	ns
Ti x Lo(IC)	2	4,0999	1,25	ns
Residual	160	3,285		
C. Mar Calmas-BACI				
Impacto-Control	2	10,9335	3,49	ns
Localidad (IC)	3	3,1350	3,20	**
Antes-Después	1	30,2908	19,02	**
IC x AD	2	13,0439	8,19	ns
AD x Lo(IC)	3	1,5923	1,63	ns
Residual	132	0,9789		

74,9 % de la misma, en el caso de la isla de Tenerife (Barquín, com. pers.). Sin embargo, existe una gran variabilidad geográfica y batimétrica en la distribución y características de las poblaciones de este macroinvertebrado (Brito *et al.*, 2004; Tuya *et al.*, 2004b; Hernández *et al.*, datos no publicados). Esta variabilidad también se refleja entre las reservas marinas de Canarias, apareciendo densidades notablemente mayores de *D. antillarum* en La Graciosa si las comparamos con las del mar de Las Calmas, donde son muy bajas (Hernández *et al.*, datos no publicados). Los datos recogidos en este trabajo demuestran, además, que esta diferencia en cuanto a las densidades de erizos era ya evidente antes de la creación de ambas reservas. Para La Graciosa, los muestreos realizados entre los años 1991 y 1996 ponen de manifiesto la existencia, en esta época, de densidades considera-

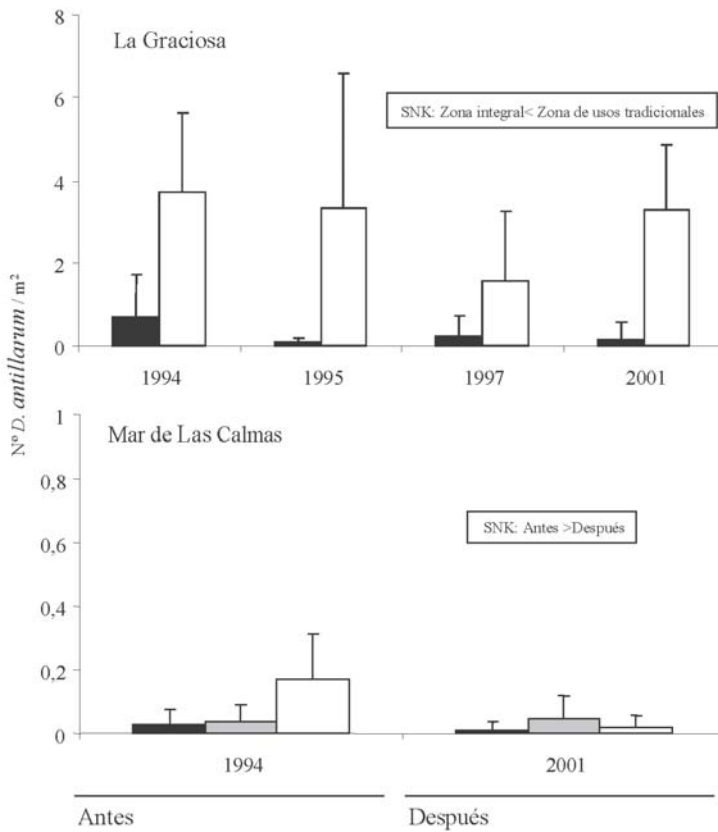


Figura 3. Densidades de *Diadema antillarum* (media \pm desviación estándar) de los años y localidades incluidas en los diseños MBACI (La Graciosa) y BACI (mar de Las Calmas) para valorar el efecto reserva y resultados del test *a posteriori* SNK ($p < 0,05$). [Barras negras: zona integral; Barras grises: zona usos restringidos; Barras blancas: zona de usos tradicionales / reserva exterior].

bles que llegaban incluso a constituir verdaderos blanquiales, donde los erizos estaban expuestos sobre el sustrato (obs. pers.). En cambio, en el mar de Las Calmas la situación era completamente distinta, apareciendo los erizos en densidades muy bajas y ocultos en grietas u oquedades. De esta forma, se hace evidente que tratamos con dos reservas marinas que en su estado inicial eran ya muy diferentes. Este hecho es importante a la hora valorar un tipo de efecto reserva que se define como la reducción de las densidades de erizos por cascada trófica (Edgar & Barrett, 1999; Pinnegar *et al.*, 2000; Shears & Babcock, 2002), pues existen varios ejemplos de áreas protegidas donde las altas densidades iniciales de erizos o blanquiales no han revertido con la puesta en funcionamiento de los espacios protegidos (ver revisión en Pinnegar *et al.*, 2000).

El primer análisis aplicado para valorar este tipo de efecto reserva, muestra que las densidades de erizos varían entre la zona integral y el resto de forma diferente para cada una de las reservas, lo que corrobora que tratamos con áreas protegidas que presentan un funcionamiento diferente. En este punto, decidimos analizarlas por separado, pues el factor "reserva" (Re) tiene un gran peso en el análisis de la varianza y puede camuflar los posibles efectos reserva en cada una de ellas.

En el caso de La Graciosa, no se ha constatado la existencia de efecto reserva y constituye un ejemplo más de área protegida donde el control del esfuerzo pesquero por sí sólo no ha favorecido la transición de zonas de blanquiza a comunidades dominadas por algas erectas (Sala & Zabala, 1996; Sala *et al.*, 1998a; Shears & Babcock, 2002). En cambio, sí se observan diferencias espaciales entre las zonas de uso de la reserva, que pueden ser debidas a la localización y características ambientales propias del sector integral, constituido por el Roque del Este, un islote con fondos abruptos y de pendientes pronunciadas, con muy escasa plataforma y sometido a un intenso hidrodinamismo. Sin embargo, en el mar de Las Calmas, a pesar de que ya presentaba bajas densidades iniciales, detectamos el esperado efecto reserva, como se ha observado anteriormente en otros lugares (Mc Clanahan & Shafir, 1990; Babcock *et al.*, 1999). Además, el análisis muestra que existe una variación importante en las densidades de *D. antillarum* entre las localidades, tanto en el periodo previo como en el posterior a la creación de la reserva, atribuible a diferencias locales en diversos factores que controlan la dinámica de las poblaciones de erizos (Watable & Harrold, 1991; Sala *et al.*, 1998b; Tomas *et al.*, 2004) y que pueden desencadenar procesos de cascada trófica inversa.

A pesar de haber sido declaradas en años sucesivos, se demuestra que las reservas marinas de La Graciosa y del mar de Las Calmas han tenido un funcionamiento claramente diferente en lo que respecta al control de las poblaciones del herbívoro clave *Diadema antillarum*. Como hemos visto en este trabajo, uno de los factores que pueden estar determinando la eficacia de las mismas es el estado inicial de las poblaciones de erizos, donde las bajas densidades favorecen el funcionamiento de las reservas en este sentido. Del mismo modo, en otras áreas protegidas del Mediterráneo, no se han logrado reducir las elevadas poblaciones de erizos iniciales y recuperar las coberturas de macroalgas (Sala *et al.*, 1998; Pinnegar *et al.*, 2000). Otros factores que pueden estar implicados en el menor efecto reserva encontrado en La Graciosa, son la mayor superficie, que facilita la pesca furtiva y dificulta la vigilancia, tal y como se ha apuntado para otras reservas marinas (Cole & Keuskamp, 1998; Shears & Babcock, 2002), además de fenómenos que favorecen procesos de cascada trófica inversa y permiten incrementar las poblaciones de los herbívoros (Hunter & Price, 1992).

Las islas Canarias, dada su situación subtropical y características oceanográficas de tipo subtropical-templado, debido al gradiente térmico generado por los afloramientos que se producen en la costa africana (Braun & Molina, 1984), presenta ecosistemas con cadenas tróficas relativamente simples y baja redundancia funcional (ver revisión en Duffy & Hay, 2001) en comparación con zonas tropicales próximas. Así, por ejemplo, la riqueza de depredadores especializados en comer erizos es baja en relación con las islas de Cabo Verde (Reiner, 1996; Brito *et al.*, 1999; Falcón, datos no publicados.). Este bajo número de depredadores, por un lado puede estar ejerciendo un control insuficiente sobre las altas densidades de *D. antillarum*, y por otro, hace que sean especialmente vulnerables a la sobrepesca u otras alteraciones. En estos casos, el papel regulador de los

depredadores que han sido mermados es difícilmente compensable, dada la baja redundancia trófica de estos sistemas subtropicales-templados.

La localización de las dos reservas marinas estudiadas coincide con los extremos del gradiente este-oeste de incremento de temperaturas en el archipiélago (Braun & Molina, 1984). De esta forma, la reserva del mar de Las Calmas, además de estar sometido a menor esfuerzo pesquero que la de La Graciosa, tiene unas características más tropicales con mayor diversidad de depredadores (Bortone *et al.*, 1991; Brito *et al.*, 2001b; Falcón *et al.*, 2002; Tuya *et al.*, 2004b), lo cual en conjunto permite un mejor control sobre las poblaciones de *Diadema antillarum* y, hasta cierto punto, compensar la posible merma por sobrepesca de algunos de ellos. No obstante, incluso en la isla de El Hierro existen blanquiazales (obs. pers.), lo que parece indicar que existen otros factores como la situación geográfica, la topografía, las condiciones oceanográficas, etc., que influyen a nivel local en las densidades de este herbívoro clave.

En conclusión, si bien las reservas marinas de Canarias pueden constituir una figura importante para la ordenación y conservación de los ecosistemas litorales y los recursos de interés pesquero (Brito *et al.*, 1998; Brito *et al.*, 2001a y c), su papel como herramienta para la recuperación de las zonas afectadas por la actividad de los erizos es discutible. Existen limitaciones claras debidas al estado inicial de sus poblaciones, que en parte están determinadas por las características ambientales y bióticas de las Islas. Por lo tanto, la restricción de las actividades pesqueras por sí sola no tiene la entidad suficiente para restituir zonas de blanquiazal en comunidades de macroalgas más productivas, sobre todo en las islas orientales que presentan un componente de depredadores menos especializado.

Proponemos, como futura medida para mejorar la situación de las reservas afectadas por altas densidades de *Diadema antillarum*, facilitar la recuperación de los fondos rocosos mediante la reducción controlada de la población de erizos, estrategia que ha sido aplicada con éxito en otras áreas protegidas (McClanahan *et al.*, 1996; Babcock *et al.*, 1999; Shears & Babcock, 2002). En este sentido, debemos apuntar que experiencias de reducciones controladas en áreas no protegidas de Tenerife han resultado efectivas, favoreciendo el establecimiento de comunidades de macroalgas y de los peces asociados (Brito *et al.*, 2004).

AGRADECIMIENTOS

A todos los compañeros que han muestreado en las diferentes campañas realizadas en las reservas marinas, especialmente a Pedro Pascual, Gustavo González y Alejandro Sancho, con los que hemos compartido experiencias inolvidables.

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 (2003). Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina* 67: 307-311.
- BABCOCK, R.C., S. KELLY, 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.
- BAYLE-SEMPERE, J.T. & A.A. RAMOS-ESPLA (1993). Some population parameters as bioindicators to assess the "reserve effect" on the fish assemblage.- pp. 183-214 in: C. F. Boudouresque, M. Avon y C. Pergent-Martini (eds.) *Qualité du milieu marin. Indicateurs biologiques et physico-chimiques*. France: GSI Posidone Publ.
- BOHNSACK, J.A. (1990). The potential of marine fishery reserves for reef fish management in the U.S. southern Atlantic: Miami. NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) Technical Memorandum NMFS-SEFC- 261: 40 pp.
- BORTONE, S.A., J.J. KIMMEL & C.M. BUNDRICK (1989). A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: time and area compensated. *North Easter Gulf Science* 10: 85-96.
- BORTONE, S.A., J.L. VAN TASSELL, A. BRITO, J.M. FALCÓN & C.M. BUNDRICK (1991). A visual assessment of the inshore fishes and fishery resources off El Hierro, Canary Islands: a baseline survey. *Scientia Marina* 58 (3): 529-541.
- BRAUN, J.C. & R. MOLINA (1984). El mar.-pp.17-28 in: Geografía de Canarias. Tomo I. Geografía física. Santa Cruz de Tenerife: Interinsular Canaria.
- BRITO, A. & J.M. FALCÓN (1990). Contribución al conocimiento de la distribución y ecología de *Chilomycterus agringa* (Pisces, Diodontidae) en las islas Canarias. *Vieraea* 19: 271-275.
- BRITO, A., J. BARQUÍN, J.G. BRAUN, J. REYES, J.M. FALCÓN, G. GONZÁLEZ, P. J. PASCUAL, A. BÁEZ, M. CABRERA, A. SANCHO, P. MARTÍN-SOSA, C. DORTA & J.O. TOSCO (1998). *Informe final del proyecto de investigación: "Estudio de los parámetros biológicos, ecológicos y pesqueros en relación con el funcionamiento de las reservas marinas canarias. Tomos I y II*. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Departamentos de Biología Animal (Ciencias Marinas y Zoología) y Biología Vegetal (Botánica), Universidad de La Laguna. 515 pp. + anexos.
- BRITO, A., R. HERRERA, J.M. FALCÓN, J.A. GARCÍA-CHARTON, J. BARQUÍN & A. PÉREZ-RUZAFÁ (1999). Contribución al conocimiento de la ictiofauna de las islas de Cabo Verde. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 11: 27-41.
- BRITO, A., J.M. FALCÓN, G. GONZÁLEZ, A. SANCHO, N. GARCÍA & J.C. HERNÁNDEZ (2001a). *Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de Vieja y Cabrilla y de los indicadores de la comunidad de peces costeros en la Reserva Marina de La Graciosa*. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna. 85 pp + Anexos.
- BRITO, A., J.M. FALCÓN, N. AGUILAR & P. PASCUAL (2001b). Fauna vertebrada marina.- pp. 219-229 in: J.M. Fernández-Palacios y J.L. Martín Esquivel (eds.) *Naturaleza*

- de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Santa Cruz de Tenerife: Editorial Turquesa.
- BRITO, A., J.M. FALCÓN, G. GONZÁLEZ, P. PASCUAL, A. SANCHO, C. DORTA, J.C. HERNÁNDEZ & N. GARCÍA (2001c). *Valoración de indicadores naturales del efecto reserva en la Reserva Marina de La Restinga-Mar de las Calmas*. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna. 120 pp + Anexos.
- BRITO A., M.C. GIL-RODRÍGUEZ, J.C. HERNÁNDEZ, J.M. FALCÓN, G. GONZÁLEZ, N. GARCÍA, A. CRUZ, G. HERRERA & A. SANCHO (2002). *Estudio de la biología y ecología del erizo *Diadema antillarum* y de las comunidades de sucesión en diferentes zonas de blanquiazal del Archipiélago Canario*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Gobierno de Canarias. Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna. 337 pp.
- 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.
- COLE, R.G. & D. KEUSKAMP (1998). Indirect effects of protection from exploitation: patterns of populations of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea) in northeastern New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 173: 215-226.
- DAVIC, R.D. (2000). Ecological dominants vs. keystone species: A call for reason. *Conservation Ecology* 4(1): r2. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/resp2>
- DAVIC, R.D. (2002). Herbivores as keystone predators. *Conservation Ecology* 6(2): r8. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/resp8>
- DAVIC, R.D. (2003). Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology* 7(1): r11. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11>
- DE LEO, G.A. & S. LEVIN (1997). The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* 1(1): 3. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3>
- DUFFY, J.E. & M.E. HAY (2001). The ecology and evolution of marine consumer-prey interactions.- pp.131-157 in: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (eds.). *Marine Community Ecology*. Sinauer: Sunderland Mass.
- EDGAR, G.J. & N.S. BARRETT (1999). Effects of the declaration of marine reserves on Tasmanian reef fishes, invertebrates and plants. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242:107-144.
- FALCÓN, J.M., J. MENA, A. BRITO, F.M. RODRÍGUEZ & M. MATA (1993). Ictiofauna de los fondos infralitorales rocosos de las islas Canarias. Observaciones mediante muestreos visuales in situ. *Publicaciones del Instituto español de Oceanografía* 11: 205-215.

- FALCÓN, J.M., S.A. BORTONE, A. BRITO & C.M. BUNDRICK (1996). Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Marine Biology* 125: 215-231.
- FALCÓN, J.M., A. BRITO, P. PASCUAL, G. GONZÁLEZ, A. SANCHO, M. CABRERA, A. BÁEZ, P. MARTÍN-SOSA & J. BARQUÍN (2002). Catálogo de los peces de la reserva marina de La Graciosa e islotes al norte de Lanzarote. Tropicalización reciente del poblamiento íctico. *Revista de la Academia Canaria de la Ciencia*. 3-4: 119-138
- FRANCOUR, P. (1993). Analyse pluriannuelle de l'effect réserve sur l'ichtyofaune de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Marine Life* 3: 83-93.
- GARCÍA-RUBIES, A & M. ZABALA (1990). Effects of total fishing prohibition on the rocky fish assemblages of Medes Island marine reserve (NW Mediterranean). *Scientia Marina* 54: 317-328.
- GREEN, R.H. (1979). *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. New York: Wiley-Interscience, 257pp.
- HARMELIN, J.G., F. BACHET & F. GARCÍA (1995). Mediterranean Marine Reserves: Fish Indicates as Test of Protection Efficiency. *Marine Ecology* 16: 233-250.
- HIGDON, J.W. (2002). Functionally dominant herbivores as keystone species. *Conservation Ecology* 6(2): r4. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/resp4>
- HIMMELMAN, J.H. & Y. LAVERGNE (1985). Organization of rocky subtidal communities in the St. Lawrence estuary. *Nat. Can.* 112, 143-154.
- HUNTER, M.D. & P.W. PRICE (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- JENNINGS, S., S.S. MARSHALL & N.V.C. POLUNIN (1996). Seychelles Marine Protected Areas: Comparative Structure and Status of Reef Fish Communities. *Biological Conservation* 75: 201-209.
- JENNINGS, S. & N.V.C. POLUNIN (1997). Impacts of predator depletion by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs* 14: 71-82.
- JONES, G.P., R.C. COLE & C.N. BATTERSHILL (1993). Marines reserves: do they work?- pp. 29-45 in: C.N. Battershill, D.R. Schiel, G.P. Jones, R. G. Crease & A. MacDiarmid, (ed.). *Proceedings of the Second International Temperate Reef Symposium*, 7-10 January 1992, Auckland, New Zealand. Wellington: National Institute of Water and Atmospheric Research (NIWA) Marine Publications.
- KEOUGH, M.J. & B.D. MAPSTONE. (1995). Protocols for designing marine ecological monitoring programs associated with BEK mills. *National Pulp Mills Research Programme Technical Reprints* 11. CSIRO, Camberra. 185pp.
- KHANINA, L. (1998). Determining keystone species. *Conservation Ecology* 2 (2): r2. [online] URL: <http://www.consecol.org/Journal/vol2/iss2/resp2>.
- KINGSFORD, M.J. (1998). *Analytical aspects of sampling design*.- 49-83pp in: M. Kingfords & C. Battershill (eds.). *Studying temperate marine environments. A handbook for ecologist*. New Zealand: Canterbury University Press. 335pp.

- KNOWLTON, N. (2001). Sea urchin recovery from mass mortality: new hope for Caribbean Coral reefs? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 4822-4824.
- LAWRENCE, J.M. (1975). On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 13: 213-286.
- LESSIOS, H.A., B.D. KESSING & J.S. PEARSE (2001). Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution* 55: 955-975.
- 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. & N.A. MUTHIGA (1988). Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia* 166: 269-276.
- McCLANAHAN, T.R. & N.A. MUTHIGA (1989). Patterns of predation on a sea urchin, *Echinometra mathaei* (de Blainville) on Kenyan coral reefs. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 126: 77-94.
- 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. & B. KAUNDA-ARARA (1995). Fishery Recovery in a Coral-reef Marine Park and its Effect on the Adjacent Fishery. *Conservation Biology* 10: 1187-1199.
- McCLANAHAN, T.R., A.T. KAMUKURU, N.A. MUTHIGA, M. GILAGABHER YEBIO & D. OBDURA (1996). Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. *Conservation Biology* 10(1): 136-154.
- 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 reefs of the Indian Ocean. Their ecology and conservation*. New York: Oxford University Press. 525 pp.
- MENGE, B. A. & J.P. SUTHERLAND (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-757.
- PACE, M.L., J.J. COLE, S.R. CARPENTER & J.F. KITCHELL (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 483-488.
- PAINE, R.T. & R.L. VADAS (1964). The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus spp.*, on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography* 14: 710-19
- 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.
- PIRAINO, S. & G. FANELLI (1999). Keystone species: what are we talking about? *Conservation Ecology* 3(1): r4. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/resp4>

- POLUNIN, N.V.C. & C.M. ROBERTS (1993). Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* 100: 167-176.
- POWER M.E. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- REINER, F. (1996). *Catálogo dos Peixes do Arquipélago de Cabo Verde*. Lisboa: IPIMAR.
- RUSS, G.R. & A.C. ALCALA (1998a). Natural fishing experiments in marine reserves 1983-1993: community and trophic responses. *Coral Reefs* 17:383-397.
- RUSS, G.R. & A.C. ALCALA (1998b). Natural fishing experiments in marine reserves 1983-1993: roles of life history and fishing intensity in family responses. *Coral Reefs* 17: 399-416.
- 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 (1998a). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *OIKOS* 82: 425-439.
- SALA, E., M. RIBES, B. HEREUS, M. ZABALA, V. ALVÀ, R. COMA, J. GARRABOU (1998b). Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series* 168: 135-145.
- SHEARS, N.T. & R.C. BABCOCK (2002). Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia* 132: 131-142.
- STENECK R.S. (1998). Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 429-430.
- TOMAS, F., J. ROMERO, X. TURON (2004). Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 282: 173-184.
- 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 easter 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.
- UNDERWOOD, A.J. (1977). *Experiments in ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.

- UNDERWOOD, A.J. (1981). Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 19: 513-605.
- UNDERWOOD, A.J. (1992). Competition and marine plant-animal interactions. - pp. 443-476 in: D.M. Jonh, S.J. Hawkins and J.H. Price (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford: Oxford Clarendon Press.
- UNDERWOOD, A.J. (1997). *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge. 504pp.
- UNDERWOOD A.J., M.G. CHAPMAN & S.A. RICHARDS (2002). GMAV-5 for Windows. An analysis of variance programme. Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities. Marine Ecology Laboratories, University of Sydney, Australia.
- 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.
- WATANABLE, J. & C. HARROLD (1991). Destructive grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. in a central California kelp forest: potential roles of recruitment, depth, and predation. *Marine Ecology Progress Series* 71: 125-141.