

Pablo González Navarro

BIOLÓGIA Y ECOLOGÍA DE LAS HOLOTURIAS
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] DE LA ISLA DE GRAN CANARIA
(ATLÁNTICO CENTRAL-ORIENTAL)



DEPARTAMENTO DE BIOLÓGIA
Las Palmas de Gran Canaria, a 1 de septiembre de 2012

**D. JUAN LUIS GÓMEZ PINCHETTI, SECRETARIO DEL
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE
LAS PALMAS DE GRAN CANARIA,**

CERTIFICA,

Que el Consejo de Doctores del Departamento en su sesión de fecha tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación, a la tesis doctoral titulada "Biología y ecología de las holoturias [Echinodermata: Holothuroidea] de la isla de Gran Canaria (Atlántico central oriental)" presentada por el doctorando D. Pablo González Navarro y dirigida por el Doctor Fernando Tuya Cortés.

Y para que así conste, y a efectos de lo previsto en el Artº 6 del Reglamento para la elaboración, defensa, tribunal y evaluación de tesis doctorales de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria, a de Septiembre de dos mil doce.



BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LAS **HOLOTURIAS**
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] DE LA ISLA DE GRAN CANARIA
(ATLÁNTICO CENTRAL-ORIENTAL)

Programa de Doctorado

“**ECOLOGÍA Y GESTIÓN DE LOS RECURSOS VIVOS MARINOS**”

Memoria presentada por el Licenciado D. Pablo González
Navarro para la obtención del Doctorado en Ciencias del Mar
en la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

El doctorando,

Fdo.: Pablo González Navarro

El director,

Fdo.: Dr. Fernando Tuya Cortés

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
Las Palmas de Gran Canaria, a 1 de septiembre de 2012

A mis padres y hermana

“Los científicos se esfuerzan por
hacer posible lo imposible.
Los políticos por hacer
lo posible imposible.”

Bertrand Arthur William Russell

ÍNDICE

	AGRADECIMIENTOS	11
CAPÍTULO 1	Introducción general	15
CAPÍTULO 2	Patrones de abundancia y talla de <i>Holothuria sanctori</i> , <i>Holothuria mammata</i> y <i>Holothuria arguinensis</i> en fondos rocosos someros de la isla de Gran Canaria	47
CAPÍTULO 3	Ciclo reproductivo de <i>Holothuria sanctori</i> (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea] en la isla de Gran Canaria	85
CAPÍTULO 4	Patrones de alimentación de <i>Holothuria sanctori</i> (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea] en la isla de Gran Canaria	127
CAPÍTULO 5	Marcaje y patrones de movimiento de <i>Holothuria sanctori</i> [Echinodermata: Holothuroidea] en la isla de Gran Canaria	159
CAPÍTULO 6	Efectos de la acidificación asociada a la erupción submarina del Mar de Las Calmas sobre la anatomía de <i>Holothuria sanctori</i> (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]	203
CAPÍTULO 7	Conclusiones	227
	CURRICULUM VITAE	235

 AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer en primer lugar a mi familia el apoyo que me ha ofrecido durante estos largos años de formación. Su ayuda ha sido muy valiosa a la hora de poder llegar a especializarme en el ámbito marino. A mi padre quiero agradecerle especialmente el haberme introducido en el mundo marino y haberme enseñado a bucear y admirar todo ese maravilloso y todavía desconocido mundo que nos rodea.

A Sara quiero agradecerle su constante apoyo y comprensión durante todos estos años de cansados muestreos, largas jornadas frente al ordenador, buceos nocturnos e incontables tormentas de ideas para poder diseñar o ejecutar experimentos. También quiero agradecerle su compañía en los numerosos viajes por el mundo que nos han enseñado tanto sobre la convivencia, la supervivencia en diferentes ambientes y en definitiva en situaciones que poco a poco han moldeado nuestro carácter y manera de afrontar problemas y la vida en general. Gracias a ella he seguido con esa ansia e interés por descubrir nuevas cosas, procesos, lugares, especies, etc. que espero no perder nunca.

Por otro lado no puedo olvidar a toda esa gente que me ha ayudado a lo largo de estos años en mis largos, cansados y a veces desesperantes muestreos, buceos y análisis para poder realizar esta tesis (Juan Martínez, Diogo Tavares, Jon Vilches, Raúl Bordón, Carlos Angulo, Yeray González, Emanuel...). Chicos, ya sé que los buceos nocturnos no son tan agradables y placenteros como los diurnos, pero vuestra ayuda ha sido de un valor incalculable.

No me puedo olvidar tampoco del equipo de “tortu-girls” (María, Saray y Ana), que tanto me han ayudado y acompañado durante los experimentos en los tanques de cultivo del ICCM. Sin ellas, el tanque de la vida no habría sido lo que es hoy en día.

Quisiera agradecer por último, pero no de una manera menos importante, a mi director de tesis, Fernando Tuya, y su increíble paciencia conmigo a la hora de diseñar los experimentos, analizar los datos y corregir errores cometidos en versiones previas de este manuscrito. Su dedicación a la dirección de esta tesis ha sido inmejorable y quiero agradecerle enormemente su rapidez en las correcciones y solución de dudas, que sin duda, han sido vitales para el desarrollo y finalización de este trabajo.

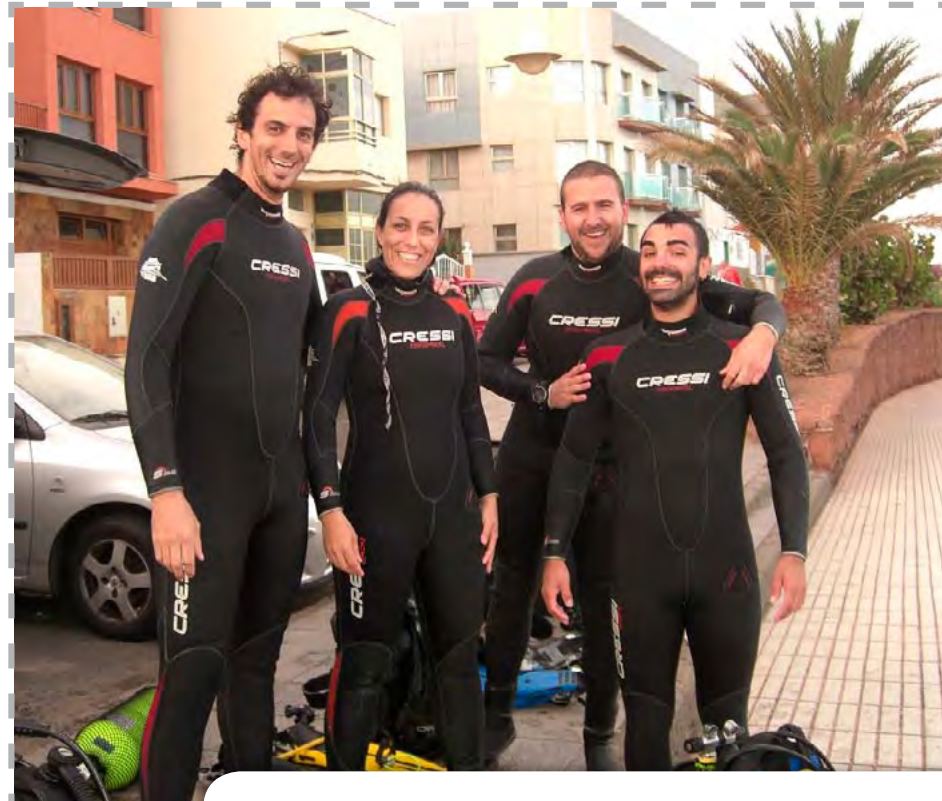
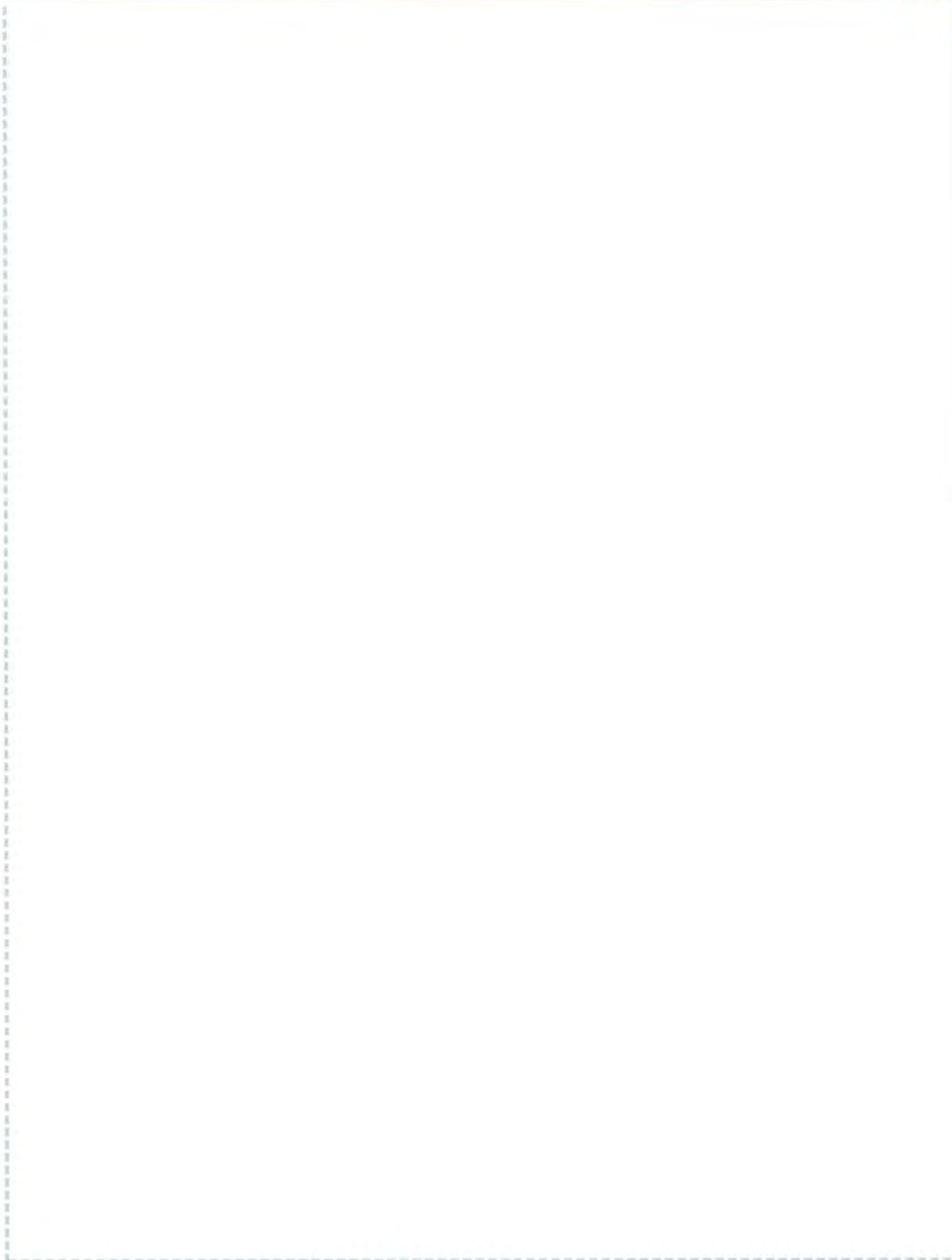


FIG. 1. EQUIPO “PEPINERO” TRAS UNA DURA INMERSIÓN EN RISCO VERDE, ARINAGA. DE IZQUIERDA A DERECHA: PABLO (AUTOR), SARA, JON Y JUAN.



CAPÍTULO 1.

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1.1.- Morfología externa

Las holoturias presentan un cuerpo cilíndrico, más o menos alargado según el eje oral-aboral, de donde les viene el nombre vulgar de pepinos o cochombros de mar. La boca y el ano se sitúan en extremos opuestos. El tamaño del cuerpo varía dentro de amplios márgenes, desde unos milímetros hasta 5 metros en algunos individuos (Mortensen 1938), aunque la mayoría suele tener menos de 20 cm. El peso suele ser menor de 1 kg, no obstante se tienen referencias de ejemplares con más de 5 kg (Lane 1992).

El eje oral-aboral suele ser horizontal y por él pasa un plano dorso-ventral de simetría bilateral que contiene el hidroporo y el gonoducto. La simetría radial que caracteriza a los equinodermos se manifiesta aún en la disposición de las vesículas acuíferas ambulacrales, músculos radiales, nervios, etc., pero a la vez se disponen de modo que son simétricos bilateralmente respecto al citado plano dorso-ventral. El pentamerismo queda de manifiesto externamente por la presencia de 5 ambulacra más o menos equidistantes, sobre los que se disponen los podia. No obstante, la mayoría de las holoturias presentan el lado ventral aplanado y diferenciado en una superficie en forma de suela y con función locomotora, mientras que el lado dorsal permanece arqueado.

La superficie ventral queda formada por 3 radios, el I, IV y V (Fig. 2), constituyendo el *trivium*. Los otros dos radios, II y III, conforman el *bivium*.

Los pedicelos, pies tubulares locomotores o podia locomotores, son expansiones de la pared del cuerpo con forma de pequeños tubitos que contienen en su interior una ramificación del sistema hidrovacular o acuífero y terminan en un ensanchamiento cóncavo que actúa como una ventosa, generalmente sostenida internamente por un anillo calcáreo muy perforado. Las papilas han perdido dicha ventosa terminal y su aspecto tubular, quedando reducidas al ápice de una estructura cónica más o menos ensanchada. En la mayoría de holoturias, los podia ventrales aparecen como pedicelos sobre la suela ventral, mientras que los de los flancos y dorso lo hacen como papilas.

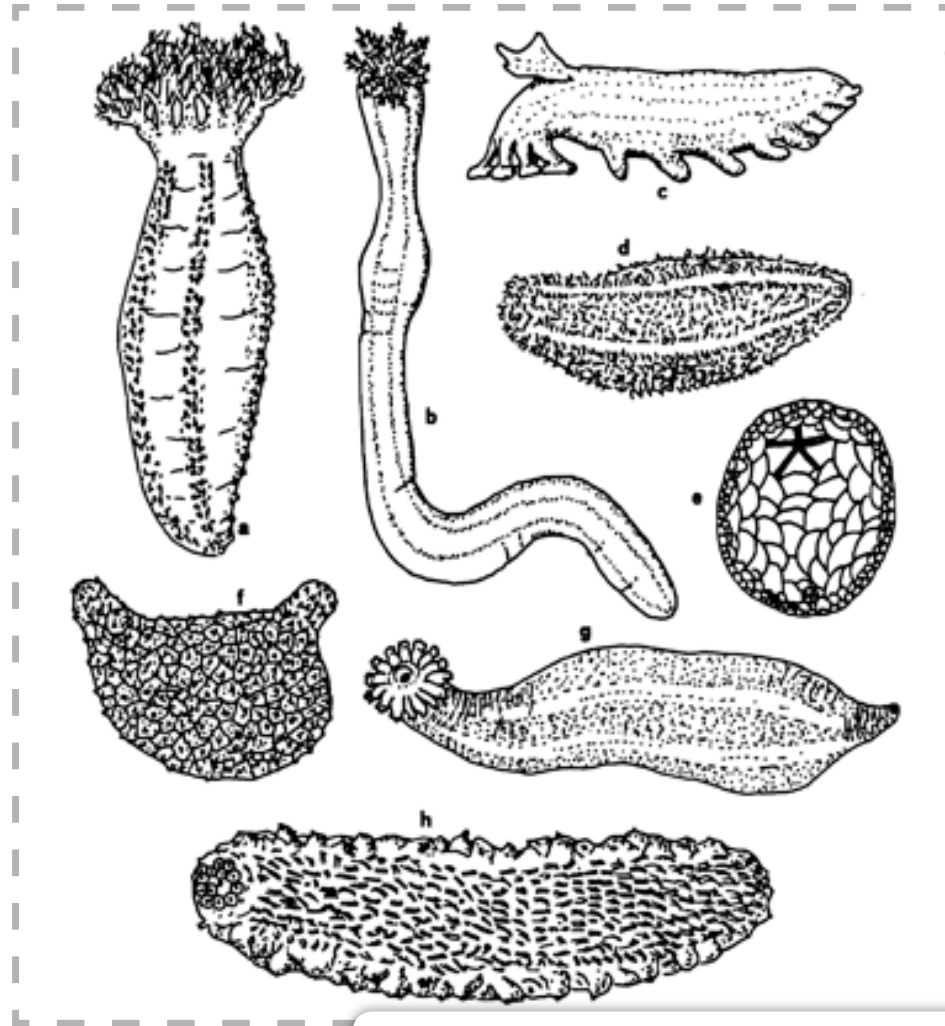


FIG. 1. ASPECTO EXTERNO DE ALGUNAS HOLOTURIAS REPRESENTATIVAS:
A) DENDROCHIROTIDA; B) APODIDA; C) ELASIPODIDA; D) ASPIDOCHIROTIDA;
E) DENDROCHIROTIDA; F) DACTYLOCHYROTIDA; G) MOLPADIDA;
H) ASPIDOCHIROTIDA. (TOMADO DE PÉREZ-RUZAFÁ, 1984).

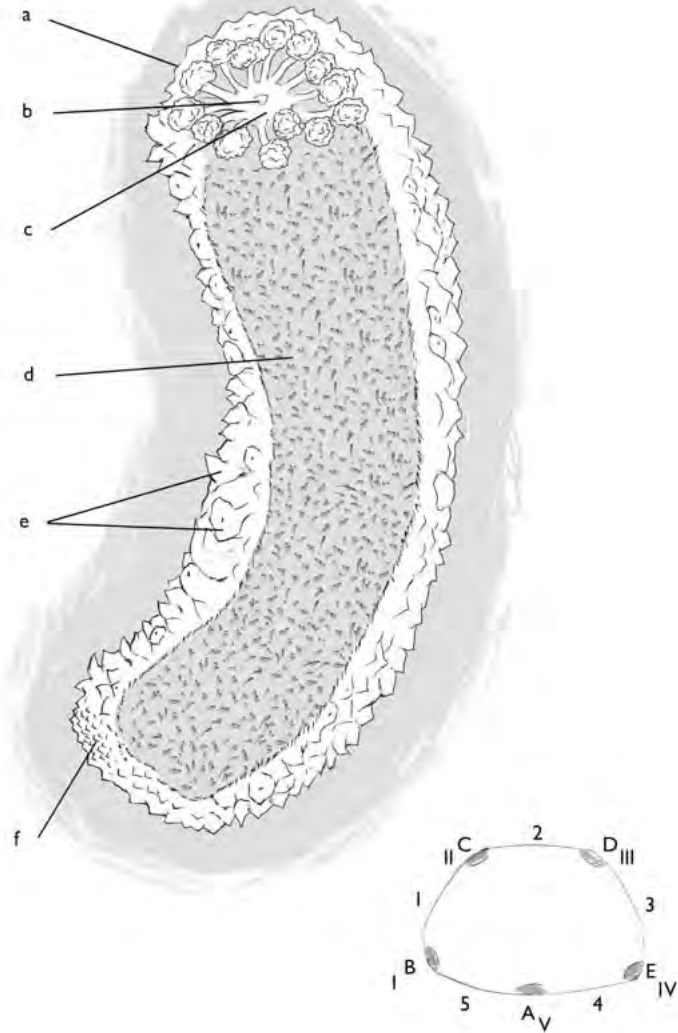


FIG. 2. MORFOLOGÍA EXTERNA DE UNA HOLOTURIA (*H. sanctori*): A) TENTÁCULO; B) BOCA; C) MEMBRANA BUCAL; D) SUELA VENTRAL DE PEDICELOS; E) PAPILAS; F) ANO. INF. IZQ.: ESQUEMA MOSTRANDO LAS METODOLOGÍAS PARA DENOMINAR RADIOS (A-E Y I-V) Y LOS INTERRADIOS (1-5).

Los tentáculos forman un círculo que bordea externamente a un área de pared del cuerpo o membrana bucal en cuyo centro se sitúa la boca circular. El número de tentáculos varía según los grupos y según la edad de los individuos de algunas especies, mientras que la forma es un carácter taxonómico asociado con el tipo de alimentación (Carney y Carey 1982) y con la filogenia del grupo (Pawson y Fell 1965; Fell y Pawson 1966; Roberts 1982). Los tentáculos son extremadamente retráctiles y pueden ser retirados hacia el interior quedando encerrados por la pared del cuerpo adyacente cuando éste se contrae. La superficie general del cuerpo es habitualmente gruesa y está más o menos cubierta de tubérculos o papilas.

La coloración general del cuerpo es habitualmente poco vistosa, predominando las tonalidades pardas, desde el negro o gris hasta los marrones rojizos o violáceos. Hay, no obstante, excepciones con colores amarillos (*Holothuria (Holothuria) helleri*), blancas o rosados (*Leptosynapta sp.*, *Thyone propinqua*), verdes (*Holothuria (Platyperona) parvula*) y naranjas (*Thyone hirta*). En algunas especies pueden aparecer coloraciones moteadas o a lunares alrededor de la base de las papilas dorsales o de los pedicelos (*Holothuria sanctori*). Las especies de profundidad suelen presentar coloraciones a base de púrpuras y violetas. Con frecuencia, la coloración de la suela ventral contrasta con la coloración del tegumento dorsal.

PARED DEL CUERPO

El grosor de la pared varía mucho según los grupos y especies, dependiendo del grado de contracción del animal. El aspecto general del tegumento es el de cualquier animal celomado. La superficie no presenta cilios y está cubierta por una fina cutícula debajo de la cual se encuentra la epidermis. En ella aparecen intercaladas células sensoriales y glandulares; también contiene gránulos de pigmento que determinan la coloración del cuerpo. Debajo de la epidermis hay una capa ancha de dermis de la que depende el grosor del tegumento. Está formada por tejido conectivo laxo y contiene a la mayoría de las espículas y el plexo nervioso. Va seguida de una capa dérmica más densa. A continuación hay una capa de músculos circulares cuyas fibras son lisas y están formadas por células largas y delgadas. Además de esta musculatura, hay cinco bandas anchas radiales de músculos longitudinales. La superficie interna del cuerpo está revestida por un peritoneo ciliado.

ESPÍCULAS

Uno de los caracteres taxonómicos más importantes, si no el más importante, en la clase Holothuroidea es la forma de las espículas, también llamadas osículos, depósitos o corpúsculos calcáreos, escleritos, etc. Dichos cuerpos calcáreos, de tamaño microscópico, están contenidos en la parte más superficial de la dermis y se cree que representan un estado persistente del esqueleto arcaico o embrionario (Hyman 1955). Aparecen en los tentáculos, papilas, y normalmente en los discos adhesivos de los pies ambulacrales, así como en los mesenterios y otras estructuras interiores. Se componen de carbonato cálcico, al igual que el exoesqueleto de los demás equinodermos, en la forma de calcita mineral constituyendo un cristal unitario, aunque también puede contener entre un 5 y un 13% de carbonato magnésico en sustitución iónica (Nichols 1964; Raup 1966; Martinell 1980; Renzi 1980). Existen muchos tipos y formas de espículas, normalmente dependiendo de la especie y la zona estudiada de un determinado individuo, pero en general podrían agruparse en los siguientes tipos: bastones, botones, placas, torres, cestas, anclas, rosetas y ruedas (Fig. 3).

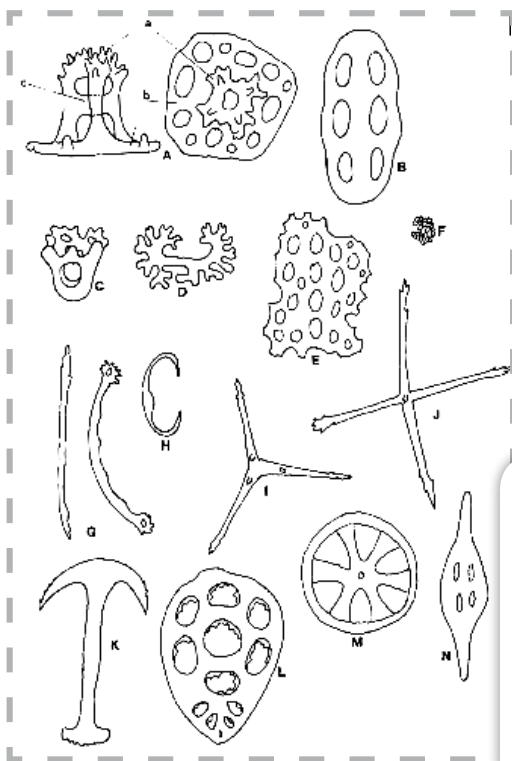


FIG. 3. TIPOS BÁSICOS DE ESPÍCULAS DE HOLOTURIAS: A) TORRES (LATERAL Y SUPERIOR): A) CORONA, B) DISCO BASAL, C) TRAVESAÑO O VIGA; B) BOTÓN; C) CESTA; D) ROSETA; E) PLACA PERFORADA; F) GRÁNULO MILIAR; G) BASTONES; H) BASTÓN EN FORMA DE C; I) CUERPO TRIRRADIADO; J) CUERPO CRUCIFORME; K) ANCLA; L) PLACA ANCORAL; M) RUEDA; N) CUERPO FUSIFORME (TOMADO DE PÉREZ-RUZAFÁ 1984).

1.1.2.- Anatomía interna

La cavidad general del cuerpo está ocupada principalmente por el tubo digestivo, las gónadas en época de reproducción, y los árboles respiratorios, si los hay. El tubo digestivo se inicia en la boca. Está presente un esfínter muscular que a veces presenta un reborde a modo de labio. A continuación sigue la faringe que pasa a través de una estructura ósea o anillo calcáreo, formado por placas de carbonato cálcico. Probablemente, es homólogo con la linterna de Aristóteles de los erizos de mar (Hyman 1955). Este anillo sustenta al anillo nervioso y a las vesículas acuíferas y es un punto de inserción de las bandas musculares longitudinales.

Algo por debajo del anillo calcáreo, también rodeando a la faringe, se encuentra el anillo acuífero o canal anular que forma parte del sistema hidrovascular. De este canal anular parten dos tipos de apéndices, las vesículas de Poli y el canal pétreo; ambos pueden estar en número variable. Las vesículas de Poli son sacos más o menos ovoides que quedan colgando en la cavidad celómica y comunican con el anillo mediante un cuello estrecho. Su función parece ser como un reservorio de expansión del sistema acuífero. El canal pétreo es un tubo de paredes calcificadas que une el anillo acuífero con el madreporito, que es un pequeño engrosamiento lleno de canales y perforaciones.

A continuación de la faringe, al emerger el tracto digestivo de los anillos calcáreo y acuífero, puede aparecer un esófago corto y delgado seguido del estómago. Un ligero estrechamiento indica el inicio del intestino que tiene una longitud varias veces mayor que la del cuerpo, por lo que sufre numerosos pliegues en el interior de la cavidad celómica. Suele dividirse en tres partes: tramo descendente, un tramo ascendente y un segundo tramo descendente. Cada uno de los tramos puede estar más o menos plegado (Feral y Massin 1982). La parte final del tracto digestivo puede expandirse para formar una cloaca antes de abrir al exterior en el ano. Dicha cloaca está unida a las paredes del cuerpo que la rodean por medio de suspensores cloacales compuestos por fibras musculares y tejido conjuntivo.

El tracto digestivo en su totalidad se encuentra sostenido por un mesenterio que a veces se divide en tres porciones; la primera o mesenterio dorsal soporta al esófago, estómago y una porción variable del primer tramo del intestino; la segunda parte o mesenterio izquierdo se une al interrradio dorsal izquierdo de la pared del cuerpo; la tercera división del mesenterio ventral parte de la pared ventral del cuerpo.

En algunas especies, como *Holothuria sanctori*, aparecen unos órganos constituidos por tubos blanquecinos situados próximos al ano, generalmente en la base izquierda de los árboles respiratorios. Dichos órganos reciben el nombre de *túbulos* de Cuvier y son expulsados al exterior cuando el animal se siente molestado o en peligro. En contacto con el agua del medio externo los túbulos se alargan y solidifican formando una maraña pegajosa que se adhiere al posible enemigo.

El sistema hemal consta de un anillo hemal que rodea la faringe y del que parten ramificaciones que van acompañando a los canales acuíferos, tanto hacia los tentáculos como hacia el resto del cuerpo, y de dos senos principales que se sitúan a lo largo del tubo digestivo: uno es el seno dorsal o mesenterial que está unido al intestino por medio de una rete mirabile que a su vez se entremezcla con los haces terminales del árbol respiratorio izquierdo, y el otro es el seno ventral o antimesenterial.

El sistema nervioso consta también de un anillo nervioso que se sitúa en la membrana bucal. De él parte un nervio ganglionado hacia el interior de cada tentáculo y un nervio radial hacia cada ambulacro atravesando los agujeros de las placas radiales del anillo calcáreo. People y Ewer (Nichols 1964), trabajando en preparaciones de nervio-músculo sugirieron que el sistema nervioso de los equinodermos es más parecido al de los vertebrados que al de los artrópodos o celentereados, y se comporta más como una serie de tractos nerviosos que como una simple red nerviosa.

Además de las células neurosensoriales comunes al grupo, situadas en la epidermis y que tienen funciones tango y quimiorreceptoras, pueden encontrarse en algunas holoturias órganos sensoriales algo más complicados; sobre la superficie del cuerpo se sitúan pequeñas rugosidades de naturaleza sensitivo-glandular. Asimismo es común la presencia de órganos sensitivos en el interior de los tentáculos lo que les permite analizar el medio (Hyman 1955).

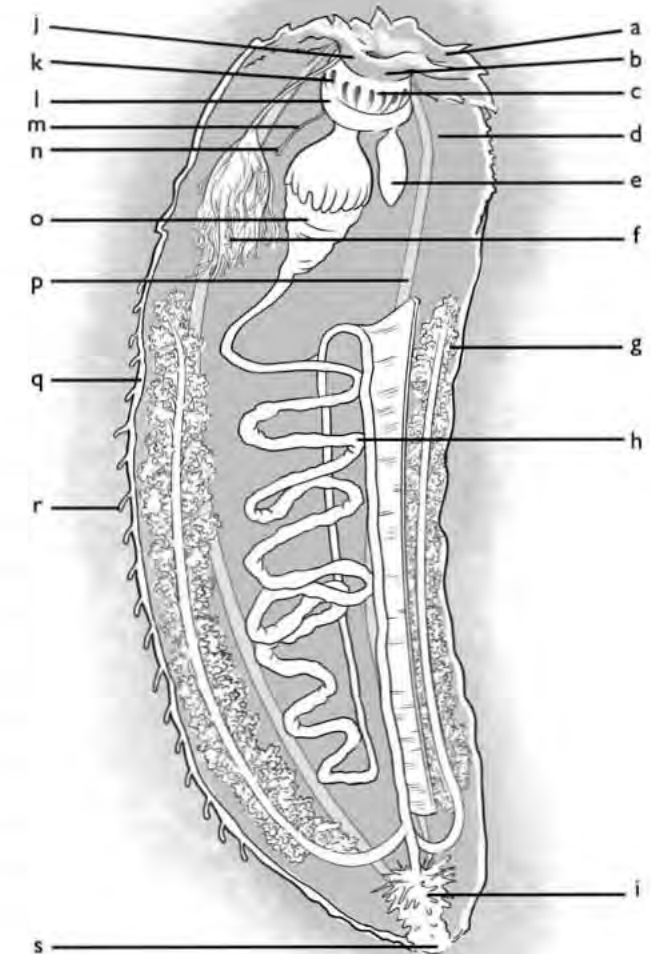


FIG. 4. ANATOMÍA INTERNA DE UNA HOLOTURIA: A) TENTÁCULO; B) INTROVERTO; C) FARINGE; D) MÚSCULOS RETRACTORES; E) VESÍCULA DE POLI; F) GÓNADA; G) ÁRBOL RESPIRATORIO; H) INTESTINO; I) CLOACA; J) CANAL TENTACULAR; K) ANILLO CALCÁREO; L) ANILLO ACUÍFERO; M) CANAL PÉTREO; N) MADREPORITO; O) ESTÓMAGO; P) MÚSCULOS LONGITUDINALES; Q) CANAL RADIAL; R) PEDICELO; S) ANO.

La mayoría de las especies de la clase Holothuroidea son dioicas y no existe un dimorfismo sexual aparente. Sin embargo, existen algunas especies hermafroditas como *Taeniogyrus contortus* (Cherbonnier 1952), *Cucumaria laevigata* o *Mesothuria intestinalis* (Hyman 1955). El sistema reproductor de las holoturias ha perdido el pentamerismo que caracteriza a otros equinodermos. Hay una única gónada formada por uno o dos haces de túbulos dispuestos a la izquierda o a derecha e izquierda, respectivamente, del mesenterio dorsal. La salida al exterior tiene lugar mediante un gonoporo, con o sin papila genital, localizado en el interrradio mediodorsal, muy próximo a la corona tentacular. En la mayoría de especies, cuando los gametos están maduros, se liberan directamente en el agua. Para desovar, especialmente en Aspidochirotidas, las holoturias adoptan una posición casi vertical y mediante cortas sacudidas adelante y atrás van liberando los gametos al medio (Fig. 5).

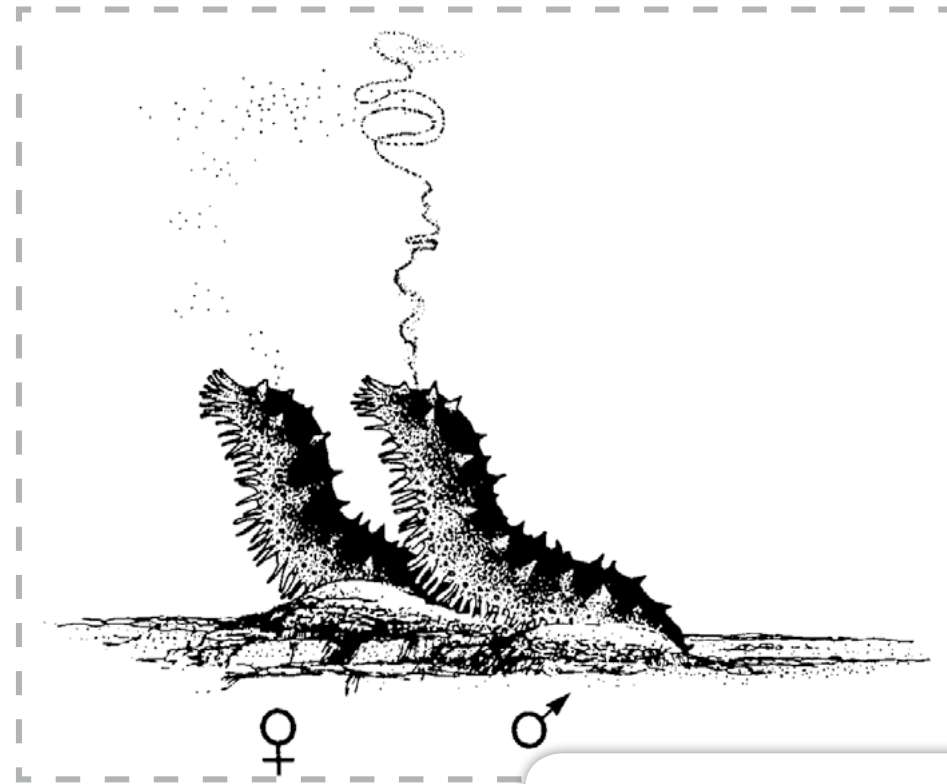


FIG. 5. LIBERACIÓN DE GAMETOS EN HOLOTURIAS ASPIDOCHEIROTIDAS HEMBRA Y MACHO.

Algunas especies como *Leptosynapta minuta*, *Synaptula hydriformis* y *Chiridote rotifera* son vivíparas (Cherbonnier 1953; Hyman 1955) y otras como *Holothuria parvula* y *Holothuria surinamensis* pueden tener reproducción asexual por fisión transversal (Deichmann 1954 y 1957).

1.1.3.- Ecología de las holoturias

Los pepinos de mar u holoturias son invertebrados marinos que se distribuyen en todas las latitudes desde aguas cálidas en el trópico hasta aguas frías cerca de los polos (Pérez-Ruzafa 1984), tanto en zonas someras como a grandes profundidades (Hyman 1955; Richmond *et al.* 1996), donde pueden constituir hasta el 90% del total de biomasa (Belyaev 1972).

Desde el punto de vista ecológico, los holoturoideos desempeñan un papel muy importante en las comunidades bentónicas, pues son recicladores de nutrientes y agentes de bioturbación (Bakus 1973; Barnes 1977; Uthicke y Klumpp 1998; Uthicke 1999; Uthicke 2001) lo que permite el movimiento y oxigenación de los suelos y evita la estratificación (Bakus 1973, Richmond y Martínez 1993). Su participación en estos procesos ecológicos los convierte en organismos indispensables para el mantenimiento de la productividad de los ambientes marinos.

El hábitat en el que podemos encontrar a las holoturias es muy variable, existen holoturias que viven sobre o en las cavidades de rocas (*Holothuria sanctori*, *Pawsonia saxicola*), otras en praderas de fanerógamas marinas (*Holothuria tubulosa*, *Holothuria mammata*, *Holothuria poli*, *Holothuria stellati*, etc., que habitan en las praderas de Posidonia en el Mediterráneo) o sobre lechos de fango o arena (*Holothuria tubulosa*, *Mesothuria intestinalis*, etc).

La alimentación en las holoturias se efectúa siempre utilizando los tentáculos, cuya forma determina la naturaleza del alimento que, por norma general, se reduce a tres tipos: plancton, detritos y materia orgánica del fango, aunque podrían generalizarse en dos tipos: comedores de partículas en suspensión y comedores de sedimentos (Roberts y Bryce 1982). Existen, a su vez, dos modos de alimentarse atendiendo a la hora del día que sea. Por una parte se encuentran las holoturias que lo hacen de un modo continuo, día y noche, como *Holothuria tubulosa* (Massin y Jangoux 1976); el segundo grupo lo hace

discontinuas, comen durante unos dos tercios del día y el resto del tiempo permanecen ocultas entre las rocas o enterradas en el sedimento, como *Holothuria sanctori* (Pérez-Ruzafa 1984). La luz parece ser el factor que controla la actividad de alimentación en las holoturias, habiendo especies que comen sólo por la mañana, otras por la tarde y otras con un marcado comportamiento alimenticio nocturno.

Las holoturias, en general, no tienen demasiados enemigos naturales o depredadores. Existe muy poca bibliografía que documente los distintos tipos de depredadores de las holoturias, aunque los pocos trabajos existentes recogen algunas evidencias de que las estrellas de mar, peces demersales, mamíferos marinos, crustáceos así como grandes gasterópodos pueden depredar sobre las holoturias (Francour 1997). Con el fin de repeler o evitar estos ataques, las holoturias han desarrollado 7 tipos de mecanismos o sistemas anti-depredación (Bingham y Braithwaite 1986; Lawrence 1987; Francour 1997): grosor de la pared del cuerpo (incluyendo desarrollo de osículos), piel y órganos tóxicos y nocivos, contracción y endurecimiento del tegumento del cuerpo, evisceración o autotomía (incluyendo túbulos de Cuvier), natación, actividad nocturna y comportamiento críptico o de enterramiento.

La reproducción tiene lugar, por lo general, en una época del año concreta, muy frecuentemente en primavera y/o verano, especialmente en zonas templadas, mientras que en zonas tropicales se puede producir a lo largo de todo el año (Pearse 1968; Ong Che y Gómez 1985; Conand 1993).

El crecimiento hasta alcanzar la talla máxima, parece ser bastante lento, pudiendo llevar, según la especie, de tres a cinco años (Pawson 1966). Sin embargo, el crecimiento durante el primer año es muy rápido, lo que explica la ausencia frecuente de individuos jóvenes (Massin y Jangoux 1976).

1.1.4.- Valor comercial y usos

Además de su importancia ecológica, algunas especies de holoturias poseen un alto valor comercial; por ejemplo, es una de las formas de comercio más antiguas en las islas del Pacífico (Conand y Byrne 1993). El pepino de mar, una vez hervido, salado y secado (Fig. 6) se convierte en el llamado "Trepang" o "Beche-de-mer"

y alcanza unos precios desorbitados en los mercados orientales de alimentación de lujo (80-100 \$ la unidad). Los principales consumidores son la R.P. de China, la SAE de Hong Kong, la Provincia china de Taiwán, Singapur, Corea y Malasia (Ferdouse 2004). Algunas especies se utilizan también con fines medicinales (p. ej., *Stichopus horrens* en Malasia) y para presentarlos en acuarios (manzanas de mar, *Pseudocolochirus spp.*, *Holothuria atra*, *Holothuria edulis*, *Holothuria impatiens*). Los órganos viscerales, como intestinos fermentados (konowata) y la gónada seca (kuchiko) de especies comercialmente importantes se comercializan en Japón, Corea y China (Stutterd y Williams 2003). Se cree que la carne de holoturia contiene sustancias químicas benéficas con propiedades antibacterianas y antimicóticas (Hamel y Mercier 1997) e incluso se considera afrodisíaca en China (Uthicke y Klumpp 1996).

En China, se cree que las holoturias son un remedio tradicional y una medicina, y su utilización está registrada desde la dinastía Ming (1368-1644 AC) (Chen 2004). Se estima que las holoturias son un tónico para la salud, empleado normalmente para tratar la debilidad, la impotencia, la flojedad de los ancianos, el estreñimiento y la micturia, así como alimento, donde los cocineros chinos han venerado a la holoturia desde la antigüedad. Esto ha llevado a largas tradiciones, especialmente en las zonas costeras, donde su consumo se ha convertido en parte de la cultura y la costumbre locales (Chen 2004). Además, la holoturia tiene un gran valor nutritivo, debido a sus elevadas proteínas, reducido contenido de grasa, perfil aminoácido y presencia de oligoelementos, lo que le convierte en un valioso alimento (Chen 2004). Como medicina, las holoturias tienen diversos compuestos químicos que se utilizan para tratar la anemia, impedir algunos cánceres, reforzar la función inmune y reducir el dolor de artritis (Chen 2004).

La holoturia se utiliza principalmente como alimento para el consumo de tegumento, sobre todo como: i) producto seco (conocido como holoturia, bicho de mar, hai-som), del que los principales consumidores son los chinos; ii) hervido o salado; iii) crudo, siendo el principal mercado el japonés, y iv) como alimento tradicional cocinado con leche de coco (Conand 1989). En Malasia (Baine y Poh-Sze 1999; Poh-Sze 2004), se informa del uso de especies del género *Stichopus* (conocido localmente como 'gamat') por sus propiedades medicinales en diversas circunstancias, como el tratamiento de heridas, de las úlceras de estómago y como calmante. Su composición química se ha considerado útil para reducir el dolor de artritis y la artralgia, y los saponinas de las holoturias

(holothurina) tienen propiedades antiinflamatorias y anticancerígenas (Awaluddin 2001), suprimiendo el crecimiento de algunos tumores e incrementando la actividad fagocítica de los leucocitos (Perez-Ruzafa 1984).

Además, el bálsamo de holoturia y productos derivados se encuentran en una variedad de productos como aceite de linimento, pasta dentífrica, loción corporal y jabones (Poh-Sze 2004; Conand 2005). En Japón, existe una patente para el sulfuro de condrina de la holoturia en la terapia del VIH (Conand 2005).

En el territorio español, hay zonas donde las holoturias se utilizan y consumen tradicionalmente como Cataluña, Comunidad Valenciana y Baleares. Allí se conocen con el nombre de espardeñas o espardeñas y han pasado de ser consumidas por los pescadores y gente humilde a ser un recurso marino que alcanza precios altísimos en los mercados y lonjas locales (100-150 €/kg). *Stichopus regalis* parece ser la especie más consumida en las costas españolas. En las costas del sureste de la península Ibérica se emplea el tegumento troceado de *Holothuria sanctori* como cebo para la pesca con sedal.



FIG 6. SECADERO DE HOLOTURIAS TRADICIONAL EN POBLADO DE PULAU MISA, INDONESIA.

► 1.2.- ANTECEDENTES EN CANARIAS

A pesar de ser relativamente abundantes en Canarias, sobre todo *H. sanctori* (Tuya *et al.* 2006), no existen apenas trabajos que se hayan centrado en el estudio de la ecología o biología de las holoturias en las islas. Existe pues, un gran desconocimiento sobre el ciclo vital de estas especies, distribución, abundancia, movimiento, alimentación, comportamiento, reproducción, etc. Los únicos estudios previos de estas especies son los realizados por Pérez-Ruzafa hace más de 20 años, en 1984, con su tesis de licenciatura, donde sienta las bases de las especies presentes en Canarias y se inicia una descripción taxonómica de las mismas; en 1985, publica un trabajo más sobre técnicas de recolección y estudio de la clase Holothurioidea; en 1987, publica un estudio sobre el comportamiento de varias holoturias en un charco intermareal de Tenerife.

En la actualidad, algunos de los estudios publicados sobre el tema son, el realizado por Tuya *et al.* (2006), en el que se encontraron relaciones significativas entre la densidad de holoturias, especialmente *H. sanctori* y la abundancia de erizos de mar *Diadema* aff. *antillarum*, en las zonas desprovistas de cobertura vegetal denominadas blanquizales.

Caballero-Solares (2007) realizó un pequeño experimento en laboratorio con el fin de averiguar cómo influía la luz y el tipo de sustrato en selección de hábitat de *H. sanctori*. Concluyó que *H. sanctori* tiene un marcado fototactismo negativo y tiende a huir siempre de la luz, si bien no saca ninguna conclusión clara de la influencia del sustrato en la selección activa de hábitat.

Borrero-Pérez *et al.* (2009) publica un estudio exhaustivo en el que se clarifica el estatus taxonómico de algunas especies de holoturias Atlántico-Mediterráneas, entre las que se encuentran algunas de las presentes en Canarias, como *H. sanctori* y *H. mammata*, erróneamente identificada como *H. dakarensis*.

San Leon-Bartolomé (2010) realizó un experimento de etología en laboratorio donde estudió la influencia de la longitud de onda de la luz en el nivel de actividad de *H. sanctori*, *H. dakarensis* y *H. arguinensis*, concluyendo que tanto *H. sanctori* como *H. arguinensis* prefieren lugares oscuros a otros con más luz, mientras que *H. dakarensis* no muestra una preferencia clara.

Campanales-Planas (2010) llevó a cabo un experimento en laboratorio con el fin de evaluar la selección de sustrato de *H. tubulosa* en función del tamaño de las partículas y descubrió que esta especie presenta una cierta tendencia a seleccionar sustratos con partículas gruesas frente a finas.

► 1.3.- DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

En las Islas Canarias, existen 34 especies de holoturia (Moro *et al.* 2003), aunque las más comunes son: *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* y *Holothuria arguensis*.



***Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823)**

DESCRIPCIÓN:

Cuerpo alargado, más o menos cilíndrico y aplanado centralmente formando una suela de pedicelos bien diferenciada del dorso. Suele medir entre 15-20 cm, aunque se pueden alcanzar tallas de 30 cm y 6-7 cm de ancho. Las papilas cubren el dorso desordenadamente. El tegumento es bastante grueso. La coloración es muy variable, desde marrón muy oscuro al marrón claro, pasando por marrón oscuro con anillos blanquecinos alrededor de las papilas dorsales, o marrón claro con anillos marrón oscuro. Pueden tener una o dos vesículas de Poli y poseen abundantes tubos de Cuvier.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA:

Asociada a sustratos rocosos y oquedades entre las piedras, donde suele ser muy abundante. Su rango batimétrico va desde los charcos intermareales hasta los 70 m de profundidad. Tiene un marcado comportamiento nocturno, permaneciendo ocultas la mayor parte del día en grietas y oquedades y sólo saliendo de las mismas al anochecer para alimentarse. Utiliza los túbulos de Cuvier como arma defensiva cuando es molestada.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:

Mediterráneo y Atlántico oriental desde el Golfo de Vizcaya y Portugal hasta Santa Elena, Azores y Canarias (Pérez-Ruzafa 1984).



***Holothuria mammata* (PANNING, 1939)**

DESCRIPCIÓN:

Cuerpo alargado, tegumento más delgado que el de *H. sanctori*, dorso marrón violáceo oscuro, con moteado marrón. Vientre marrón violáceo oscuro con pies claros. Pedicelos del vientre bastante densos en cuatro hileras. Una vesícula de Poli. Suele medir entre 20-27 cm, aunque puede llegar a medir hasta 35 cm.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA:

Asociada a fondos arenosos/rocosos, generalmente con presencia de macroalgas cercanas. Su distribución batimétrica va desde los 0 m en charcos intermareales hasta los 20-25 m. Tiene comportamiento básicamente nocturno, aunque a veces también se le puede ver alimentándose durante el día.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:

Atlántico oriental y parte del Mediterráneo (Pérez-Ruzafa 1984; Borrero-Pérez et al. 2009).



***Holothuria arguinensis* (KOEHLER ET VANEY, 1906)**

DESCRIPCIÓN:

El tegumento es bastante grueso y coriáceo, sobre todo en la cara dorsal. Los pies ventrales están desordenados y las papilas, que en esta especie están bastante desarrolladas, se distribuyen en el dorso. El cuerpo suele medir entre 20-30 cm, aunque algunos ejemplares pueden llegar a medir hasta 37 cm. El color del dorso suele ser marrón oscuro, mientras que la parte ventral presenta una coloración marrón clara o amarillenta. Las vesículas de Poli son numerosas y con tamaños muy variables.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA:

Normalmente asociada a zonas arenosas/rocosas y praderas de fanerógamas marinas. En Canarias suelen aparecer durante el día en los seadales de *Cymodocea nodosa*. Tiene un comportamiento activo tanto por el día como por la noche. Suele cubrirse con hojas de *Cymodocea nodosa* como camuflaje. Su distribución batimétrica va desde los 0 m en la zona intermareal a profundidades de 15-20m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:

Atlántico oriental: Azores, Canarias, Senegal y Dakar (Pérez-Ruzafa 1984).



***Eupta lappa* (J. MUELLER 1850)**

DESCRIPCIÓN:

El cuerpo es vermiforme, con el extremo anterior ensanchado y el posterior deprimido y estrecho. La pared del cuerpo es delgada, de aspecto verrugoso y áspero al tacto debido a las anclas. Presenta numerosas arrugas. La boca está rodeada por 14 a 16 tentáculos de 6 a 8 mm de longitud, de color café terroso o negruzco. La talla general del cuerpo es de unos 20 a unos 68 cm de longitud y hasta 3 cm de anchura máxima. Los ejemplares vivos pueden alcanzar

hasta 1 m de largo. La coloración general es gris plateado. Presenta bandas longitudinales de color café más oscuro, así como tonalidades amarillentas. La superficie ventral es algo más clara que la dorsal.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA:

Habita entre piedras y sobre corales planos, bajo rocas y sobre arena. A menudo se las encuentra en grupos de 2 o 3 individuos. Es una holoturia muy activa, sus tentáculos están en constante movimiento, al igual que el cuerpo que es recorrido por ondulaciones continuadas y se alarga y se contrae rítmicamente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA:

Es una especie típica de la región del Golfo de México y Caribe. En el Atlántico oriental está confirmada en Canarias y en Cabo Verde. En el Archipiélago Canario ocupa las islas más occidentales: Tenerife, El Hierro y La Gomera, aunque algunos ejemplares también se han encontrado en islas orientales (Pérez-Ruzafa 1984).

► 1.4.- OBJETIVOS

El PROPÓSITO GENERAL de esta tesis fue estudiar y clarificar algunos de los aspectos biológicos y ecológicos más importantes de las especies más comunes de holoturias presentes en el Archipiélago Canario, mediante una serie de experimentos en laboratorio y muestreos en campo.

Los OBJETIVOS ESPECÍFICOS fueron: i) Estudiar los patrones de abundancia y talla ante distintas escalas espacio-temporales de las tres especies de holoturias más abundantes sobre fondos someros del litoral de la isla de Gran Canaria; ii) Estudiar el ciclo reproductivo de *Holothuria sanctori*; iii) Conocer los patrones de alimentación y aprovechamiento del alimento de *Holothuria sanctori*; iv) Estudiar los patrones de movimiento de *Holothuria sanctori* mediante un sistema efectivo de marcaje y v) Evaluar los efectos de la acidificación asociada a la erupción submarina del mar de Las Calmas sobre la anatomía de *Holothuria sanctori*.

► 1.5.- BIBLIOGRAFÍA

Awaluddin A (2001). Pharmaceuticals. In: The Encyclopaedia of Malaysia: The Seas. Ong JE y WK Gong (Eds). Editions Didier Millet, Kuala Lumpur. P. 118-119.

Baine M, Poh-Sze C (1999). Sea cucumber fisheries and trade in Malaysia. P. 49-63. In: The conservation of sea cucumbers in Malaysia – their taxonomy, ecology and trade; proceedings of an international conference. Department of Agriculture, Kuala Lumpur, Malaysia. February 1999. Heriot-Watt University.

Bakus JG (1973). The biology and ecology of tropical holothurians. In: OA Jones and R Edeans (eds.) Biology and Geology of Coral Reefs Vol. II, Academic Press, New York, pp. 326–367.

Barnes RD (1977). Zoología de los Invertebrados. Editorial Interamericana. México.

Belyaev GM (1972). Hadal Bottom Fauna of the World Ocean. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.

Bingham BL, Braithwaite LF (1986). Defense adaptations of the dendrochirote holothurian *Psolus chitonoides* Clark. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 98: 311-322.

Borrero-Pérez GH, Pérez-Ruzafa A, Marcos C, González-Wangüemert M (2009). The taxonomic status of some Atlanto-Mediterranean species in the subgenus *Holothuria* (Echinodermata: Holothuroidea: Holothuriidae) based on molecular evidence. Zoological Journal of the Linnean Society, 2009, 157, 51–69.

Caballero-Solares A (2007). Estudio sobre la influencia de la luz y el sustrato en la selección activa de hábitat de *Holothuria sanctori*. Anales Universitarios de Etología, 1:7-14.

Campanales Planas A (2010). Selección de sustrato de la *Holothuria tubulosa* en función del tamaño de las partículas. Anales Universitarios de Etología, 4:76-85
Carney RS, Carey AG JR. (1982). Distribution and diversity of holothuroids (Echinodermata) on Cascadia Basin and Tufts Abyssal Plain. Deep-Sea Research, Vol. 29, No. 5A, 597-607.

Chen J (2004). Present status and prospects of sea cucumber industry in China. Pp 25-38. In: Lovatelli A, Conand C, Purcell S, Uthicke S, Hamel J-F and Mercier A (eds). Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper No. 463: 425 p.

Cherbonnier G (1952). Contribution a la connaissance des Holothuries de l'Afrique du Sud. Trans. Roy. Soc. South Africa, Vol. XXXIII, 4: 469-509.

Cherbonnier G (1953). Note sur une nouvelle espèce de Synapte de l'île Maurice: *Patinapta vaughani* n.sp. Bulletin du Muséum Nat. Hist. Nat., 2^e série t. XXV, n°5, 501-504.

Conand C (1989). The Fishery resources of Pacific island countries. Part 2. Holothurians. FAO Fisheries Technical Paper, No. 272.2. Rome, FAO. 143p.

Conand C (1993). Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. Mar Biol 116:439-450.

Conand C (2005). Harvest and trade: Utilization of sea cucumbers; sea cucumbers fisheries trade; current international trade, illegal, unreported and unregulated trade; bycatch, socio-economic characteristics of the trade in sea cucumbers. In: Bruckner A (editor) The Proceedings of the Technical workshop on the conservation of sea cucumbers in the families Holothuridae and Stichopodidae. NOAA Technical Memorandum NMFS-OPR 44, Silver Spring, MD 239 pp.

Conand C, Byrne M (1993). A review of recent developments in the world sea cucumber fisheries. Marine Fisheries Review 55: 1-13.

Deichmann E (1954). The Holothurians of the Gulf of México. Fish Wildlife Service 55, Fish. Bull. 89, 381-410.

Deichmann E (1957). The littoral Holothurians of the Bahamas Islands. American Museum Novitates, Number 1821, 1-20.

Fell HB, Pawson DL (1966). General Biology of Echinoderms. En: Fisiology of Echinodermata. Booloottian, R, Ed. Interscience. New York. London. 1-48.

Feral JP, Massin C (1982). Digestive systems: Holothuroidea. En: Echinoderm nutrition. Jangoux M y Lawrence JM, Ed. AA Balkema. Rotterdam: 191-212.

Ferdouse F (2004). World markets and trade of sea cucumber/beche-de-mer. Pp. 101-118. In: Lovatelli A, Conand C, Purcell S, Uthicke S, Hamel J-F y Mercier A (eds). Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper No. 463: 425 p.

Francour P (1997). Predation on holothurians: a literature review. Invertebrate Biology 116(1): 52-60.

Hamel JF, Mercier A (1997). Sea Cucumbers: Current Fishery and Prospects for Aquaculture. Aquaculture Magazine 23(1): 42-53, Feb 1997.

Hyman LH (1955). Class Holothuroidea. En: The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria. Vol IV. McGraw-Hill, New York, Toronto, London. 120-244.

Lane DJW (1992). Biogeographical notes on the northward extension of the known latitudinal range for the tropical stichopodid sea-cucumber *Thelenota anax* H.L. Clark (Echinodermata: Holothuroidea). Raffles Bulletin of Zoology 40: 175-178.

Lawrence JM (1987). A Functional Biology of Echinoderms. Croom Helm, London, Sydney. 340 pp.

Martinell J (1980). Idees generals sobre microstructures esqueletiques des invertebrats. Sem. D'est. Univ 6. comp. Dels sediments carbonatats. Part II: Components esqueletics. Seminaris Estudis Universitaris. Inst. cat. D'hist. Nat. 13-31.

Massin C, Jangoux M (1976). Observations ecologiques sur *Holothuria tubulosa*, H. Poli, et H. Forksali (Echinodermata-Holothuroidea) et comportement alimentaire de H. Tubulosa. Cahiers de Biologie Marine, Tome XVII, 45-59.

Moro L, Martín JL, Garrido MJ, Izquierdo I (eds.) (2003). Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2003. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 248 pp.

Mortensen T (1938). Contributions to the study of the development and larval forms of echinoderms IV. Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, København 9(VII)3: 1-59.

Nichols D (1964). Echinoderms: Experimental and Ecological. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 2:393-423.

Ong Che RG, Gómez E (1985). Reproductive periodicity of *Holothuria scabra* Jaeger at Calatagan Batangas, Phillipines. Asian Mar Biol 2:21-30.

Pawson DL (1966). Ecology of holothurians. En: Physiology of Echinodermata. Boolootian, R. Ed. Interscience. New York. London. 63-71.

Pawson DL, Fell HB (1965). A revised classification of the Dendrochirote Holothurians. Breviora. Number 214: 1-7.

Pearse JS (1968). Patterns of reproductive periodicities in four species of Indo-Pacific echinoderms. Proc Indian Acad Sci LXVII:247-279.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura ULL. La Laguna, Tenerife.

Pérez- Ruzafa A, Marcos C (1985). Técnicas de recolección y estudio en la clase Holothuroidea. Generalidades, sistemática, ecología, biología y comportamiento. Anales de Biología, 3 (Biología animal. I): 13-35. Secretariado de publicaciones - Universidad de Murcia.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1987). Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. Anales de Biología 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.

Poh-Sze C (2004). Fisheries, trade and utilization of sea cucumbers in Malaysia. Pp. 57-68. In: Lovatelli A, Conand C, Purcell S, Uthicke S, Hamel J-F and Mercier A (eds). Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper No. 463: 425 p.

Raup DM (1966). The endoskeleton. En: Physiology of Echinodermata. Boolootian, R.A., Ed, Interscience. New York. London. 379-395.

Renzi M (1980). Microstructures dels Equinodermes. En: Sem. D'est. Univ 6. comp. Dels sediments carbonatats. Part II: Components esqueletics. Seminaris Estudis Universitaris. Inst. cat. D'hist. Nat. Barcelona: 103-106.

Richmond R, Martínez PC (1993). Sea cucumber fisheries in the Galápagos islands: Biological aspects, impacts and concerns. Submitted to the World Conservation Union (IUCN). Informe Técnico.

Richmond RH, Hopper D, Martínez P (1996). The biology and ecology of sea cucumbers. In: Suggestions for the Management of Sea cucumber resources in Micronesia. Results of the Workshop. A Regional Management Sustainable Sea Cucumber Fishery for Micronesia. Tech. Rep. 101. Univ. of Guam Mar. Lab. p. 7-20.

Roberts D (1982). Classification and the holothurians tentacle. En: Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa bay. Lawrence JM Ed. A.A. Balkema, Rotterdam: 117-121.

Roberts D, Bryce C (1982). Further observations on tentacular feeding mechanisms in holothurians. J. Exp. Mar. Ecol, Vol. 59, 151-163.

San Leon Bartolomé H (2010). Influencia de la longitud de onda de la luz en el nivel de actividad de *Holothuria sanctori*, *Holothuria dakarensis* y *Holothuria arguinensis*. Anales Universitarios de Etología, 4:31-37.

Smiley S (1994). Holothuroidea. In: Harrison FW, Chia F-S, eds. Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 14, Echinodermata. New York: Wiley-Liss, 401-471.

Stutterd E, Williams G (2003). The future of bêche-de-mer and trochus fisheries and aquaculture in Australia. Final report to the Fisheries Resources Research Fund. February 2003.

Tuya F, Hernández JC, Clemente S (2006). Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? Hydrobiologia 571:191-199.

Uthicke S (1999). Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria* (*Halodeima*) *atra* and *Stichopus chloronotus*, two sediment feeding holothurians, at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Bulletin of Marine Science* 64: 129-141.

Uthicke S (2001). Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265: 153-170.

Uthicke S, Klumpp D (1996). *Bêche-de-mer: A Literature Review on Holothurian Fishery and Ecology*. Prepared for the Cape York Land Council. Australian Institute of Marine Science, Townsville.

Uthicke S, Klump DW (1998). Microbenthos community production in sediments of a near shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians. *Marine Ecology Progress Series* 169: 1-11.





A large rectangular area defined by a dashed line, intended for text or content.

CAPÍTULO 2.

PATRONES DE ABUNDANCIA
Y TALLA DE *Holothuria sanctori*,
Holothuria mammata Y *Holothuria*
arguinensis EN FONDOS ROCOSOS
SOMEROS DE LA ISLA DE GRAN CANARIA



de la biomasa total (Pawson 1970; Belyaev 1972; Hendler *et al.* 1995; Hadel *et al.* 1999); ii) la temperatura (Pérez-Ruzafa 1984), variando enormemente las abundancias entre zonas tropicales, templadas y polares; iii) la salinidad (Hyman 1955; Pérez-Ruzafa 1984), pudiéndose encontrar holoturias en desembocaduras de ríos y en zonas intermareales con cambios radicales en la salinidad; iv) la luz (Pérez-Ruzafa 1984), ya que la mayoría de holoturoideos tienen fototropismo negativo, esto es, permanecen ocultos o semi-ocultos en grietas o cuevas durante el día y poseen una marcada actividad nocturna; v) la rugosidad y complejidad del sustrato (Rooper *et al.* 1997), en principio, zonas rocosas con mayor rugosidad del sustrato albergan abundancias mayores de organismos; y/o vi) el alimento (Pérez-Ruzafa 1984), zonas con mayor disponibilidad de materia orgánica previsiblemente presentarán mayores densidades que otras con baja disponibilidad (Yingst 1982; Sibuet 1984). El conocimiento de los factores que estructuran la distribución y abundancia de poblaciones y comunidades naturales es un requisito preliminar para una correcta gestión y manejo de cualquier recurso marino (Kenyon *et al.* 2006). Por ello, debemos estudiar el estado actual de las poblaciones de las especies que queremos proteger, conservar, explotar, etc. con el fin de poder entender cuáles son las variables o procesos que limitan su distribución y supervivencia y mejorar así nuestra gestión futura sobre las mismas.

La distribución espacial de las holoturias no es constante durante el año, puede haber diferencias en las abundancias entre estaciones, meses o incluso días (Zhou y Shirley 1996). Existen ejemplos de cambios en las abundancias inter-estacionales de especies de holoturia, como *Parastichopus californicus* (Woodby *et al.* 1993) o *Cumumaria frondosa* en Alaska (Zhou y Shirley 1996). Algunos de estos cambios pueden ser debidos a estrategias reproductivas, cambios en la disponibilidad de alimento, condiciones ambientales o al propio ciclo vital de la especie, existiendo especies que migran a otras profundidades o hábitats a lo largo de su vida (Conand 1993).

En Canarias existen principalmente 3 hábitats submareales someros donde podemos encontrar holoturias: i) rocas vegetadas (macroalgas); ii) rocas desprovistas de cualquier tipo de cobertura vegetal (blanquizales), causados principalmente por la acción ramoneadora del erizo *Diadema aff. antillarum*; y iii) praderas de fanerógamas marinas *Cymodocea nodosa* (sebadales) en zonas arenosas. Las especies de holoturia más comunes que podemos encontrar en éstos hábitats son: *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* y *Holothuria arguinensis* (Fig. 1), aunque en las islas occidentales también suele aparecer *Euaпта lappa*, una especie de afinidad más tropical.

La identificación de estas tres especies en el campo se realiza fácilmente gracias a sus diferentes características morfológicas (talla, presencia de protuberancias y coloración). La coloración en *H. mammata* y *H. arguinensis* no es muy variable: dorso marrón violáceo oscuro y vientre marrón violáceo oscuro con pies claros en *H. mammata* y dorso marrón oscuro con vientre marrón claro o amarillento en *H. arguinensis*. *Holothuria sanctori*, sin embargo, presenta una coloración muy variable, yendo desde marrón muy oscuro al marrón claro, pasando por marrón oscuro con anillos blanquecinos alrededor de las papilas dorsales, o marrón claro con anillos marrón oscuro y llegando a coloraciones donde el blanco predomina sobre el marrón. El cambio de coloración en las holoturias es un proceso que se ha descrito en otras especies de holoturias (Gentle 1979; Sonnenholzner 1997; Reichenbach 1999; Purcell y Tekanene 2006), pero, a día de hoy, en *H. sanctori*, no se sabe si la coloración varía con el aumento de talla de los individuos, ni cómo funciona este proceso, ni cuál es su significado ecológico.



Fig.1. *Holothuria sanctori* (IZDA.), *Holothuria mammata* (CENTRO) Y *Holothuria arguinensis* (DCHA.)

A pesar de ser un grupo de especies relativamente abundante y presente en casi todas las costas del archipiélago, existen muy pocos estudios sobre la biología o ecología de las holoturias en Canarias. Uno de los más completos es la tesis de Licenciatura realizada por Pérez-Ruzafa en 1984, donde realiza un exhaustivo estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de numerosas especies de la clase Holothuroidea presentes en Canarias y otras regiones del mundo. En 1985, éste mismo autor publica un trabajo sobre técnicas de recolección y estudio de la clase Holothuroidea y en 1987 publica un estudio sobre el comportamiento de varias holoturias en un charco intermareal de Tenerife.

El único trabajo actual sobre patrones de distribución y abundancia es el realizado por Tuya *et al.* (2006), en el que se estudiaron las abundancias de holoturias en varios hábitats de las islas de Gran Canaria y Tenerife. En las zonas de blanquizar las abundancias de holoturias eran de 5 a 46 veces superiores que en zonas de roca vegetada, evidenciando una relación directa entre el número de erizos *Diadema* y el de *H. sanctori*, probablemente por una mayor disponibilidad de Materia Orgánica Particulada (POM) asociada a los pellets fecales generados por los erizos *Diadema*. Como la distribución de holoturias en éste hábitat de blanquizar está altamente influenciada por la presencia de los erizos *Diadema*, se decidió llevar a cabo nuestro estudio en el segundo hábitat que presentaba mayores densidades: sustrato rocoso vegetado con macroalgas. Un trabajo similar fue el realizado por Entrambasaguas *et al.* (2008), en el que se estudió la distribución de varias especies de equinodermos, incluidas 5 especies de holoturias, a lo largo de 8 islas del Archipiélago de Cabo Verde, relacionando factores como la complejidad y heterogeneidad del sustrato con dicha abundancia. Hasta la fecha, no tenemos constancia de ningún trabajo que haya estudiado los patrones espacio-temporales de abundancia y talla de holoturias en el Archipiélago Canario a lo largo de un determinado periodo de tiempo, por lo que este trabajo supone un claro avance en el conocimiento de la clase Holothuroidea en Canarias.

El PROPÓSITO de este capítulo es conocer los patrones de distribución espacio-temporal de las holoturias presentes en fondos rocosos someros vegetados de la isla de Gran Canaria. De manera más específica, se plantearon los siguientes objetivos: i) conocer los patrones de variabilidad espacio-temporal en la abundancia y estructura de tallas, ii) averiguar si existe una relación entre la rugosidad de sustrato y la abundancia de holoturias y iii) estudiar si los patrones de coloración de la especie *H. sanctori* dependen de la talla.

Se plantearon las siguientes HIPÓTESIS NULAS: i) No existen diferencias en la abundancia y estructura de tallas de holoturias entre estaciones a lo largo de un año natural; ii) No existe una relación entre la rugosidad del sustrato y el número de holoturias que hay en una determinada zona rocosa; iii) El blanqueamiento del tegumento de *H. sanctori* no está relacionado con la talla.

2.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

2.2.1.- Localidades de estudio

El estudio se realizó entre los meses de Febrero de 2009 y Enero de 2010 en la isla de Gran Canaria, Archipiélago Canario, España (28° N, Atlántico oriental, Fig. 2). La elección de esta isla se debe a razones logísticas, debido a la cercanía al centro de investigación y a la presencia en sus aguas de las tres especies más comunes de holoturias en el Archipiélago: *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* (Pérez-Ruzafa 1984; Pérez-Ruzafa y Marcos 1987; Tuya *et al.* 2006).

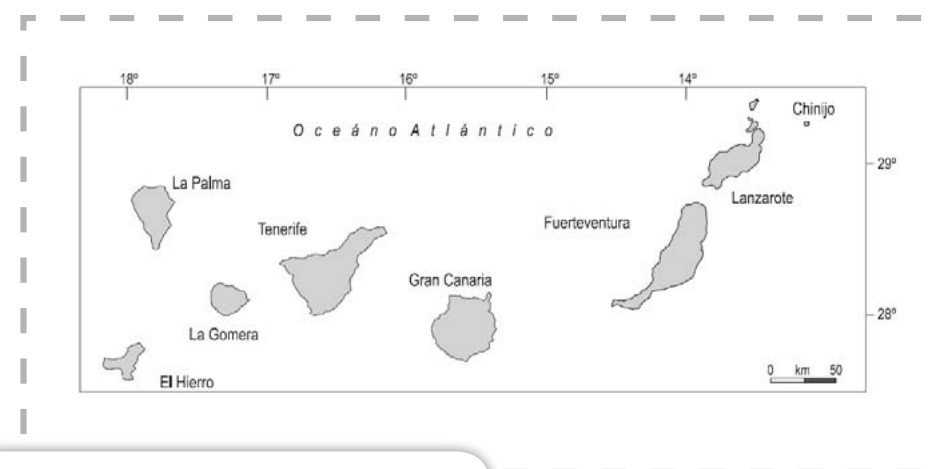


FIG. 2. MAPA DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO.

Se seleccionaron 3 localidades de sustrato rocoso vegetado con macroalgas en distintas zonas de la isla. Las localidades seleccionadas fueron: Playa del Cabrón (PC) (27° 52' 14.84" N 15° 23' 2.31" W), Risco Verde (RV) (27° 51' 25.16" N 15° 23' 15.90" W), y Sardina del Norte (SN) (28° 9' 9.87" N 15° 41' 53.18" W) (Fig. 3). Las profundidades de trabajo estuvieron comprendidas entre los 3 y los 10 m, aproximadamente.

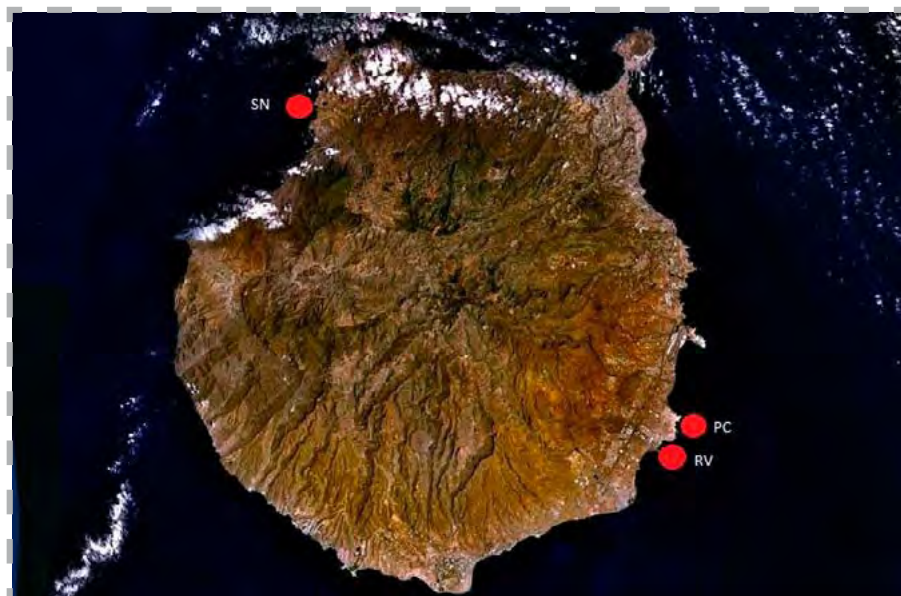


FIG. 3. MAPA DE GRAN CANARIA CON LOCALIDADES MUESTREADAS: PC (PLAYA DEL CABRÓN), RV (RISCO VERDE) Y SN (SARDINA DEL NORTE).

2.2.2.- Diseño muestral

Para poder identificar los patrones de variación temporal de las holoturias en la isla de Gran Canaria se muestrearon las 3 localidades de estudio en invierno, primavera, verano y otoño. En cada estación anual se realizaron 3 muestreos aleatorios, pero uniformemente espaciados mensualmente, y siempre coincidiendo en el periodo lunar comprendido entre cuarto menguante y cuarto creciente, las fases lunares con menos luz.

Debido al carácter nocturno de estas especies en Canarias y al comportamiento crítico de algunas de ellas durante el día (Hammond 1982), todos los muestreos se realizaron durante la noche, con la ayuda de focos submarinos, para obtener unos datos más fiables sobre la abundancia de individuos (Tuya *et al.* 2006). Para cuantificar la abundancia de cada especie se utilizó una modificación del método de transecto circular empleado por Toral y Martínez (2004) en las Islas Galápagos. Una pareja de buceadores realizó $n=4$ transectos circulares de 2 m de radio ($12,5 \text{ m}^2$) al azar, en cada localidad, 50 m^2 muestreados por localidad.

Para cada transecto se utilizó una cuerda lastrada en ambos extremos, un buceador sostenía el final de la cuerda e iba nadando en círculo anotando la abundancia y talla de las holoturias que se encontrasen dentro del mismo. Se hizo especial hincapié en la búsqueda de juveniles bajo las rocas o en grietas dentro del círculo (Fig. 4).

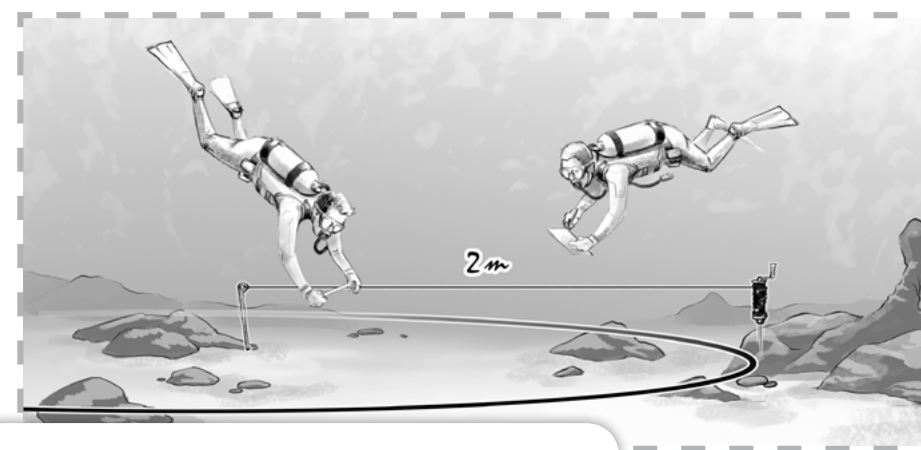


FIG. 4. MÉTODO DEL TRANSECTO CIRCULAR MODIFICADO EMPLEADO

2.2.3.- Estructura de tallas

La talla de las holoturias se midió *in situ*, sin manipular a los animales, utilizando una cinta métrica flexible para medir el largo total del individuo en mm (distancia de boca al ano). Este método tiene de por sí un pequeño error, ya que los animales en el momento de la medida pueden estar estirados mientras comen o algo contraídos, pero evita la manipulación y consiguiente estrés de los mismos a la hora de la medición.

2.2.4.- Coloración de *Holothuria sanctori*

Se elaboró una escala de coloración de las holoturias pertenecientes a la especie *H. sanctori* de tres niveles: i) marrón (M), tegumento completamente marrón, sin marcas de espículas blancas visibles; ii) marrón y blanca (M/B), tegumento principalmente marrón, pero con menos del 50% de su cuerpo cubierto de espículas blancas; y iii) blanca (B), tegumento cubierto por más del 50% de espículas blancas que confiere una coloración casi blanca al individuo. Se asignó una categoría de coloración a cada individuo.

2.2.5.- Rugosidad del sustrato

Se calculó el índice de rugosidad utilizando una modificación de la técnica de "cadena y cinta" usando una cadena y una cinta métrica de 2 m de longitud (Talbot y Goldman 1972; Risk 1972; Luckhurst y Luckhurst 1978; Kingsford y Battershill 1998). La cadena se colocó siguiendo el contorno de las rocas y grietas y se midió después la longitud de la cadena. La relación entre la longitud de la cadena extendida y encogida se utilizó como índice de rugosidad (IR). Tomando cinco medidas de IR se calculó el índice de rugosidad medio (IRM) de cada transecto o círculo. Se definieron una serie de categorías para el IRM: <0,1; 0,11-0,2; 0,21-0,3; 0,31-0,4; 0,41-0,50; 0,51-0,60; 0,61-0,70; >0,70. Los valores pequeños se corresponden con rugosidades altas y los valores altos corresponden a rugosidades del sustrato bajas.

2.2.6.- Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la temporalidad (i.e. estacionalidad) sobre los patrones de abundancia a lo largo del año se realizó un análisis de la varianza por permutaciones de 3 factores, para cada una de las tres especies, que incluyó los factores: 1) "Localidad", factor aleatorio (3 niveles correspondientes a las localidades de PC, RV y SN); 2) "Estación", factor fijo y ortogonal respecto a "Localidad" (4 niveles, correspondientes a las 4 estaciones climáticas anuales: invierno, primavera, verano y otoño) y 3) "Mes", factor aleatorio y anidado dentro de "Estación" (3 niveles, correspondientes a los 3 muestreos dentro de cada estación). Se testó la homogeneidad de varianzas con el test de Levene. Los datos de abundancia de las tres especies fueron transformados a raíz cuadrada para conseguir homogeneidad de varianzas. El número de permutaciones para todos los análisis fue de 4999.

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

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

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

2.3.- RESULTADOS

2.3.1.- Patrones de abundancia

2.3.1.1.- Abundancias totales a lo largo del periodo de estudio

De las 2.383 holoturias muestreadas, 2.032 fueron *H. sanctori* (85,30%), 280 *H. mammata* (11,70%) y 71 *H. arguinensis* (3%) (Fig. 5).

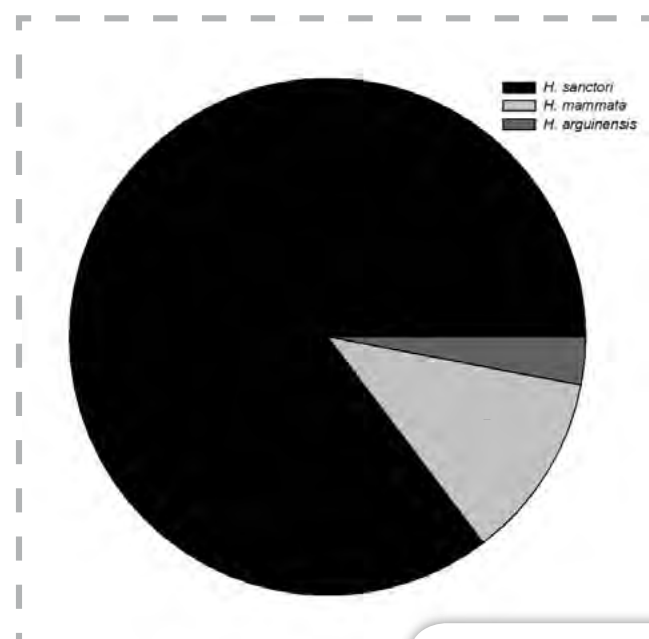


FIG. 5. ABUNDANCIA TOTAL DE HOLOTURIAS POR ESPECIE

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

2.3.1.2.- Abundancias por localidad

Se muestrearon un total de 851 holoturias en la localidad Playa del Cabrón (PC), 814 en Risco Verde (RV) y 718 en Sardina del Norte (SN). Las densidades medias entre localidades presentaron diferencias significativas para las 3 especies (Tabla 2; ANOVA: "Localidad", $p < 0,01$ para las tres especies). Para *H. sanctori*, la densidad media fue de $0,91 \pm 0,50$ ind m^{-2} ($n=547$) en PC, $1,28 \pm 0,44$ ind m^{-2} ($n=767$) en RV y $1,20 \pm 0,25$ ind m^{-2} ($n=718$) en SN ($F=7,5107$; $p=0,0054$; Fig. 6a). Para *H. mammata*, la densidad media fue $0,41 \pm 0,22$ ind m^{-2} ($n=246$) en PC y de $0,06 \pm 0,05$ ind m^{-2} ($n=34$) en RV ($F=98,84$; $p=0,0002$; Fig. 6b). Para *H. arguinensis*, la densidad media fue $0,10 \pm 0,09$ ind m^{-2} ($n=58$) en PC y de $0,02 \pm 0,02$ ind m^{-2} ($n=13$) en RV ($F=13,733$; $p=0,0002$; Fig. 6c). En SN no se registró ningún individuo de *H. mammata* ni de *H. arguinensis*.

2.3.1.3.- Patrones temporales de abundancia

Para *H. sanctori*, se observó un aumento aparente, aunque no significativo (ANOVA, $F=0,755$, $p=0,676$ Tabla 2), para la densidad media de individuos durante primavera y verano (Fig. 6a). Para *H. mammata* ese ligero aumento se produjo en verano (ANOVA, $F=1,916$, $p=0,130$; Tabla 2), mientras que en otoño e invierno sus densidades medias permanecieron constantes (Fig. 6b). *Holothuria arguinensis* no presentó diferencias significativas en la densidad media a lo largo del año (ANOVA, $F=1,579$, $p=0,198$; Fig. 6b; Tabla 2). Las tres especies presentaron patrones de abundancia temporales consistentes entre localidades (ANOVA, $F=1,8576$, $p=0,1614$; $F=0,76997$, $p=0,5988$; $F=0,13772$, $p=0,9936$, para *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* respectivamente; Tabla 2).

Especie	Localidad		feb-09	mar-09	abr-09	may-09	jun-09	jul-09	ago-09	sep-09	oct-09	nov-09	dic-09	ene-10	Total
<i>Holothuria sanctori</i>	PC	N° total ind	59	58	45	81	33	63	88	32	32	18	33	5	547
		Ind m ⁻²	1,18	1,16	0,90	1,62	0,66	1,26	1,76	0,64	0,64	0,36	0,66	0,10	0,91
	RV	N° total ind	44	50	34	100	61	83	56	56	56	76	103	48	767
		Ind m ⁻²	0,88	1,00	0,68	2,00	1,22	1,66	1,12	1,12	1,12	1,52	2,06	0,96	1,28
	SN	N° total ind	53	52	49	80	66	58	81	44	62	71	50	52	718
		Ind m ⁻²	1,06	1,04	0,98	1,60	1,32	1,16	1,62	0,88	1,24	1,42	1,00	1,04	1,20
	Totales	N° total ind	156	160	128	261	160	204	225	132	150	165	186	105	2032
		Ind m ⁻²	1,04	1,07	0,85	1,74	1,07	1,36	1,50	0,88	1,00	1,10	1,24	0,70	1,13
		SD	0,15	0,08	0,16	0,23	0,36	0,26	0,34	0,24	0,32	0,64	0,73	0,52	0,19
<i>Holothuria mammata</i>	PC	N° total ind	13	15	21	18	41	31	20	9	7	31	8	32	246
		Ind m ⁻²	0,26	0,30	0,42	0,36	0,82	0,62	0,40	0,18	0,14	0,62	0,16	0,64	0,41
	RV	N° total ind	0	4	2	1	3	4	7	3	2	1	0	7	34,00
		Ind m ⁻²	0,00	0,08	0,04	0,02	0,06	0,08	0,14	0,06	0,04	0,02	0,00	0,14	0,06
	SN	N° total ind	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00
		Ind m ⁻²	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Totales	N° total ind	13	19	23	19	44	35	27	12	9	32	8	39	280
		Ind m ⁻²	0,09	0,13	0,15	0,13	0,29	0,23	0,18	0,08	0,06	0,21	0,05	0,26	0,16
		SD	0,15	0,16	0,23	0,20	0,46	0,34	0,20	0,09	0,07	0,35	0,09	0,34	0,22
<i>Holothuria arguinensis</i>	PC	N° total ind	18	8	2	6	4	2	4	2	5	5	2	0	58
		Ind m ⁻²	0,36	0,16	0,04	0,12	0,08	0,04	0,08	0,04	0,10	0,10	0,04	0,00	0,10
	RV	N° total ind	0	3	2	0	1	2	1	1	0	0	1	2	13
		Ind m ⁻²	0,00	0,06	0,04	0,00	0,02	0,04	0,02	0,02	0,00	0,00	0,02	0,04	0,02
	SN	N° total ind	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Ind m ⁻²	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Totales	N° total ind	18	11	4	6	5	4	5	3	5	5	3	2	71
		Ind m ⁻²	0,12	0,07	0,03	0,04	0,03	0,03	0,03	0,02	0,03	0,03	0,02	0,01	0,04
		SD	0,21	0,08	0,02	0,07	0,04	0,02	0,04	0,02	0,06	0,06	0,02	0,02	0,05

TABLA 1. ABUNDANCIAS TOTALES Y DENSIDADES MEDIAS DE LAS TRES ESPECIES DE HOLOTURIAS EN LA ISLA DE GRAN CANARIA.

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

TABLA 2. RESULTADOS DEL ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS FACTORES "ESTACIÓN", "LOCALIDAD" Y "MES" SOBRE LA ABUNDANCIA DE *H. sanctori*, *H. mammata* Y *H. arguinensis*.

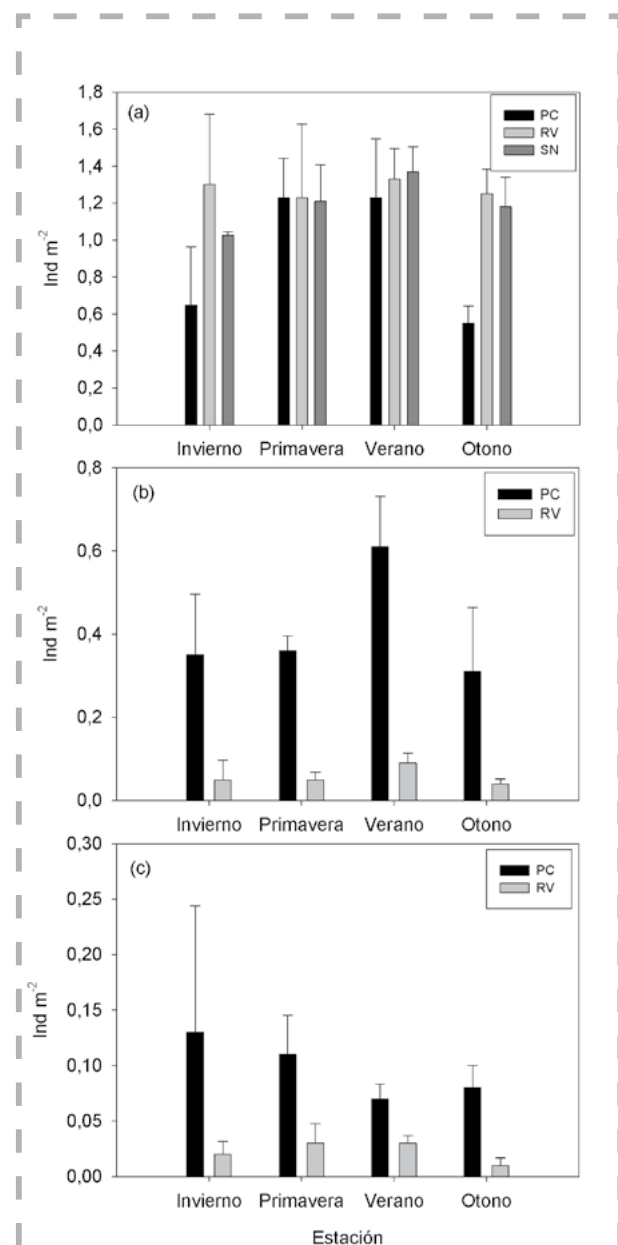


FIG. 6. DENSIDADES MEDIAS DE (A) *H. sanctori*, (B) *H. mammata* Y (C) *H. arguinensis* POR LOCALIDAD Y ESTACIÓN. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA.

2.3.2.- Estructura de tallas

La especie que presentó mayor talla fue *H. arguinensis*, con una talla media de $255,07 \pm 55,49$ mm (N=71) y una talla máxima de 370 mm. La talla media de *H. mammata* fue de $234,29 \pm 45,10$ mm (N=280), con una talla máxima de 350 mm. Finalmente, la talla media de *H. sanctori* fue la menor, con $181,35 \pm 29,15$ mm (N=2.032) y una talla máxima de 300 mm (Tabla 3). A lo largo de todo el estudio, tan solo se encontraron 9 individuos <100 mm, (1 de 30 mm, 5 de 50mm y 3 de 60 mm) de *H. sanctori* en la localidad de SN (Fig. 7a). No se encontraron ejemplares <100mm de *H. mammata* ni de *H. arguinensis* (Figs. 7b y 7c).

La estructura de tallas fluctuó entre estaciones anuales para *H. sanctori* ($\chi^2=54,296$; $p=0,004$; $gl=30$), siendo las tallas comprendidas entre 160 y 190 mm las más abundantes en primavera y verano (Fig. 8). *Holothuria mammata*, a pesar de no presentar diferencias significativas entre estaciones ($\chi^2=41,209$; $p=0,083$; $gl=30$), sí que presentó más individuos de tallas 200-220 mm y 250 mm en verano que en el resto de estaciones (Fig. 8). *Holothuria arguinensis* no presentó diferencias estacionales ($\chi^2=34,161$; $p=0,412$; $gl=33$), siendo las tallas 190 mm, 220-250 mm y 280 mm las más abundantes (Fig. 8).

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

TABLA 3. TALLAS MEDIAS, MÍNIMAS Y MÁXIMAS (TODAS EN MM) DE HOLOTURIAS EN GRAN CANARIA.

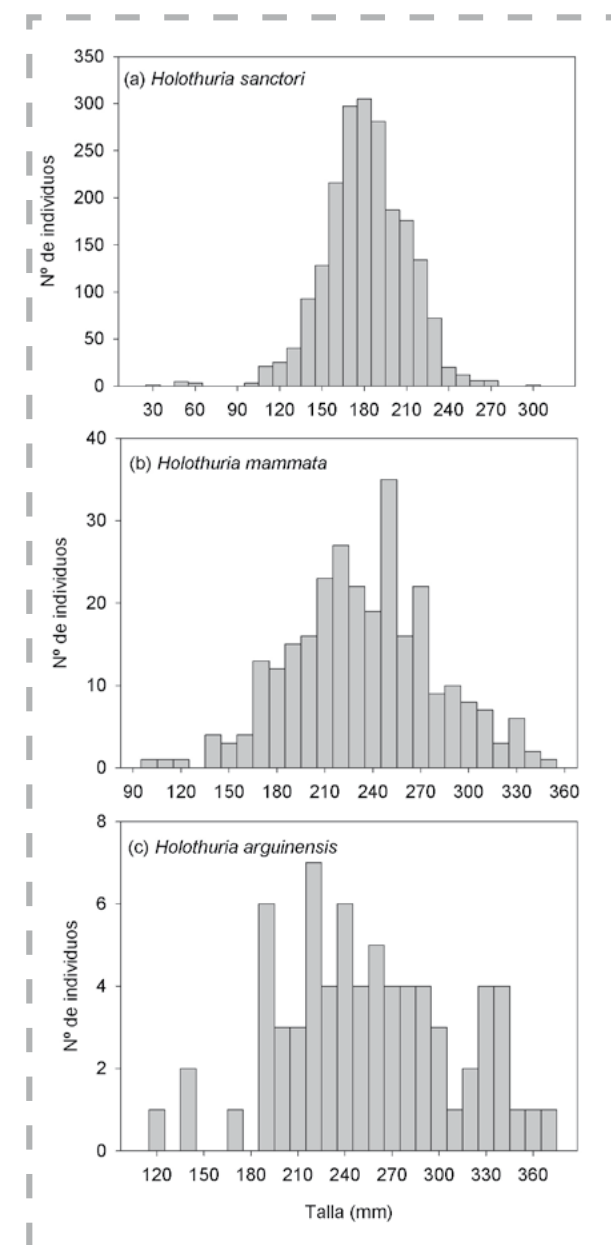


FIG. 7. DISTRIBUCIÓN DE CLASES TALLAS DE (A) *H. sanctori*, (B) *H. mammata* Y (C) *H. arguinensis* (EN MM) EN LA ISLA DE GRAN CANARIA (DATOS AGRUPADOS PARA LAS 4 ESTACIONES ANUALES).

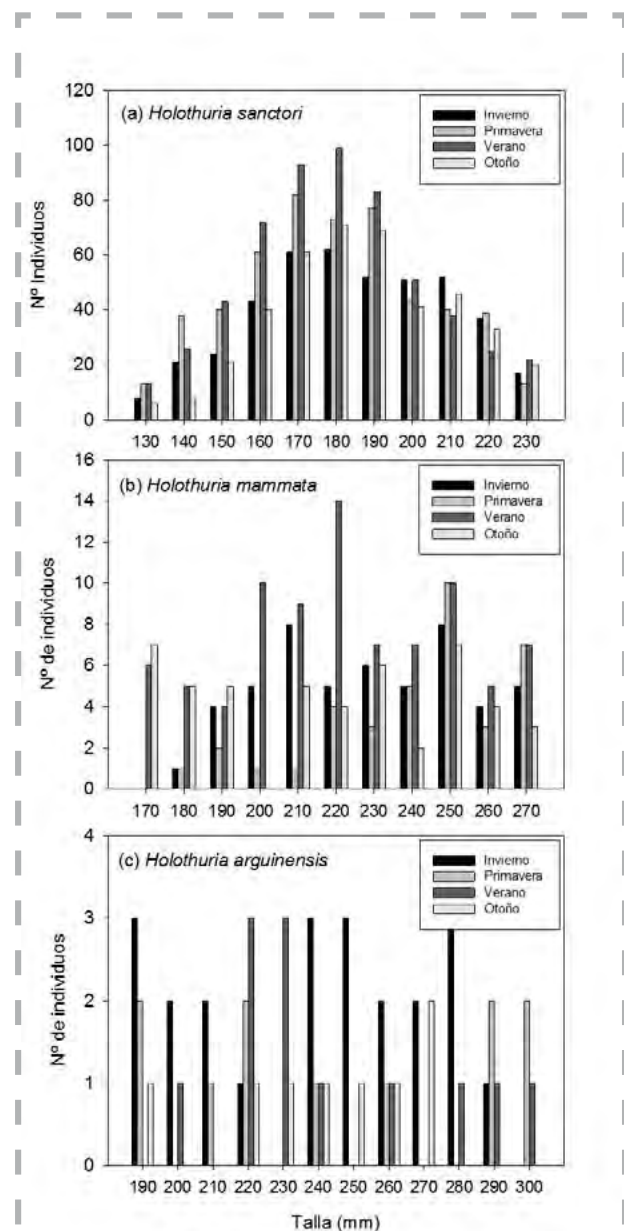


FIG. 8. ESTRUCTURA DE TALLAS DE (A) *H. sanctori*, (B) *H. mammata* Y (C) *H. arguinensis* PARA CADA ESTACIÓN ANUAL (DATOS AGRUPADOS PARA LAS 3 LOCALIDADES).

2.3.3.- Coloración en *Holothuria sanctori*

Se registraron 797 (39,2%) ejemplares con coloración marrón (M), 408 (20,1%) blancos (B) y 827(40,7%) marrón/blanco (M/B). En las 3 localidades muestreadas hubo un número similar de individuos M y M/B, pero siempre un menor número de B, cercano a la mitad (Tabla 4, Fig. 9). Detectamos una conexión entre la coloración de *H. sanctori* y el tamaño de la misma ($\chi^2=20,221$ $p=0,010$, $gl=8$). La proporción de individuos B disminuyó al aumentar la talla.

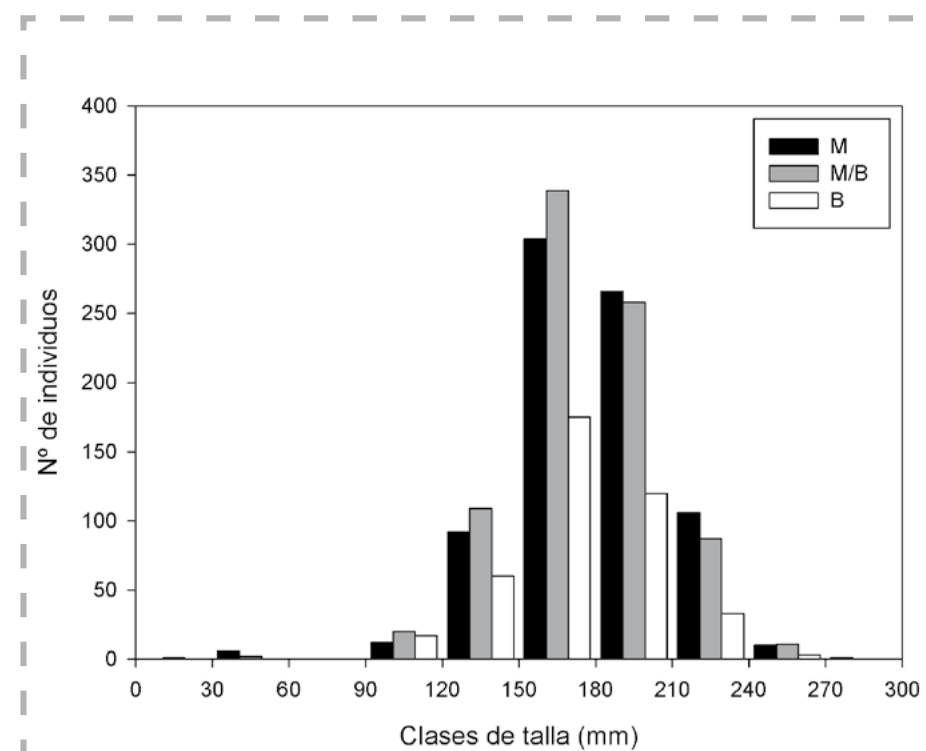


FIG. 9. DISTRIBUCIÓN DE LOS PATRONES DE COLORACIÓN DE *H. sanctori* EN FUNCIÓN DE LAS CLASES DE TALLA. M=MARRÓN, M/B=MARRÓN CON BLANCO Y B=BLANCO.

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

TABLA 4. FRECUENCIAS Y PORCENTAJES DE COLORACIÓN DE *Holothuria sanctori* POR LOCALIDAD.

2.3.4.- Rugosidad del sustrato

El índice de rugosidad medio (IRM) de la isla de Gran Canaria estuvo comprendido entre 0,08 y 0,63 (Fig. 10), con una media de $0,31 \pm 0,12$ ($n=2.384$). Obtuvimos una relación significativa entre la rugosidad del sustrato y la abundancia de *H. sanctori*. Cuando la rugosidad del sustrato era alta ($<0,1$), *H. sanctori* era muy poco abundante. Con rugosidades bajas ($>0,5$), en cambio, las abundancias eran algo más altas, pero es con rugosidades medias (0,1-0,5) cuando se observaron las máximas abundancias de esta especie (Fig. 10). *H. mammata* y *H. arguinensis* presentaron una relación lineal significativa entre la abundancia y el IRM. La abundancia máxima de individuos de ambas especies se observó ante rugosidades altas y a medida que la rugosidad del sustrato iba disminuyendo, disminuyó también el número de individuos presentes.

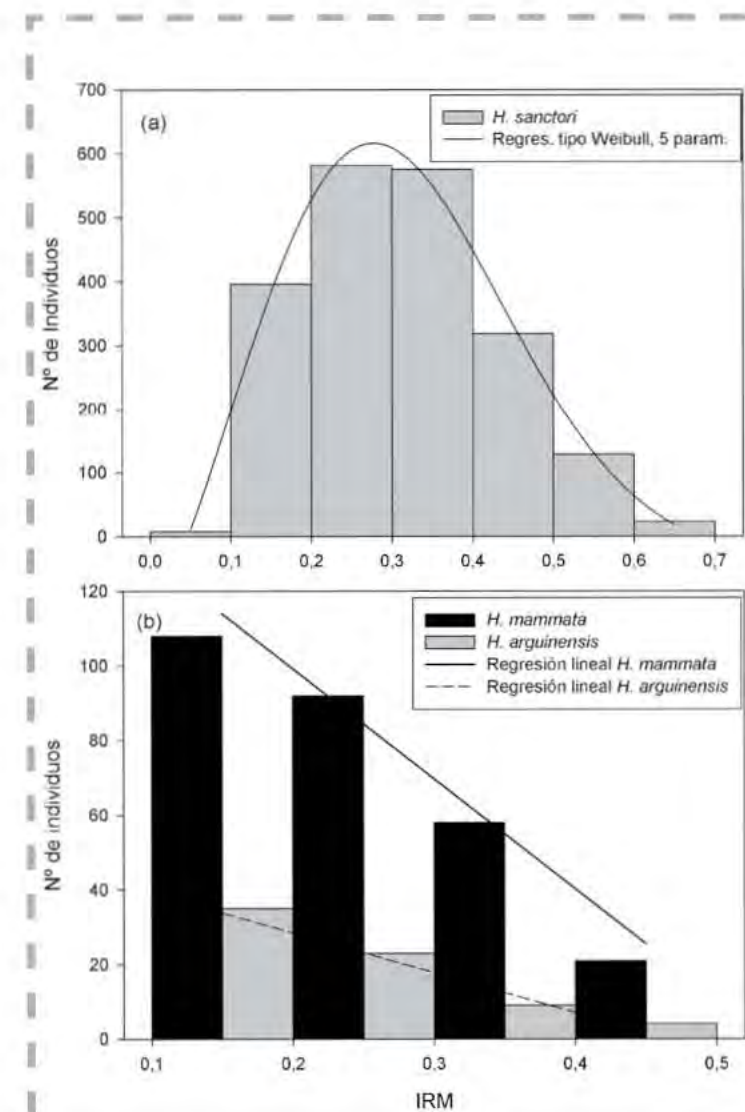


FIG. 10. ABUNDANCIA DE (A) *H. sanctori* Y (B) *H. mammata* Y *H. arguinensis* FRENTE AL ÍNDICE DE RUGOSIDAD MEDIO (IRM) DEL SUBSTRATO. EN EL PANEL (A) LA LÍNEA CONTINUA REPRESENTA UNA REGRESIÓN NO LINEAL TIPO WEIBULL ($R^2=0,9955$, $p=0,0090$); EN EL (B) LAS LÍNEAS CONTINUA Y DISCONTINUA REPRESENTAN REGRESIONES LINEALES ($R^2=0,9728$, $p=0,0137$ Y $R^2=0,9690$, $p=0,0156$) PARA *H. mammata* Y *H. arguinensis*, RESPECTIVAMENTE.

► 2.4.- DISCUSIÓN

2.4.1.- Patrones de abundancia: variabilidad estacional

En general, no se observaron diferencias significativas en la abundancia de holoturias entre estaciones a lo largo del año. Las pequeñas diferencias en las abundancias de *H. sanctori* entre primavera/verano y otoño/invierno observadas en este estudio pueden ser debidas a estrategias reproductivas, ya que el valor máximo del Índice Gonadal de esta especie se da entre los meses de mayo y agosto (Capítulo 3 - Reproducción). Algunas especies tienden a concentrarse y agregarse en periodos reproductivos para poder incrementar el éxito de la fertilización de gametos durante el desove (Gutt and Piepenburg 1991; Tyler et al. 1992; Mercier et al. 2000a), como ocurre con *Holothuria whitmaei* en las costas australianas (Shiell 2005) o con *Parastichopus californicus* en Alaska (Zhou y Shirley 1996; Cameron y Frankenboner 1986). Para *H. mammata* y *H. arguinensis* éstas diferencias de abundancia podrían seguir el mismo patrón que *H. sanctori* y estar relacionadas con la época de máxima maduración sexual de la especie, aunque actualmente, al no existir datos referentes al ciclo reproductivo de estas especies, no podemos asegurarlo.

Otro factor que podría estar influenciando estas pequeñas fluctuaciones en las densidades de *H. sanctori* durante determinadas estaciones del año es la disponibilidad de alimento. Según Wiedemeyer (1992), la actividad de las holoturias está fuertemente influenciada por la abundancia o escasez de recursos alimenticios. De esta manera, sedimentos que contengan poca materia orgánica harán que los individuos tengan que recorrer distancias mayores para conseguir sedimentos con contenidos orgánicos más altos. En nuestro estudio, pudimos comprobar cómo *H. sanctori* presentó ligeros picos de abundancia en primavera y verano y *H. mammata* en verano, precisamente las estaciones anuales con mayor producción primaria y con mayor crecimiento macroalgal en zonas rocosas de las costa de Canarias (Medina y Haroun 1993; Haroun y Alonso Carrillo 1997; Haroun et al. 2003). Este crecimiento algal lleva consigo un aumento en los flujos de materia orgánica que finalmente termina en el sedimento y que puede estar atrayendo a especies desde hábitats menos productivos. Este proceso podría estar ocurriendo con *H. sanctori*, que se encuentra en densidades muy altas en blanquiales (Tuya et al. 2006)

cercanos a las tres localidades de estudio y que al ser en general zonas de baja productividad primaria (Capítulo 4 - Alimentación) estimulen que individuos de esta especie migren hacia zonas más productivas durante la primavera y el verano en busca de alimento.

2.4.2.- Estructura de tallas

La estructura de tallas de *H. sanctori* fluctuó entre estaciones, siendo las tallas más frecuentes las comprendidas entre 160 y 190 mm para primavera y verano. *Holothuria mammata*, presentó pequeñas diferencias estacionales, siendo el verano cuando aparecieron un mayor número de individuos con tallas 200-220 mm y 250 mm. *Holothuria arguinensis* no presentó diferencias estacionales a lo largo del año, probablemente debido al bajo número de especímenes encontrados.

Durante todo estudio, no se encontraron apenas individuos < 100mm, tan solo 9 ejemplares de *H. sanctori*. Estos individuos se localizaron debajo de grandes piedras y en cavidades casi inaccesibles para los buceadores. Este hecho pone de manifiesto el marcado carácter críptico de los primeros estadíos de las especies de holoturias en fondos someros de Canarias. De hecho, a nivel mundial sólo existen unas pocas publicaciones sobre individuos juveniles con observaciones *in situ* (Young y Chia; 1982; Tiensongrasmee y Pontjoprapiro 1988; Cameron y Frankboner 1989; Daud et al. 1993; Muliani 1993; Wiedemeyer 1994; Hamel y Mercier 1996; Ramofafia et al. 1997; Mercier et al. 2000; Purcell et al. 2002; y Purcell 2004), ya que la mayoría de las observaciones proceden de individuos cultivados en instalaciones de acuicultura.

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

2.4.3.- Coloración de *Holothuria sanctori*

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

El color de *H. sanctori* parece estar relacionado con la talla de los individuos. El significado ecológico del cambio progresivo de coloración de blanco a marrón de algunos ejemplares a medida que el individuo crece puede ser debido a razones de camuflaje, ante posibles depredadores. El blanco es más fácil de identificar para los depredadores que el marrón, por lo que en individuos de tallas pequeñas parecen predominar las coloraciones blancas en su fase críptica y pasan a marrón para camuflarse con el sustrato. En Canarias, no existen actualmente depredadores de holoturias, aunque hace siglos, la foca monje, alguna especie de tiburón y tortugas marinas pueden haber depredado sobre ellas. Hay autores que defienden que algunas especies como *H. sanctori* pueden seguir teniendo ese comportamiento críptico anti-depredación latente y sigan demostrándolo a pesar de haber desaparecido sus depredadores naturales hace siglos (Pérez-Ruzafa 1984).

2.4.4.- Rugosidad del sustrato

La rugosidad o complejidad del sustrato es uno de los factores que normalmente limitan los patrones de distribución y abundancia de las holoturias y en general de muchos otros invertebrados y vertebrados marinos (Rooker *et al.* 1997; Entrambasaguas 2008). En el caso del hábitat de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* en Canarias, al predominar los sustratos rocosos volcánicos, la complejidad del hábitat puede llegar a ser muy alta y por tanto alcanzar valores de rugosidad media elevados (0,05). *Holothuria sanctori*, en Gran Canaria sigue una función gaussiana, con pocos individuos a altas y bajas rugosidades y muchos individuos a rugosidades medias. Una de las razones por las que esto ocurre

es por la tendencia de esta especie a refugiarse durante las horas diurnas. En zonas con poca rugosidad, al no haber huecos, grietas o cuevas donde refugiarse, estarían más expuestos a posibles depredadores, al igual que ocurre con otros equinodermos (Entrambasaguas *et al.* 2008). Ante rugosidades muy altas, las excesivas oquedades, veriles, desplomes, etc. limitan enormemente su movimiento y búsqueda diaria de alimento. Por ello, parece que las rugosidades del sustrato rocoso favorecen la abundancia de esta especie de holoturia en la isla de Gran Canaria. En el caso de *H. mammata* y *H. arguinensis*, la relación entre la abundancia y la rugosidad del sustrato es lineal, existiendo muchos individuos a rugosidades altas y pocos individuos a medida que el sustrato es menos rugoso. Esta relación positiva de la abundancia de estas dos especies con la rugosidad del sustrato coincide con los resultados obtenidos por Mendes *et al.* (2006) en su estudio con *Holothuria grisea* en Brasil, donde la abundancia de individuos presentaba una relación lineal directa frente al IRM. Por lo que respalda la idea de que cuanto más rugoso sea el sustrato, más refugios habrá y más holoturias podrá albergar, hecho que es común en otras especies de equinodermos (Entrambasaguas *et al.* 2008).

► 2.5.- CONCLUSIONES

- La abundancia y estructura de tallas de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* es constante a lo largo del año, a pesar de pequeñas fluctuaciones.
- Las abundancias de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* están directamente relacionadas con la rugosidad del sustrato. *Holothuria sanctori* es más abundante en sustratos rocosos con rugosidades medias que con rugosidades muy bajas o muy altas. *Holothuria mammata* y *H. arguinensis* son más abundantes en sustratos con rugosidades altas que con rugosidades bajas.
- La coloración de *H. sanctori* no es constante a lo largo de su vida y depende del tamaño. La coloración cambia de blanco a marrón según el individuo va creciendo.

► 2.6.- BIBLIOGRAFÍA

Bakus JG (1973). The biology and ecology of tropical holothurians. In: OA Jones and R Edeans (eds.) *Biology and Geology of Coral Reefs Vol. II*, Academic Press, New York, pp. 326–367.

Barnes RD (1977). *Zoología de los Invertebrados*. Editorial Interamericana. México.

Belyaev GM (1972). *Hadal Bottom Fauna of the World Ocean*. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.

Cameron JL y Fankboner PV (1986). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproduction periodicity and spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 64: 168-175.

Cameron JL y Fankboner PV (1989). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). II. Observations on the ecology of development, recruitment and the juvenile life stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 127: 43-67.

Chapman ARO (1981). Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St. Margaret's Bay, eastern Canada. *Marine Biology* 62, 307–311.

Conand C (1993). Ecology and reproductive biology of *Stichopus variegatus*, an Indo-Pacific coral reef sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea). *Bulletin of Marine Science* 52: 970-981.

Daud R, Tangko AM, Mansyur, A y Sudradjat A (1993). Polyculture of sea cucumber, *Holothuria scabra* and sea weed, *Eucheuma* sp. In: Sopura Bay, Kolaka Regency, southwest Sulawesi. In: *Proceeding Seminar Hasil Penelitian*. Volume 11, pp 95-98.

Entrambasaguas L, Pérez-Ruzafa A, García-Charton JA, Stobart B, Bacallado JJ (2008). Abundance, spatial distribution and habitat relationships of echinoderms in the Cabo Verde Archipelago (eastern Atlantic). *Marine and Freshwater Research* 59 (Issue 6) Pages 477-488.

Gentle MT (1979). The fisheries biology of beche-de mer. *South Pacific Bulletin* 29:25-27.

Gutt J y Piepenburg, D (1991). Dense aggregations of three deep-sea holothurians in the southern Weddell Sea, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 68: 277-285.

Hadel FV, Monteiro AMV, Ditadi ASF, Tiago CG and Tommasi LR (1999). Invertebrados Marinhos: Echinodermata. In: Joly C.A., Bicudo C.E.M. (eds). *Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese ao conhecimento ao final do século XX*, 3. FAPESP.

Hamel J-F y Mercier A (1996). Early development, settlement, growth and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 253-271.

Haroun RJ, Afonso-Carrillo A (1997). Flora marina de Canarias y su biodiversidad. In: Pérez de Paz P (ed) *Ecosistemas Insulares Canarios. Usos y aprovechamientos en el territorio*. Consejería de Política Territorial, Gobierno de Canarias, p 163-168.

Haroun R, Gil-Rodríguez MC, Wildpret de la Torre W (2003). *Plantas marinas de Canarias*. Canseco Press, Talavera, Spain.

Hendler G, Miller JE, Pawson DL y Kier PM (1995). *Sea stars, sea urchins and allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Books. 392 p.

Hyman LH (1955). Class Holothuroidea. En: *The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria*. Vol IV. McGraw-Hill, New York, Toronto, London. 120-244.

James DB, Gandhi AD, Palaniswamy N, Rodrigo JX (1994). Hatchery techniques and culture of the sea cucumber *Holothuria scabra*. *CMFRI Bulletin* 48: 120-126.

Kenyon JC, Brainard RD, Hoeke RK, Parrish FA, Wilkinson CB (2006). Towed-diver surveys, a method for mesoscale spatial assessment of benthic reef habitat: a case study at midway atoll in the Hawaiian Archipelago. *Coastal Management*, 34:339-349, 2006.

Lokani P, Polon P, Lari R (1995). Fisheries and Management of Bêche-de-mer Fisheries in Western Province of Papua New Guinea. *SPC Inshore Fisheries Management / Bp5*. vol. 1, pp 276-275.

Medina M, Haroun RJ (1993). Preliminary study on the dynamics of *Cystoseira abies-marina* populations on Tenerife (Canary Islands). *Courier Forsch*: 109-112.

Mendes FM, Marenzi AWC y Di Domenico M (2006). Population patterns and seasonal observations on density and distribution of *Holothuria grisea* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Santa Catarina Coast, Brazil. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* #23.

Mercier A, Battaglione SC, Hamel J-F (2000a). Periodic movement, recruitment and size related distribution of the sea cucumber *Holothuria scabra* in the Solomon Islands. *Marine Biology* 440: 81-100.

Mercier A, Battaglione SC y Hamel JF (2000). Settlement preferences and early migration of the tropical sea cucumber *Holothuria scabra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 249: 89-110.

Muliani (1993). Effect of different supplemental feeds and stocking densities on the growth rate and survival of sea cucumber, *Holothuria scabra* in Tallo River mouth, south Sulawesi. *Journal Penelitian Budidaya Pantai* 9: 15-22.

Pawson DL (1970). The marine fauna of New Zealand: Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Department of Scientific and Industrial Research. New Zealand Oceanographic Institute* 52:7-79.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura ULL. La Laguna, Tenerife.

Pérez- Ruzafa A, Marcos C (1985). Técnicas de recolección y estudio en la clase Holothuroidea. Generalidades, sistemática, ecología, biología y comportamiento. Anales de Biología, 3 (Biología animal. I): 13-35. Secretariado de publicaciones - Universidad de Murcia.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1987). Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. Anales de Biología 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.

Purcell SW (2004). Criteria for release strategies and evaluating the restocking of sea cucumbers. In: Lovatelli A, Conand C, Purcell S, Uthicke S, Hamel J-F, Mercier A (eds). Advances in sea cucumber aquaculture and management. FAO, Rome, pp 181-191.

Purcell SW y Tekanene M (2006). Ontogenetic changes in colouration and morphology of white teatfish, *Holothuria fuscogilva*, juveniles in Kiribati. SPC Bêche-de-mer Information Bulletin 23: 29-31.

Purcell SW, Gardiner D, Bell J (2002). Developing optimal strategies for restocking sand fish: A collaborative project in New Caledonia. SPC Bêche-de-mer Information Bulletin 16: 2-4.

Ramofafia C, Foyle PT, Bell JD (1997). Growth of juvenile *Actinopyga mauritiana* (Holothuroidea) in captivity. Aquaculture 152: 119-128.

Reichenbach N (1999). Ecology and fishery biology of *Holothuria fuscogilva* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Maldives. Bulletin of Marine Science 64:103-113.

Richmond, R y Martínez, PC (1993). Sea cucumber fisheries in the Galápagos islands: Biological aspects, impacts and concerns. Submitted to the World Conservation Union (IUCN). Informe Técnico.

Rooker JR, Dokken QR, Pattengill CV y Holt GJ (1997). Fish assemblages on artificial and natural reefs in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, USA. Coral Reefs 15:83-92.

Shiell G (2005). Aggregations of common holothurians on reef flats of coral Bay, Ningaloo Reef, North Western Australia. In: PhD thesis Spatial distribution and temporal shifts in the biology of *Holothuria whitmaei* Bell Ningaloo Reef, Western Australia. Latrobe University.

Sibuet M (1984). Quantitative distribution of echinoderms (Holothuroidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) in relation to organic matter in the sediment, in deep sea basins of the Atlantic ocean. Proc. 5th Int. Echinoderm Conf. 1, 99-108.

Sonnenholzner J (1997). A brief survey of the commercial sea cucumber *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875) of the Galapagos Islands, Ecuador. SPC Beche-de-mer Information Bulletin #9. 12-15.

Tiensongrusmee B, Pontjoprawiro S (1988). Sea Cucumber Culture: Potential and Prospects. United Nations Development Programme, Executing Agency, Food and Agriculture Organisation of the United Nations.

Tuya F, Hernández JC, Clemente S (2006). Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? Hydrobiologia 571:191-199.

Tyler PA, Young CM, Billett DSM, Giles LA (1992). Pairing behaviour, reproduction and diet in the deep-sea holothurian genus *Paroriza* (Holothuroidea: Synallactidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 72: 463-472.

Uthicke S (1999). Sediment bioturbation and impact of feeding activity of *Holothuria* (*Halodeima*) *atra* and *Stichopus chloronotus*, two sediment feeding holothurians, at Lizard Island, Great Barrier Reef. Bulletin of Marine Science 64: 129-141.

Uthicke S (2001). Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 265: 153-170.

Uthicke S y Klump DW (1998). Microbenthos community production in sediments of a near shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians. Marine Ecology Progress Series 169:1-11.

Wiedemeyer WL (1992). Feeding behaviour of two tropical holothurians *Holothuria* (*Metriatyla*) *scabra* (Jäger, 1833) and *H.* (*Halodeima*) *atra* (Jäger, 1833), from Okinawa, Japan. In: Richmond RH (ed.). Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, USA, Vol 2, pp 854-860.

Wiedemeyer WL (1994). Biology of small juveniles of the tropical holothurian *Actinopyga echinites*: Growth, mortality and habitat preferences. *Marine Biology* 120: 81-93.

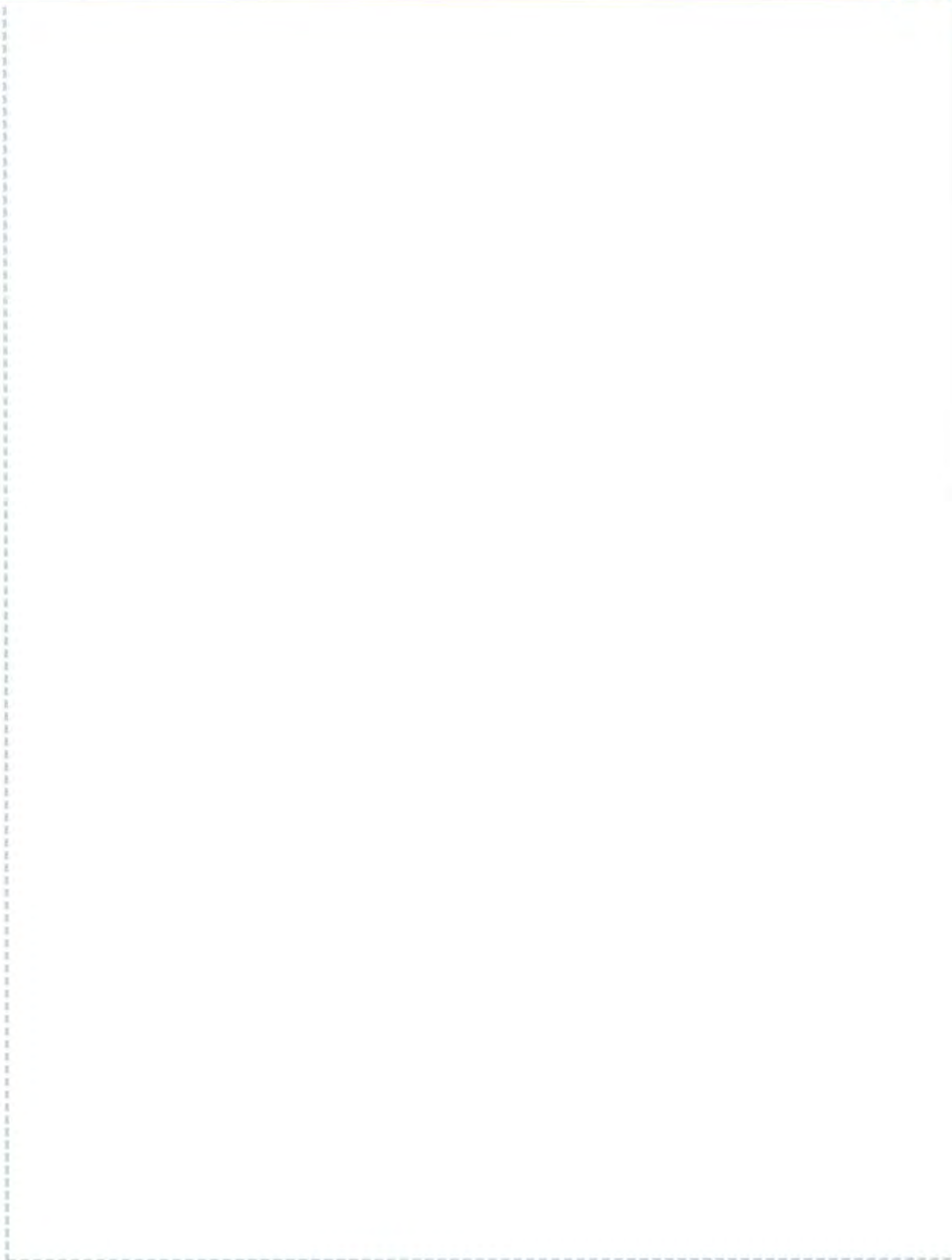
Woodby DA, Kruse GH, Larson RC (1993). A conservative application of a surplus production model to the sea cucumber fishery in southeast Alaska. In Kruse GH, Eggers DM, Marasco RJ, Pautzke C: 191-202.

Yingst JY (1982). Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), anepibenthic deposit-feeding holothurian. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 14, 119-134.

Young CM, Chia FS (1982). Factors controlling spatial distribution of the sea cucumber *Psolus chitonoides*: Settling and post settling behaviour. *Marine Biology* 69: 195-205.

Zhou S y Shierley TC (1996). Habitat and depth distribution of the red sea cucumber *Parastichopus californicus* in a Southeast Alaska bay. *Alaska Fishery Research Bulletin* 3(2): 123-131.





CAPÍTULO 3.

CICLO REPRODUCTIVO DE

Holothuria sanctori

(DELLE CHIAJE, 1823)

[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA]

EN LA ISLA DE GRAN CANARIA



ÍNDICE

3.1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS	87
3.2.- MATERIAL Y MÉTODOS	90
3.2.1.- Localidades de estudio y diseño muestral	90
3.2.2.- Recolección de ejemplares y conservación	92
3.2.3.- Talla, peso y coloración	92
3.2.4.- Índice Gonadal (IG)	93
3.2.5.- Sex-ratio, talla y peso de primera madurez	93
3.2.6.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada	94
3.2.7.- Análisis estadístico	95
3.3.- RESULTADOS	96
3.3.1.- Talla, peso y coloración	96
3.3.2.- Temporalidad del ciclo reproductivo	98
3.3.3.- Índice Gonadal (IG)	99
3.3.4.- Sex-ratio, talla y pesos de primera madurez	101
3.3.5.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada	105
3.4.- DISCUSIÓN	114
3.4.1.- Talla, peso y coloración	114
3.4.2.- Talla y pesos de primera madurez	115
3.4.3.- Índice gonadal (IG)	116
3.4.4.- Sex-ratio	117
3.4.5.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada	118
3.4.6.- Técnica utilizada	118
3.5.- CONCLUSIONES	120
3.6.- BIBLIOGRAFÍA	121



CAPÍTULO 3.

CICLO REPRODUCTIVO DE *Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823) [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] EN LA ISLA DE GRAN CANARIA

► 3.1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Las holoturias o pepinos de mar son organismos marinos que se distribuyen por todos los mares y océanos del mundo y que desarrollan una función ecológica muy importante debido a la capacidad recicladora de nutrientes de sus fondos (Hyman 1955; Pérez-Ruzafa 1984; Richmond *et al.* 1996).

A pesar de esta importancia ecológica para los ecosistemas marinos, existe una pesquería a nivel mundial que mueve millones de dólares cada año y que sobreexplota la mayoría de stocks de este equinodermo con fines alimenticios o medicinales, especialmente orientados al mercado asiático (Sloan 1985; Richards *et al.* 1994; Conand 1989, 1997; Herrero-Pérezrul *et al.* 1999; Guzmán *et al.* 2003).

La mayoría de estudios realizados sobre la reproducción de holoturias en el mundo se han hecho una vez la pesquería de una determinada zona ya ha comenzado, o cuando sus poblaciones han sido casi exterminadas, con el fin de intentar establecer unas cuotas o tamaños mínimos que regulen su extracción (Guzman *et al.* 2003; Abdel-Razek *et al.* 2005; Muthiga 2006; Toral y Martínez 2007).

En Canarias, no existe en la actualidad ninguna pesquería específica de holoturias, ni se están extrayendo para ningún fin comercial, si bien hay empresarios orientados a saber qué especies hay en las islas, cuáles de ellas son más abundantes y si son comestibles (autor, obs.per.).

Por ello y con el fin de tener datos fiables previos a una posible pesquería de holoturias en Canarias, se ha decidido realizar este estudio sobre el ciclo reproductivo de la especie de holoturia más abundante del archipiélago, *Holothuria sanctori*.

Holothuria sanctori es una especie que habita generalmente zonas rocosas con abundantes oquedades y grietas. Es una especie típica en áreas litorales, aunque también se la puede encontrar hasta profundidades de más de 30 m (autor, obs.per.). Su distribución geográfica en el Atlántico oriental, va desde el golfo de Vizcaya y costas de Portugal, hasta las islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, así como en la isla de Santa Helena. En el Mediterráneo, es una especie bastante común en la mayoría de sus zonas costeras (Entrambasaguas, 2008). Posee una marcada actividad nocturna, refugiándose entre las rocas por el día y desplazándose a fondos de arena para alimentarse al caer la noche (Pérez-Ruzafa 1984).

En Canarias, podemos encontrarla en todas las islas del archipiélago, siendo especialmente abundante en las zonas intermareales y en las zonas rocosas submareales desprovistas de cobertura vegetal, también llamadas blanquizales, asociada a altas densidades del erizo *Diadema aff. antillarum* (Espino *et al.* 2006; Tuya *et al.* 2006). Puede aparecer compartiendo hábitat con *Holothuria mammata* y con *Holothuria arguinensis*, en algunas zonas del archipiélago.

H. sanctori, al igual que la mayoría de especies de la clase Holothuroidea, es dioica y no presenta dimorfismo sexual entre machos y hembras (Pérez-Ruzafa 1984). El sistema reproductor de las holoturias ha perdido el pentamerismo que

caracteriza a otros equinodermos y en la actualidad presentan una sola gónada compuesta por uno o dos haces con varias decenas de túbulos (Conand 1989). La salida al exterior tiene lugar mediante un gonoporo, localizado en el interrradio mediodorsal, muy próximo a la corona tentacular (Pérez-Ruzafa 1984; Conand 1989). En la época de mayor madurez sexual, la gónada llega a ocupar casi toda la cavidad interior del cuerpo del animal (Pérez-Ruzafa 1984).

Los patrones reproductivos en las holoturias generalmente están relacionados con la temperatura del agua (Smiley *et al.* 1991). Las especies de zonas templadas suelen tener un periodo de desove puntual en primavera o verano (Cameron y Fankboner 1986; McEuen y Chia 1991; Hamel *et al.* 1993). En cambio, las especies tropicales se reproducen en periodos más extensos a lo largo del año (Pearse 1968; Ong Che y Gómez 1985; Conand 1993).

La gametogénesis también se encuentra influenciada por factores ambientales como el fotoperiodo y la temperatura del agua (Morgan 2000; Ramofafia *et al.* 2000), disponibilidad de alimento (Cameron y Fankboner 1986; Hamel *et al.* 1993), intensidad lumínica (Cameron y Fankboner 1986), movimiento del agua (Engstrom 1980), salinidad (Krishnaswamy y Krishnan 1967), y blooms de fitoplancton (Himmelman 1980).

En la actualidad, existe muy poca información sobre la biología o ecología de *H. sanctori* en Canarias. De hecho, no se ha encontrado ningún trabajo que haya estudiado las características reproductivas de *H. sanctori* ni en Canarias ni en ningún otra zona de distribución, por lo que a día de hoy, se desconocen sus patrones reproductivos.

El propósito pues, de este estudio, fue investigar el ciclo reproductivo de *H. sanctori* en la isla de Gran Canaria. De manera más específica, se plantearon los siguientes objetivos: i) conocer el patrón de reproducción anual de esta especie a través del índice gonadal; ii) establecer una escala macroscópica morfológica de los diferentes estados de madurez de las gónadas; iii) conocer la sex-ratio de la especie; iv) averiguar la talla y peso de primera madurez sexual.

Se planteó una hipótesis nula asociada a la temporalidad del ciclo reproductivo: i) El índice gonadal, la talla y el peso de *H. sanctori* no presentan diferencias entre estaciones (Invierno, Primavera, Verano y Otoño) a lo largo del año.

3.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

3.2.1.- Localidades de estudio y diseño muestral

El estudio se realizó entre los meses de Febrero de 2009 y Enero de 2011 en la isla de Gran Canaria, Archipiélago Canario, España (28° N, Atlántico oriental) (Fig. 1).

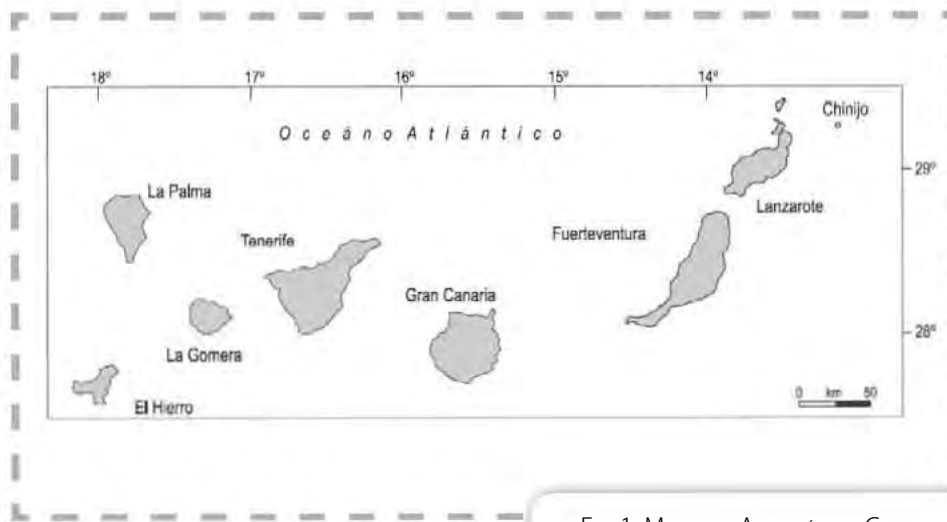


FIG. 1. MAPA DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO.

Se seleccionaron tres localidades: Risco Verde (RV) (27°51'25.16"N 15°23'15.90" W), Playa del Cabrón (PC) (27° 52' 14.84" N 15° 23' 2.31" W) y Sardina del Norte (SN) (28° 9' 9.87" N 15°41' 53.18" W) (Fig. 2). Las profundidades de trabajo estuvieron comprendidas entre los 3 y los 10 m aproximadamente.

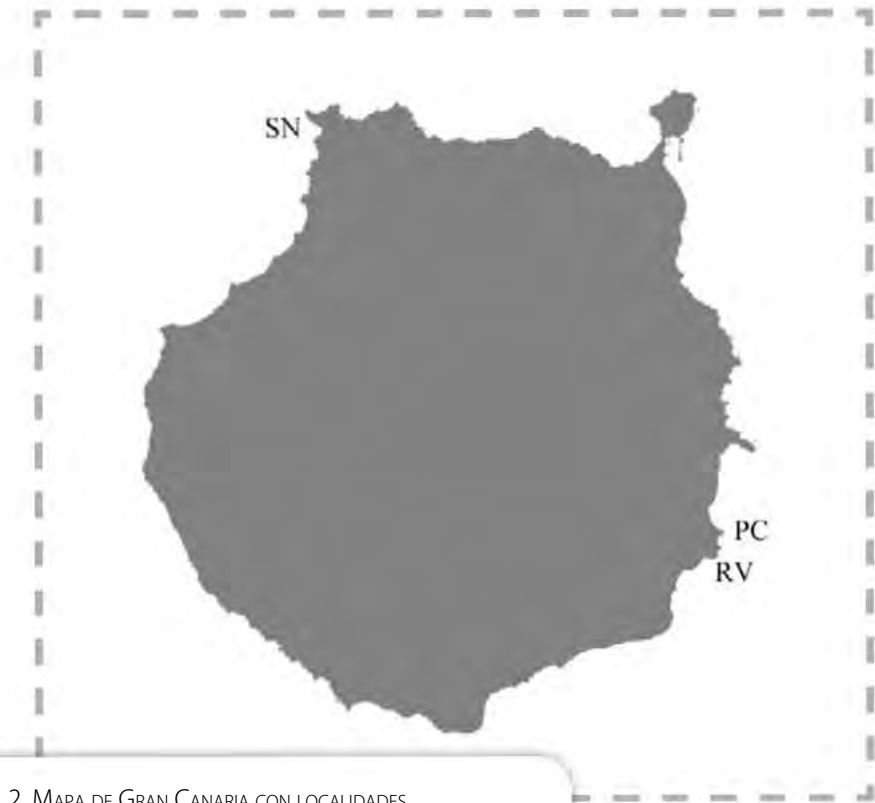


FIG. 2. MAPA DE GRAN CANARIA CON LOCALIDADES MUESTREADAS: PC (PLAYA DEL CABRÓN), RV (RISCO VERDE) Y SN (SARDINA DEL NORTE).

Para analizar la evolución del estado gonadal de *Holothuria sanctori*, dentro de cada estación climática del año (Invierno, Primavera, Verano y Otoño) se realizaron 3 muestreos, uniformemente espaciados entre sí unos 25-35 días. En cada ocasión de muestreo, se recogieron 5-10 ejemplares. Durante los primeros 12 meses (Febrero 2009- Enero 2010), se muestreó en las 3 localidades (PC, RV y SN), mientras que durante los siguientes 12 meses (Febrero 2010 - Enero 2011), se muestrearon solo las localidades de PC y RV debido a razones logísticas.

3.2.2.- Recolección de ejemplares y conservación

Todos los ejemplares se recogieron con la ayuda de escafandras autónomas durante la noche, debido al carácter marcadamente nocturno que presenta *Holothuria sanctori* (Pérez Ruzafa y Marcos 1987) y a la dificultad de captura que presentan durante las horas de luz, al permanecer escondidas en grietas y cuevas.

Para la recogida de los ejemplares se contó con una pareja de buceadores con focos submarinos. Dicha recogida se realizó con el método de búsqueda abierta (*open search*) según Dart y Rainbow, 1976 y con una separación mínima de 10 m entre un ejemplar y otro, con el fin de evaluar una zona amplia del lugar de muestreo y que no existiesen errores por muestrear individuos de una misma agrupación.

Cada ejemplar se introdujo en una bolsa zip-loc debidamente cerrada y posteriormente en una red de buceo para su mejor transporte durante la inmersión. Al salir del agua, los individuos se introdujeron en un recipiente con agua de mar y anestésico (Mgcl₂) y se metieron en un refrigerador a 4°C al llegar al laboratorio durante 12-24 horas.

3.2.3.- Talla, peso y coloración

En el laboratorio, cada individuo se sacó de la anestesia y se dejó entre 2 y 3 minutos en una bandeja de laboratorio para que escurriese mientras se tomaban las medidas morfo-métricas. Con la ayuda de una cinta métrica flexible se midió, al 0,5 cm más cercano, la longitud total (L_{tot}) del individuo desde la boca hasta el ano. A continuación se pesó cada uno de los ejemplares con la ayuda de una báscula electrónica, al 0,01 g más cercano (P_{tot}). Se elaboró una escala de coloración de las holoturias de tres niveles: i) marrón (M), tegumento completamente marrón, sin marcas de espículas blancas visibles; ii) marrón y blanca (M/B), tegumento principalmente marrón pero con menos del 50% de su cuerpo cubierto de espículas blancas; y iii) Blanca (B), tegumento cubierto por más del 50% de espículas blancas que confiere una coloración casi blanca al individuo. Se asignó una categoría de coloración a cada individuo.

3.2.4.- Índice Gonadal (IG)

Con la ayuda de un bisturí se diseccionó la parte ventral del animal y con unas pinzas se extrajo la gónada entera, incluyendo los túbulos germinales, de cada individuo. Se secó el exceso de agua y otros fluidos con ayuda de un papel y se pesó, al 0,01 g más cercano (P_{gon}). Después de extraer el resto de órganos y todo el fluido coelómico, el cuerpo eviscerado se pesó, al 0,01 g más cercano (P_{evi}).

El Índice Gonadal (IG) se calculó utilizando la relación entre el peso gonadal y el peso eviscerado del animal. Dicha fórmula ha sido utilizada para holoturias en numerosos trabajos anteriores (Conand 1981, 1993b; Ramofafia *et al.* 2001; Asha y Muthiah 2008):

$$IG = P_{GON}/P_{EVI} \times 100$$

Las gónadas se conservaron en formol al 10% para su posterior análisis histológico o microscópico (Shiell y Uthicke 2005).

3.2.5.- Sex-ratio, talla y peso de primera madurez

Se calculó para la especie la *sex-ratio* dividiendo el número de hembras entre el de machos y comparando esta proporción con la relación teórica 1:1 mediante un test de "Chi-cuadrado" (X²).

Se calculó la talla de primera madurez sexual (TPM₅₀) mediante la categorización de las tallas o L_{tot} en intervalos de 10 mm (Torales y Martínez 2007) y se representaron frente al porcentaje acumulado de individuos maduros (estados III, IV y V). La talla de primera madurez se obtuvo al seleccionar la condición de que el 50% de los individuos estuvieran maduros (Conand 1981).

El peso eviscerado de primera madurez (P_{evi50}) se calculó de igual manera, mediante la categorización de dicho peso en intervalos de 10 gramos (Torales y Martínez 2007) y representándolo frente al porcentaje de individuos maduros. El peso eviscerado de primera madurez se obtuvo cuando el 50% de los individuos eran maduros.

El peso total húmedo de primera madurez ($P_{tot_{50}}$) se calculó de la misma manera que el $Pevis_{50}$, solo que en intervalos de 25 gr.

3.2.6.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada

Los estados de madurez fueron establecidos teniendo en cuenta características físicas (longitud, diámetro y color de los túbulos), y también el nivel de bifurcación: número de "ramas" de túbulos elegidos al azar de la base tubular. Los estados de maduración que se utilizaron fueron los siguientes (modificación Shiell y Uthicke 2005 de Conand 1981):

- Estado I: Estado de madurez gonadal indeterminado o en reposo.
- Estado II: Túbulos creciendo.
- Estado III: Túbulos maduros.
- Estado IV: Túbulos parcialmente desovados.
- Estado V: Túbulos completamente desovados o agotados.

Las gónadas de cada individuo fueron colocadas en una placa Petri y se separaron 10-15 túbulos elegidos al azar de la base tubular. Se midió la longitud y el diámetro de cada uno de ellos con ayuda de un calibre electrónico al 0,01 mm más cercano (Hamel *et al.* 1993) y se anotó tanto la coloración de los mismos como el número de ramificaciones que presentaban.

A continuación, se cortó, con un bisturí, una sección transversal de 3-5 túbulos de cada una de las gónadas y se analizó con técnicas de microscopía óptica para determinar el sexo y el estado de maduración de dichas gónadas. En el caso de las hembras, se midieron también los diámetros de 30 ovocitos con ayuda de un micrómetro ocular (Conand 1986, 1989, 1993a, b; Harriott 1985; Tuwo y Conand 1992).

3.2.7.- Análisis estadístico

Para contrastar las diferencias en el Índice Gonadal (IG), Talla (L_{tot}), Peso eviscerado ($Pevis$) y Peso total (P_{tot}) entre localidades, y las tres escalas de variabilidad temporal: años, estaciones anuales y meses para cada estación anual, se realizó un análisis de la varianza por permutaciones de 4 factores. El diseño incluyó el factor "Estación", i.e. las 4 estaciones climáticas del año (Invierno, Primavera, Verano y Otoño), como factor fijo, mientras que los factores "Mes", "Año" y Localidad" se consideraron aleatorios. El factor "Mes" estuvo anidado dentro del "Estación". Los otros tres factores ("Estación", "Año" y Localidad") fueron ortogonales entre sí.

Con el fin de obtener un diseño balanceado y así disminuir el error tipo I, se decidió no utilizar los datos de la localidad de SN para poder analizar las localidades de PC y RV durante 2 años consecutivos y así poder detectar de manera más precisa posibles variaciones espacio-temporales en las variables analizadas. El número de muestras seleccionado fue de $n=5$; para los meses en los que $n>5$, se escogieron 5 casos al azar para el análisis.

Para la variable IG, se realizó una transformación de los datos a raíz cuarta, mientras que para las variables L_{tot} , $Pevis$ y P_{tot} los datos se transformaron a raíz cuadrada. Se testó la homogeneidad de varianzas con el test de Levene. Para elaborar la matriz de disimilitudes se utilizó la distancia euclidiana. El número de permutaciones para todos los análisis fue de 4999 (Tablas 2,3,4 y 5).

Se compararon las medias de las longitudes y diámetros de los túbulos de machos y hembras mediante el test de T-Student. Las diferencias en las medias del IG entre sexos se compararon con el test de Mann-Whitney.

3.3.- RESULTADOS

3.3.1.- Talla, peso y coloración

El número total (N_{tot}) de ejemplares adultos de *Holothuria sanctori* muestreados en la isla de Gran Canaria fue de quinientos cuarenta y dos (542), doscientos noventa y dos (292) en el periodo 2009-2010 y doscientos cincuenta (250) en el periodo 2010-2011.

Doscientos dieciocho (218) ejemplares provenían de Playa del cabrón (PC), doscientos diecisiete (217) de Risco Verde (RV) y ciento siete (107) de Sardina del Norte (SN). Un total de 222 individuos (40,96% del total de ejemplares) no presentaron ninguna gónada en su interior (N_{sgon}).

	N	Mínimo	Máximo	Media	Desv. típ.
Talla (L _{tot})	542	115,00	300,00	209,85	27,53
Peso total (P _{tot})	542	59,59	433,94	187,70	60,71
Peso eviscerado (P _{vis})	542	34,42	175,76	100,06	23,61

TABLA 1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Holothuria sanctori* EN GRAN CANARIA. LTOT ESTÁ EXPRESADO EN MM Y PTOT Y PEVIS EN GR.

La talla media de *H. sanctori* en la isla de Gran Canaria fue de $209,85 \pm 27,53$ mm (Tabla 1), con una moda de 205 mm (Fig. 3a). Resulta llamativa la escasez de ejemplares menores de 150 mm, así como la completa ausencia en tallas inferiores a 115 mm (Fig. 3).

El peso eviscerado varió entre 34,42 g y 175,76 g (Fig. 3b), siendo el peso eviscerado medio de *H. sanctori* de $100,06 \pm 23,61$ g (Tabla 1).

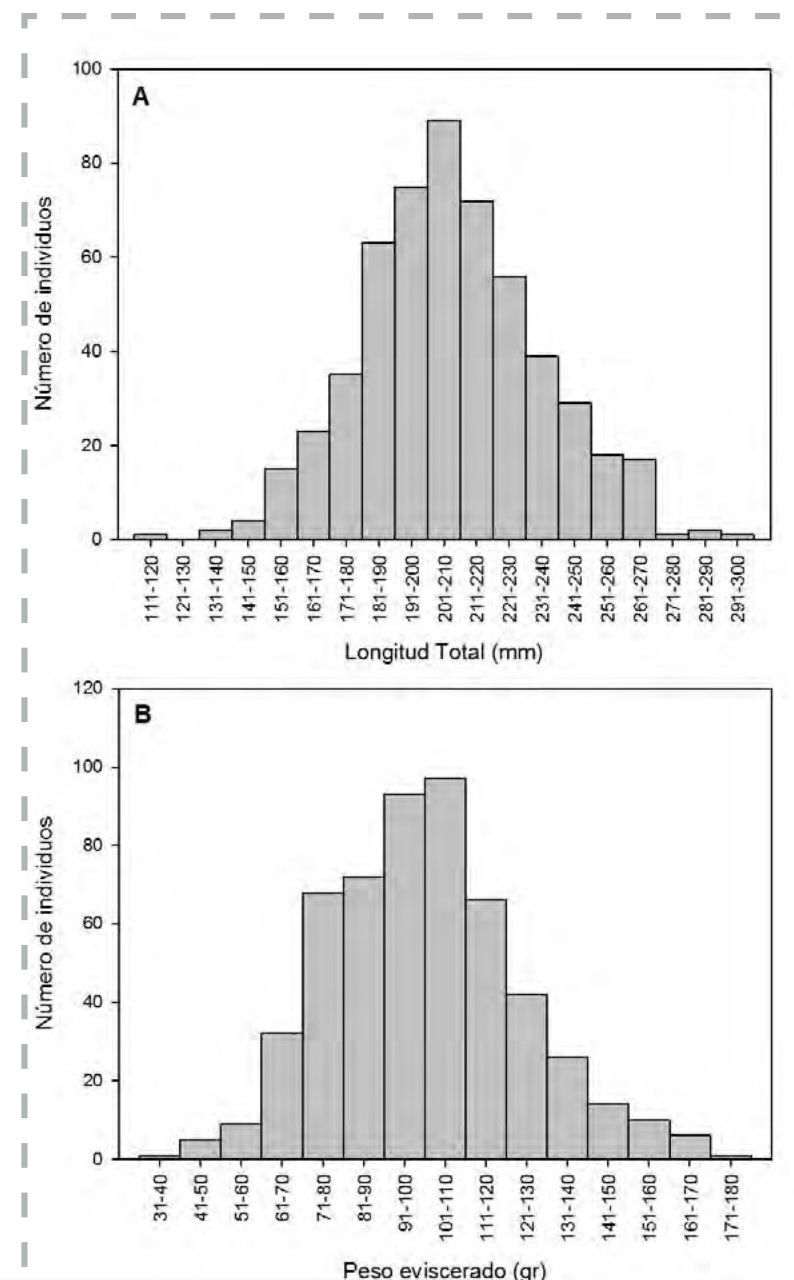


FIG. 3. DISTRIBUCIÓN DE (A) TALLAS Y (B) PESOS (PEVIS) DE *Holothuria sanctori* POR CLASES EN LA ISLA DE GRAN CANARIA. N=542

Con respecto a la coloración, de los 542 ejemplares muestreados, 205 (37,8%) de ellos fueron marrones (M), 207 (38,2%) marrón y blanco (M/B) y 130 (24%) blancos (B).

3.3.2.- Temporalidad del ciclo reproductivo

En la Fig. 4 se puede apreciar la variación estacional de la Ltot, el Ptot, el Pevis y el IG. Todas presentan un patrón similar, con máximos en las estaciones de verano y otoño y mínimos en invierno y primavera. Tanto la Ltot como el IG presentan diferencias significativas entre estaciones a lo largo del estudio ($F=2,423$ $p=0,035$ y $F=4,083$ $p=0,002$, respectivamente; Tablas 2 y 3). El IG, además, presentó diferencias significativas entre estaciones, localidades y años ($F=5,475$ $p=0,024$; Tabla 2) y entre meses de un año a otro ($F=8,020$ $p=0,003$; Tabla 2).

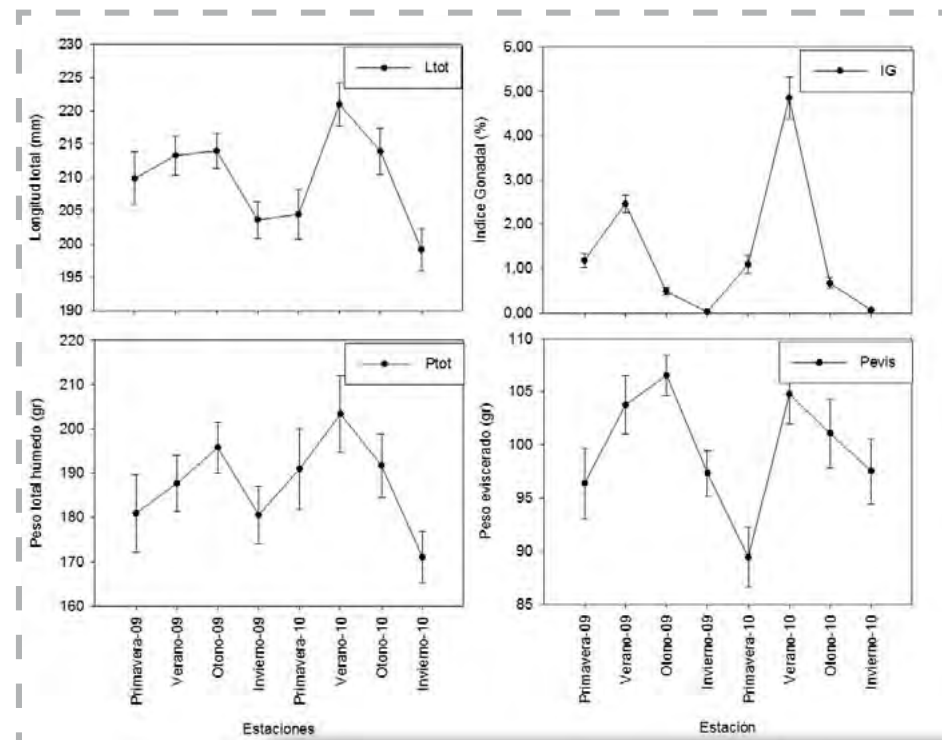


FIG. 4. VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA LTOT (A), IG (B), PEVIS (C) Y PTOT (D). LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS.

3.3.3.- Índice Gonadal (IG)

El índice gonadal de *H. sanctori* presentó unos máximos claros en los meses de junio y julio coincidiendo con la época estival, mientras que los meses invernales las gónadas se redujeron hasta desaparecer por completo. Al observar la Figura 5, podemos ver que el índice gonadal está relacionado con la temperatura del agua, ya que a medida que esta última se va calentando, las gónadas de *H. sanctori* van creciendo hasta alcanzar su máximo en los meses de junio-julio, 3-4 meses antes del máximo de temperatura superficial, que en la isla de Gran Canaria se da en octubre. A partir de junio-julio las gónadas van vaciándose, a pesar que la temperatura del agua sigue subiendo hasta octubre, en donde el índice gonadal parece estabilizarse durante uno o 2 meses, para a partir de aquí descender hasta alcanzar valores cercanos a cero según el agua se va enfriando.

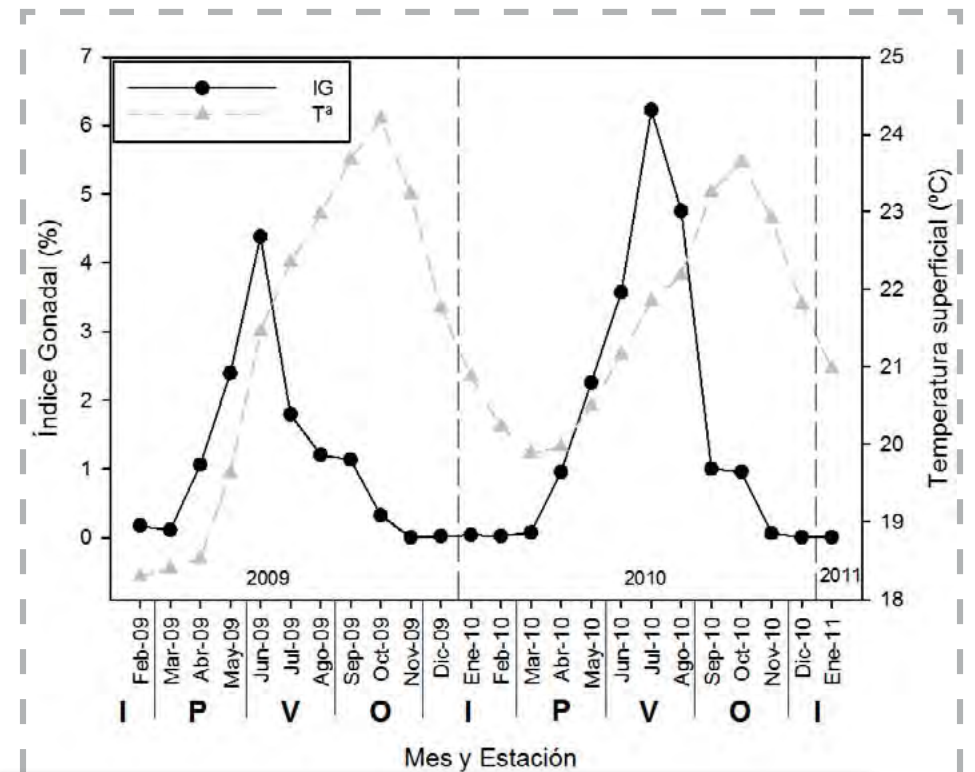


FIG. 5. ÍNDICE GONADAL DE *Holothuria sanctori* Y TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR POR MESES Y ESTACIONES ANUALES. LAS ESTACIONES DEL AÑO ESTÁN REPRESENTADAS EN LA GRÁFICA COMO I = INVIERNO, P = PRIMAVERA, V = VERANO Y O = OTOÑO.

3.3.4.- Sex-ratio, talla y pesos de primera madurez

De los 320 individuos que presentaron gónada visible, hubo 7 cuyo sexo no pudo ser determinado. De los 313 individuos analizados, 165 fueron hembras y 148 machos. En los casos que estuvieron presentes, una sola gónada estaba fijada en el mesenterio dorsal dentro de la cavidad anterior del cuerpo de cada animal.

La sex-ratio de todos los ejemplares muestreados no fue significativamente distinta de la relación teórica 1:1 (H165:148M) ($\chi^2=0,92$; $p>0,05$).

El individuo más pequeño que presentó una gónada visible midió 150 mm. La talla de primera madurez, en la que el 50% de los individuos eran maduros sexualmente, fue de 201-210 mm (Fig. 7a), mientras que el peso eviscerado ($Pevis_{50}$) de primera madurez fue de 101-110 g (Fig. 7b). El peso total húmedo de primera madurez ($Ptot_{50}$) fue de 176-200 g (Fig. 7c).

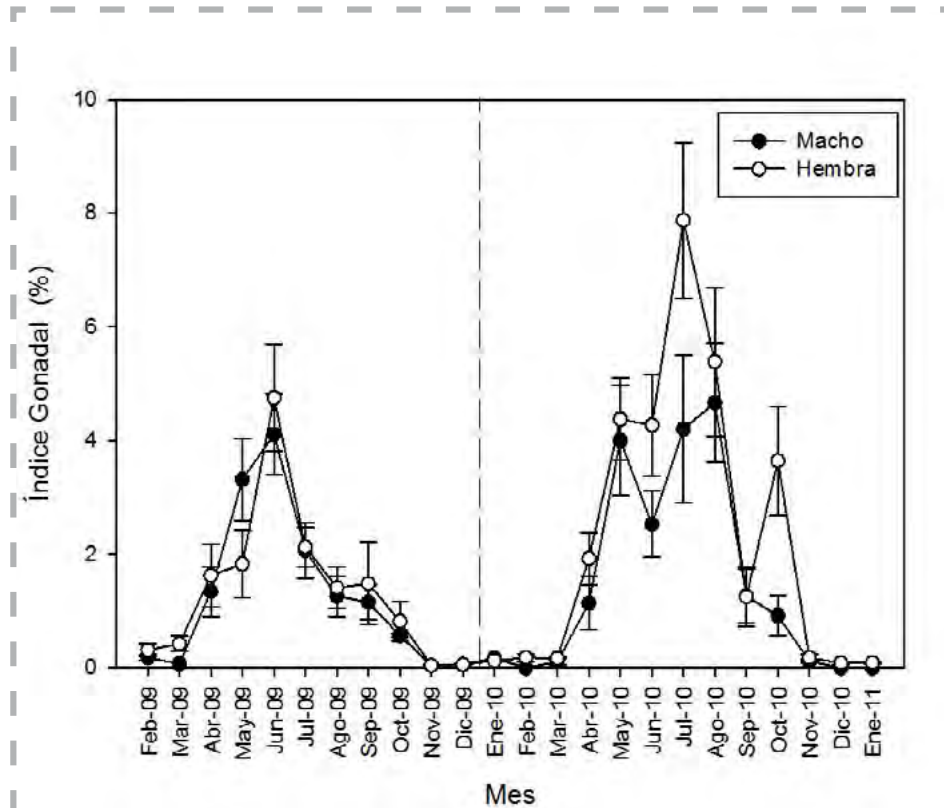


FIG. 6. ÍNDICE GONADAL MENSUAL DE *H. sanctori* POR SEXOS EN LA ISLA DE GRAN CANARIA. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS.

Los índices gonadales de machos y hembras siguieron casi el mismo patrón, presentando máximos en los meses estivales y mínimos en los invernales. Aun así, los índices gonadales medios de las hembras alcanzaron valores sensiblemente mayores, aunque no significativamente (Mann-Whitney test $U=234$; $T=534$; $p=0,270$) que los de los machos a lo largo del año (Fig. 6).

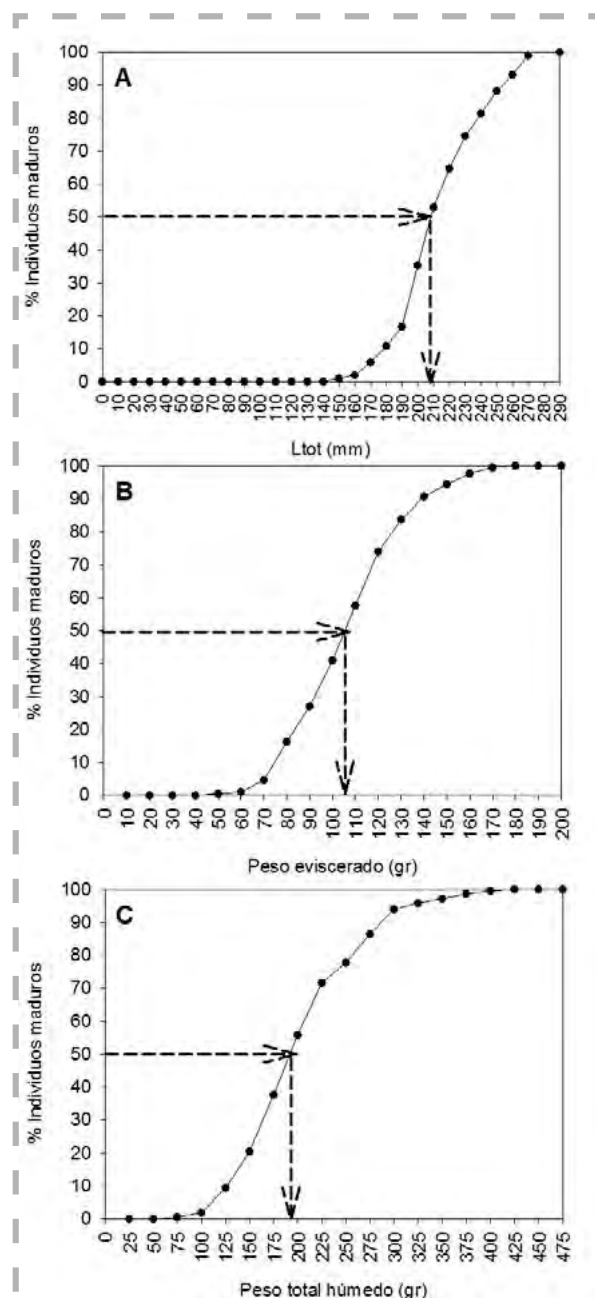


FIG. 7. TALLA DE PRIMERA MADUREZ SEXUAL (A), PESO EVISCERADO (B) Y PESO TOTAL HÚMEDO (C) DE *Holothuria sanctori*.

Factores	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P
Estación	3	35,343	11,781	4,0835	0,0018**
Año	1	8,5252E-2	8,5252E-2	0,2832	0,9192
Localidad	1	3,9524	3,9524	24,977	0,0004**
Mes (Estación)	8	7,9152	0,9894	1,8657	0,1108
Estación x Año	3	2,9507	0,98358	1,3749	0,3284
Estación x Localidad	3	3,2053	1,0684	2,6917	0,077
Año x Localidad	1	4,9512E-2	4,9512E-2	0,88371	0,3758
Mes (Estación) x Año	8	3,5949	0,44936	8,0204	0,0034**
Mes (Estación) x Localidad	8	0,88779	0,11097	1,9807	0,1756
Estación x Año x Localidad	3	0,92032	0,30677	5,4754	0,0242*
Mes (Estación) x Año x Localidad	8	0,44822	5,6028E-2	0,45253	0,8812
Residual	192	23,772	0,12381		

TABLA 2. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS 4 FACTORES ANALIZADOS SOBRE EL IG DE *H. sanctori*.

Factores	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P
Estación	3	15,249	5,0829	2,3804	0,0384*
Año	1	0,17318	0,17318	0,29212	0,9102
Localidad	1	22,279	22,279	13,958	0,0042**
Mes (Estación)	8	11,579	1,4473	0,82236	0,6582
Estación x Año	3	2,096	0,69868	0,4154	0,9046
Estación x Localidad	3	2,9703	0,99009	0,79552	0,645
Año x Localidad	1	0,96025	0,96025	1,4672	0,2592
Mes (Estación) x Año	8	14,984	1,873	2,8619	0,0828
Mes (Estación) x Localidad	8	5,4626	0,68282	1,0433	0,471
Estación x Año x Localidad	3	4,1533	1,3844	2,1154	0,1708
Mes (Estación) x Año x Localidad	8	5,2357	0,65446	1,0875	0,3812
Residual	192	115,54	0,60178		

TABLA 3. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS 4 FACTORES ANALIZADOS SOBRE LA LTOTDE *H. sanctori*.

Factores	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P
Estación	3	11,753	3,9178	1,0976	0,4196
Año	1	4,2231	4,2231	1,3685	0,3786
Localidad	1	87,503	87,503	34,372	0,0006**
Mes (Estación)	8	22,468	2,8085	1,6488	0,1712
Estación x Año	3	5,2723	1,7574	0,96922	0,5248
Estación x Localidad	3	3,3195	1,1065	1,2268	0,3852
Año x Localidad	1	2,0228	2,0228	2,6426	0,1326
Mes (Estación) x Año	8	12,979	1,6224	2,1195	0,1524
Mes (Estación) x Localidad	8	4,3618	0,54522	0,7123	0,67
Estación x Año x Localidad	3	2,9419	0,98065	1,2812	0,3514
Mes (Estación) x Año x Localidad	8	6,1235	0,76544	0,89697	0,5174
Residual	192	163,85	0,85336		

TABLA 4. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS 4 FACTORES ANALIZADOS SOBRE EL PEVISDE *H. sanctori*.

Factores	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P
Estación	3	35,318	11,773	1,0173	0,4874
Año	1	0,43952	0,43952	0,44223	0,8028
Localidad	1	182,7	182,7	19,678	0,001**
Mes (Estación)	8	55,937	6,9921	0,78908	0,6718
Estación x Año	3	11,345	3,7817	1,1175	0,4552
Estación x Localidad	3	31,967	10,656	1,8813	0,1836
Año x Localidad	1	2,4084	2,4084	0,74014	0,4152
Mes (Estación) x Año	8	47,55	5,9437	1,8266	0,2098
Mes (Estación) x Localidad	8	56,33	7,0412	2,1639	0,1502
Estación x Año x Localidad	3	1,057	0,35235	0,10828	0,95
Mes (Estación) x Año x Localidad	8	26,032	3,254	0,86771	0,5426
Residual	192	720,02	3,7501		

TABLA 5. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS 4 FACTORES ANALIZADOS SOBRE EL PTOTDE *H. sanctori*.

3.3.5.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada

Tras el análisis macroscópico y microscópico, se constató que las gónadas fueron desarrollándose en base a las 4 fases o estados anteriormente descritos (II-V). Tan sólo hubo 7 ejemplares cuyo sexo no pudo ser identificado por lo que se clasificaron como estado I- indeterminado.

En general, las características exteriores de los túbulos gonadales fueron siguiendo las variaciones estacionales del índice gonadal (Fig. 5). Los túbulos fueron creciendo (estado II) desde el mes de diciembre hasta marzo-abril principalmente, pero el crecimiento duró hasta junio, aunque en menor proporción. Las gónadas alcanzaron su madurez sexual (estado III) entre el mes de abril-mayo hasta el mes de octubre y comenzaron a desovar (estado IV), desde el mismo mes de junio hasta octubre. A partir de aquí, la mayoría de los túbulos estaban desovados completamente (estado V) hasta el mes de enero (Fig. 8).

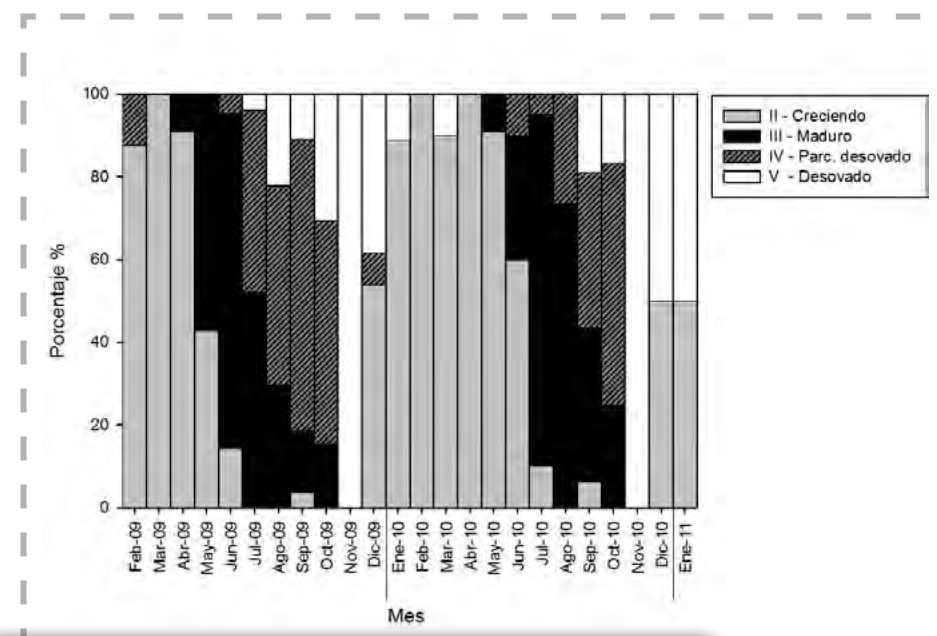


FIG. 8. PORCENTAJE DE LOS DIFERENTES ESTADOS DE MADUREZ GONADAL DE *Holothuria sanctori* EN LA ISLA DE GRAN CANARIA DESDE EL MES DE FEBRERO DE 2009 HASTA ENERO DE 2011.

Como puede observarse en las figuras 9a y 9b, los túbulos de los machos fueron sensiblemente más largos que los de las hembras, aunque no de una manera significativa (T-test $t=0,113$ $p=0,910$). En cambio, las hembras sí que presentaron diámetros de túbulo significativamente más grandes que los de los machos (T-test $t=-2,578$ $p=0,013$). En las figuras 10a y 10b, puede verse como la longitud y diámetro de los túbulos aumenta del estado II al III y va disminuyendo paulatinamente en los estados IV y V. Esta disminución tanto en longitud como en diámetro de los túbulos se ve reflejada en la pared tubular de ambos sexos, presentando en los estado IV y V un aspecto arrugado y a veces retorcido. La disminución del diámetro hace que los túbulos terminen "en punta" (Fig. 11). En los meses de febrero y diciembre de 2010, al igual que en enero de 2011, no se encontraron machos que presentasen gónada visible (Figs. 9a y 9b).

La coloración en los túbulos de ambos sexos fue cambiando a su vez a lo largo del año, según el estado de maduración gonadal que tuvieran. Las hembras pasaron de unos tonos transparentes y rosáceos en el crecimiento (estado II) a otros más anaranjados o incluso rojos en la madurez (estado III). Durante y después del desove (estados IV y V), su coloración se fue aclarando de nuevo hasta adquirir colores marrones en primer lugar y transparentes finalmente, acompañados a veces de manchas naranjas (fagocitos). Los machos por su parte, pasaron de tonos transparentes y color salmón en la fase de crecimiento (estado II) a tonos más blancuzcos o beige claros en la madurez gonadal (estado III) y finalmente colores marrones y transparentes durante y tras del desove (estados IV y V) (Tabla 7).

La ramificación de los túbulos no parece que varíe entre machos y hembras a lo largo de los diferentes estados de maduración, aunque sí parece que hay un pequeño aumento en ambos sexos entre las etapas de crecimiento (II) y maduración (III) (Tabla 7).

En las gónadas de las hembras, se observó que el diámetro medio de los ovocitos fue creciendo a medida que las gónadas maduraban. En la primera fase de crecimiento (estado II), algunos ovocitos crecen más rápido que otros y se produce una distribución bi-modal en la talla de los mismos, pudiendo tener ovocitos relativamente pequeños (20-40 μ m) junto con otros más grandes de 70-150 μ m (Tabla7). En la fase de madurez sexual (estado III) los ovocitos fueron más uniformes y presentaron diámetros medios comprendidos entre los 140

y los 160 μ m (Tabla 7). El gran tamaño de estos ovocitos hace que el diámetro externo de los túbulos crezca considerablemente y adquieran una forma más robusta y compacta que en el estado II. Este crecimiento de los ovocitos lleva consigo un "apelotonamiento" de los mismos debido a la reducción del espacio interior y asu vez la pared tubular aparece más delgada que en la fase de crecimiento. En la fase de desove parcial (estado IV), se empezaron a ver los tubos más vacíos, pero aún quedaban ovocitos residuales o "relict" que podían seguir creciendo mínimamente hasta alcanzar tallas de 200-235 μ m. En este estado IV pueden darse casos de túbulos parcialmente desovados y túbulos sin desovar todavía dentro de la misma gónada, lo que genera también distribuciones bi-modales de tamaños de ovocitos (Tabla7). Finalmente en el estado V, la totalidad de los tubos se encontraba vacía, solamente quedaban en su interior algún ovocito de tallas máximas (235 μ m) rodeado de fagocitos (Tablas 6 y 7).

Estado	N	Mínimo	Máximo	Diámetro medio Ovocitos (micras)	Desv. Est.
II	490	5	200	57,76	41,10
III	540	45	200	152,68	14,39
IV	230	120	235	165,53	15,55
V	80	110	235	183,58	19,18

TABLA 6. DIÁMETRO MEDIO DE LOS OVOCITOS PARA LOS ESTADOS GONADALES II, III, IV Y V DE *H. sanctori* EN LA ISLA DE GRAN CANARIA.

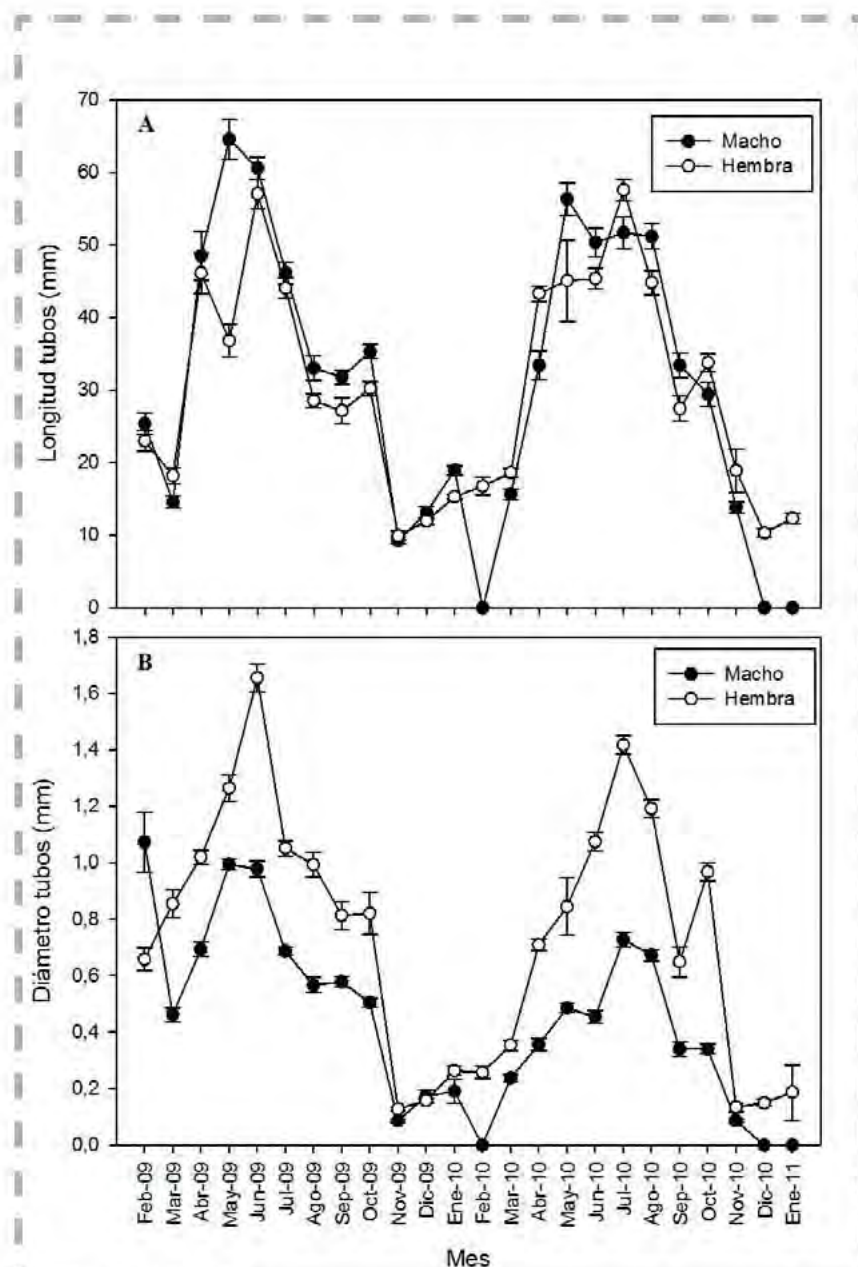


FIG. 9. LONGITUD (A) Y DIÁMETRO (B) MEDIO DE LOS TÚBULOS GONADALES DE *H. sanctori* POR SEXO EN LA ISLA DE GRAN CANARIA DURANTE EL PERIODO DE MUESTREO. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS.

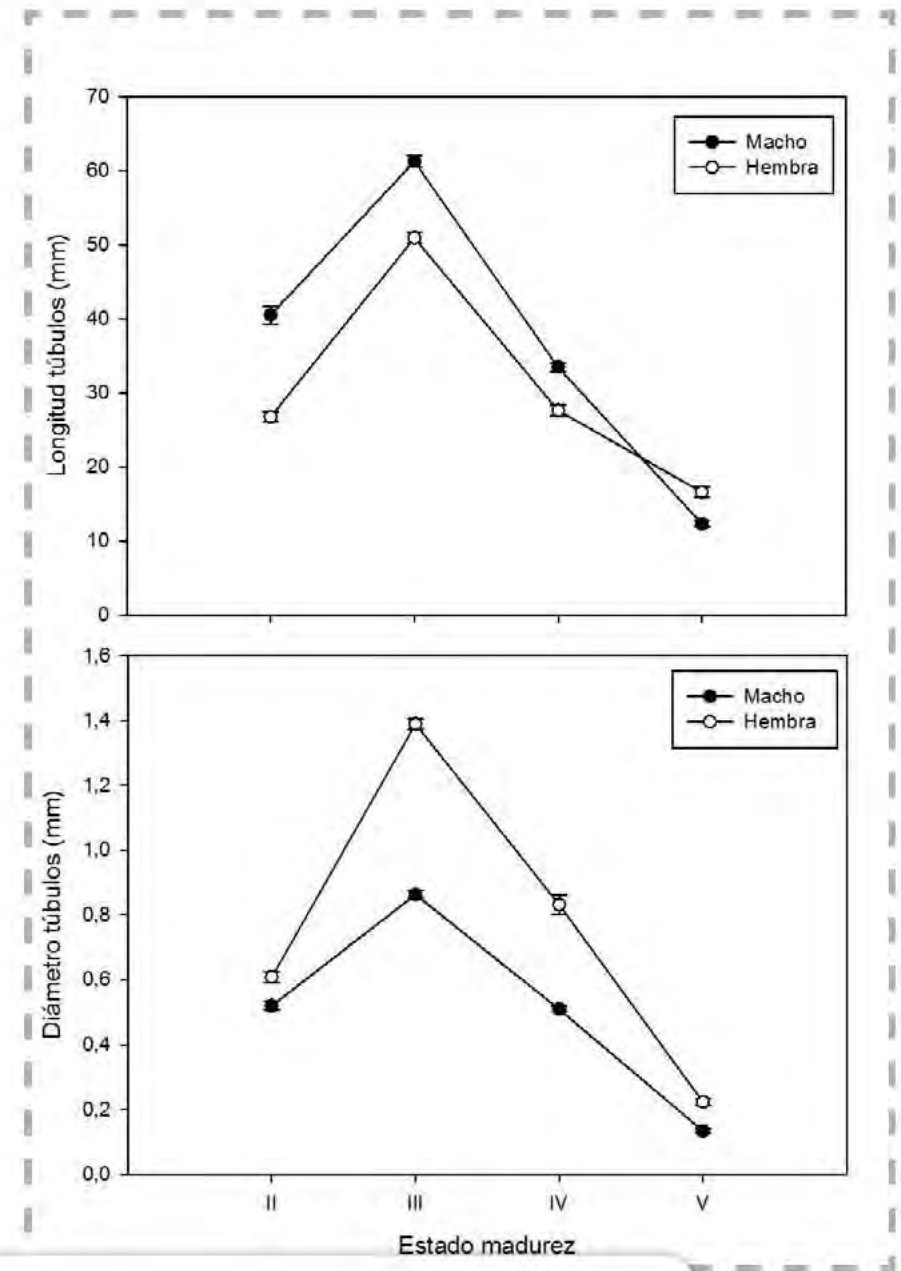


FIG. 10. LONGITUD (A) Y DIÁMETRO (B) MEDIO DE LOS TÚBULOS GONADALES DE *H. sanctori* EN LA ISLA DE GRAN CANARIA SEGÚN SU ESTADO DE MADUREZ SEXUAL. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LAS MEDIAS.

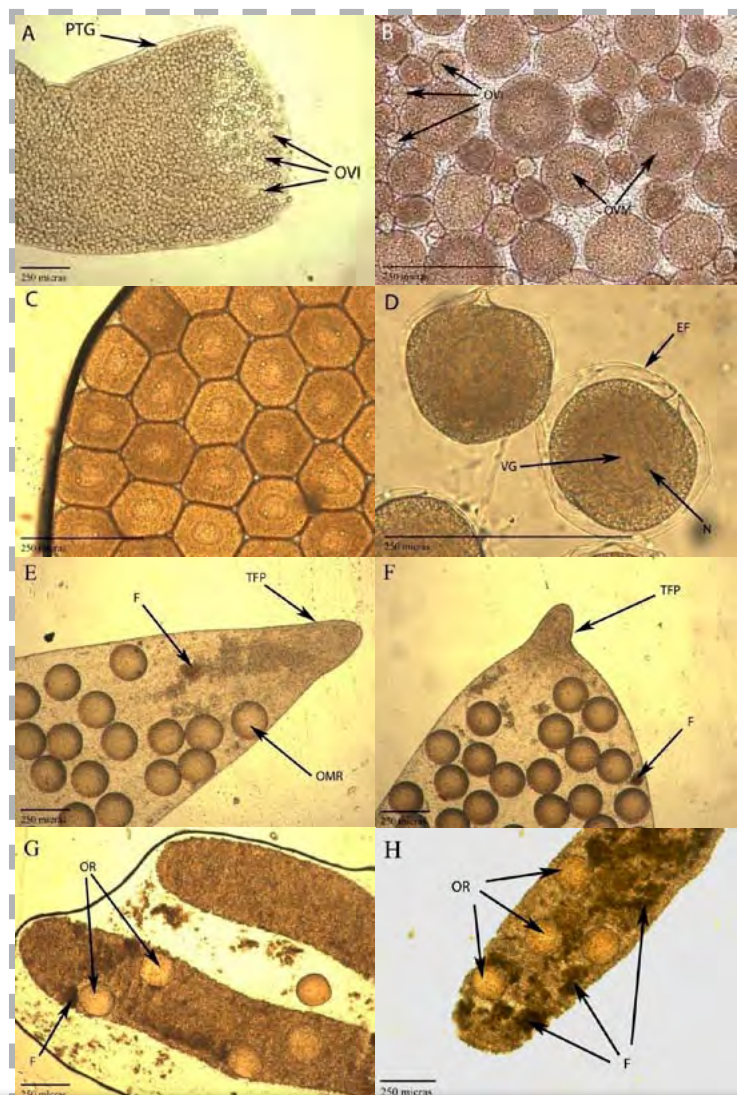


FIG. 11. FOTOGRAFÍAS TOMADAS CON MICROSCOPIA LUMÍNICA DE LAS DISTINTAS FASES O ESTADOS DE MADUREZ DE HEMBRAS DE *H. sanctori*. **A** = TÚBULO CRECIENDO CON OVOCITOS EN ESTADO DE VITELOGÉNESIS INICIAL (OVI) Y CON PAREDES TUBULARES GRUESAS (PTG); **B** = OVOCITOS EN FASES DE VITELOGÉNESIS INICIAL E INTERMEDIO (OVI Y OVM); **C** = TÚBULO COMPLETAMENTE LLENO DE OVOCITOS MADUROS; **D** = DETALLE DE OVOCITOS MADUROS, CON NÚCLEO (N) PRESENTE, VESÍCULA GERMINAL (VG) Y EPITELIO FOLICULAR (EF); **E-F** = TÚBULO PARCIALMENTE DESOVADO CON PRESENCIA DE OVOCITOS MADUROS RESIDUALES (OMR), FAGOCITOS (F) Y CON EXTREMO EN FORMA DE PUNTA (TFP); **G-H** = TÚBULOS COMPLETAMENTE DESOVADOS CON PRESENCIA DE FAGOCITOS (F) Y MUY POCOS OVOCITOS MADUROS RESIDUALES (OMR); BARRAS DE ESCALA = 250 μ m. A-B = ESTADO II, C-D = ESTADO III, E-F = ESTADO IV, G-H = ESTADO V.

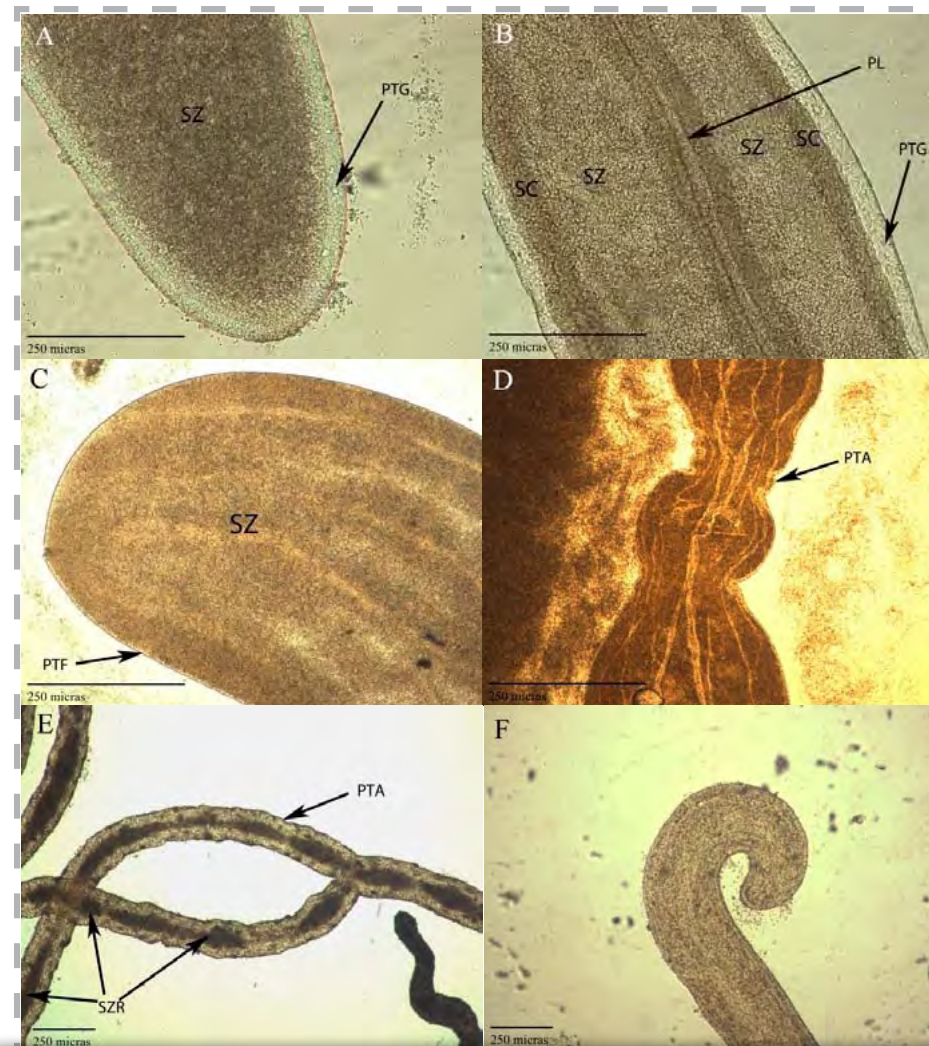


FIG. 12. FOTOGRAFÍAS TOMADAS CON MICROSCOPIA LUMÍNICA DE LAS DISTINTAS FASES O ESTADOS DE MADUREZ DE MACHOS DE *H. sanctori*. **A** = TÚBULO CRECIENDO CON ESPERMATOZOIDES EN SU INTERIOR Y CON PAREDES TUBULARES GRUESAS (PTG); **B** = TÚBULO EN CRECIMIENTO DONDE SE APRECIA EL PLEGUE LONGITUDINAL (PL) CON ESPERMATOCITOS (SC) Y ESPERMATOZOIDES (SZ) A AMBOS LADOS; **C** = TÚBULO COMPLETAMENTE LLENO DE ESPERMATOZOIDES CON PARED TUBULAR MUY FINA (PTF); **D** = TÚBULO PARCIALMENTE DESOVADO CON PAREDES TUBULARES MUY ARRUGADAS (PTA) Y PLEGUES MUY MARCADOS; **E** = TÚBULO COMPLETAMENTE DESOVADO CON PAREDES TUBULARES ARRUGADAS (PTA) Y PRESENCIA DE CÚMULOS DE ESPERMATOZOIDES RESIDUALES (SZR); **F** = DETALLE DE TÚBULO COMPLETAMENTE DESOVADO CON PUNTAS DE TÚBULO ENROLLADAS. BARRAS DE ESCALA = 250 μ m. A-B = ESTADO II, C = ESTADO III, D = ESTADO IV, E-F = ESTADO V.

Estado madurez	CARACTERÍSTICAS TÚBULOS								
	Sexo	N	Largo (mm) ± SD	Diámetro (mm) ± SD	Ramificaciones	N Ramif	Color	Morfología macroscópica	Microscopía
II Creciendo	♀	630	26,75 ± 15,80	0,61 ± 0,41	1,72 ± 0,66	580	Transparente a rosa	Túbulos más pequeños que los del estado III, muy finos y cortos.	Ovocitos en estados inicial y medio de vitelogénesis, 2 clases modales 20-40 µm y 70-150 µm. Paredes tubulares muy gruesas
	♂	340	40,52 ± 21,91	0,52 ± 0,26	1,86 ± 0,71	300	Transparente a salmón	Túbulos más pequeños que los del estado III, muy finos y cortos.	Paredes muy gruesas con pliegue longitudinal muy marcado. Se diferencian zonas de espermatocitos y espermatozoides.
III Maduro	♀	540	50,91 ± 16,49	1,39 ± 0,37	2,07 ± 0,59	540	Naranja intenso a Rojo	Tubos muy anchos, largos y compactos. Ocupan casi toda la cavidad interior del animal.	Ovocitos maduros en estado avanzado de vitelogenesis (140-160 µm), con núcleo, vesícula germinal y epitelio folicular diferenciados. Paredes tubulares muy finas.
	♂	460	61,22 ± 17,30	0,86 ± 0,26	1,97 ± 0,62	460	Blanco a Beige claro	Tubos muy llenos de espermatozoides y muy largos.	Paredes finas, túbulos completamente llenos de espermatozoides.
IV Parcialmente desovado	♀	240	27,61 ± 11,33	0,83 ± 0,47	1,76 ± 0,51	230	Naranja claro a rosa	Algunos túbulos finos y otros anchos. Longitudes de túbulos menores que en estado III.	Ovocitos de dos clases modales 145-175 µm y 185-205 µm, algún fagocito, paredes con arrugas, túbulos en punta.
	♂	500	33,44 ± 13,45	0,51 ± 0,21	2,17 ± 0,72	490	Beige a blanco transparente	Algunos túbulos finos, otros anchos pero más cortos que en estado III.	Algunos túbulos en punta, paredes arrugadas, abundancia de canales.
V Desovado	♀	240	16,58 ± 10,80	0,22 ± 0,17	1,85 ± 0,51	240	Marrón-verde a Transparente con puntos naranjas	Túbulos muy finos y cortos. Vacíos completamente.	Presencia de algún ovocitos residual (160-210 µm), muchos fagocitos, pared muy arrugada.
	♂	180	12,31 ± 4,90	0,13 ± 0,08	1,82 ± 0,65	170	Marrón-verde a Transparente con puntos naranjas	Tubos muy pequeños, vacíos y muy arrugados. Algunos con punta enrollada.	Pared muy arrugada, tubos casi vacíos por completo, solo algo de esperma residual en parches intermitentes.

TABLA 7. CARACTERÍSTICAS MACROSCÓPICAS Y MICROSCÓPICAS DE LAS GÓNADAS DE *Holothuria sanctori* PARA CADA UNOS DE LOS ESTADOS DE MADUREZ SEXUAL.

► 3.4.- DISCUSIÓN

A pesar de que *H. sanctori* es muy común en casi todo el Mediterráneo y en gran parte del atlántico central-oriental, no existen apenas datos sobre su biología, y mucho menos de su reproducción, por lo que las comparaciones con otros trabajos realizados con esta especie se hacen difíciles. Por ello, la mayoría de datos obtenidos se han comparado con otras especies similares del género *Holothuria*, o de otras especies del orden *Aspidochirotida* en otras regiones del mundo.

3.4.1.- Talla, peso y coloración

La población parece estar formada por individuos de tallas y pesos eviscerados medios, similares a otras como *Isostichopus fuscus*, *I. badionotus* u *Holothuria mexicana* (Toral y Martínez 2007; Guzman *et al.* 2003).

Tanto los pesos eviscerados como los totales disminuyen en las estaciones de otoño e invierno y van creciendo en primavera y verano, principalmente debido al peso de las gónadas en su interior; que sufren procesos de engorde y reabsorción a lo largo del año, dependiendo del estado de madurez que tenga el individuo, aunque estos cambios son muy leves y casi imperceptibles.

La ausencia de individuos menores a 115 mm en el estudio se debe al carácter marcadamente críptico de sus juveniles, que permanecen escondidos en grietas o cuevas (Pérez-Ruzafa y Marcos 1987) hasta alcanzar tallas de aproximadamente 100 mm en Canarias (Obs. Pers. Autor).

La talla media de la población tiende a descender significativamente en las estaciones de otoño e invierno, probablemente debido a la reducción en la densidad media de individuos de *H. sanctori* por metro cuadrado que se da en esta época (Navarro *et al.* En preparación). Durante la primavera-verano, en cambio, vemos un aumento paulatino de la talla media a medida que la densidad de individuos en la zona va aumentando. Estas variaciones temporales en la densidad de *H. sanctori* pueden ser debidas a migraciones de individuos adultos a hábitats con mayor productividad o con sedimentos con mayor contenido en materia orgánica durante los meses invernales (Navarro *et al.* En preparación).

La coloración de *H. sanctori* depende del mayor o menor cambio de coloración de las espículas u osículos de la pared de los individuos. Este blanqueamiento parece estar relacionado con el tamaño de los individuos, y por tanto con su edad (Capítulo 2). El significado ecológico de este cambio en el patrón de coloración a medida que el individuo crece puede ser debido a razones de camuflaje ante posibles depredadores, y, aunque en Canarias no existan depredadores directos actualmente, hay autores que defienden que *H. sanctori* puede seguir teniendo ese comportamiento anti-depredación latente y sigan demostrándolo a pesar de haber desaparecido sus depredadores naturales hace años (Pérez Ruzafa 1984).

3.4.2.- Talla y pesos de primera madurez

La talla de primera madurez es un parámetro comúnmente utilizado en todas las pesquerías del mundo para establecer un tamaño mínimo de captura. En holoturias, se trata de un parámetro que suele estar relacionado con la talla media de la población (Conand 1993a). Dicho parámetro indica la talla a partir de la cual el 50% de los individuos capturados ya son maduros o han pasado su primer ciclo reproductor. En holoturias, ante la dificultad de medida precisa de su longitud total o talla debido a los movimientos de contracción y estiramiento, a la ausencia de un esqueleto y a su pared corporal blanda, algunos autores utilizan también el peso eviscerado de primera madurez (Toral y Martínez 2007). Por ello, se calculó, a su vez, el peso total húmedo de primera madurez, en caso de que algún día comience una pesquería en Canarias de esta especie. Este dato, a pesar de no ser muy preciso, pues incluye el peso de las vísceras, fluido coelómico y agua, podría obtenerse sin la muerte del animal, pesándose en la embarcación directamente. De esta manera, los que no llegasen al peso establecido podrían ser devueltos al mar y no se estaría extrayendo individuos inmaduros de la población.

En el caso de *H. sanctori*, la talla de primera madurez (TPM_{50}) fue 201-210 mm, similar a la de *Actinopyga mauritana* o *H. scabra versicolor* (Conand 1993b). El $Pevis_{50}$: 101-100 gr; similar a *Actinopyga echinites* u *H. atra* (Conand 1993b). El $Ptot_{50}$: 175-200 gr; similar a especies como *H. scabra* o *H. atra* (Conand 1993b).

3.4.3.- Índice gonadal (IG)

Las holoturias, en general, suelen tener un único ciclo reproductivo anual (Tanaka 1958; Conand 1993a, b; Harriott 1985; Cameron y Fankboner 1986; Ong Che 1990; Smiley *et al.* 1991; Tuwo y Conand 1992; Chao *et al.* 1993, 1995), aunque ciclos semi-anales también son frecuentes (Harriott 1985; Conand 1993b) e incluso la reproducción de manera continua a lo largo del año (Harriott 1985). El ciclo reproductivo de *H. sanctori* en Gran Canaria coincide con los patrones de la mayoría de especies de holoturoideos que habitan zonas templadas, presentando un único ciclo anual. Así, la máxima capacidad reproductora se observa en los meses cálidos y la mínima (reposo) en los meses invernales (Sewell y Bergquist 1990; Morgan 2000; Ramofafia *et al.* 2001; Conand 2002). La desaparición de las gónadas en los meses invernales se produce por la reabsorción de los túbulos que las forman tras el desove de gametos al medio (Conand 1993a).

El total desconocimiento de los ciclos reproductivos de otras especies de holoturias presentes en la isla, como *Holothuria mammata* u *Holothuria arguinensis* y con las que frecuentemente se puede encontrar a *Holothuria sanctori*, hace difícil saber si han desarrollado estrategias reproductivas con diferencias en la época de máxima actividad sexual para evitar así la fertilización cruzada, como ocurre con especies como *H. whitmaei* y *H. fuscogilva* en Australia (Shiell y Uticke 2005). La única observación anecdótica de un evento de desove de *H. mammata* documentada por el autor en la isla de Gran Canaria se produjo el 19 de agosto de 2008, en la localidad de Risco Verde. Esto hace pensar que el ciclo reproductivo de *H. mammata* puede producirse en la misma época que el de *H. sanctori*, aunque de *H. arguinensis* no se tienen datos. Se necesitan más estudios sobre la biología reproductiva de *H. mammata* y *H. arguinensis* en aguas del archipiélago para poder comparar sus estrategias reproductivas y ver si están sincronizadas o no.

La época de desove de *H. sanctori*, como se ha visto, está comprendida entre los meses de julio y octubre por lo que, teniendo en cuenta que las larvas pueden terminar de formarse y asentarse en un periodo de aproximadamente 1 mes (12-17 días para *H. scabra*, Mercier *et al.* 2000; 22-27 días para *Isostichopus fuscus*, Hamel *et al.* 2003; 20 días en *Apostichopus japonicus*, Matsuura *et al.* 2009), en Canarias dicho asentamiento se estaría produciendo en otoño – invierno

aproximadamente. Los procesos de asentamiento son muy complejos y dependen de múltiples factores bióticos y abióticos, y el carácter extremadamente crítico de los juveniles dificulta enormemente su estudio. Deberían realizarse trabajos específicos sobre esta temática para poder determinar las épocas exactas en las que se produce, en qué hábitats suelen hacerlo, cuáles son los factores limitantes, etc., ya que a día de hoy no existen datos sobre este tema.

El ciclo anual de *H. sanctori* está claramente correlacionado con la temperatura del agua, produciéndose la gametogénesis a medida que el agua se calienta, el desove cuando el agua alcanza mayores temperaturas y la reabsorción y reposo de las gónadas en los meses con temperaturas más bajas del año. Este proceso de desove en los meses con mayor temperatura favorece que las larvas planctotróficas formadas en esos meses puedan alimentarse del rico fitoplancton disponible y se desarrollen en mejores condiciones (Conand 1993a). Sin embargo, también existen otras especies cuyas larvas lecitotróficas prefieren desarrollarse en temperaturas más frías y por ello sus máximos gonadales se dan en los meses de invierno (Smiley 1991).

3.4.4.- Sex-ratio

H. sanctori, presenta una sex-ratio que no difiere significativamente de la unidad, por lo que encontramos aproximadamente el mismo número de machos que de hembras (165♀ y 148♂). La sex-ratio en la mayoría de holoturias del orden Aspidochirotida suele coincidir con la relación teórica 1:1 (Cameron y Frankboner 1986; Ramofafia *et al.* 2000, 2001; Rasolofonirina *et al.* 2005; Asha y Muthiah 2008), aunque también existen especies en las que este ratio se encuentra ligeramente desplazado hacia uno u otro sexo, aunque suelen ser en casos raros (Muthiga 2006) o en especies con reproducción asexual (Shiell y Uticke 2005).

3.4.5.- Cambios estacionales en la madurez de la gónada

La maduración de las gónadas y por tanto el crecimiento de los túbulos que la forman en *H. sanctori* es muy similar a la de otras especies de holoturia, como por ejemplo *Isostichopus fuscus* en Galápagos, donde el diámetro de los ovocitos en estado de madurez máxima (estado III), un parámetro poblacional utilizado muy habitualmente (Conand 1993), fue de $153,4 \pm 24,6 \mu\text{m}$ (Toral y Martínez 2007), muy cercano a los $152,68 \pm 14,39 \mu\text{m}$ (media \pm SD) de *H. sanctori*. Estos tamaños de ovocito están dentro de los habituales del orden Aspidochirotida; 150 - 210 μm (Conand 1993b).

El diámetro de los ovocitos, junto con los de los espermatozoides, son los que hacen que un tubo sea más o menos ancho en una gónada. Los diámetros de tubo medio de *H. sanctori* coinciden con otras especies como *H. whitmaei*, siendo estos de $1,04 \pm 0,33 \text{ mm}$ para los machos y $1,56 \pm 0,86 \text{ mm}$ para las hembras, que se asemejan mucho a los $0,86 \pm 0,26 \text{ mm}$ y $1,39 \pm 0,37 \text{ mm}$ de *H. sanctori*. A lo largo del estudio, se observó que los diámetros medios de las hembras suelen ser mayores que los de los machos, situación que suele ocurrir en muchas otras especies del género Holothuroidea (Shiell y Uthicke 2005; Toral y Martínez 2007;).

La Longitud de túbulos fue mayor en machos que en hembras, al igual que ocurre en la mayoría de especies del orden Aspidochirotida, como *H. fuscogilva*, *H. nobilis*, *H. fuscopunctata*, *H. scabra*, *H. atra*, *Actinopyga mauritana*, *Actinopyga echinites* (Conand 1993b), *H. whitmaei* (Shiell y Uthicke 2005) o *H. spinifera* (Asha y Muthiah 2008).

3.4.6.- Técnica utilizada

Teniendo en cuenta el análisis realizado a las gónadas y a los túbulos que la forman, podemos decir que la técnica de análisis de características macroscópicas utilizada por Conand (1981), resulta muy útil debido a los buenos resultados que proporciona en cuanto a la identificación de los diferentes estados de madurez gonadal y al ahorro de material, tiempo y dinero que suelen tener asociadas las técnicas de histología. La elaboración de una escala morfo-métrica, resumiendo todas estas características macro y

microscópicas de las gónadas, puede resultar extremadamente útil para futuros estudios biológicos de esta especie y se podrá utilizar también como referencia para análisis similares de otras especies que habiten la misma zona.

Este estudio representa el primer paso en el conocimiento de la biología reproductiva de las holoturias presentes en Canarias, pero aún hay mucho trabajo por hacer para averiguar cómo funciona y qué mecanismos intervienen en los procesos de desove, transporte, crecimiento larvario, asentamiento en hábitats y crecimiento de juveniles de estas especies hasta ahora tan desconocidas.

► 3.5.- CONCLUSIONES

- El índice gonadal y la talla de *H. sanctori* presentan diferencias entre las estaciones anuales, con máximos en Primavera y Verano y mínimos en Otoño e Invierno.
- La sex-ratio de la especie no difiere de la relación teórica 1:1.
- El índice gonadal de *H. sanctori* está directamente relacionado con la temperatura del agua del mar.
- *H. sanctori* presenta un solo ciclo anual de reproducción, siendo el verano la época donde presenta su máxima actividad reproductora.
- La talla de primera madurez se sitúa en: 201-210 mm; el peso eviscerado de primera madurez en: 101-110 gr; el peso total de primera madurez en: 176-200 gr.

► 3.6.- BIBLIOGRAFÍA

Abdel-Razek FA, Abdel-Rahman SH y El-Shimy NA (2005). Reproductive biology of the tropical sea cucumber *Holothuria atra* in the red sea coast of Egypt. Egyptian Journal of Aquatic Research VOL. 31 NO. 2, 2005: 383-402.

Asha PS, Muthiah P (2008). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria spinifera* (Echinodermata: Holothuroidea) from Tuticorin, Tamil Nadu, India. Aquacult Int 16:231-242.

Cameron JL, Fankboner PV (1986). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproduction periodicity and spawning behaviour. Canadian Journal of Zoology 64: 168-175.

Chao SM, Chen CP, Alexander PS (1993). Reproductive periodicity of a tropical dendrochirote holothurian, *Phyrella fragilis* (Echinodermata: Holothuroidea) in Taiwan. Bull Inst Zool Acad Sin 32(2):111-119.

Chao SM, Chen CP, Alexander PS (1995). Reproductive cycles of tropical sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) in southern Taiwan. Mar Biol 122:289-295.

Conand C (1981). Sexual cycles of three commercially important holothurian species (Echinodermata) from the lagoons of New Caledonia. Bull Mar Sci 31:523-544.

Conand CL (1986) Les ressources halieutiques des pays insulaires du Pacifique. Deuxième part: Les Holothuries. FAO Document Technique sur les Pêches, vol 272.2, pp 1-143.

Conand C (1989). The Fishery resources of Pacific island countries. Part 2, Holothurians. FAO Fisheries Technical Paper, No. 272.2. Rome, FAO. 143p.

Conand C (1993a). Ecology and reproductive biology of *Isostichopus variegatus* an Indo-Pacific coral reef sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea). Bull Mar Sci 52(3):970-981.

Conand C (1993b). Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Mar Biol* 116:439–450.

Conand C (1997). Are holothurian fisheries for export sustainable? In: Lessios HA, MacIntyre IG (eds) *Proc 8th Int Coral Reef Symp, vol 2*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama, pp 2021–2026.

Conand C, Byrne M (1993). A review of recent developments in the world sea cucumber fisheries. *Mar Fish Rev* 55:1–13.

Conand C, Uthicke S, Hoareau T (2002). Sexual and asexual reproduction of the holothurian *Stichopus chloronotus* (Echinodermata): a comparison between La Réunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebr Reprod Dev* 41:235–242.

Dart JKG, Rainbow PS (1976). Some underwater techniques for estimating echinoderm populations. In: Drew EA, Lythgoe JN y Woods JD (Eds), *Underwater research: 303-311*. Academic Press. London.

Engstrom NA (1980). Reproductive cycles of *Holothuria* (*Halodeima*) *floridana*, *H. (H.) mexicana*, and their hybrids (Echinodermata: Holothuroidea) in southern Florida, USA. *Int J Invertebr Reprod* 2:237–244.

Entrambasaguas L (2008). Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. Tesis doctoral. Universidad de Murcia. 315 p.

Espino F, Boyra A, Tuya F y Haroun R (2006). Guía visual de especies marinas de Canarias. Editorial Oceanográfica.

Guzmán HM, Guevara CA y Hernández IC (2003). Reproductive cycle of two commercial species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from Caribbean Panama. *Mar Biol* 142: 271–279.

Hamel J, Himmelman JH, Dufresne L (1993). Gametogenesis and spawning of the sea cucumber *Psolus fabricii* (Duben y Koren). *Biol Bull* 184:125–143.

Harriott VJ (1985). Reproductive biology of three congeneric sea cucumber species, *Holothuria atra*, *H. impatiens* and *H. edulis*, at Heron Reef, Great Barrier Reef. *Aust J Mar Freshw Res* 36:51–57.

Herrero-Pérezrul MD, Reyes-Bonilla HR, García-Domínguez F, Cintra-Buenrostro CE (1999). Reproduction and growth of *Isostichopus fuscus* (Echinodermata: Holothuroidea) in the southern Gulf of California, Mexico. *Mar Biol* 135:521–532.

Himmelman JH (1980). Synchronization of spawning in marine invertebrates by phytoplankton. In: Clarke WH Jr, Adams TS (eds) *Invertebrate reproduction*. Elsevier, Amsterdam, pp 3–19.

Hyman LH (1955). Class Holothuroidea. En: *The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria. Vol IV*. McGraw-Hill, New York, Toronto, London. 120-244.

Krishnaswamy S, Krishnan S (1967). A report on the reproductive cycle of the holothurian *Holothuria scabra* Jaeger. *Curr Sci* 36:155–156.

Matsuura H, Yazaki I, Okino T (2009). Induction of larval metamorphosis in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* by neurotransmitters. *Fish Sci* 75:777–783.

McEuen FS, Chia FS (1991). Development and metamorphosis of two *Psolid* sea cucumbers, *Psolus chitonoides* and *Psolidium bullatum*, with a view of reproductive patterns in the family *Psolidae* (Holothuroidea: Echinodermata). *Mar Biol* 109:267–279.

Mercier A, Battaglione S, Hamel JF (2000). Settlement preferences and early migration of the tropical sea cucumber *Holothuria scabra*. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 249 89–110.

Muthiga NA (2006). The reproductive biology of a new species of sea cucumber, *Holothuria* (*Mertensiothuria*) *arenacava* in a Kenyan marine protected area: the possible role of light and temperature on gametogenesis and spawning. *Mar. Biol.* 149: 585–593.

Morgan AD (2000). Aspects of the reproductive cycle of the sea cucumber *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea). *Bull Mar Sci* 66:47–57.

OngChe RG, Gómez E (1985). Reproductive periodicity of *Holothuria scabra* Jaeger at Calatagan Batangas, Phillipines. *Asian Mar Biol* 2:21–30.

OngCheRS (1990). Reproductive cycle of *Holothuria leucospilota* (Echinodermata: Holothuroidea) in Hong Kong and the role of body tissues in reproduction. *Asian Mar Biol* 7:115–132.

Pearse JS (1968). Patterns of reproductive periodicities in four species of Indo-Pacific echinoderms. *Proc Indian Acad Sci LXVII*:247–279.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura ULL. La Laguna, Tenerife.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1987). Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. *Anales de Biología* 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.

Ramofafia C, Battaglione CS, Bell JD, Byrne M (2000). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria fuscogilva* in the Solomon Islands. *Mar Biol* 136:1045–1056.

Ramofafia C, Battaglione SC, Byrne M (2001) Reproductive biology of *Actinopyga mauritiana* (Echinodermata: Holothuridae) in the Solomon Islands. *J Mar Biol Assoc UK* 81:523–531.

Rasolofonirina R, Väitilingon D, Eeckhaut I y Jangoux M (2005). Reproductive Cycle of Edible Echinoderms from the South-Western Indian Ocean. II: The sandfish *Holothuria scabra* (Jaëger, 1833) Western Indian Ocean J. *Mar. Sci.* Vol. 4, No. 1, pp. 61–75, 2005.

Richards AH, Bell LJ y Bell JD (1994). Inshore fisheries resources of Solomon Islands. *Marine Pollution Bulletin* 29: 90–98.

Richmond, RH, Hopper, D y Martínez, P (1996). The biology and ecology of sea cucumbers. In: *Suggestions for the Management of Sea cucumber resources in Micronesia. Results of the Workshop. A Regional Management Sustainable*

Sea Cucumber Fishery for Micronesia. Tech. Rep. 101. Univ. of Guam Mar. Lab. p. 7-20.

Sewell MA, Bergquist PR (1990). Variability in the reproductive cycle of *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea). *Invertebr Reprod Dev* 17:1–7.

Shiell G, Uthicke S (2005). Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria whitmaei* [Holothuroidea: Aspidochirotida] in the Indian and Pacific Ocean regions of Australia. *Mar. Biol.*

Sloan NA (1985). Echinoderm fisheries of the world: a review. In: Keegan B, O'Connor (eds) *Echinodermata: Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference*, B. Galway, Ireland A. A. Balkema, Rotterdam, pp 109–124.

Smiley FS, McEuen FS, Chaffee C, Krishnan S (1991). Echinodermata: Holothuroidea. In: Giese A, Pearse J, Pearse VB (eds) *Reproduction of marine invertebrates*, vol. VI. Echinoderm sand lophophorates. Boxwood Press, Pacific Grove, CA, pp 663–750.

Tanaka Y (1958). Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 9:29–36.

Toral-Granda MV y Martínez PC (2007). Reproductive biology and population structure of the sea cucumber *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875) (Holothuroidea) in Caamaño, Galápagos Islands, Ecuador. *Mar. Biol.* 151:2091–2098.

Tuya F, Hernández JC, Clemente S (2006). Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia* 571:191–199.

Tuwo A, Conand CL (1992). Reproductive biology of the holothurians *Holothuria forskali* (Echinodermata). *J Mar Biol Ass UK* 72:745–758.



A large rectangular area defined by a dashed line, intended for text or content.

CAPÍTULO 4.

PATRONES DE ALIMENTACIÓN DE
Holothuria sanctori
(DELLE CHIAJE, 1823)
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA]
EN LA ISLA DE GRAN CANARIA



ÍNDICE

4.1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS	129
4.2.- MATERIAL Y MÉTODOS	135
4.2.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo	135
4.2.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats	137
4.2.3.- Análisis estadístico	139
4.3.- RESULTADOS	140
4.3.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo	140
4.3.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats	141
4.4.- DISCUSIÓN	144
4.4.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo	144
4.4.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats	145
4.5.- CONCLUSIONES	147
4.6.- BIBLIOGRAFÍA	148

CAPÍTULO 4.

PATRONES DE ALIMENTACIÓN DE *Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823) [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] EN LA ISLA DE GRAN CANARIA

► 4.1.- INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Las holoturias o pepinos de mar son equinodermos que están presentes en la mayoría de ecosistemas marinos del planeta, en zonas tropicales, templadas o polares y desde charcos intermareales hasta profundidades abisales, donde pueden constituir hasta el 90% del total de biomasa (Hyman 1955; Belyaev 1972; Pérez-Ruzafa 1984; Richmond *et al.* 1996). En general, las holoturias pueden dividirse en dos grandes grupos, en función del tipo de alimentación que realizan. En el primero estarían las especies que se alimentan de partículas en suspensión y en el segundo las que lo hacen del sedimento bentónico (Hyman 1955; Reese 1966; Frankboner 1978; Massin 1982a; Roberts *et al.* 2000). La mayoría de holoturias que se alimentan del sedimento bentónico pertenecen al orden Aspidochirotida, que, al ser uno de los órdenes más abundantes y con mayor interés comercial, es sin duda uno de los más estudiados.

La función principal que desarrollan estos organismos en dichos ecosistemas es la bioturbación del sedimento (Bakus 1973; Massin 1982a; Aller y Yingst 1985; Birkeland, 1988; Amon y Herndl 1991; Uthicke 2001), la cual se produce al alimentarse de los primeros milímetros de sedimento bentónico con la ayuda de sus tentáculos bucales (Massin 1982a). Como resultado de esta bioturbación, se desestabiliza la estratificación del sedimento, se aumenta la aireación de capas más profundas y, la materia orgánica (MO) presente en el agua intersticial se disuelve en la columna de agua (Massin 1982b). Del sedimento que ingieren, sólo pueden digerir y asimilar la parte orgánica (Roberts *et al.* 2000). Normalmente, ese componente orgánico en los sedimentos marinos, compuesto generalmente por microalgas, bacterias y detritos orgánicos de vegetales y animales (Bakus 1973; Yingst 1976; Moriarty 1982; Massin 1982; Uthicke 2001), y medido como materia orgánica total (MOT), es muy escaso en los ecosistemas de manera natural (Zamora y Jeffs 2011). Por ello, el comportamiento alimenticio y las capacidades digestivas de las holoturias están adaptadas para maximizar el aprovechamiento de esa MO presente en los sedimentos, la cual es de vital importancia para su crecimiento y supervivencia (Roberts *et al.* 2000). Las holoturias, en su búsqueda de MO, pueden llegar a alimentarse de sus propias heces, ya que poseen un mayor contenido orgánico que el sedimento que las rodea (Powell 1977; Hammond 1982b; Wiedmeyer 1992). Como en la mayoría de invertebrados, los productos excretados por las holoturias son amonio y pequeñas cantidades de fosfato (Pomeroy y Kuenzler 1969; Webb *et al.* 1977; Mukai *et al.* 1989), aunque, Webb *et al.* (1977) detectaron también la presencia de nitrógeno y fósforo orgánico disueltos en las heces.

La capacidad de bioturbación de las holoturias en un determinado ecosistema depende del tamaño del animal, de la tasa de ingestión que tenga y de sus ritmos alimenticios diarios (Hammond 1982b). Las diferencias de longitud y morfología de los tractos digestivos de las especies de holoturia y la talla de las mismas pueden reflejar diferentes estrategias de alimentación. La cantidad ingerida de sedimento estará influenciada por la mayor o menor eficiencia de asimilación del animal (Wiedmeyer 1992). Esta eficiencia de asimilación del animal se suele medir analizando el contenido en MO del sedimento que ingiere y el que excreta (Pérez-Ruzafa y Marcos 1985), aunque algunos estudios (Wiedmeyer 1992; Mercier *et al.* 1999; Zamora y Jeffs 2011) también analizan el porcentaje de asimilación de MO del animal según el tramo del tracto digestivo en el que se encuentre el sedimento (región anterior, media o posterior del tubo digestivo), pero para ello es necesaria la muerte del animal.

Debido a esta capacidad de bioturbación y de procesado de sedimentos, se están empezando a utilizar holoturias en sistemas de cultivo multitrófico, como por ejemplo en Nueva Zelanda, donde se utilizan las heces del mejillón verde *Perna canaliculus* mezcladas con sedimento del medio para el crecimiento de juveniles de *Australostichopus mollis* (Zamora y Jeffs 2011).

Para su alimentación, las holoturias pueden desarrollar diferentes estrategias según la disponibilidad de MO: i) búsqueda de alimento, algunas holoturias son capaces de buscar los parches de sedimento con los contenidos nutritivos más altos (Uthicke and Karez 1999; Mercier *et al.* 1999; Slater 2010); ii) selección de alimento, algunas especies seleccionan las partículas más ricas en MO del sedimento cercano (Massin 1982; Moriarty 1982; Hammond 1983; Rainer y Herndl 1991; Paltzat *et al.* 2008); iii) modificación del ritmo alimenticio, pueden llegar a alterar su ritmo de ingesta de sedimentos y adecuarlo a sus necesidades nutritivas en cada momento (Huilting *et al.* 2004; Yuan *et al.* 2006; Liu *et al.* 2009; Slater *et al.* 2009; Maxwell *et al.* 2009); iv) absorción selectiva, en determinados casos, pueden digerir y absorber (asimilar) partículas con diferentes eficiencias dependiendo de la comida que hayan ingerido (Sibuet *et al.* 1982; Hammond 1983; Huiling *et al.* 2004; Yuan *et al.* 2006; Liu *et al.* 2009; Slater *et al.* 2009; Maxwell *et al.* 2009). Este comportamiento de selección del alimento se da tanto en especies de holoturias de zonas costeras (Haukson 1979; Sloan and von Bodungen 1980; Billett *et al.* 1988) como de zonas profundas (Khripounoff and Sibuet 1980; Billett *et al.* 1988). Aparte de la ventaja obvia de obtener sedimentos más ricos en MO, las diferencias en la selección de alimento por parte de los animales pueden llevar a una delimitación de nichos (segregación) entre especies viviendo en el mismo hábitat (Roberts 1979; Sloan and von Bodungen 1980; Massin y Doumen 1986), lo cual puede tener implicaciones ecológicas importantísimas.

Existen otros factores ambientales, aparte de la disponibilidad de MO en el sedimento, que afectan a los patrones de alimentación de las holoturias, como pueden ser la temperatura de agua o la intensidad de luz (Coulon y Jangoux 1993) o incluso bióticos, como el ciclo reproductivo. Según Weidmeyer (1992), las tasas de ingestión de *Holothuria atra* y *Holothuria scabra*, se incrementaron de manera significativa en la época previa a la maduración sexual, cuando las gónadas se están formando y fue descendiendo a medida que los individuos iban desovando. La estacionalidad en los patrones de alimentación de algunas holoturias también puede verse disminuida o incluso interrumpida a lo largo

de ciertas épocas durante el año, como ocurre en algunas especies de la familia Stichopodidae en otoño o invierno, por la evisceración espontánea de sus tripas al exterior. Cuando esto ocurre, los animales permanecen en estado de relativo reposo hasta su regeneración (Singh *et al.* 1999).

En general, el número de estudios sobre la alimentación de las holoturias en regiones tropicales es mayor que el de especies templadas, debido principalmente a su mayor abundancia y diversidad en estas regiones (Bonham y Held 1963; Hammond *et al.* 1985; Uthicke 1994, 2001). También, existe un mayor número de publicaciones referentes a especies de interés comercial y que se están cultivando en laboratorio o en condiciones controladas (estanques o piscinas), que sobre especies en el medio natural, principalmente debido a las dificultades que suelen entrañar estudios de este tipo en el campo (Hammond 1982a, b; Coulon y Jangoux 1993; Hamel y Mercier 1998; Mercier *et al.* 1999; Uthicke y Karez 1999).

En Canarias, existen numerosas especies de holoturias sedimentívoras, aunque quizá las más abundantes y comunes sean: *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* y *Holothuria arguinensis*. En las islas occidentales del archipiélago (Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro) puede encontrarse también una especie de origen tropical, aunque en menores densidades, *Euapta lappa*. A pesar de la relativa abundancia de holoturoideos en las islas, no existen estudios apenas sobre su alimentación y sus efectos ecológicos de bioturbación sobre los ecosistemas litorales canarios. Tan solo hemos encontrado un estudio (Campanales-Planas 2010) sobre la preferencia de sustrato en función del tamaño de las partículas del sedimento en laboratorio de la especie, identificada erróneamente como *Holothuria tubulosa*. En el archipiélago, sólo puede encontrarse *Holothuria mammata*, estando restringida *H. tubulosa* a la región mediterránea (Borrero-Pérez *et al.* 2009).

Los fondos marinos de Canarias presentan un variado conjunto de hábitats con diferentes estructuras y composiciones que, sin duda, influyen en la manera en la que la MO se distribuye en los sedimentos presentes en ellos. El aprovechamiento o consumo de esta MO por parte de las holoturias varía notablemente en función de la mayor o menor disponibilidad que exista en el hábitat en el que se encuentren. En general, los fondos rocosos en Canarias albergan la mayoría de especies de holoturia presentes en el archipiélago, por lo que nos propusimos averiguar si los patrones de consumo de las holoturias variaban en función de la disponibilidad de MO en los hábitats rocosos someros más importantes del archipiélago.

En todo el Archipiélago Canario, la presión de pastaje generada por las altas densidades del erizo de púas largas *Diadema aff. antillarum* ha generado una gran cantidad de zonas rocosas sin ningún tipo de cobertura vegetal, llamados popularmente “blanquiales” (Tuya *et al.* 2005). Estos “blanquiales” pueden encontrarse cercanos a zonas rocosas, mayormente someras, donde *Diadema* se encuentra en bajas densidades y por tanto, donde todavía hay cobertura vegetal, compuesta principalmente de macroalgas (Tuya *et al.* 2007). Estos erizos *Diadema*, al igual que muchos otros forrajeros bentónicos a través de su alimentación diaria, pueden transformar hasta un 70% de las algas consumidas en materia detrítica en forma de heces (Vadas 1977; Koike *et al.* 1987; Frantzis y Gremare 1992; Lison de Loma *et al.* 2000; Mills *et al.* 2000; Mamelona y Pelletier 2005). En los “blanquiales”, debido a las altas densidades de *Diadema* presentes, esta actividad de alimentación diaria se traduce en la producción de una gran cantidad de heces o “fecal pellets”, que son una fuente relevante de MO particulada o MOP (Lawrence 1975; Wotton 1994; Lawrence y Klinger 2001; Levinton *et al.* 2002; Mamelona y Pelletier 2005). Por ello, y sabiendo que las holoturias suelen concentrarse en zonas con altos contenidos en MO (Yingst 1982; Sibuet 1984), la gran cantidad de heces de *Diadema* podría facilitar las altas densidades de holoturias en los blanquiales. De hecho, *Holothuria sanctori* llega a ser de 5 a 46 veces más abundante en zonas de “blanquial” que en zonas adyacentes, separadas por decenas de metros, dominadas por bosquetes de macroalgas (Tuya *et al.* 2006). Estas altas densidades de *H. sanctori* en los blanquiales, al disponer de mayor cantidad de MO, pueden estar consumiendo tasas más altas de MO que en zonas aledañas. *Holothuria sanctori* es una especie que se distribuye en el Atlántico oriental, desde el golfo de Vizcaya y costas de Portugal, hasta las islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, así como en la isla de Santa Helena. En el Mediterráneo, es una especie bastante común (Entrambasaguas, 2008). Es una especie típica de áreas litorales, aunque también se la puede encontrar hasta profundidades de más de 70 m (Espino *et al.* 2006; Tuya *et al.* 2006). Posee una marcada actividad nocturna, refugiándose entre las rocas por el día y desplazándose a fondos de arena para alimentarse al caer la noche (Pérez-Ruzafa 1984; Pérez-Ruzafa y Marcos 1987).

El objetivo general de este capítulo fue investigar los patrones de alimentación de *Holothuria sanctori* en la isla de Gran Canaria, estudiando el aprovechamiento o consumo de materia orgánica de esta especie. Específicamente, se plantearon las siguientes hipótesis: i) no existen diferencias en el consumo de materia orgánica de *H. sanctori* a medida que aumenta dicho contenido en el sedimento;

es decir, el consumo de MO es independiente de su disponibilidad; ii) no existen diferencias en el consumo de materia orgánica de *H. sanctori* entre diferentes estados de madurez sexual; iii) no existen diferencias en el consumo de materia orgánica de *H. sanctori* entre los hábitats de macroalgas y blanquiazal.

► 4.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo

Durante los meses de Febrero a Junio de 2009 y con el fin de averiguar si el consumo de MO por *H. sanctori* aumentaba al aumentar su disponibilidad en el sedimento, y cuál era el efecto de dicho aumento sobre el contenido de MO de sus heces, se realizó un experimento en laboratorio donde se pre-trató el sedimento con diferentes concentraciones de MO. Para ello, se mezcló sedimento natural con distintas cantidades (tratamientos) de pienso de acuicultura molido (BIOMAR, PROAQUA NUTRICIÓN; proteína=44%; materia grasa=24%; ceniza=8,5%; celulosa=2,6%; fósforo=1%) que se dejó de 2-3 días al sol para facilitar el crecimiento de algas. Para el experimento, se utilizó un tanque con recirculación de agua salada de 3 x 2 x 0,50 m cubierto por una lona oscura que evitase la incidencia directa del sol y que pudiese alterar el comportamiento natural de las holoturias. En dicho tanque, se introdujeron 9 bandejas o barquetas de laboratorio cubiertas por una malla metálica y con una piedra en su interior que facilitase su hundimiento. En cada una de las bandejas se colocaron 4 holoturias (100-260 mm de longitud total), las cuales fueron capturadas 2-5 días antes del comienzo de cada experimento, permaneciendo en un tanque para adaptarse a las condiciones de laboratorio. El fondo de las bandejas fue cubierto por unos 2 -3 mm de sedimento. Tres de estas bandejas contenían exclusivamente 500 g de sedimento del medio natural (4% MO aprox.), que actuaron como controles (CA, CB y CC). En otras tres, se mezclaron 450 g de sedimento con 50 g de pienso de acuicultura (1xA, 1xB y 1xC), obteniendo un sedimento con un 10% de MO aproximadamente y en las tres últimas se mezclaron 400 g con 100 g de pienso (2xA, 2xB y 2xB), obteniendo sedimento con un 20% MO aproximadamente. Las bandejas se dispusieron de manera aleatoria en el tanque (Figura 1.).

Se tomaron 6 muestras de sedimento de cada tratamiento (C, 1X y 2X) antes de comenzar el experimento y se llevaron al laboratorio para determinar su contenido en MO. Las muestras se secaron en una estufa a 60°C durante 24 horas. Se utilizaron crisoles vacíos con peso conocido (PCvacío) y posteriormente cada muestra se sub-dividió en 3 sub-muestras (n=18) de

aproximadamente 0,5 g que se introdujeron en los crisoles (PClleno). Estos últimos se introdujeron en un horno mufla a 550°C durante 2 horas (Yingst 1976; Brenner y Binford 1988; Dar y Ahmad 2006; Wolkenhauer et al. 2010). Los crisoles fueron pesados tras la combustión, obteniendo así el peso del crisol con cenizas (PCcenizas). El porcentaje en cenizas (materia inorgánica), el porcentaje de MO y el consumo se obtuvieron con las siguientes fórmulas:

$$\% \text{ Cenizas} = \frac{PC_{\text{cenizas}} - PC_{\text{vacío}}}{PC_{\text{lleno}}} \times 100$$

$$\% \text{ MO} = 100 - \% \text{ Cenizas}$$

$$\text{Consumo de MO} = \% \text{ MO en sedimento} - \% \text{ MO en heces}$$

Pasadas 24 horas desde el comienzo del experimento, se revisaron las bandejas, y se retiraron las heces presentes en las mismas para evitar la re-ingestión de las mismas. El experimento tuvo una duración total de 48 horas, momento en el que se recogieron 2 muestras de heces en cada una de las 3 bandejas de cada tratamiento (n=6). Se subdividió dichas muestras en 3 sub-muestras (n=18) y se determinó para ellas el porcentaje en MO, según la técnica explicada anteriormente (Yingst 1976; Brenner y Binford 1988; Dar y Ahmad 2006; Wolkenhauer et al. 2010) y se calculó el consumo de MO.

Este experimento se repitió en 3 ocasiones, en diferentes fechas, para comprobar si existían diferencias en el consumo de MO en función de diferentes estados de madurez sexual de *H. sanctori*: i) fase 1 (febrero): primera fase de crecimiento de gónadas; ii) fase 2 (abril): estado intermedio de crecimiento de gónadas; iii) fase 3 (junio): crecimiento finalizado de gónadas, máxima madurez sexual de la especie. En total se utilizaron 108 holoturias, 36 en cada experimento.



FIG. 1. FOTOGRAFÍA DE LAS BANDEJAS DENTRO DEL TANQUE CON LAS HOLOTURIAS DENTRO Y EL SISTEMA DE CIRCULACIÓN DE AGUA FUNCIONANDO.

4.2.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats

El estudio se realizó en la isla de Gran Canaria, Archipiélago Canario, España (28° N, Atlántico oriental) (Fig. 2). Las localidades seleccionadas para el experimento de campo fueron: Risco Verde (RV) (27°51'27" N; 15°23'13" W) y Playa del Cabrón (PC) (27°52'16" N; 15°23'08" W) (Fig. 2). Ambas localidades presentan un mosaico de hábitats submareales que incluyen praderas de la fanerógama marina *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson y parches arenosos de sustrato blando, así como zonas rocosas de "blanquial" y zonas cubiertas por macroalgas (principalmente dominadas por los géneros fucoideos *Cystoseira* y *Sargassum*, así como *Dyctiota* spp., *Padina pavonica* y *Lobophora variegata* en sustratos rocosos cercanos.



FIG. 2. LOCALIZACIÓN DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO (IZQDA.) Y MAPA DE LA ISLA DE GRAN CANARIA (DCHA.) CON LAS LOCALIDADES MUESTREADAS: PC: PLAYA DEL CABRÓN Y RV: RISCO VERDE.

El 19 de septiembre de 2008, se tomaron muestras de sedimento en las localidades de RV y PC, para analizar su contenido en MO. En cada localidad, se compararon dos tipos de hábitat: 1) zona de macroalgas y 2) zona de blanquiazal.

En cada uno de los hábitats, se recogieron 15 muestras de sedimento cercano y 15 muestras de heces de *H. sanctori*. Debido a la dificultad para recoger muestras de individuos aislados, se tomaron muestras de agrupaciones de holoturias en grietas, agujeros, etc. Para cada agrupación se tomaron muestras del sedimento en las proximidades al refugio (distancia máxima 50 cm del mismo) y de las heces presentes.

Se calculó para cada una de las muestras, el porcentaje en MO como se ha descrito anteriormente (Yingst 1976; Brenner y Binford 1988; Dar y Ahmad 2006; Wolkenhauer et al. 2010) y se determinó el consumo de MO realizado por las holoturias.

Para determinar el porcentaje de MOP de cada uno de los hábitats se tomaron 3 muestras de sedimento en el hábitat de macroalgas y otras 3 del hábitat de blanquiazal (incluyendo en ellas los pellets o heces de *Diadema* aff. *antillarum*). Dichas muestras se llevaron a laboratorio, se tamizaron a través de un filtro de 0,063 mm de luz y se determinó para las mismas el porcentaje de MOP mediante gravimetría.

4.2.3.- Análisis estadístico

Para contrastar las diferencias en el consumo de MO en función de la disponibilidad del mismo a lo largo de las distintas fases de maduración gonadal, se empleó un análisis de la varianza por permutaciones de 3 factores, incluyendo: (1) "Tratamiento" (factor fijo con 3 niveles, correspondientes a las 3 concentraciones de materia orgánica: C, 1x y 2x); (2) "Bandeja" (factor aleatorio con 3 niveles); (3) "Fase de maduración" (factor fijo con 3 niveles). El factor "Bandeja" estuvo anidado en "Tratamiento", mientras que los factores "Tratamiento" y "Fase de maduración" fueron ortogonales entre sí.

Para contrastar las diferencias en el consumo de MO entre hábitats, localidades y tipo de sedimento, se realizó un análisis de la varianza por permutaciones de 2 factores, incluyendo: (1) "Hábitat" (factor fijo con 2 niveles: macroalgas vs. blanquiazal) y (2) "Localidad" (factor aleatorio con 2 niveles). Todos los factores fueron ortogonales entre sí.

En todos los casos, se realizó una transformación de los datos a arco seno, transformación idónea para datos de porcentajes (Sokal y Rohlf 1987). Se comprobó la homogeneidad de varianzas con el test de Levene; al seguir siendo los datos heterogéneos a pesar de las transformaciones, se optó por aplicar de todas formas el test ANOVA, debido a su robustez frente a datos heterogéneos, en particular para diseños balanceados con alta replicación, como el nuestro (Underwood 1997). En ese sentido, se disminuyó el nivel de significancia de 0,05 a 0,01 para reducir así el error tipo I y aumentar la confianza de la inferencia (Underwood 1981, 1997). El número de permutaciones para todos los análisis fue de 4999. Para detectar diferencias *a posteriori* se realizó un test "Pairwise" mediante 999 permutaciones de los datos transformados.

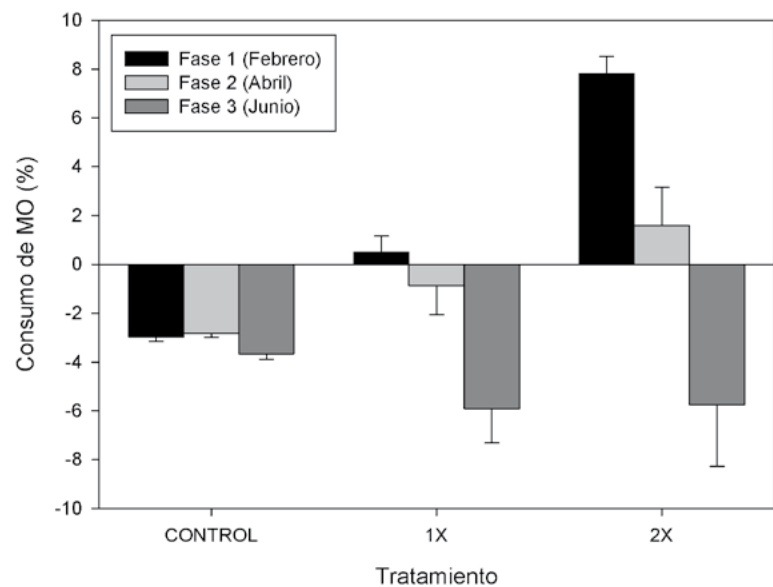
Para detectar diferencias significativas entre los porcentajes de MOP de los dos hábitats estudiados se realizó un test T-Student.

4.3.- RESULTADOS

4.3.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo

El consumo de MO de *H. sanctori* varió notablemente, valor marginalmente significativo, entre los diferentes tratamientos de adición de MO (ANOVA, "Tratamiento", $F=5,1261$; $p=0,0314$, Tabla 1, Fig. 3). Detectamos un mayor consumo de MO en los tratamientos 1X y 2X respecto al control, si bien el consumo no difirió entre los tratamientos 1X y 2X (Pairwise test, $t=1,9018$; $p=0,202$, Fig. 3). Las mayores diferencias se situaron entre el tratamiento de control y el 2X (Pairwise test, $t=3,2979$; $p=0,09$; Fig. 3).

Se detectaron, asimismo, diferencias, valor marginalmente significativo, para el factor "Fase de maduración" (ANOVA, $F=5,1219$; $p=0,029$, Tabla 1). Las mayores diferencias se encontraron entre la fase 1 (febrero) y la 3 (junio) (Pairwise test, $t=3,1113$; $p=0,026$; Fig. 3), donde los valores del consumo fueron superiores en febrero que en junio en el tratamiento 1X y muy superiores en el tratamiento 2X.



Factor	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P	Pairwise tests
Tratamiento	2	5,58E-02	2,79E-02	5,1261	0,0314	C<2X
Fase maduración	2	0,1322	6,61E-02	5,1219	0,029	Febrero>Junio
Bandeja (Tratamiento)	6	3,27E-02	5,44E-03	3,3142	0,0044	
Tratamiento x Fase maduración	4	7,67E-02	1,92E-02	1,4864	0,2628	
Bandeja (Tratamiento) x Fase maduración	12	0,15487	1,29E-02	7,8579	0,0002	
Res	135	0,22172	1,64E-03			

TABLA 1. RESULTADOS DEL ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS FACTORES "TRATAMIENTO", "FECHA" Y "BANDEJA" SOBRE EL CONSUMO DE MATERIA ORGÁNICA DE *H. sanctori*.

4.3.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats

El consumo de MO entre los hábitats de macroalgas y blanquiazal no presentó diferencias significativas (ANOVA, $F=0,31639$; $p=0,4908$, Tabla 2; Fig. 4), ni tampoco entre localidades (ANOVA, $F=1,2305$; $p=0,2773$, Tabla 2; Fig. 4).

FIG. 3. CONSUMO DE MO POR PARTE DE *H. sanctori* EN LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS Y FASES DE MADURACIÓN. CONTROL=500 g DE SEDIMENTO DEL MEDIO; 1X=450 g DE SEDIMENTO DEL MEDIO Y 50 DE PIENSO DE ACUICULTURA; 2X=400 g DE SEDIMENTO DEL MEDIO Y 100 g DE PIENSO DE ACUICULTURA. N=18. UN CONSUMO POSITIVO SIGNIFICA QUE SE HA REDUCIDO EL PORCENTAJE DE MO EN LAS HECEAS CON RESPECTO AL SEDIMENTO DEBIDO AL APROVECHAMIENTO EN EL INTESTINO DEL ANIMAL. UN CONSUMO NEGATIVO SIGNIFICA QUE EL PORCENTAJE DE MO EN HECEAS ES MAYOR QUE EL DE LOS SEDIMENTOS CERCANOS DEBIDO AL APROVECHAMIENTO MENOR O NULO DEL ANIMAL. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA.

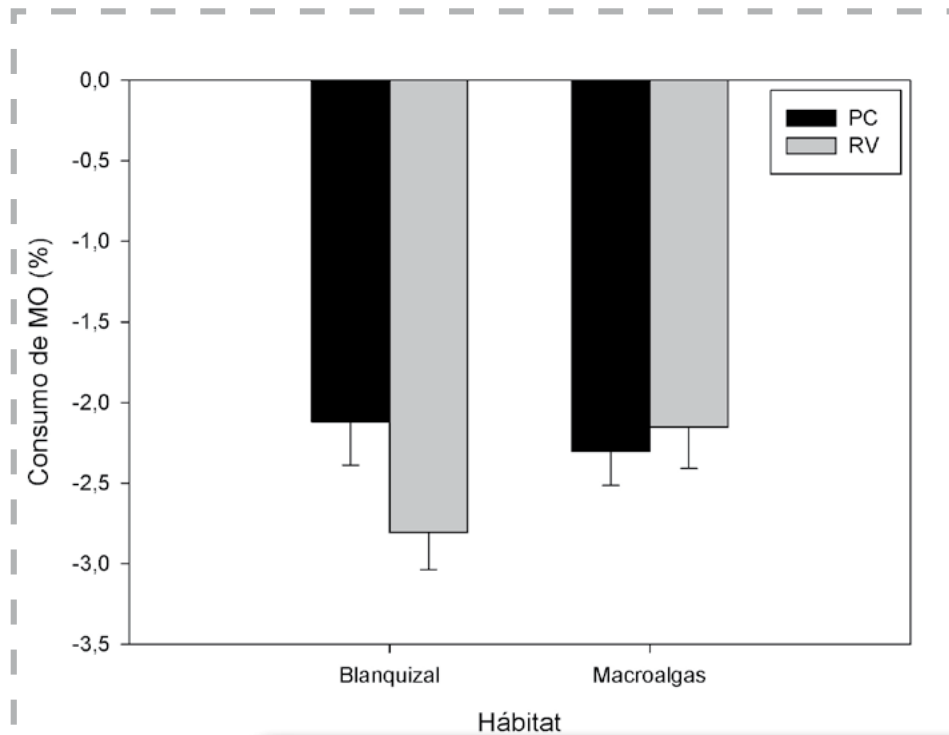


FIG. 4. CONSUMO DE MO DE *H. sanctori* EN LOS HÁBITATS DE MACROALGAS Y BLANQUIZAL DE LAS DOS LOCALIDADES MUESTREADAS, RISCO VERDE (RV) Y PLAYA DEL CABRÓN (PC). UN CONSUMO NEGATIVO SIGNIFICA QUE EL PORCENTAJE DE MO EN HECES ES MAYOR QUE EL DE LOS SEDIMENTOS CERCANOS. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA. N=45.

Factores	gl	Sum. Cuad.	Med. Cuad.	F	P
Hábitat	1	2,50E-04	2,50E-04	0,31639	0,4908
Localidad	1	3,26E-04	3,26E-04	1,2305	0,2772
Hábitat x Localidad	1	7,91E-04	7,91E-04	2,9884	0,0834
Residual	176	4,66E-02	2,65E-04		

TABLA 2. RESULTADOS DEL ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DE LOS FACTORES "HÁBITAT" Y "LOCALIDAD" SOBRE EL CONSUMO DE MATERIA ORGÁNICA DE *H. sanctori*.

El porcentaje en MOP varió significativamente entre los dos hábitats, tanto en el muestreo de septiembre de 2011 (*T-test*; $t=2,976$; $p=0,049$) como en el de febrero de 2012 (*T-test*; $t=-3,394$; $p=0,027$), presentando el hábitat de macroalgas unos valores medios inferiores a los de blanquizar en ambos casos (Fig. 5).

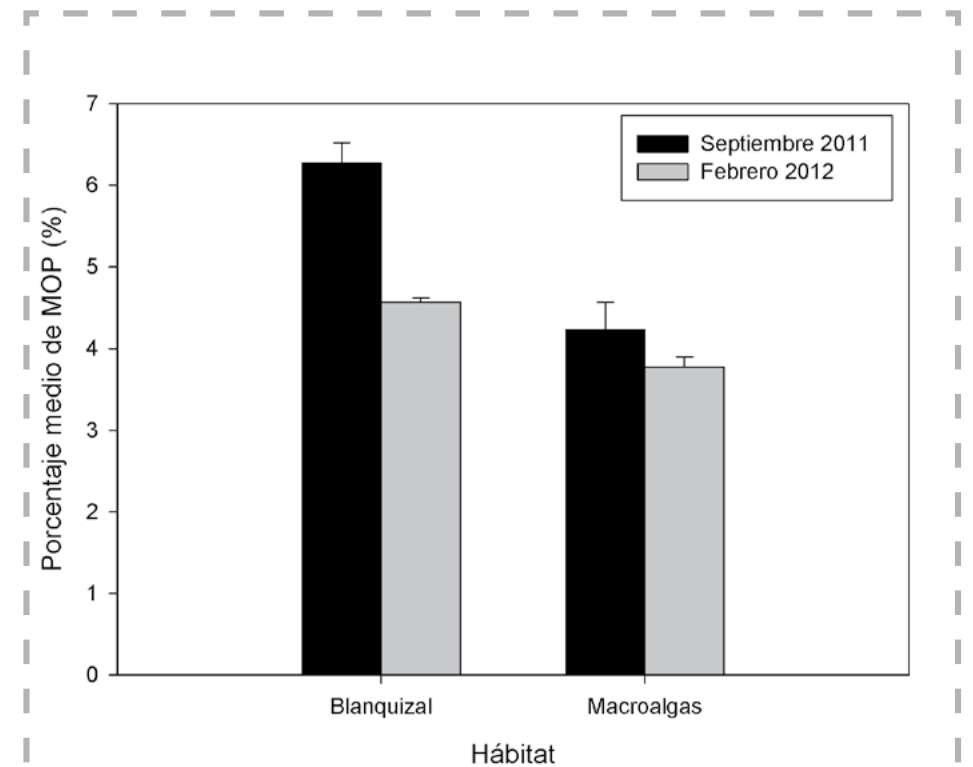


FIG. 5. PORCENTAJE MEDIO DE MOP EN LOS HÁBITATS DE BLANQUIZAL Y MACROALGAS EN LOS DOS MUESTREOS REALIZADOS. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA. N=3.

► 4.4.- DISCUSIÓN

A pesar de que *H. sanctori* es muy común en casi todo el Mediterráneo y en gran parte del Atlántico central-oriental, no existen apenas datos sobre su biología, y mucho menos de su alimentación, por lo que las comparaciones con otros trabajos realizados con esta especie se hacen difíciles. Por ello, la mayoría de datos obtenidos se han comparado con otras especies similares del género *Holothuria*, o de otras especies del orden Aspidochirotida en otras regiones del mundo.

4.4.1.- Efecto de la disponibilidad de MO y de la fase de maduración gonadal sobre el consumo

En nuestro estudio, el consumo de MO varió entre tratamientos (C, 1x, 2x), por lo que a mayor disponibilidad de MO, los animales consumían más MO. El tratamiento en el que se redujo más la MO con respecto al sedimento fue el 2x (20% MO aprox.). Estos resultados concuerdan con los de Zamora y Jeffs (2011) obtenidos para *Australostichopus mollis* en Nueva Zelanda, donde el contenido en MO en heces también se fue reduciendo a medida que se aumentaba la disponibilidad de MO en el sedimento, principalmente a concentraciones de 12 y 20%.

Entre las distintas fases de maduración gonadal también hubo diferencias notables, observándose que el consumo variaba según la época del año en la que nos encontrásemos. Según las fechas en las que se realizaron los experimentos, parece existir una relación entre los patrones de alimentación de *H. sanctori* y el estado de madurez sexual de los individuos. En los meses de febrero y abril (fases 1 y 2 de maduración), se están empezando a formar las gónadas de *H. sanctori* (Capítulo 3), por lo que el animal necesita extraer mucha energía, como ocurre en otras especies como *Holothuria atra* u *Holothuria hawaiiensis* (Dar y Ahmad 2006). Es por esto, que su eficiencia en el aprovechamiento de MO en los tratamientos "1x" y "2x" es más alta en febrero y abril que en junio (fase 3 de maduración), cuando ya tiene formadas las gónadas y no absorbe apenas MO del sedimento.

Este resultado tiene aplicación directa en caso del potencial uso de holoturias como mecanismo de biofiltración. Por ejemplo, la época idónea para poder utilizar las holoturias como "biofiltro" en jaulas de acuicultura y reducir o dispersar la concentración de MO en el fondo marino sería en los meses de invierno y primavera, cuando están formándose sus gónadas.

4.4.2.- Diferencias en el consumo de MO entre hábitats

Las holoturias juegan un papel muy importante en los ecosistemas debido a su capacidad de bioturbación de los fondos marinos, lo que remueve el sedimento y dispersa la materia orgánica atrapada en el agua intersticial. En general, la acción de alimentación de las holoturias genera cambios en la composición del sedimento que ingiere. El contenido en MO en el intestino y en las heces de las holoturias es habitualmente mayor que los sedimentos que las rodean, debido principalmente a una capa mucosa que utilizan para "empaquetar" las heces y al alto contenido en amonio que poseen las mismas (Mercier *et al.* 1999; Uthicke 2001). Por ejemplo, las siguientes especies presentan distintos porcentajes de MO y Carbono Orgánico (CO) en su intestino o heces con respecto al sedimento cercano: en *Holothuria atra* el contenido de CO en las heces es 3 veces superior (Webb *et al.* 1977) y un 12% más de MO en el intestino anterior (Wiedemeyer 1992); *Holothuria tubulosa* tiene más MO en el esófago (Massin 1979); *Stichopus tremulus* tiene más contenido en MO en los intestinos (Haukson 1979). Los datos de contenido de MO de las heces de *H. sanctori* en comparación con los sedimentos cercanos son sensiblemente mayores que estas especies y quizá sólo se asemejen a *Holothuria atra* (Webb *et al.* 1977).

Este aumento en el contenido en MO de las heces con respecto al sedimento cercano puede haberse visto alterado por varias razones:

- RE-INGESTIÓN DE HECES. Debido al mayor porcentaje de MO en las heces que en el sedimento cercano por la acción de sustancias mucosas, algunas holoturias suelen consumir sus propias heces (Powell 1977, Hammond 1982).
- MIGRACIONES DIARIAS. Cada noche, *H. sanctori* parece desplazarse hacia parches arenosos con más riqueza en MO que las zonas en las que se refugia, como ocurre en la mayoría de holoturoideos (Uthicke y Karez 1999; Mercier *et al.* 1999; Slater 2010). Puede que en estas migraciones, se desplacen grandes distancias en busca de esos sedimentos ricos en MO o que, tanto los individuos que habitan zonas de macroalgas como los que están en los límites del blanquizal, se internen en los blanquizontales para alimentarse de las heces de *Diadema* directamente, en vez del sedimento cercano a estos hábitats, debido a su mayor contenido en MO. En este

estudio, hemos recogido muestras del sedimento cercano (<50 cm) al refugio del grupo de holoturias, por lo que puede que este no sea el sedimento del que se estén alimentando o simplemente que se alimenten única y exclusivamente de las heces de *Diadema* y por ello no se hayan detectado diferencias significativas.

- ÉPOCA DEL AÑO. Existen muchas especies que no se comportan de igual manera a lo largo del año y presentan diferencias estacionales en sus ritmos o patrones de alimentación (Coulon y Jangoux 1993; Wiedmeyer 1992; Dar y Ahmad 2006), como por ejemplo *Holothuria tubulosa* en el Mediterráneo, donde factores como la luz y la temperatura del agua hacen que haya diferencias entre el consumo de sedimentos en verano e invierno (Coulon y Jangoux 1993). También el ciclo reproductor puede influir en el consumo de sedimentos, ya que según Dar y Ahmad 2006, las holoturias consumen muchos más sedimentos en la época previa a la maduración gonadal, debido a la necesidad de grandes cantidades de energía para formar las gónadas que durante la madurez y la época posterior al desove de gametos al medio.

En este estudio no se detectaron diferencias significativas en el consumo de MO entre hábitats (blanquizal vs. fondos de macroalgas), a pesar de que sí existieron diferencias en el contenido en MOP entre ellos. El hábitat de blanquizal presentó un mayor contenido en MOP que macroalgas, posiblemente debido a la aportación de los "fecal pellets" de *Diadema aff. antillarum*, los cuales, en general, poseen un alto contenido orgánico procedente de las algas consumidas (Lawrence 1975; Wotton 1994; Lawrence y Klinger 2001; Levintos et al. 2002; Mamelona y Pelletier 2005). En el hábitat de macroalgas, al no haber densidades tan altas como en blanquizal, no existe ese aporte "extra" de MO, por lo que el contenido total en MOP es menor que en blanquizal. El hecho de que *H. sanctori*, a pesar de estas diferencias en el contenido en MOP entre hábitats, no presente diferencias en el consumo entre hábitats parece responder a una adaptación o regulación del consumo a la cantidad de MO presente en el hábitat, si bien serían necesarios experimentos específicos para poder comprobarlo.

4.5.- CONCLUSIONES

- Los patrones de alimentación de *H. sanctori* dependen del estado de madurez sexual de los individuos.
- A medida que se aumenta la disponibilidad en MO del sedimento, *H. sanctori* aumenta su consumo de MO, especialmente en las fases previas a la maduración gonadal.
- El contenido de MO de las heces es superior que los sedimentos cercanos a los ejemplares muestreados tanto en condiciones normales (control) como durante la fase de maduración gonadal al aumentar el contenido en MO.
- No existen diferencias significativas en el consumo de MO entre los hábitats de macroalgas y blanquizal.
- Existen diferencias significativas en el porcentaje de MOP entre hábitats, con valores superiores en el blanquizal que en las macroalgas.

► 4.6.- BIBLIOGRAFÍA

Aller RC, Yingst JY (1985). Effect of marine deposit feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia) and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *Journal of Marine Research* 43: 615-645.

Alongi DM (1988). Detritus on coral reef ecosystems: fluxes and fates. Pages 29–36 in J. H. Choat, D. Barnes, M. A. Borowitzka, J. C. Coll, P. J. Davies, P. Flood, B. G. Hatcher, D. Hopley, P. Hutchings, D. Kinsey, G. R. Orme, M. Pichon, P. F. Sale, P. Samarco, C. C. Wallace, C. Wilkinson, E. Wolanski y O. Bellwood, eds. *Proc. 6th Int'l. Coral Reef Symp.*, Townsville, Australia. 286 p.

Amon RMW y Herndl GJ (1991). Deposit feeding and sediment: I. Interrelationship between *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea, Echinodermata) and the sediment microbial community. *Mar. Ecol.* 12: 163–174.

Bakus JG (1973). The biology and ecology of tropical holothurians. In: OA Jones y R Edeans (eds.) *Biology and Geology of Coral Reefs Vol. II*, Academic Press, New York, pp. 326–367.

Belyaev GM (1972) in *Hadal Bottom Fauna of the World Ocean*, ed. Zenkevich, L. A. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, pp. 157-158.

Billett DSM, Llewellyn D, Watson J (1988). Are deep-sea holothurians selective feeders? Pages 421–429 in R. D. Burke, P.V. Mladenov, P. Lambert y R. L. Parsley, eds. *Echinoderm biology. Proc. 6th Int'l. Echinoderm Conf.*, A. A. Balkema, Rotterdam.

Birkeland C (1988). The influence of echinoderms on coral-reef communities. Pages 1–79 in R. Burke, ed. *Echinoderm Studies* 3.

Bonham K, Held EE (1963). Ecological observations on the sea cucumbers *Holothuria atra* and *H. leucospilota* at Rongelap Atoll, Marshall Islands. *Pac. Sci.* 17, 305–314.

Borrero-Pérez GH, Pérez-Ruzafa A, Marcos C y González-Wanguemert M (2009) The taxonomic status of some Atlanto-Mediterranean species in the subgenus *Holothuria* (Echinodermata: Holothuroidea: Holothuriidae) based on molecular evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157: 51-69.

Brenner M, Binford MW (1988). Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:294–300.

Campanales-Planas A (2010). Selección de sustrato de la *Holothuria tubulosa* en función del tamaño de las partículas. *Anales Universitarios de Etología*, 4:76-85

Coulon P, Janjoux M (1993). Feeding rate and sediment reworking by the holothuroid *Holothuria tubulosa* (Echinodermata) in a Mediterranean seagrass bed off Ischia Island, Italy. *Marine Ecology Progress Series* 92: 201-204.

Dar MA, Ahmad HO (2006). The feeding selectivity and ecological role of shallow water holothurians in the Red Sea. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin #24* – July.

Entrambasaguas L (2008) Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. PhD Thesis. Universidad de Murcia. 301 pp.

Espino F, Boyra A, Tuya F, Haroun R (2006). Guía visual de especies marinas de Canarias. Editorial Oceanográfica.

Frankboner PV (1978). Suspension-feeding mechanisms of armored sea cucumber *Psolus cotiloides* Clark. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31: 11-25.

Franklin SE (1980). The reproductive biology and some aspects of the population ecology of the Holothurians *Holothuria leucospilota* (Brandt) and *Stichopus chloronotus* (Brandt). Ph.D. Thesis, Univ. Sydney. 250 p.

Frantzis A, Gremare A (1992). Ingestion, absorption, and growth rates of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata, Echinoidea) fed different macrophytes. *Marine Ecology Progress Series* 95: 169–183.

Hamel JF, Mercier A (1998). Diet and feeding behavior of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the St Lawrence estuary, eastern Canada. *Can. J. Zool.* 76: 1194-1198.

Hammond LS (1982a). Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 32, 549-571.

Hammond LS (1982b). Analysis of grain-size selection by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8, 25-36.

Hammond LS (1983). Nutrition of deposit-feeding holothuroids and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 10, 297-305.

Hammond LS, Birtles, RA, Reichelt RE (1985). Holothuroid Assemblages on coral reefs across the central section of the Great Barrier Reef. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, vol. 5, pp. 285-290.*

Haukson E (1979). Feeding biology of *Stichopus tremulus* a deposit feeding holothurian. *Sarsia* 64: 155-159.

Huiling S, Mengqinq L, Jingping Y, Bijuan C (2004). Nutrient requirements and growth of the sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. In: Lovatelli, A., Conand, C., Purcell, S., Uthicke, S., Hamel, J.F., Mercier, A. (Eds.), *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*, FAO Fisheries Technical Paper No. 463. FAO, Rome, pp. 327-331.

Hyman LH (1955). Class Holothuroidea. En: *The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria. Vol IV.* McGraw-Hill, New York, Toronto, London. 120-244.

Khripounoff A, Sibuet M (1980). La nutrition d'echinoderm abyssaux: I. Alimentation des holothuries. *Mar. Biol.* 60, 17-26.

Koike I, Mukai H, Nojima S (1987). The role of the sea urchin, *Tripneustes gratilla* (Linnaeus), in decomposition and nutrient recycling in a tropical seagrass bed. *Ecological Research* 2: 19-29.

Lawrence JM (1975). On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 13: 213-286.

Lawrence JM, Klinger TS (2001). Digestion in sea urchins. In Lawrence, J.M. (ed.), *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: 103-113.

Levinton JS (1972). Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Am. Nat.* 106, 472-486.

Levinton JS, Ward JE, Shumway SE (2002). Feeding response of the bivalves *Crassostrea gigas* and *Mytilus trossulus* to chemical composition of fresh and aged kelp detritus. *Marine Biology* 141: 367-376.

Lison de Loma T, Harmelin-Vivien M, Naim O, Fontaine MF (2000). Algal food processing by *Stegastes nigricans*, an herbivorous damselfish: differences between an undisturbed and a disturbed coral reef site (La Reunion, Indian Ocean). *Oceanologia Acta* 23: 793-804.

Liu Y, Dong S, Tian X, Wang F, Gao Q (2009). Effects of dietary sea mud and yellow soil on growth and energy budget of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka). *Aquaculture* 286, 266-270.

Mamelona J, Pelletier E (2005). Green urchin as a significant source of fecal particulate organic matter within nearshore benthic ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314: 163-174.

Massin C (1979). The sediment ingested by *Holothuria tubulosa* Gmel (Holothuroidea: Echinodermata). Pages 210-204 in M. P. Jangoux, ed. *Proc. 2nd European colloquium on Echinoderms*, Bruxelles. A.A. Balkema, Rotterdam. 428 p.

Massin C (1982a). Food and feeding mechanisms. Holothuroidea. In: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Echinoderm Nutrition*. AA Balkema, Rotterdam, pp. 43-55.

Massin C (1982b). Effects of feeding on the environment: Holothuroidea. In: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Echinoderm Nutrition*. AA Balkema, Rotterdam, pp. 493-497.

Massin C, Doumen C (1986). Distribution and feeding of epibenthic holothuroids on the reef flat of Laing Island (Papua New Guinea). *Marine Ecology Progress Series* 31: 185-195.

Maxwell K, Gardner J, Heath P (2009). The effect of diet on the energy budget of the brown sea cucumber, *Stichopus mollis* (Hutton). *J. World Aquacult. Soc.* 40, 157-170.

Mercier A, Battaglione SC y Hamel JF (1999). Daily burrowing cycle and feeding activity of juvenile sea cucumbers *Holothuria scabra* in response to environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239, 125-156.

Mills SC, Peyrot-Clausada A, Fontaine MF, 2000. Ingestion and transformation of algal turf by *Echinometra mathaei* on Tiahura fringing reef (French Polynesia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 71-84.

Moriarty DJW (1982). Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 33: 255-263.

Mukai H, Koike I, Nishihira M, Nojima S (1989). Oxygen consumption and ammonium excretion of mega-sized benthic invertebrates in a tropical seagrass bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 134, 101-115.

Paltzat DL, Pearce CM, Barnes PA, McKinley RS (2008). Growth and production of California sea cucumbers (*Parastichopus californicus* Stimpson) co-cultured with suspended Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 275, 124-137.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura ULL. La Laguna, Tenerife.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1985). Técnicas de recolección y estudio en la clase Holothuroidea. I. Generalidades, sistemática, ecología, biología y comportamiento. *Anales de biología* 3 (biología animal 1): 13-35.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1987). Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. *Anales de Biología* 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.

Pomeroy LR, Kuenzler EJ (1969). Phosphorus turnover by coral reef animals. In: Nelson, D.J., Evans, F.C. (Eds.), *Symposium on Radioecology*, pp. 474-482.

Powel EN (1977). Particle size selection and sediment reworking in funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synoptidae). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 62:385-408.

Rainer MWA, Herndl GH (1991). Deposit feeding and sediment: I. Interrelationship between *Holothuria tubulosa* (Holothuroidea, Echinodermata) and the sediment microbial community. *Mar. Ecol.* 12, 163-174.

Reese ES (1966). The complex behaviour of echinoderms. In: R.A. Boolootian (Ed.), *physiology of echinodermata* (pp. 157-218). John Wiley and Sons., New York.

Richmond RH, Hopper D y Martínez P (1996). The biology and ecology of sea cucumbers. In: *Suggestions for the Management of Sea cucumber resources in Micronesia. Results of the Workshop. A Regional Management Sustainable Sea Cucumber Fishery for Micronesia*. Tech. Rep. 101. Univ. of Guam Mar. Lab. p. 7-20.

Roberts D (1979). Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 43-56.

Roberts D, Gebruk A, Levin V, Manship BAD (2000). Feeding and digestive strategies in deposit-feeding holothurians. *Oceanogr. Mar. Biol.* 38, 257-310.

Shiell G, Uthicke S (2005) Reproduction of the commercial sea cucumber *Holothuria whitmaei* [Holothuroidea: Aspidochirotida] in the Indian and Pacific Ocean regions of Australia. *Mar Biol* 148 No. 5:973-986.

Sibuet M (1984). Quantitative distribution of echinoderms (Holothuroidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) in relation to organic matter in the sediment, in deep sea basins of the Atlantic ocean. *Proc. 5th Int. Echinoderm Conf.* 1, 99-108.

Sibuet M, Khripounoff A, Deming J, Colwell R, Dinet A (1982). Modification of the gut contents in the digestive tract of abyssal holothurians. In: Lawrence, J.M. (Ed.), International Echinoderm Conference. Tampa Bay. Balkema, Rotterdam, pp. 421–428.

Sokal RR, Rohlf FJ (1987). Introduction to Biostatistics. Ed: Freeman y Co., San Francisco.

Slater MJ (2010). The Sea Cucumber, *Australostichopus mollis*: Juvenile Feeding Ecology and Habitat. PhD Thesis, University of Auckland, New Zealand.

Slater MJ, Jeffs AG (2010). Do benthic sediment characteristics explain the distribution of juveniles of the deposit-feeding sea cucumber *Australostichopus mollis*? J. Sea Res. 64, 241–249.

Slater MJ, Jeffs AG, Carton AG (2009). The use of the waste from green-lipped mussels as a feed source for juvenile sea cucumber, *Australostichopus mollis*. Aquaculture 292, 219–224.

Sloan NA, von Bodungen B (1980). Distribution and feeding of the sea cucumber *Isostichopus badionotus* in relation to shelter and sediment criteria of the Bermuda platform. Marine Ecology Progress Series 2: 257-264.

Tuya F, Boyra A, Sánchez-Jerez P, Haroun RJ (2005). Sea urchin *Diadema antillarum*: different functions in the structure and dynamics of reefs on both sides of the Atlantic. Marine Ecology Progress Series 302: 307-310.

Tuya F, Cisneros-Aguirre J, Ortega-Borges L, Haroun RJ (2007). Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: role of flow-induced forces. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73: 481-488

Tuya F, Hernández JC, Clemente S (2006) Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of Holothurians in shallow rocky reefs? Hydrobiologia, 571(1): 191-199.

Underwood AJ (1981). Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19: 513-605.

Underwood (AJ) (1997). Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. Cambridge University Press, Cambridge.

Uthicke S (1994). Distribution patterns and growth of two reef flat holothurians, *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus*. In: David, B., Guille, A., Féral, J.P., Roux, M. (Eds.), Echinoderms Through Time: Proc. 8th Int. Echinoderm Conference, Dijon. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 569–576.

Uthicke S (2001). Nutrient regeneration by abundant coral reef holothurians. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 265: 153-170.

Uthicke S, Karez R (1999). Sediment patch selectivity in tropical sea cucumbers (Holothuroidea: Aspidochirotida) analysed with multiple choice experiments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 236, 69–87.

Vadas RL (1977). Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. Ecological Monographs 47: 337–371.

Webb KL, D'Elia CF, Dupaul WD (1977). Biomass and nutrition flux measurements on *Holothuria atra* populations on windward reef flats at Enewetak, Marshall Islands. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, Florida, vol. 1, pp. 410–415.

Wiedemeyer WL (1992). Feeding behaviour of two tropical holothurians, *Holothuria (Metriatyla) scabra* and *H. (Halodeima) atra* from Okinawa, Japan. Pages 853–860 In: R. H. Richmond, ed. Proc. 7th Int'l. Coral Reef Symp., Guam, USA, 1992. 1240 p.

Wolkenhauer SM, Uthicke S, Burridge C, Skewes T, Pitcher R (2010). The ecological role of *Holothuria scabra* (Echinodermata: Holothuroidea) within subtropical seagrass beds. J Mar Biol Assoc UK 90(2), 215–223.

Wotton RS (1994). The classification of particulate and dissolved matter. In Wotton, R.S. (ed.), The Biology of Particles in Aquatic Systems. CRC Press, Boca Raton, USA: 1–6.

Yingst JY (1976). The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 23, 55–69.

Yingst JY (1982). Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), an epibenthic deposit-feeding holothurian. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 14, 119–134.

Yuan X, Yang H, Zhou Y, Mao Y, Zhang T, Liu Y (2006). The influence of diets containing dried bivalve feces and/or powdered algae on growth and energy distribution in sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) Echinodermata: Holothuroidea). *Aquaculture* 256, 457–467.

Zamora LN, Jeffs AG (2011). Feeding, selection, digestion and absorption of the organic matter from mussel waste by juveniles of the deposit-feeding sea cucumber, *Australostichopus mollis*. *Aquaculture* 317, 223–228.





A large rectangular area defined by a dashed line, intended for text or content.

CAPÍTULO 5.

MARCAJE Y PATRONES DE MOVIMIENTO DE
Holothuria sanctori
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA]
EN LA ISLA DE GRAN CANARIA



ÍNDICE

5.1.- INTRODUCCIÓN	162	5.4.- DISCUSIÓN	190
5.1.1.- Técnicas de marcaje	162	5.4.1.- Marcaje de ejemplares en laboratorio	190
5.1.2.- Fidelidad al refugio	163	5.4.2.- Estudio de patrones de movimiento nocturno:	
5.1.3.- Patrones de movimiento de <i>Holothuria sanctori</i>	163	fidelidad al refugio	191
5.2.- MATERIAL Y MÉTODOS	166	5.4.2.1.- Distancias y velocidades	191
5.2.1.- Marcado de ejemplares en laboratorio	166	5.4.2.2.- Fidelidad al refugio	192
5.2.2.- Patrones de movimiento de <i>Holothuria sanctori</i> :		5.4.2.3.- Rugosidad y complejidad del sustrato:	
fidelidad al refugio	171	efecto sobre el desplazamiento y la fidelidad al refugio	194
5.2.3.- Análisis de datos	174	5.5.- CONCLUSIONES	196
5.3.- RESULTADOS	175	5.6.- BIBLIOGRAFÍA	197
5.3.1.- Marcado de ejemplares en el laboratorio	175		
5.3.2.- Patrones de movimiento nocturno: fidelidad al			
refugio	177		
5.3.2.1.- Distancia recorrida	178		
5.3.2.2.- Velocidades	179		
5.3.2.3.- Fidelidad por el refugio	181		
5.3.2.4.- Rugosidad y complejidad del sustrato:			
efecto sobre el desplazamiento y la fidelidad al refugio	186		

CAPÍTULO 5.

MARCAJE Y PATRONES DE MOVIMIENTO DE
Holothuria sanctori
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA]
EN LA ISLA DE GRAN CANARIA

5.1.- INTRODUCCIÓN

5.1.1.- Técnicas de marcaje

Las holoturias juegan un papel fundamental en los ecosistemas marinos debido a su capacidad de bioturbación o biofiltración (Bakus 1973; Richmond y Martínez 1993). A pesar de ello, en las últimas décadas sus poblaciones han sido sometidas a una intensa presión pesquera debido a la gran demanda por parte del mercado oriental (Conand 2004). Con el fin de intentar mejorar la gestión que se lleva a cabo en algunas partes del mundo se han realizado numerosos estudios. La mayoría de ellos se centran únicamente en algunos aspectos de su biología, alimentación, reproducción, y sólo unos pocos abordan su comportamiento; por ejemplo, sus desplazamientos. Una de las principales causas radica en la dificultad de marcaje y poder realizar, por tanto, estudios de marcado-recaptura que nos permitan conocer su crecimiento, movimiento, mortalidad y distribución y que son utilizados en otros invertebrados marinos (Primavera *et al.* 1992; Courtney *et al.* 2001; Uthicke y Benzie 2002; Uthicke *et al.* 2004). La naturaleza de su tegumento, su capacidad para expandirse y

contraerse notablemente, las especificidades de cada especie, e incluso factores ambientales del entorno en el que viven estos animales, condiciona la efectividad de cualquier tipo de marcaje. Algunos de los métodos utilizados hasta la fecha se detallan en la Tabla 1. El método más efectivo ha sido el de marcado con marcas tipo "T", rascado del tegumento y marcadores genéticos (Conand 1983; Reichenbach 1999); el resto de marcas son normalmente expulsadas del tegumento o producen necrosis (Conand 1983; Reichenbach 1999).

5.1.2.- Fidelidad al refugio

El llamado "*homing behaviour*" o fidelidad al refugio es un comportamiento que se da en otras especies de equinodermos, como los equinoideos, y que consiste en una fidelidad al refugio diurno tras una actividad nocturna para búsqueda de alimento; en Canarias, por ejemplo, se ha descrito este comportamiento para el erizo *Diadema aff. antillarum* (Tuya *et al.* 2004). En holoturoideos, se han realizado varios estudios con resultados contradictorios (Hammond 1982; Graham y Battaglione 2004) en los que parece que la cantidad de refugios disponibles y sus características determina la vuelta (o no) de los individuos al mismo refugio. Existen estudios con otros macro-invertebrados, principalmente langostas, en los que se demuestra que la selección de refugio está condicionada también por la presencia/ausencia de conspecíficos, depredadores, especies competidoras, etc. (Berger y Butler 2001).

5.1.3.- Patrones de movimiento de *Holothuria sanctori*

Holothuria sanctori es una especie que se distribuye en el Atlántico oriental, desde el golfo de Vizcaya y costas de Portugal, hasta las islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, así como en la isla de Santa Helena. En el Mediterráneo, es una especie bastante común (Entrambasaguas 2008). Es una especie típica de áreas litorales, aunque también se la puede encontrar hasta profundidades de más de 70 m (Espino *et al.* 2006; Tuya *et al.* 2006). Posee una marcada actividad nocturna, refugiándose entre las rocas por el día y desplazándose a fondos de arena para alimentarse al caer la noche (Pérez-Ruzafa 1984; Pérez-Ruzafa y Marcos 1987). En Canarias, no existe ningún tipo de estudio sobre el comportamiento de *H. sanctori*, ni sobre el marcado de holoturias en general.

El objetivo de este capítulo fue la búsqueda de un método de marcaje efectivo que permitiese el estudio de los patrones de movimiento por parte de *H. sanctori*. De manera más específica, se pretendieron describir sus tasas de movimiento a lo largo de la noche. Se plantearon las siguientes hipótesis: i) las holoturias presentan un comportamiento de fidelidad al refugio; ii) los patrones de movimiento circadiano (migración diaria nocturna) de *H. sanctori* varían en función del periodo horario de la noche (movimiento); iii) existen diferencias en las distancias recorridas y las velocidades de *H. sanctori* en función del tipo de hábitat; iv) la cantidad de refugio disponible determina la vuelta de *H. sanctori* al mismo refugio.

Método de marcaje	Lugar	Especie	Eficiencia	Referencia
Double T-bar	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	50-100 días	Kirshenbaum et al. 2006
	New Caledonia	<i>Holothuria scabra</i>	<30 días	Purcell et al. 2006
	New Caledonia	<i>Actinopyga echinities</i>	196 días	Conand 1983
Dart tag	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	Poca, desprendidas	Kirshenbaum et al. 2006
Streamer tag	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	Nada, desprendidas	Kirshenbaum et al. 2006
Cinch-up tag	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	Nada, desprendidas	Kirshenbaum et al. 2006
Rope gun (cicatriz)	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	Poco visible	Kirshenbaum et al. 2006
Colorante fluorescente (VIE) Visible Implant Elastomer	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	150 días	Kirshenbaum et al. 2006
	New Caledonia	<i>Holothuria scabra</i>	30 días	Purcell et al. 2006
T-bar simple	Maine, USA	<i>Cucumaria frondosa</i>	150 días	Kirshenbaum et al. 2006
	New Caledonia	<i>Actinopyga echinities</i>	196 días	Conand 1983
	Canada	<i>Parastichopus californicus</i>	95 días	Da Silva et al. 1986

Método de marcaje	Lugar	Especie	Eficiencia	Referencia
Rascado	Ningaloo Reef., Australia	<i>Holothuria whitmaei</i>	21 días	Shiell 2006
	Solomon Islands	<i>Holothuria scabra</i>	Corto plazo	Mercier et al. 2000
	Maldives	<i>Holothuria fuscogilva</i>	Corto plazo	Reichenbach 1999
Coded wire-tags	New Caledonia	<i>Holothuria scabra</i>	>30 días	Purcell et al. 2006
Identificación de marcas naturales	Solomon Islands	<i>Actinopyga mauritiana</i>	>1 día	Graham y Battaglione 2004
	Fiji	<i>Actinopyga miliaris</i>	>1 día	Stewart 1993
Pegado	New Caledonia	<i>Actinopyga echinities</i>	Corto plazo	Conand 1983
Floy-tags	New Caledonia	<i>Actinopyga echinities</i>	196 días	Conand 1983
Marcas Internas	Papua-New Guinea	<i>Holothuria fuscogilva</i> , <i>Thelenota ananas</i> <i>Actinopyga echinities</i>	<63 días	Lokani 1992
Marcadores genéticos	Australia	<i>Holothuria nobilis</i>	>1 año	Uthicke et al. 2004
Tetraciclina y calceína (marcadores químicos)	New Caledonia	<i>Holothuria scabra</i>	>30 días	Purcell et al. 2006

TABLA 1. TIPOS DE MARCAS UTILIZADAS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE HOLOTURIAS.

► 5.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

5.2.1.- Marcado de ejemplares en laboratorio

Durante el mes de Julio de 2008 se llevó a cabo un estudio piloto en laboratorio en las instalaciones del Instituto Canario de Ciencias Marinas (ICCM), para identificar qué marca era la más adecuada para los experimentos. Los métodos de marcaje seleccionados fueron:

- **RASCADO:** se marcó mediante un cuchillo o bisturí un número en la parte dorsal del animal, que sirviese para su identificación. Dicho número tenía una medida aproximada de ca. 30x20 mm y una profundidad de ca. 1-2 mm, hasta que se viese la parte blanca por debajo del tegumento oscuro del animal (Shiell 2006). Para asegurarnos de que todos los animales estuvieran sometidos al mismo nivel de estrés, solo se marcaron números de una cifra (del 0 al 9).
- **T-BAR CORTO:** se utilizó una pistola de marcaje textil para marcar a los animales mediante marcas T simples de 25 mm de tamaño con una placa plástica de colores con número identificativo. Se utilizó de manera vertical (un pinchazo, una T dentro del tegumento y otra fuera) y en forma horizontal (doble pinchazo, las dos Tes fuera del tegumento). Esta técnica se ha utilizado con éxito en otras especies de equinodermos en Canarias, *Diadema aff. antillarum* (Clemente et al. 2007).
- **T-BAR LARGO:** se utilizó una pistola de marcaje textil para marcar a los animales mediante marcas T simples de 50 mm, con doble pasada por la pared del animal y con un número identificativo. Se utilizó de manera vertical (un pinchazo, una T dentro del tegumento y otra fuera) y en forma horizontal (doble pinchazo, las dos Tes fuera del tegumento).
- **PLACA CON ANZUELO:** se utilizó un anzuelo introducido en el tegumento del animal, atado a un trozo de nylon y este a una placa plástica con un número identificativo.

- **GOMA ELÁSTICA:** se utilizó una goma elástica con una placa plástica identificativa alrededor del cuerpo del animal.
- **PINTURA:** se utilizó una pintura de color llamativo y se aplicó en varias zonas del dorso del animal.
- **PEGAMENTO:** Se pegó al dorso del animal un número identificativo en una placa plástica con la ayuda de pegamento de contacto (marca Loctite)



FIG. 1. DIFERENTES TIPOS DE MARCAS (DE ARRIBA ABAJO Y DE IZQUIERDA A DERECHA): A) ELÁSTICO, B) ANZUELO, C) T-BAR CORTO, D) T-BAR LARGO Y E) PLACA CON PEGAMENTO.

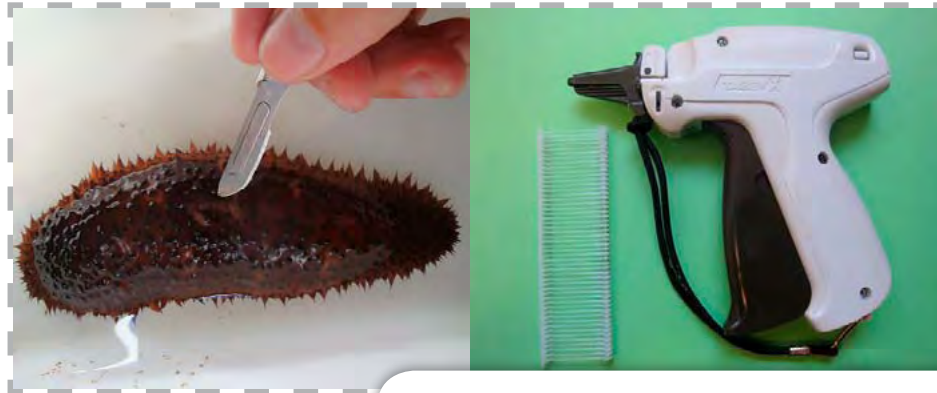


FIG. 2. DIFERENTES TÉCNICAS EMPLEADAS: A) RASCADO MEDIANTE BISTURÍ Y B) PISTOLA DE MARCAJE DE T-BARS.

En dicho estudio previo, se comprobó que ninguna de las marcas tipo pegamento, pintura, goma elástica, anzuelo, T-bar largo y corto de doble pasada (horizontal) serían efectivas a lo largo del experimento debido a su baja tasa de retención, y en algunos casos por su afección al animal, por lo que fueron desechadas de cara al experimento de marcaje de 10 días. Los métodos seleccionados fueron: rascado, T-bar largo vertical y T-bar corto vertical (Figs. 2 y 3).



FIG. 3. DETALLE DE MARCAS EN INDIVIDUOS: A) Y B) MARCAJE POR RASCADO, C) MARCAJE CON T-BAR LARGO Y D) MARCAJE CON T-BAR CORTO.

El experimento de retención de marcas se realizó entre los meses de julio y septiembre de 2008. Para el experimento, se utilizaron 2 tanques rectangulares (3 m largo, 2 m ancho y 0,5 m alto) con circulación continua de agua salada y se introdujo en ellos arena para cubrir el fondo y varias piedras y algas que sirviesen como refugio para así recrear las condiciones naturales del medio (Fig. 4).



FIG. 4. TANQUE EMPLEADO PARA LA REALIZACIÓN DEL EXPERIMENTO.

El experimento se realizó en 3 ocasiones (Julio, Agosto y Septiembre de 2008) para comprobar si los resultados eran consistentes en el tiempo. En cada experimento, se marcaron 10 holoturias con cada tipo de marca y 10 sin ninguna (control) para estimar el efecto de la marca sobre el comportamiento normal. Se introdujeron 5 individuos marcados según cada método en cada tanque. Previamente, todos los animales se mantuvieron al menos 48 horas en un tanque de espera, para que se habituasen a las condiciones de los mismos.

Diariamente, y a lo largo de los 10 días que duró cada experimento, se realizó un conteo de todos los animales y se anotó si las marcas seguían visibles y en su sitio o, por el contrario, se habían desprendido o borrado y resultaba

imposible identificar los individuos. Estos conteos se realizaron durante la noche debido a que en las horas de luz los individuos permanecían escondidos, o agrupados en las esquinas del tanque, lo que dificultaba notablemente la tarea de identificación.

5.2.2.- Patrones de movimiento de *Holothuria sanctori*: fidelidad al refugio

El estudio se realizó en el mes de Noviembre de 2011 en la isla de Gran Canaria, Archipiélago Canario, España (28° N, Atlántico oriental, Fig. 5). La localidad donde se realizó el estudio de campo fue Risco Verde (27°51'25.16"N 15°23'15.90"W; Fig. 5). Las profundidades de trabajo estuvieron comprendidas entre los 3 y los 10 m, aproximadamente.



FIG. 5.- LOCALIZACIÓN DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO (IZQDA.) Y MAPA DE LA ISLA DE GRAN CANARIA (DCHA.) CON LA LOCALIDAD DONDE SE REALIZÓ EL EXPERIMENTO DE MARCADO, RV: RISCO VERDE.

Debido al carácter marcadamente nocturno de esta especie (Pérez-Ruzafa 1984; Pérez-Ruzafa y Marcos 1987), todos los muestreos se realizaron con la ayuda de equipos de buceo autónomo, durante la noche. Se delimitó el área de estudio con la ayuda de piquetas y cabo para facilitar las tareas de los buceadores y ayudar a su localización en las inmersiones nocturnas. Las holoturias se marcaron durante el día, con la ayuda de equipos de buceo autónomo. Cada

ejemplar fue marcado bajo el agua *in situ* con un bisturí utilizando el método de rascado, que fue el que presentó mayor facilidad y efectividad de marcaje (ver sección 5.3.1. "marcaje de ejemplares en laboratorio", Figs. 7 y 8), con un número de 2 cifras (00 al 29) de unos 3-4 cm de longitud, 2-3 de ancho y una profundidad de 1-2 mm, de manera longitudinal al cuerpo del animal (Fig. 6).



FIG. 6. DETALLE DEL PROCESO DE MARCAJE POR RASCADO *IN SITU* DEL DORSO DE *H. sanctori*.

Se seleccionaron 3 refugios (grietas) de similares características a los que utiliza normalmente *H. sanctori*, con una separación de 30-40 m, para evitar que los animales marcados en un refugio se mezclasen con los de otro refugio, colocándose 30 holoturias marcadas *in situ* y seleccionadas al azar en cada uno de ellos (N total=270). Con el fin de evaluar si existían diferencias en el

movimiento de *H. sanctori* entre hábitats, se seleccionó uno de los refugios en una zona de macroalgas, otro en una zona de blanquiazal (superficie de roca desprovista de vegetación por la acción ramoneadora de *Diadema* aff. *antillarum*) y otro en la zona de borde entre ambos hábitats. Se realizaron observaciones de los ejemplares marcados cada 5 horas, en los intervalos: 15:00-20:00 h (inicial), 20:00-01:00 h (medio) y 01:00-6:00 h (final), durante 3 días no consecutivos (4, 11 y 18 de Noviembre de 2011), con el fin de comprobar si los patrones de movimiento eran constantes en el tiempo. Mediante el uso de una pizarra, una brújula, una cinta métrica, un cronómetro y principios de trigonometría básica se calcularon las distancias parciales recorridas en los diferentes periodos de la noche, la distancia total recorrida a lo largo de toda la noche y la velocidad media de movimiento de los individuos (Tuya et al. 2004). Las distancias calculadas son menores que las reales debido a que se consideró que los ejemplares se movían en línea recta entre dos puntos sucesivos (Carpenter 1984).

Para conocer el efecto de la complejidad del sustrato sobre los patrones de movimiento y la fidelidad al refugio de *H. sanctori* se estudió la rugosidad del sustrato. Para ello se empleó el método de cinta-cadena, pero modificado a 2m (Capítulo 2. Distribución y abundancia) para tomar la distancia (D) de la cadena mediante una cinta métrica al 0,1 m más cercano. Se calculó el porcentaje de rugosidad total para cada hábitat mediante la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Rugosidad} = 100 - \left(\frac{D}{2} \times 100 \right)$$

A su vez, se calculó la rugosidad en secciones de 30° para cada refugio desde 0° a 360° con el fin de obtener la rugosidad media de todas las orientaciones y direcciones que podían tomar los ejemplares marcados.

Los distintos experimentos se realizaron en los mismos refugios y con una fase lunar similar. A pesar de no retirar los ejemplares marcados de la zona al finalizar cada experimento, debido a la dificultad para sacarlos de las grietas de las rocas, se podían identificar perfectamente los individuos que habían sido marcados en experimentos anteriores debido al estrechamiento y oscurecimiento de los números debido al proceso de cicatrización en su dorso, por lo que no existía posibilidad de re-marcaje/recaptura.

5.2.3.- Análisis de datos

Para contrastar las diferencias en tiempo de retención de marcas entre métodos, tanques y meses, se utilizó un análisis de la varianza por permutaciones de 3 factores, incluyendo: 1) "método" (factor fijo con 3 niveles correspondientes a los 3 métodos utilizados de marcaje: rascado, T-bar corto y T-bar largo); 2) "tanque" (factor aleatorio con 2 niveles); 3) "mes" (factor aleatorio con 3 niveles correspondientes a los 3 experimentos realizados). Todos los factores fueron ortogonales entre sí. Se comprobó la homogeneidad de los datos mediante el test de Levene. Al no conseguir que los datos fueran normales y las varianzas homogéneas con las distintas transformaciones probadas, se optó por bajar el nivel de significancia de 0,05 a 0,01 para reducir así el error tipo I (Underwood 1981, 1997). Se utilizó la distancia euclídea para elaborar la matriz de disimilitudes. El número de permutaciones fue de 4999. Se realizaron test a posteriori para detectar diferencias significativas entre niveles de cada factor significativo.

Para contrastar las diferencias en la velocidad media y distancia media recorrida por los ejemplares marcados en el campo, se utilizó un análisis de la varianza por permutaciones de 3 factores, incluyendo: 1) "periodo" (factor fijo con 3 niveles: 15:00-20:00, 20:00-01:00 y 01:00-06:00); 2) "hábitat" (factor fijo con 3 niveles: macroalgas, blanquizal y la zona de borde entre ambos, en adelante borde); 3) "día" (factor aleatorio con 3 niveles correspondientes a 3 días no consecutivos en los que se realizó el experimento). Todos los factores fueron ortogonales entre sí. Se comprobó la homogeneidad de los datos mediante el test de Levene y se utilizó una transformación a raíz cuadrada. Se utilizó la distancia euclídea para elaborar la matriz de disimilitudes. El número de permutaciones fue de 4999. Se realizaron test a posteriori para detectar diferencias significativas entre niveles de cada factor significativo.

Las diferencias de rugosidad de sustrato entre hábitats fueron analizadas mediante pruebas T y test de Mann-Whitney. La relación entre el número de individuos encontrados en cada uno de los sectores circundantes a los refugios y la rugosidad del sustrato en cada uno de esos sectores se comprobó mediante un test de correlación de Pearson.

5.3.- RESULTADOS

5.3.1.- Marcado de ejemplares en el laboratorio

Los distintos métodos empleados presentaron un tiempo de retención medio similar, por lo que no se detectaron diferencias significativas entre ellos (ANOVA, $F=0,55999$; $p=0,7368$; tabla 2), aunque el método de rascado fue el que estuvo más tiempo visible con $9,37 \pm 1,04$ días, seguido del T-bar largo $9,03 \pm 0,43$ días y del T-bar corto $8,77 \pm 0,69$ días (Fig. 7). Esta ausencia de diferencias fue independiente de los factores "tanque" y "mes" (ANOVA, "método" x "tanque", $F=0,5847$; $p=0,5974$; ANOVA, "método" x "mes", $F=2,4191$; $p=0,207$; Tabla 2).

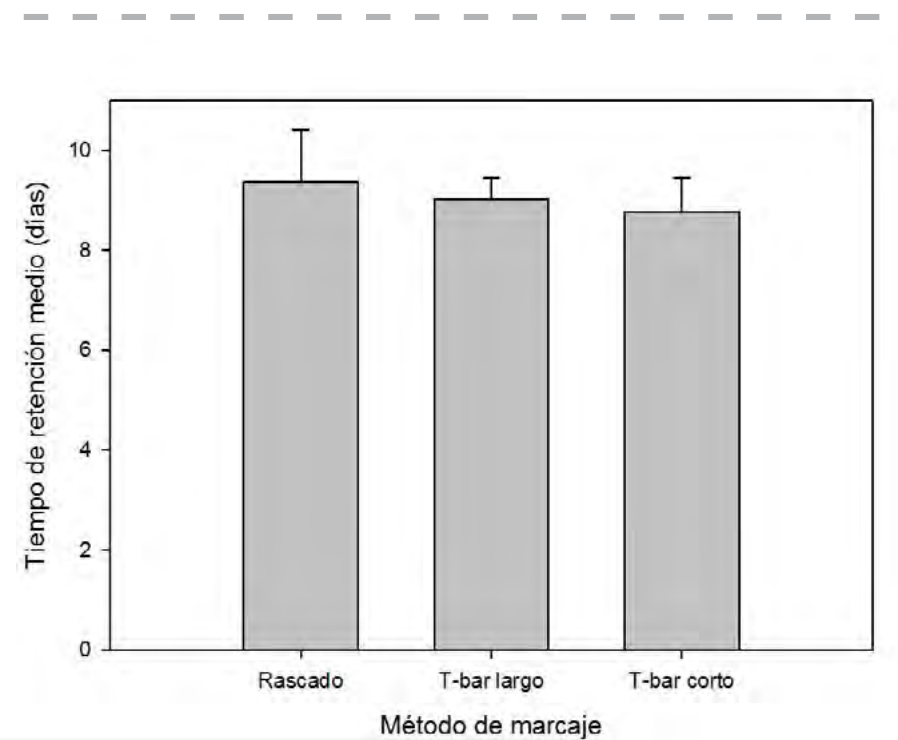


FIG. 7. TIEMPO DE RETENCIÓN MEDIO DE CADA MÉTODO DE MARCAJE. LA BARRA DE ERROR REPRESENTA LA DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LA MEDIA (SD).

El método de rascado permaneció completamente visible los primeros 7 días, mientras que tanto el T-bar corto como el T-bar largo fueron perdiendo efectividad desde el primer día. A partir del séptimo/octavo día los tres métodos fueron perdiendo efectividad, siendo el método de rascado el que más marcas visibles perdió desde el día 7 al final del experimento (Fig. 8).

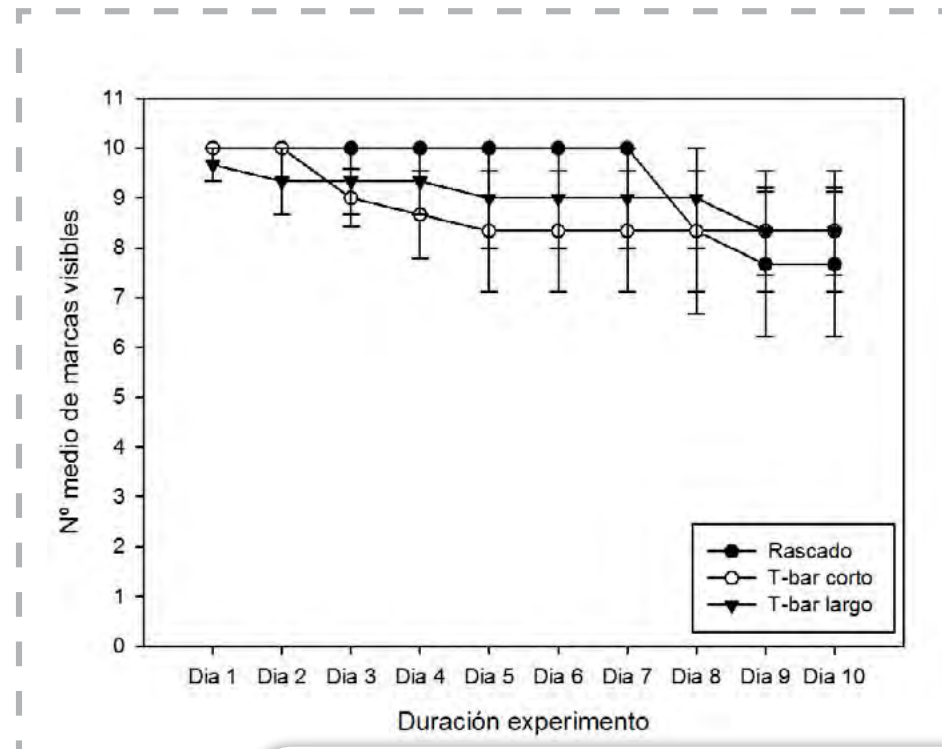


FIG. 8. EVOLUCIÓN DEL NÚMERO MEDIO DE MARCAS VISIBLES POR TRATAMIENTO. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA.

Factor	gl	Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P
Método	2	0,37453	0,18726	0,55999	0,7368
Tanque	1	0,54589	0,54589	7,0581	0,1722
Mes	2	2,2017	1,1008	14,233	0,1284
Método x Tanque	2	0,32105	0,16053	0,5847	0,5974
Método x Mes	4	2,6566	0,66415	2,4191	0,207
Tanque x Mes	2	0,15469	7,73E-02	0,28703	0,756
Método x Tanque x Mes	4	1,0982	0,27454	1,0189	0,4024
Residual	72	19,401	0,26946		

TABLA 2. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DEL MÉTODO, TANQUE Y MES SOBRE EL TIEMPO DE RETENCIÓN DE LAS MARCAS EN *H. sanctori*.

5.3.2.- Patrones de movimiento nocturno: fidelidad al refugio

El movimiento nocturno de *H. sanctori* se desarrolló entre la puesta de sol (19:00 h) y unas 2-3 horas antes del amanecer (08:00 h). De los 270 animales marcados, solamente se pudieron tomar datos a lo largo de toda la noche de 52 individuos. El resto de individuos fueron encontrados solamente en 1 o 2 ocasiones a lo largo de la noche, y no siempre en periodos sucesivos, sin posibilidad de conocer el movimiento total de los individuos. Para el análisis de datos, se utilizó la unidad mínima para cada tratamiento que fue de n=5, total de individuos N=45.

5.3.2.1.- Distancia recorrida

La distancia media total recorrida a lo largo de una noche completa estuvo comprendida entre 1,86 y 21,47 m, con una media de $11,12 \pm 4,24\text{m}$ ($n=45$). Se detectaron diferencias significativas en las distancias medias recorridas por los individuos marcados entre periodos horarios (ANOVA, "periodo", $F=48,043$; $p=0,01$; Tabla 3), presentando unos valores superiores en el periodo final de la noche (1:00-6:00) que en los periodos 15:00-20:00 (inicial) y 20:00-1:00 (medio) (Fig. 9; test a pares, Inicial-Medio, $t=4,6476$; $p=0,1018$; Inicial-Final, $t=9,8365$; $p=0,0996$ y Medio-Final, $t=4,909$; $p=0,0962$). Dichas diferencias fueron independientes del hábitat (Fig. 9; ANOVA, "periodo" x "hábitat", $F=1,1129$; $p=0,4168$; Tabla 3).

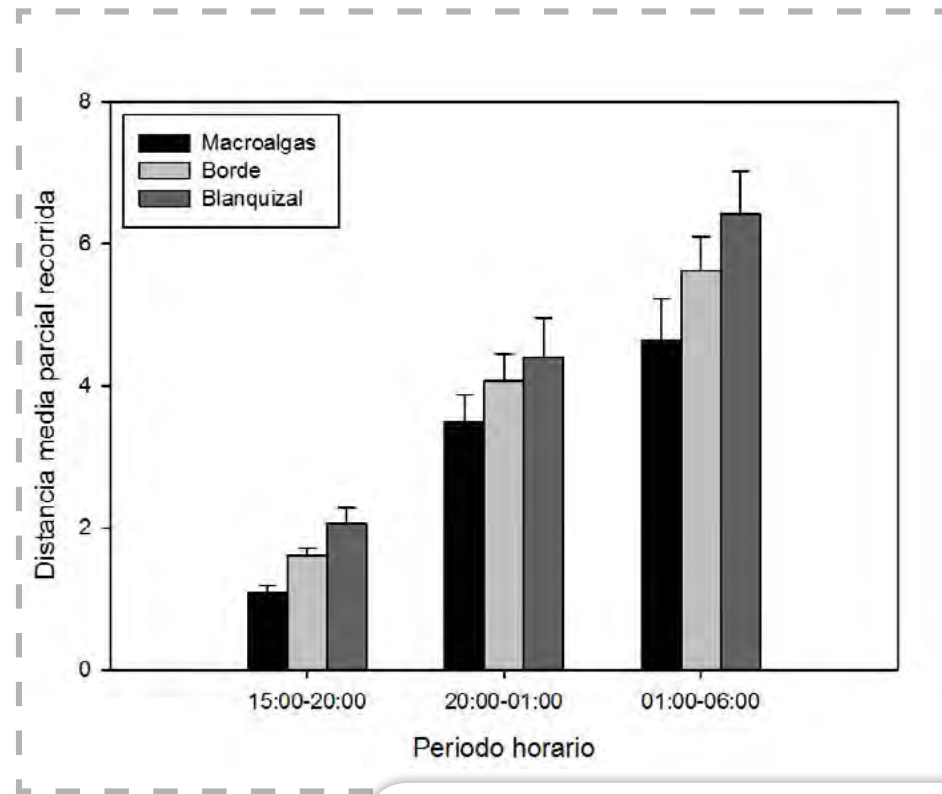


FIG. 9. DISTANCIA MEDIA RECORRIDA POR *H. sanctori* EN LOS DISTINTOS PERIODOS HORARIOS ESTUDIADOS. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA (N=45).

Factor	gl	Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P	Dif.
Periodo	2	2689,9	1345	48,043	0,01	Fin>Med>Ini
Hábitat	2	224,38	112,19	2,9875	0,1756	
Día	2	153,65	76,824	4,2795	0,0144	
Periodo x Hábitat	4	20,592	5,1481	1,1129	0,4168	
Periodo x Día	4	111,98	27,995	1,5595	0,1916	
Hábitat x Día	4	150,21	37,554	2,0919	0,0866	
Periodo x Hábitat x Día	8	37,008	4,6259	0,25769	0,975	
Residual	108	1938,8	17,952			

TABLA 3. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DEL PERIODO HORARIO, HÁBITAT Y DÍA SOBRE LA DISTANCIA MEDIA PARCIAL RECORRIDA POR *H. sanctori*.

5.3.2.2.- Velocidades

La velocidad media de los individuos marcados estuvo comprendida entre 14,41 y 194,16 cm h^{-1} con una media total de $98,87 \pm 36,50\text{cm h}^{-1}$ ($n=45$). Se detectaron diferencias significativas de las velocidades medias recorridas por *H. sanctori* entre periodos horarios (ANOVA, "periodo", $F=32,726$; $p=0,009$; Tabla 4), siendo el periodo final de la noche (1:00-6:00) el que presentó las velocidades mayores, seguido del periodo inicial (15:00-20:00) y por último, el periodo medio (20:00-01:00) (Fig. 10; Test a pares, Inicial-Medio, $t=12,409$; $p=0,1058$; Inicial-Final, $t=3,7488$; $p=0,1316$; Medio-Final, $t=7,1433$; $p=0,102$; Tabla 4). Estas diferencias fueron independientes del hábitat (Fig. 10; ANOVA, "periodo" x "hábitat", $F=1,3335$; $p=0,3308$; Tabla 4).

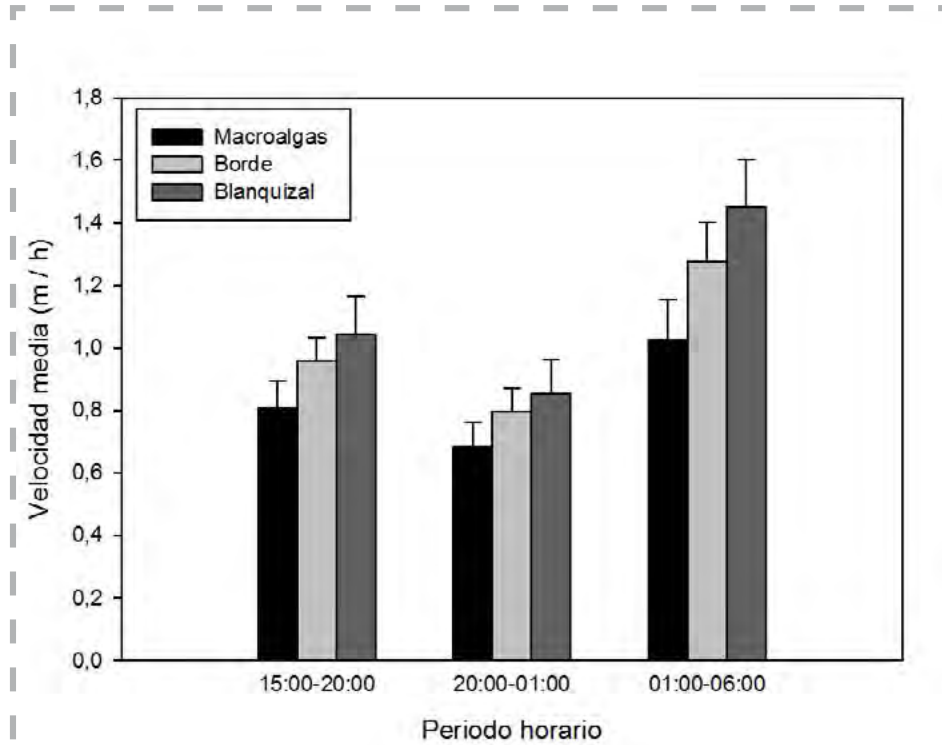


FIG. 10. VELOCIDAD MEDIA DE *H. sanctori* EN LOS DISTINTOS PERIODOS HORARIOS Y HÁBITATS ESTUDIADOS. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA (N=45).

Factor	gl	Sum. Cuad.	Cuad. Med.	F	P	Dif.
Periodo	2	123,56	61,781	32,726	0,009	Fin>Ini>Med
Hábitat	2	36,291	18,146	2,0844	0,2446	
Día	2	108,29	54,147	11,869	0,0002	
Periodo x Hábitat	4	5,1475	1,2869	1,3335	0,3308	
Periodo x Día	4	7,5514	1,8878	0,41383	0,7892	
Hábitat x Día	4	34,821	8,7053	1,9082	0,1182	
Periodo x Hábitat x Día	8	7,7201	0,96502	0,21154	0,989	
Residual	108	492,69	4,5619			

TABLA 4. RESULTADOS ANOVA CONTRASTANDO EL EFECTO DEL PERIODO HORARIO, HÁBITAT Y DÍA SOBRE LA VELOCIDAD MEDIA DE *H. sanctori*.

5.3.2.3.- Fidelidad por el refugio

A lo largo del estudio no se observó un comportamiento claro de fidelidad por un refugio determinado; los animales, en general, no volvieron al mismo refugio donde fueron marcados (Fig. 11). Los movimientos en el hábitat de macroalgas fueron más direccionales, con rumbos NE o SO, que en la zona de borde y especialmente en blanquizal, donde los movimientos fueron más azarosos y no siguieron un rumbo determinado (Fig. 11).

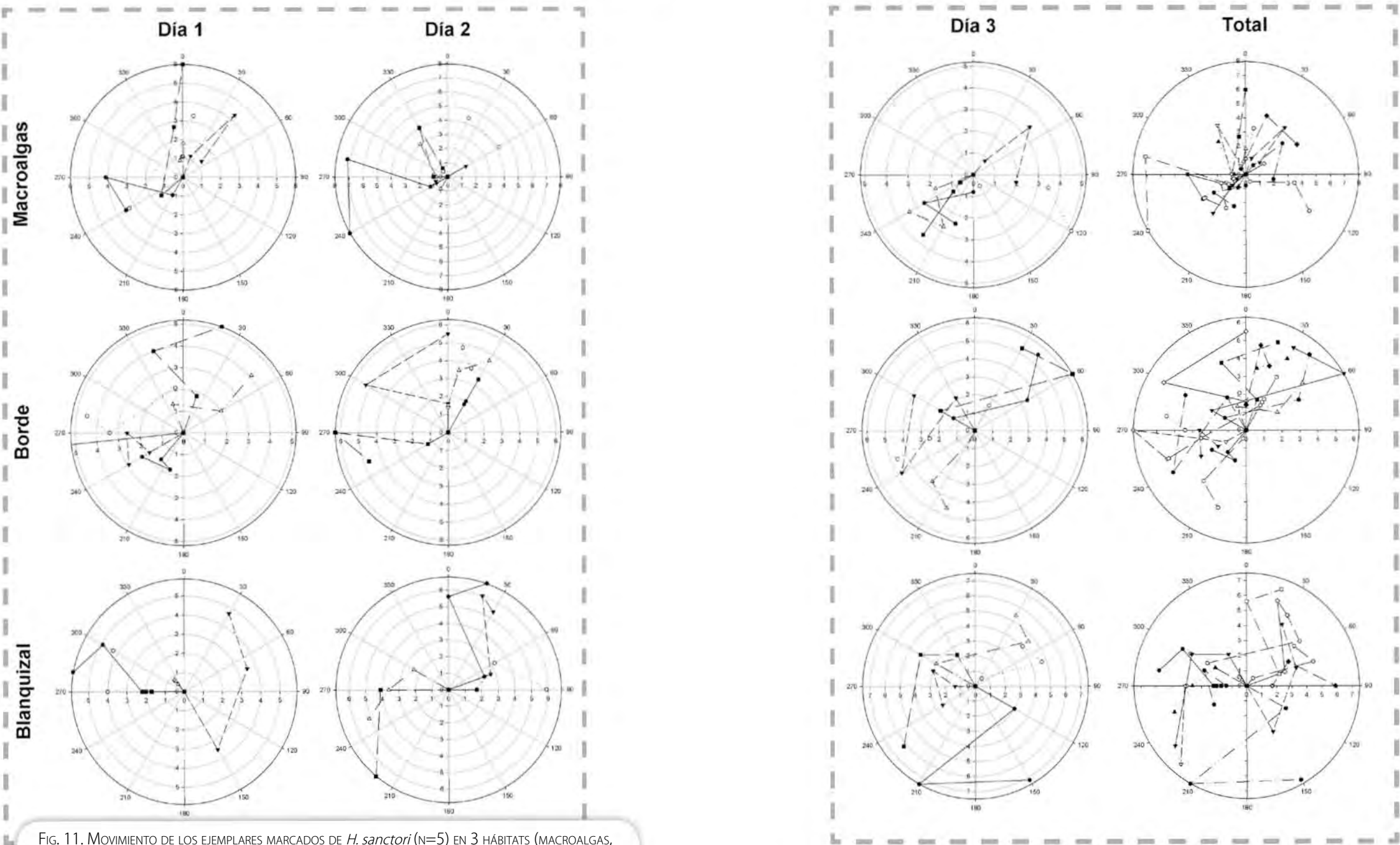


FIG. 11. MOVIMIENTO DE LOS EJEMPLARES MARCADOS DE *H. sanctori* (n=5) EN 3 HÁBITATS (MACROALGAS, BORDE Y BLANQUIZAL; LÍNEAS) Y DURANTE LOS 3 ENSAYOS REALIZADOS (COLUMNAS). EN LA COLUMNA DE LA DERECHA SE REPRESENTAN LOS MOVIMIENTOS DE TODOS LOS INDIVIDUOS EN CADA HÁBITAT (n=15), ASÍ COMO EL PORCENTAJE DE RUGOSIDAD DEL SUSTRATO (LÍNEA NEGRA GRUESA). LAS DISTANCIAS ESTÁN REPRESENTADAS EN METROS Y LOS ÁNGULOS EN GRADOS.

A pesar de este patrón general, en el hábitat de macroalgas sí que parece haber un pequeño comportamiento de fidelidad al refugio, ya que 4 individuos marcados (8,89% del total de animales seguidos a lo largo de toda la noche; n=45; y 26,67% de los seguidos en ese hábitat; n=15) realizaron un movimiento circular durante la noche y volvieron a las inmediaciones del refugio donde fueron marcadas (aproximadamente 1 m de distancia; Fig. 12). En el hábitat de blanquizal, hubo un solo individuo que al finalizar la noche apareció cerca del refugio de marcaje, pero este ejemplar no se movió apenas durante el experimento, probablemente debido a la manipulación durante el proceso de marcaje.

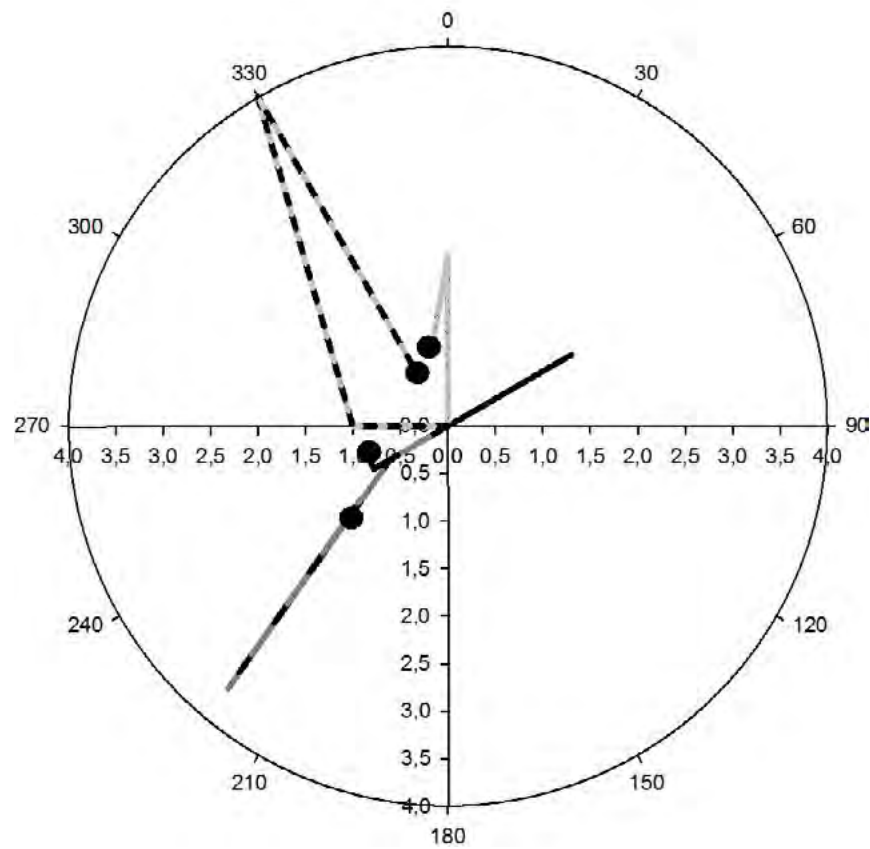


FIG. 12. MOVIMIENTO DE 4 EJEMPLARES DE *H. sanctori* MARCADOS EN EL HÁBITAT DE MACROALGAS QUE PRESENTARON AFINIDAD POR EL REFUGIO. LOS CÍRCULOS NEGROS REPRESENTAN LA POSICIÓN DE LOS ANIMALES EN EL ÚLTIMO PERIODO HORARIO MUESTREADO (01:00-06:00). LAS DISTANCIAS ESTÁN REPRESENTADAS EN METROS Y LOS ÁNGULOS EN GRADOS.

A lo largo de los diferentes experimentos realizados, se recogieron datos de individuos recapturados relativamente cerca de los refugios donde fueron marcados en experimentos anteriores, mostrando cierta fidelidad a zonas o áreas determinadas, si bien no a refugios determinados. En el segundo día de experimento se recapturaron un total de 31 animales (pertenecientes al primer día de experimento) y 33 en el tercer día (pertenecientes al primer y segundo día de experimento). El hábitat donde más animales marcados se encontraron fue en macroalgas con 33 animales marcados, seguido de la zona de borde con 21 y por último en blanquizal fue el hábitat donde menos animales se encontraron con tan solo 10 animales (Fig. 13). Con respecto al periodo horario, las recapturas se realizaron principalmente en la fase inicial (15:00-20:00) y media (20:00-01:00). En la fase final de la noche (01:00-06:00), tan solo se recapturaron animales en el hábitat de macroalgas (Fig. 13).

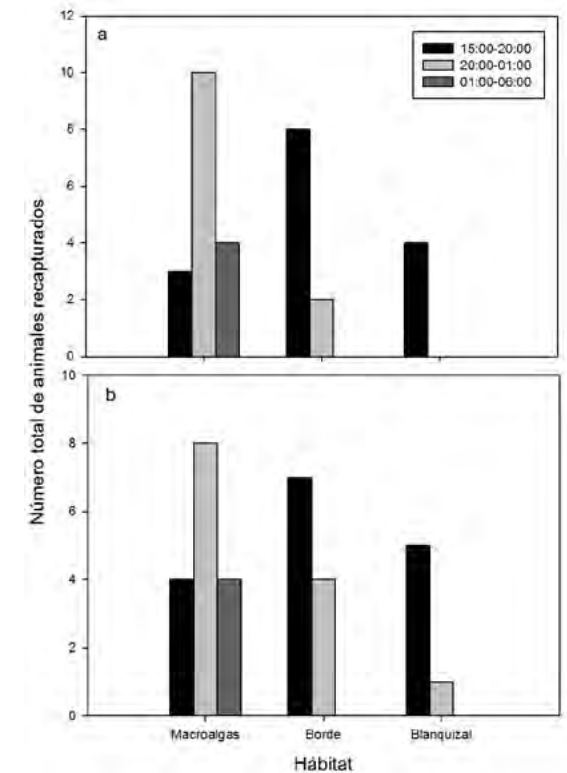


FIG. 13. NÚMERO DE ANIMALES RECAPTURADOS EN EL SEGUNDO (A) Y TERCER (B) DÍA DE EXPERIMENTO REALIZADOS POR PERIODO HORARIO Y HÁBITAT.

5.3.2.4.- Rugosidad y complejidad del sustrato: efecto sobre el desplazamiento y la fidelidad al refugio

El hábitat que presentó el porcentaje de rugosidad más alto fue blanquizal, con valores comprendidos entre 14,5 y 50%, y un valor medio de 32,5%. La zona de borde presentó valores similares a blanquizal, con rugosidades comprendidas entre 12 y 45%, y una rugosidad media del 31,54%. El hábitat de macroalgas presentó las rugosidades más bajas, con mínimos de 10,5% y máximos de 34,5%, con una rugosidad media de 20,58% (Fig. 14). No se detectaron diferencias significativas entre las rugosidades de blanquizal y zona de borde (T-test; $t=-0,222$; $p=0,826$), pero sí entre el hábitat de blanquizal y el de macroalgas (T-test; $t=-3,407$; $p=0,002$) y entre la zona de borde y macroalgas (Mann-Whitney Test; $U=38,5$; $p=0,020$).

El número total de individuos registrados a lo largo de los 3 experimentos, en cada uno de los 12 sectores circundantes a cada refugio estuvo relacionado positivamente, pero no significativamente, con la rugosidad del sector (Test de correlación de Pearson; "Macroalgas", $r_s=0,402$; $p=0,195$; "Borde", $r_s=0,416$; $p=0,179$; "Blanquizal", $r_s=0,335$; $p=0,286$; Fig. 15). Sin embargo, los individuos que presentaron fidelidad al refugio en el hábitat de macroalgas presentaron una relación positiva y significativa con la rugosidad del sustrato (Test correlación Pearson; $r_s=0,809$; $p=0,001$ Fig. 16).

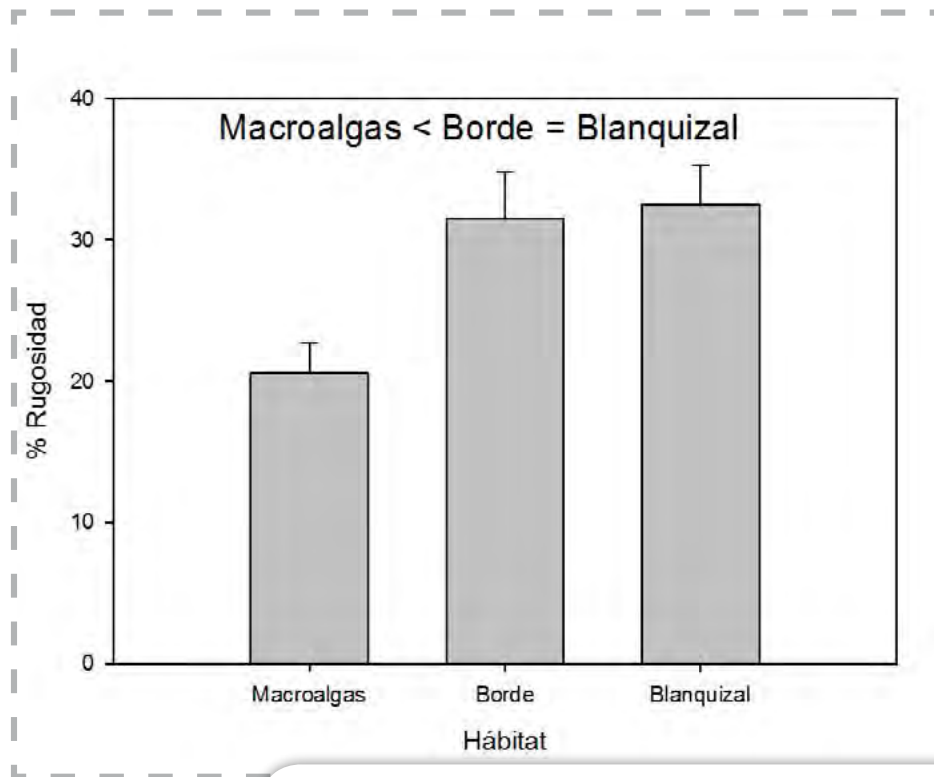


FIG. 14. PORCENTAJE DE RUGOSIDAD EN LOS DIFERENTES HÁBITATS ANALIZADOS. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA. EN LA PARTE SUPERIOR SE REPRESENTAN LOS RESULTADOS DE LAS PRUEBAS A POSTERIORI.

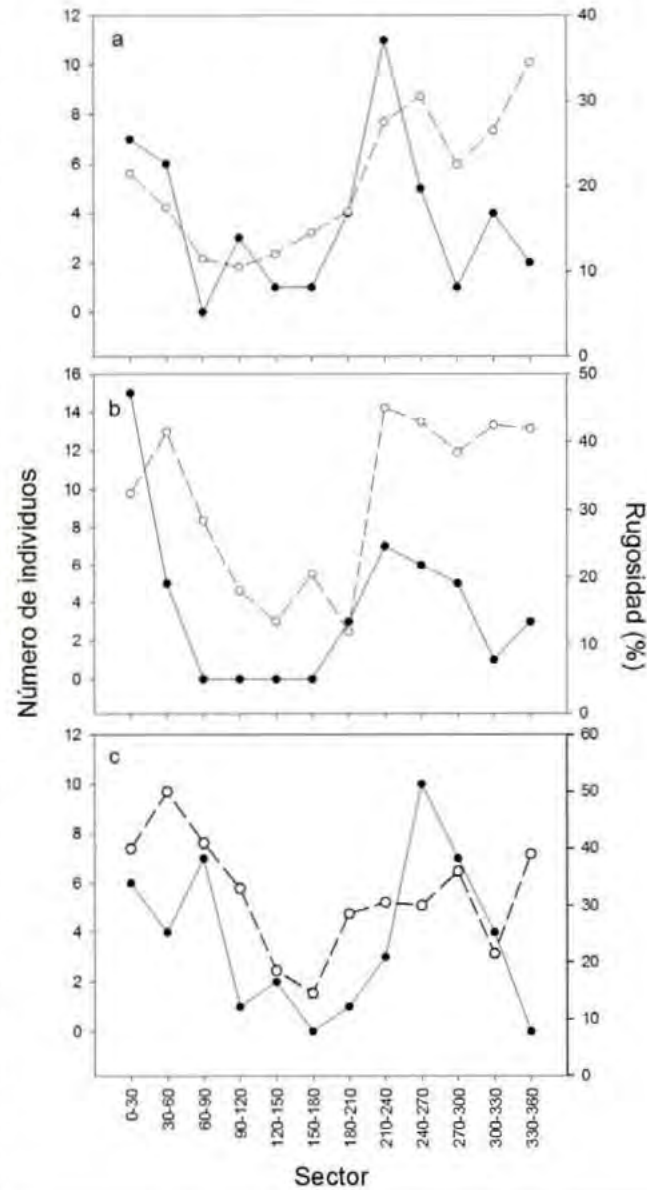


FIG. 15. RELACIÓN ENTRE EL NÚMERO DE INDIVIDUOS REGISTRADOS, A LO LARGO DE LOS 3 EXPERIMENTOS REALIZADOS, EN CADA UNO DE LOS 12 SECTORES CIRCUNDANTES AL REFUGIO DE MACROALGAS (A), BORDE (B) Y BLANQUIZAL (C) Y LA RUGOSIDAD DEL SUSTRATO. LA LÍNEA SÓLIDA CON PUNTOS NEGROS REPRESENTA EL NÚMERO DE INDIVIDUOS Y LA DISCONTINUA CON PUNTOS BLANCOS LA RUGOSIDAD.

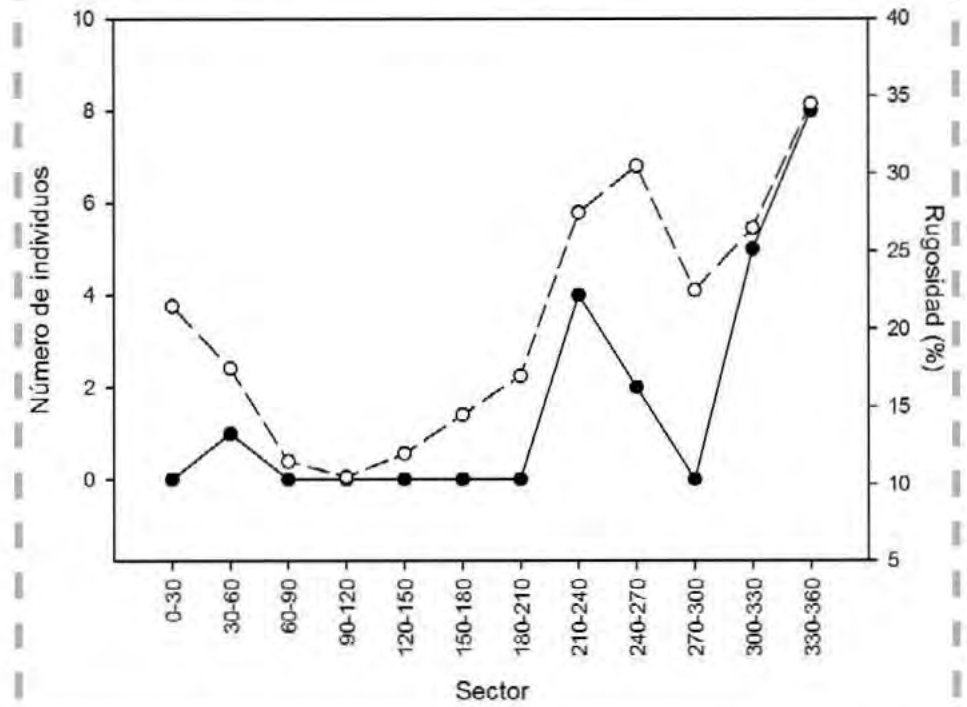


FIG. 16. NÚMERO DE INDIVIDUOS QUE PRESENTARON FIDELIDAD AL REFUGIO EN CADA UNO DE LOS 12 SECTORES CIRCUNDANTES AL REFUGIO DE MACROALGAS EN FUNCIÓN DE LA RUGOSIDAD DEL SUSTRATO. LA LÍNEA SÓLIDA CON PUNTOS NEGROS REPRESENTA EL NÚMERO DE INDIVIDUOS Y LA DISCONTINUA CON PUNTOS BLANCOS LA RUGOSIDAD.

► 5.4.- DISCUSIÓN

5.4.1.- Marcaje de ejemplares en laboratorio

Los resultados nos indican que los tres métodos de marcaje utilizados en laboratorio poseen una efectividad muy similar para estudios a corto plazo. El método de rascado, por su parte, aunque es el que presenta una mayor retención media de marcas, posee ciertas limitaciones. Cuando se aplicó a individuos cuyas espículas blancas ocupaban la práctica totalidad del tegumento del animal y les daban una apariencia casi blanca, las marcas realizadas eran poco visibles. En individuos muy pequeños (<10cm) tuvo una efectividad a muy corto plazo, debido probablemente a la alta capacidad para cicatrizar que poseen las holoturias a esta corta edad. Éste método, además, no parece ser efectivo para estudios con una duración superior a 7 días, ya que el tegumento cicatriza y la marca deja de ser visible rápidamente. Las limitaciones que presenta el método de rascado en individuos muy pequeños o muy blancos, no sería un problema a la hora de llevar a cabo un estudio de comportamiento de *H. sanctori*, ya que en las poblaciones del medio natural, solamente un 20% de individuos presenta una coloración blanca (con más de un 50% de su cuerpo cubierto con espículas blancas (Capítulo 2. Distribución y abundancia). Además, el carácter marcadamente críptico de los juveniles (<10 cm) hace muy complicado su marcaje, localización y estudio de sus patrones de movimiento.

El método de rascado ha sido probado en otras especies con éxito, como *Holothuria fuscogilva* en Maldivas (Reichenbach 1999), *Holothuria scabra* en las Islas Salomón (Mercier et al. 2000) u *Holothuria whitmaei* en Australia (Shiell 2006), y resulta muy adecuado para estudios de comportamiento, ya que el individuo, una vez marcado, no presenta cambios de conducta como consecuencia de la marca realizada (Shiell 2006). El rascado realizado en el tegumento tarda muy pocos días en cicatrizar, por lo que es muy poco agresivo.

Por el contrario, las marcas tipo T-bar, aunque pueden parecer menos agresivas para el animal a primera vista, y si no se colocan adecuadamente, pueden causar profundas heridas, ulceraciones, y como consecuencia la pérdida de la marca y el comportamiento anómalo del animal al intentar deshacerse de la marca (Shiell 2006). En nuestro estudio, las marcas T-bar largas, al ser más flexibles

que las T-bar cortas, se engancharon menos y se mantuvieron relativamente constantes a lo largo de la duración del experimento.

Por tanto, para estudios a corto plazo de comportamiento de *H. sanctori* de menos de 7 días recomendamos el uso de método de rascado, mientras que la marca tipo T-bar larga/corta puede resultar más útil para estudios a medio-largo plazo de marcaje-recaptura.

Todos estos resultados fueron probados únicamente con la especie *H. sanctori*, pero es probable que sean válidos para otras especies de holoturias presentes en el Archipiélago Canario como *Holothuria mammata* y *Holothuria arguinensis*, al igual que para muchas otras del orden Aspidochirotida con características similares.

5.4.2.- Estudio de patrones de movimiento nocturno: fidelidad al refugio

5.4.2.1.- Distancias y velocidades

Las distancias totales recorridas por *H. sanctori* a lo largo de una noche completa (12 horas aproximadamente) estuvieron comprendidas entre 1,86 m y 21,47 m, con una media de $11,12 \pm 4,24$ m, valores muy superiores a los registrados por Pérez-Ruzafa y Marcos (1987) para *H. sanctori* en la isla de Tenerife, los cuales registraron desplazamientos de aproximadamente 1 m, si bien la falta de marcaje de los individuos en este estudio para su seguimiento hace que estos resultados no sean muy fiables. Las distancias registradas son también muy superiores a otras especies como *A. mauritiana*, donde la distancia total recorrida en 24 horas fue de 3,02 m (Graham y Battaglione 2004) o *P. californicus* con 3,93 m (Da Silva et al. 1986). Las velocidades de *H. sanctori* en este estudio estuvieron comprendidas entre 0,14 y 1,94 m h⁻¹, sensiblemente mayores que otras registradas en otras especies, como por ejemplo *A. mauritiana*, con valores comprendidos entre 0,04 y 0,21 m h⁻¹ (Graham y Battaglione 2004), *H. mexicana*, con velocidades de 0,08 a 0,40 m h⁻¹ o *Isostichopus badionotus*, con valores de 0,04 a 0,4 m h⁻¹ (Hammond 1982), pero inferiores respecto a las velocidades registradas por para *A. echinites* (9 m h⁻¹) (Wiedemeyer 1994).

Hay que tener en cuenta que, tanto las velocidades como las distancias obtenidas en este estudio, pueden ser ligeramente superiores a los valores normales en la naturaleza debido a que las holoturias pueden desarrollar un comportamiento de "escape" con niveles de actividad mayores durante los procesos de manipulación, marcaje y traslado de animales a lugares no habituales o desconocidos, tal y como se observó en otras especies (p.e. *H. atra*, Yamanouti 1939; *Theleonata annanas* y *H. whitmaei*, Conand 1991) o en respuesta al ataque de depredadores (Mauzey *et al.* 1968; Kropp 1982). En nuestro caso, al haber utilizado una técnica de marcaje *in situ*, redujimos el error que pudiera derivarse del traslado de ejemplares desde el sitio de marcaje al sitio del experimento, al ser ambos el mismo, y los ejemplares sólo se vieron afectados por la manipulación durante el marcaje.

5.4.2.2.- Fidelidad al refugio

El movimiento de *H. sanctori* comenzó al atardecer, cuando el sol se puso, en nuestro estudio entre las 18:00 h y las 19:00 h, hecho que coincide con las observaciones de Pérez-Ruzafa y Marcos (1987) en Tenerife, donde establecen que los individuos comienzan a salir de su refugio a las 20:00 h. La diferencia horaria entre uno y otro estudio se debe únicamente a diferencias en la hora de puesta de sol, al haberse realizado nuestro estudio en noviembre y el de Pérez-Ruzafa y Marcos (1987) en abril. En general, las velocidades fueron más altas en los tramos inicial (15:00-20:00) y final (01:00-06:00) de la noche, que en el periodo intermedio (20:00-01:00). Esto puede ser debido a que al anochecer, las holoturias salen rápidamente en busca de un parche adecuado de comida y una vez que lo encuentran permanecen en las inmediaciones del mismo sin moverse apenas. Este comportamiento coincide con las observaciones de Pérez-Ruzafa y Marcos (1987), que observaron que es a la 01:00 h cuando se detectan mayor cantidad de animales. En el momento que comenzó a amanecer, o la luna salía, observamos como *H. sanctori* buscaba rápidamente un refugio cercano donde esconderse, coincidiendo de nuevo con Pérez-Ruzafa y Marcos (1987), los cuales a partir de esa hora, comenzaron a registrar un menor número de animales. Esta "desaparición" paulatina de ejemplares coincide con las observaciones de nuestro estudio, siendo el último periodo de la noche (01:00-06:00), en el que se registraron las velocidades más altas, que es cuando *H. sanctori* aprovecha para buscar refugio ante la cercana salida del sol. Este movimiento nocturno contrasta con otras especies, como *A.*

mauritiana (Graham y Battaglene 2004), que presenta patrones de velocidad a lo largo de la noche completamente opuestos, moviéndose más rápido en el periodo central de la noche (20:00-23:00) que en los periodos marginales. Este comportamiento también se da en otras especies de equinodermos en Canarias, como *Diadema aff. antillarum* (Tuya *et al.* 2004).

En nuestro estudio, no hemos detectado una fidelidad clara por un refugio determinado, ya que tan solo un 8,89% del total de animales seguidos a lo largo de toda la noche (n=45) y un 26,67% de los seguidos en el hábitat de macroalgas (n=15) presentaron una cierta afinidad por el refugio en el que fueron marcados. El único individuo que permaneció prácticamente inmóvil en el refugio de blanquial lo achacamos al estrés durante el proceso de manipulación para el marcaje. Este comportamiento es similar al de *A. mauritiana* (Graham y Battaglene 2004), o al de *Parastichopus californicus* (Da Silva 1986), que tras alimentarse, buscan el refugio más cercano posible a donde se encuentren, sin importar no quedar completamente ocultos y con alguna una parte de su cuerpo expuesta. Existen autores, como Hammond (1982), que realizaron experimentos con resultados opuestos al nuestro, demostrando que sí que existía fidelidad al refugio en holoturias, con una vuelta al refugio de marcaje de un 68% en *H. tomasi* y un 72% en *A. agassizi*, si bien Hammond achaca los resultados obtenidos principalmente a la poca disponibilidad de refugios en la zona seleccionada. El estudio posterior de Da Silva (1986), demuestra que en zonas con abundantes refugios, *Parastichopus californicus*, no vuelve al refugio de marcaje inicial.

El movimiento y orientación de las holoturias en los hábitats de blanquial y zona de borde está relacionado positivamente con la rugosidad, si bien las direcciones tomadas por los ejemplares fueron bastante aleatorias, movimiento típico de zonas con distribución homogénea de la comida (Mercier 2000), mientras que en macroalgas las direcciones predominantes fueron NE y SO. Estos rumbos predominantes parecen seguir más la propia orografía del sustrato, con grietas paralelas a costa en dirección SO-NE, que a otras razones ambientales, es decir, siguen la dirección de mayor rugosidad y por tanto complejidad estructural. No se detectaron movimientos direccionales hacia zonas más someras o profundas a lo largo de la noche en ninguno de los 3 hábitats analizados, como ocurre en algunas especies; por ejemplo, *A. mauritiana* tiene "preferencia" por los desplazamientos hacia zonas más someras del arrecife (Conand 1991).

Uno de los factores que parece estar afectando la actividad de *H. sanctori* es la cantidad de luz existente en el entorno, ya que salían de sus refugios justo al ponerse el sol, pero se ocultaban al salir la luna, por ejemplo, 3 o 4 horas antes de que saliese el sol. Este comportamiento foto-fóbico es común en otras especies de holoturoideos, al igual que en otros muchos equinodermos como erizos o estrellas de mar. El comportamiento de *H. sanctori* de precipitar su huida hacia un refugio ante una intensidad de luz relativamente baja se da en otras especies de holoturias (Hammond 1982) y parece responder a un vestigio de técnicas anti-depredación, que sigue estando latente (Bakus 1968, 1974; Hobson 1974), a pesar de no tener las holoturias en la actualidad depredadores específicos en Canarias (Capítulo 2 Distribución y abundancia).

5.4.2.3.- Rugosidad y complejidad del sustrato: efecto sobre el desplazamiento y la fidelidad al refugio

A lo largo del estudio, la baja fidelidad al refugio la atribuimos a la gran disponibilidad del mismo en toda la zona de estudio. Esta complejidad del sustrato es la que también nos dificultó enormemente el seguimiento de los individuos marcados y por eso tan solo pudimos obtener datos de 45 de los 270 ejemplares marcados durante una noche completa. Al tener diferentes rugosidades los hábitats estudiados, se detectaron diferencias en el movimiento en cada uno de ellos. Los hábitats de blanquiazal y zona de borde, al ser los que presentan rugosidades mayores, son los que constan de más refugios potencialmente habitables, por lo que las holoturias no tienen por qué volver al mismo refugio. Este hecho, unido a la mayor disponibilidad de MOP comparado con el hábitat de macroalgas (capítulo 4. alimentación), hace que las holoturias puedan moverse libremente por la zona de blanquiazal y de borde, ya que disponen de alimento y refugio. En cambio, en el hábitat de macroalgas, al tener menor rugosidad que blanquiazal y zona de borde, las holoturias se desplazan distancias menores por la falta de refugios óptimos. Es por ello, que los únicos animales que regresaron al refugio donde fueron marcados a lo largo de todo el estudio fueron en el hábitat de macroalgas.

A pesar de que los ejemplares de *H. sanctori* que presentaron fidelidad al refugio fueron escasos y restringidos a la zona de macroalgas, durante los siguientes experimentos llevados a cabo en diferentes días, se pudo observar como las

recapturas más altas se produjeron en macroalgas, lo que se viene a confirmar el hecho de que las holoturias pueden presentar una cierta afinidad o fidelidad por una zona determinada, y no tanto a un refugio específico, tal y como describe Hammond (1982) para *H. mexicanum* e *I. badianotus* en Jamaica, donde tras estudiar su movimiento durante 10 días seguidos detecta un movimiento direccional y no aleatorio, incluso indica que *I. badianotus* se mueve siempre en la misma zona. Hammond (1982) achaca este movimiento direccional a la escasa cantidad de refugios y a la distribución parcheada del alimento. Estas observaciones de Hammond (1982) coinciden con el comportamiento de *H. sanctori*, haciendo que la escasez de refugio disponible en la zona fuerce la fidelidad al refugio.

► 5.5.- CONCLUSIONES

- El método de marcaje de raspado es eficaz para estudios de comportamiento de adultos de *H. sanctori* a corto plazo.
- El método de marcaje de T-bar parece más eficaz para estudios a medio y largo plazo que para estudios de comportamiento a corto plazo.
- El movimiento circadiano de *H. sanctori* es mayor en los periodos marginales de la noche que en el periodo central.
- No existen diferencias en las velocidades y distancias recorridas por *H. sanctori* entre hábitats durante su periplo nocturno.
- *H. sanctori* no presenta fidelidad al refugio o "homing behaviour" en los hábitats de blanquiazal y zona de borde, donde la rugosidad del sustrato es alta, pero sí fidelidad a un área determinada en el hábitat de macroalgas, donde la rugosidad es más baja, y por tanto la disponibilidad de refugio, es menor.

► 5.6.- BIBLIOGRAFÍA

Bakus JG (1968). Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians. *Marine Biology* 2:23–32.

Bakus JG (1973). The biology and ecology of tropical holothurians. In: OA Jones y R Edeans (eds.) *Biology and Geology of Coral Reefs Vol. II*, Academic Press, New York, pp. 326–367.

Bakus JG (1974). Toxicity in holothurians: a geographical pattern. *Biotropica* 6: 229-236.

Berger DK, Butler IV MJ (2001). Octopuses influence den selection by juvenile Caribbean spiny lobster. *Marine and Freshwater Research* 52 (8): 1049-1053.

Carpenter RC (1984) Predator and population density control of homing behaviour in the Caribbean equinoid *Diadema antillarum*. *Mar Biol* 82:101–108.

Clemente S, Hernández JC, Brito A (2007). An external tagging technique for the long-spined sea urchin *Diadema aff. antillarum* J. Mar. Biol. Ass. U. K., 87: 5334/ 1-3.

Conand C (1983). Methods of studying growth in holothurians (beche-de-mer), and preliminary results from a beche-de-mer tagging experiment in New Caledonia. *Fisheries Newsletter* 26, July-September.

Conand C (1991). Long-term movements and mortality of some tropical sea cucumbers monitored by tagging and recapture. 169–175. In: Yanagisawa, Yasumasu, Oguro, Suzuki y Motokawa (eds). *Biology of Echinodermata*. Balkema, Rotterdam.

Conand C (2004). Present status of world sea cucumber resources and utilization: an international overview. Pp. 13-24. In: Lovatelli A, Conand C, Purcell S, Uthicke S, Hamel J-F y Mercier A (eds). *Advances in Sea Cucumber Aquaculture and Management*. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper No. 463: 425 p.

Courtney AJ, Cosgrove MG, Die DJ (2001). Population dynamics of Scyllarid lobsters of the genus *Thenus* spp. on the Queensland (Australia) east coast: I. Assessing the effects of tagging. *Fisheries Research* 53 (3): 251-261.

Da Silva J, Cameron JL, Frankboner PV (1986). Movement and orientation patterns in the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Mar. Behav. Physiol.* 12: 133-147.

Entrambasaguas L (2008) Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. PhD Thesis. Universidad de Murcia. 301 pp.

Espino F, Boyra A, Tuya F, Haroun R (2006). Guía visual de especies marinas de Canarias. Editorial Oceanográfica.

Graham JCH, Battaglione SC (2004). Periodic movement and sheltering behaviour of *Actinopyga mauritiana* (Holothuroidea: Aspidochirotidae) in Solomon Islands SPC Beche-de-mer Information Bulletin #19: 23-31.

Hammond LS (1982). Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 32, 549-571.

Hobson ES (1972). Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fish. Bull. U.S.* 70: 715-740.

Hulbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol Monogr* 54:187-211.

Kirshenbaum S, Feindel S, Chen Y (2006). A study of tagging methods for the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the waters off Maine. *Fish. Bull.* 104:299-302 (2006).

Kropp R (1982). Response of five holothurian species to attacks by a predatory gastropod, *Tonnaperdix*. *Pacific Sci.* 36:445-452.

Lokani P (1992). First Results of an Internal Tag Retention Experiment on Sea cucumber. SPC Beche-de-Mer Information Bulletin, 4: 9-12.

Mauzey K, Birkeland C, Dayton PK. (1968). Feeding behaviour of asteroids and escape responses of their prey in the Puget Sound region. *Ecology* 49:603-619.
Mercier A, Battaglione SC, Hamel J-F (2000a). Periodic movement, recruitment and size related distribution of the sea cucumber *Holothuria scabra* in the Solomon Islands. *Marine Biology* 440: 81-100.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. Tesis de Licenciatura ULL. La Laguna, Tenerife.

Pérez-Ruzafa A, Marcos C (1987). Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. *Anales de Biología* 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.

Primavera JH, Caballero RM (1992). Effect of streamer tags on survival and growth of juvenile tiger prawns, *Penaeus monodon*, under laboratory conditions. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43 (4): 737-743.

Purcell SW, Blockmans BF, Nash WJ (2006). Efficacy of chemical markers and physical tags for large-scale release of an exploited holothurian. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 334: 283-293.

Reichenbach N (1999). Ecology and fishery biology of *Holothuria fuscofilva* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Maldives, Indian Ocean. *Bulletin of Marine Science* 64:103-113.

Richmond R y Martínez PC (1993). Sea cucumber fisheries in the Galápagos islands: Biological aspects, impacts and concerns. Submitted to the World Conservation Union (IUCN). Informe Técnico.

Shiell GR (2006). Effect of invasive tagging on the activity of *Holothuria whitmaei* [Echinodermata: Holothuroidea]: A suitable mark-recapture method for short-term field studies of holothurian behaviour. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* June 2006, 39(2): 153-162.

Stewart B (1993). Evidence for a marked decline of beche-de-mer populations in the Suva and Beqa areas of Fiji, and a preliminary description of a method of identifying beche-de-mer individuals based on characteristic body wrinkles.

University of the South Pacific. Marine Studies Technical Report No.1/93. University of Otago, New Zealand.

Tuya F, Martín JA, Luque A (2004). Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean). *Helgol. Mar. Res.* 58: 26-31.

Underwood AJ (1981). Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 513-605.

Underwood (AJ) (1997). *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press, Cambridge.

Uthicke S, Benzie JAH (2002). A genetic fingerprint recapture technique for measuring growth in "unmarkable" invertebrates: negative growth in commercially fished holothurians (*Holothuria nobilis*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 241: 221-226.

Uthicke S, Welch D, Benzie JAH (2004). Slow growth and lack of recovery in overfished holothurians on the Great Barrier Reef: evidence from DNA fingerprints and repeated large-scale surveys. *Conservation Biology* 18 (5): 1395-1404.

Wiedemeyer WL (1994). Biology of small juveniles of the tropical holothurian *Actinopyga echinites*: growth, mortality and habitat preferences. *Marine Biology* 120:81-93.

Yamanouchi T (1939). Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef of Palao Islands. *Palao Tropical Biological Station Studies*, Report 25. p. 603-634.





A large rectangular area defined by a dashed line, intended for text or content.

CAPÍTULO 6.

EFFECTOS DE LA ACIDIFICACIÓN ASOCIADA
A LA ERUPCIÓN SUBMARINA DEL MAR DE
LAS CALMAS SOBRE LA ANATOMÍA DE
Holothuria sanctori (DELLE CHIAJE, 1823)
[ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA]



océanos incrementa la concentración de iones de hidrógeno, por lo que el pH se reduce: a éste fenómeno se le denomina acidificación de los océanos (Caldeira y Wickett 2003; Hall-Spencer *et al.* 2008; Byrne 2010; Dupont *et al.* 2010; Arnold *et al.* 2012; Comeau *et al.* 2012). Estas emisiones tendrán, por tanto, impactos sobre la vida marina, ya que los organismos tendrán que enfrentarse a unas condiciones que sus ancestros nunca tuvieron (Ruttimann 2006). Por ejemplo, se espera que el pH disminuya 0,4 unidades en la superficie del agua de los océanos para el año 2100; un cambio tan rápido y dramático tendrá, probablemente, consecuencias catastróficas para las especies y ecosistemas marinos (Caldeira y Wickett 2003; Raven *et al.* 2005; IPCC 2007; Fabry *et al.* 2008; Brennan *et al.* 2010; Byrne 2010; Orr 2011). Estos cambios son muy rápidos, hasta 100 veces más rápidos que nada que se haya visto en los últimos cientos de miles de años y se prevé que estos factores de estrés sean aún más drásticos e impredecibles en el futuro (Dupont *et al.* 2010).

El estudio de los efectos de la acidificación de los océanos sobre la biota marina, con el fin de prever y modelizar sus posibles impactos sobre la fisiología y bienestar de los mismos, se ha convertido en uno de los temas más importantes en la actualidad (Kassahn *et al.* 2009). Estos estudios, no obstante, están mayormente basados en experimentos confinados, a pequeña escala, a menudo estudiando una sola especie, y en general reproduciendo condiciones irreales y/o extremas (Widdicombe *et al.* 2010). Alternativamente, algunos fenómenos naturales, como ciertos procesos volcánicos, constituyen una oportunidad única al generar condiciones ambientales similares a futuros escenarios climáticos. Las erupciones volcánicas submarinas generan flujos de fluidos hidrotermales que cambian drásticamente las características del agua del mar cercana: la temperatura aumenta y el pH, visibilidad y oxígeno disuelto disminuyen notablemente (Staudigel *et al.* 2006). Estos cambios radicales en el agua, usualmente desembocan en una rápida disminución de la abundancia de una amplia variedad de organismos que viven en las zonas próximas a la erupción, especialmente aquellas que no tienen capacidad de escape, i.e. con movilidad reducida. En este sentido, se han descrito numerosos cambios en la fisiología, morfología y bienestar de organismos marinos que viven cerca de fenómenos volcánicos, o que están influenciados por un bajo nivel de pH en el agua, incluyendo entre otros, la pérdida de sustancias fenólicas en plantas marinas (Arnold *et al.* 2012), cambios en la concentración de metales en algas (Couto *et al.* 2010), blanqueamiento y disolución de estructuras calcáreas en gasterópodos (Hall-Spencer *et al.* 2008) y pterópodos (Comeau *et al.* 2012),

incremento en la susceptibilidad a la erosión en corales (Raven *et al.* 2005) o reducción drástica de las tasas de calcificación en mejillones y ostras (Gazeau *et al.* 2007), entre otros.

Los equinodermos también pueden verse afectados por un descenso brusco del pH del agua de mar como resultado de eventos volcánicos, pero su efecto depende del tipo de esqueleto que tengan, lo que varía enormemente según su taxonomía. Los ofiuroideos, equinoideos y crionoideos, tienen estructuras esqueléticas con altos niveles de organización (Dupont *et al.* 2010), lo que en teoría les proporciona una mayor protección frente a aguas ácidas, aunque existen varios estudios en los que se resaltan los efectos adversos de la acidificación sobre larvas de erizos (Clark *et al.* 2009; Brennan *et al.* 2010; Dupont *et al.* 2010) y ofiuras (Dupont *et al.* 2008). Estos trabajos demuestran que las larvas consiguen desarrollar estructuras calcáreas más gruesas y firmes en aguas con un pH normal (8,1), que en aguas con un pH reducido (7,7), tal y como se asume que tendrán los océanos en un futuro cercano (Clark *et al.* 2009; Brennan *et al.* 2010; Dupont *et al.* 2010). Los holoturoideos y asteroideos, por el contrario, tienen unos esqueletos más flexibles y delicados, que constan de pequeñas estructuras calcáreas llamadas espículas u osículos, y por ello son más sensibles a cambios en las condiciones del agua (Dupont *et al.* 2010). Los efectos de la acidificación de los océanos sobre las holoturias son, hasta la fecha, desconocidos, ya que ningún estudio ha medido todavía el impacto de un pH bajo sobre larvas o adultos de holoturias.

Holothuria sanctori es la especie de holoturia más abundante en el Archipiélago Canario (Tuya *et al.* 2006; Navarro *et al.* 2012, en prensa). Su área de distribución en el Océano Atlántico oriental va desde el Golfo de Vizcaya, Portugal, Islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias, Cabo Verde, hasta la isla de Santa Elena; en el Mediterráneo, es una especie frecuente (Entrambasaguas 2008). Normalmente, habita en fondos rocosos desde los 0 hasta los 70 m, especialmente en arrecifes con una alta complejidad estructural (Espino *et al.* 2006; Tuya *et al.* 2006). Presenta espículas tipo botón y tipo mesa en las zonas ventral y dorsal de su cuerpo. Las espículas tipo bastón suelen aparecer en el anillo calcáreo, tentáculos y papilas (Pérez-Ruzafa 1984).

Miles de ejemplares de esta especie aparecieron muertos (Com. Per. Gestora reserva marina) en la isla de El Hierro a raíz de una erupción submarina que comenzó en el sur de esta isla el 10 de octubre de 2011, aproximadamente a 1 milla náutica de la costa y del pequeño pueblo pesquero de La Restinga

(Fig. 1A). La actividad volcánica continuó en diferentes episodios en Noviembre y Diciembre de 2011 y Enero de 2012, con agua turbulenta, anillos de burbujas y material volcánico llegando a la superficie del mar, lo que produjo una gran mancha verde en el Mar de Las Calmas (Fig. 1C). El color de la mancha cambió frecuentemente de verde claro a marrón oscuro, dependiendo de la actividad eruptiva (Nolasco *et al.* 2012). Esta mancha continuó a lo largo de todo el proceso eruptivo, llegando frecuentemente a la costa y moviéndose en función de las características oceanográficas y de viento de la zona. La erupción causó un profundo impacto en la fauna marina local, incluyendo miles de peces e invertebrados encontrados muertos flotando a lo largo de la costa herreña (Brito, com. Pers.). La erupción submarina terminó 'oficialmente' el 5 de marzo de 2012 (IGN; <http://www.01.ign.es/ign/main/index.do>). En este estudio, aprovechamos la oportunidad de este evento volcánico para evaluar si el descenso de los niveles de pH asociados a los procesos eruptivos afectó las estructuras calcáreas internas (espículas) de *Holothuria sanctori*. Nuestra hipótesis fue que la acidificación del agua redujo los grosores de las espículas comparado con animales de aguas sin acidificar.

► 6.2.- MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1.- Localidades y diseño muestral

Entre el 4 y el 6 de Diciembre de 2011 se recogieron 10 ejemplares de *H. sanctori* en cada una de dos localidades costeras cercanas a la erupción submarina: Tacorón (TA; 27°40'14.24"N 18° 1'34.55"W; Fig. 1) y Puerto de La Restinga (LR; 27°38'23.45"N 17°58'47.87"W; Fig. 1). Todos los individuos fueron recogidos a mano, mediante buceo a pulmón libre, y se guardaron individualmente en bolsas plásticas. Una vez en tierra, los animales se introdujeron en botes de plástico con alcohol al 70% para su conservación. El 8 de Diciembre de 2011 se recogieron otros 10 ejemplares de *H. sanctori* a una profundidad de 4 m en la localidad de Taliarte, Gran Canaria (GC; 27°59'20.61" N 15°22'11.78" W; Fig. 1), como controles. Todos los ejemplares recolectados fueron individuos adultos con una talla similar (aprox. 20 cm). En cada una de las localidades se tomaron datos de pH, temperatura superficial (SST) y oxígeno disuelto mediante una sonda multi-paramétrica (Hanna HI-9829). Se realizaron entre 10 y 15 medidas en cada una de las localidades, a una profundidad comprendida entre 1-2 m de profundidad.

6.2.2.- Análisis microscópico de espículas

En el laboratorio, cada animal se colocó sobre una bandeja de plástico y con la ayuda de un bisturí se cortó un pedazo (~ 1 cm² x 2mm) del tegumento dorsal y el anillo calcáreo completo. Ambos fueron introducidos individualmente en un tubo de ensayo con lejía (NaClO), que disolvió el tegumento e hizo precipitar un sedimento fino en el fondo del tubo formado por miles de espículas (Hickman 1998; Toral-Granda 2005). Se analizaron un total de 30 espículas de cada animal utilizando técnicas de microscopía, 20 del área dorsal (10 tipo botón y 10 tipo mesa) y 10 del anillo calcáreo (tipo bastón; Capítulo 1 Introducción general). Para cada espícula se midió su grosor y diámetro con la ayuda de un micrómetro ocular. El grosor de las espículas tipo botón y mesa se consideró como la distancia entre la parte externa de los agujeros y la superficie exterior de toda la espícula, siempre medida en la zona media de la misma. Se midieron dos grosores por espícula, para calcular el grosor medio de cada estructura (Fig. 2). El grosor de las espículas tipo bastón se midió como la distancia entre las dos partes de la zona media de la espícula. El diámetro de las espículas se consideró como la longitud máxima de las mismas. Para las espículas tipo botón y mesa se contó el número de agujeros que presentaban. Se tomó una fotografía de cada una de las espículas estudiadas mediante el software Qimaging.

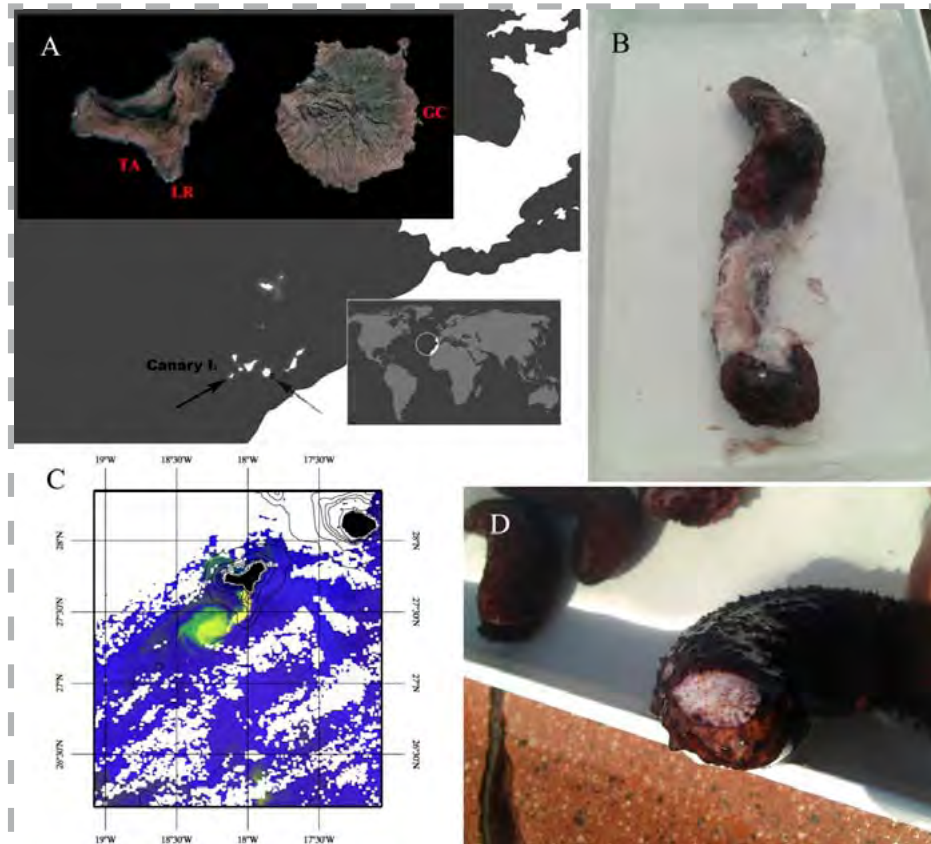


FIG. 1. (A) LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA DEL ÁREA DE ESTUDIO. LA FIGURA SUPERIOR IZQUIERDA REPRESENTA LAS ISLAS DE GRAN CANARIA Y EL HIERRO CON LAS LOCALIDADES ESTUDIADAS. (B) EJEMPLAR DE *H. sanctori* EN LA LOCALIDAD DE LR MOSTRANDO UN ÁREA DE SU CUERPO CLARAMENTE AFECTADA. (C) COMPOSICIÓN RGB DE LAS REFLECTANCIAS DE TELEDETECCIÓN PARA LAS BANDAS DE 6671, 531 Y 412 NM DEL SENSOR MODIS A BORDO DEL SATÉLITE AQUA PARA EL 2 DE NOVIEMBRE DE 2012, MOSTRANDO LA ISLA DE EL HIERRO Y LA GRAN MANCHA VERDE GENERADA POR LA ERUPCIÓN SUBMARINA CORTESÍA DE SEASAP CANARIAS. (D) DETALLE DE UN EJEMPLAR DE *H. sanctori* AFECTADO POR LA ERUPCIÓN SUBMARINA EN LA LOCALIDAD DE TA.

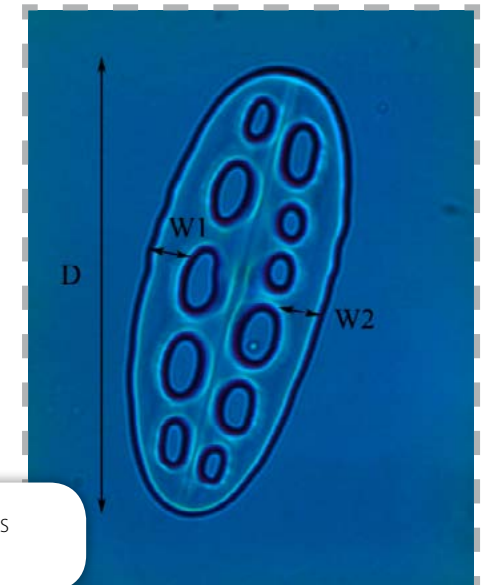


FIG. 2. ESPÍCULA TIPO BOTÓN MOSTRANDO LAS MEDIDAS TOMADAS: D (DIÁMETRO) Y W1, W2 (GROSORES).

6.2.3.- Análisis estadístico

Las diferencias para el diámetro y grosor de las espículas, así como para el número de agujeros por espícula, entre localidades se contrastó mediante un análisis ANOVA de una vía por rangos de Kruskal-Wallis, debido a la heterogeneidad de varianzas a pesar de aplicar transformaciones. Para detectar donde se encontraban las diferencias entre localidades, se utilizó un test a *posteriori* SNK, cuando fue necesario.

6.3.- RESULTADOS

Los valores de pH fueron menores en las dos localidades de El Hierro que en Gran Canaria (Tabla 1), mientras que el oxígeno disuelto apenas fluctuó entre localidades (Tabla 1).

Localidad	Latitud	Longitud	Hábitat/ profundidad	pH	SST (°C)	O ₂ (mg l ⁻¹)
GC	27°59'20,61" N	15°22'11,78" W	Fondo de macroalgas/5-6m	8,13 ± 0,13	20,64 ± 0,77	10,32 ± 1,83
LR	27°38'23,45"N	17°58'47,87"W	Fondo de macroalgas/2-3m	7,83 ± 0,08	21,73 ± 0,76	9,62 ± 1,82
TA	27°40'14,24"N	18° 1'34,55"W	Fondo de macroalgas/4-5m	7,12 ± 0,09	21,62 ± 0,87	10,4 ± 1,72

TABLA 1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS LOCALIDADES ESTUDIADAS.

6.3.1.- Análisis microscópico de espículas

Los ejemplares de GC presentaron grosores para las espículas tipo botón y tipo mesa significativamente mayores ($12,48 \pm 2,85 \mu\text{m}$ y $4,24 \pm 1,05 \mu\text{m}$, respectivamente, media \pm SD, n=300) que en LR ($9,03 \pm 4,30 \mu\text{m}$ y $2,73 \pm 1,81 \mu\text{m}$, respectivamente) y TA ($7,80 \pm 4,96 \mu\text{m}$ y $2,20 \pm 2,09 \mu\text{m}$, respectivamente) en la isla de El Hierro (ANOVA por rangos: H=60,945, p<0,001 para espículas tipo botón y H=58,952, p<0,001 para las tipo mesa; Tabla 2 y Figs. 3, 4a y 4b).

Los individuos de LR presentaron un diámetro y número de agujeros para las espículas tipo mesa significativamente mayores ($88,40 \pm 9,65 \mu\text{m}$ y $15,55 \pm 4,38 \mu\text{m}$, respectivamente) que TA ($84,98 \pm 8,84 \mu\text{m}$ y $14,31 \pm 4,41 \mu\text{m}$, respectivamente) y GC ($76,33 \pm 8,86 \mu\text{m}$ y $11,11 \pm 2,39 \mu\text{m}$, respectivamente) (ANOVA por rangos; H=82,668, p<0,001 y H=64,117, p<0,001, respectivamente; Tabla 2 y Figs. 4e y 4h). No se detectaron diferencias significativas en el diámetro y número de agujeros medios para espículas tipo

botón entre localidades (ANOVA por rangos; $H=3,131$, $p=0,209$ y $H=0,0724$, $p=0,964$, respectivamente; Tabla 2 y Figs. 4d y 4g).

Los ejemplares de LR presentaron un diámetro medio para las espículas tipo bastón significativamente mayor ($64,88 \pm 17,35 \mu\text{m}$) que GC ($53,78 \pm 20,08 \mu\text{m}$) y TA ($48,99 \pm 15,83 \mu\text{m}$) (ANOVA por rangos; $H=38,557$, $p<0,001$; Tabla 2 y Fig. 4f). No se detectaron diferencias significativas en el grosor medio de este tipo de espículas entre localidades (ANOVA por rangos; $H=2,910$, $p=0,233$; Tabla 2 y Fig. 4c).

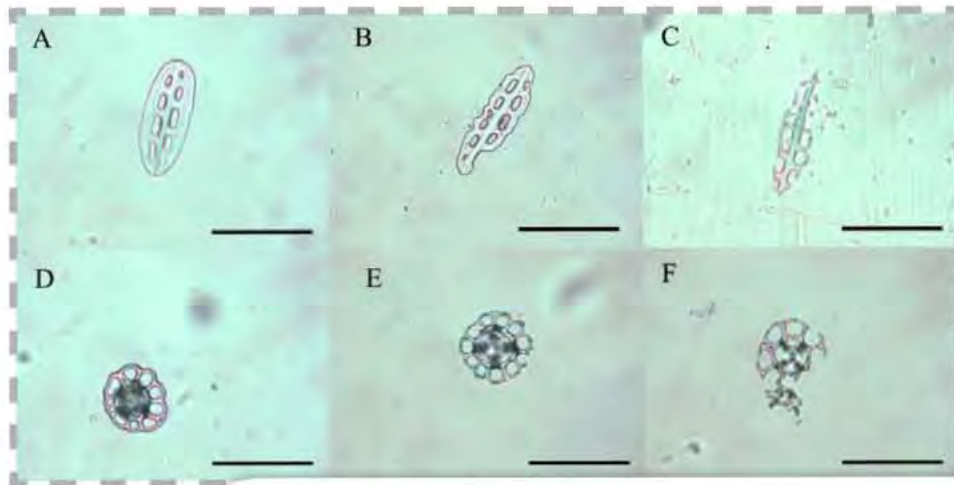


FIG. 3. DETALLE DE ESPÍCULAS TIPO BOTÓN (A, B Y C) Y TIPO MESA (D, E Y F). A Y D SON ESPÍCULAS DE INDIVIDUOS DE LA ISLA DE GRAN CANARIA, MIENTRAS QUE B, C, E Y F SON ESPÍCULAS DE INDIVIDUOS PROCEDENTES DE LA ISLA DE EL HIERRO DURANTE EL EVENTO DE ERUPCIÓN VOLCÁNICA. LAS BARRAS DE ESCALA EQUIVALEN A $100 \mu\text{m}$.

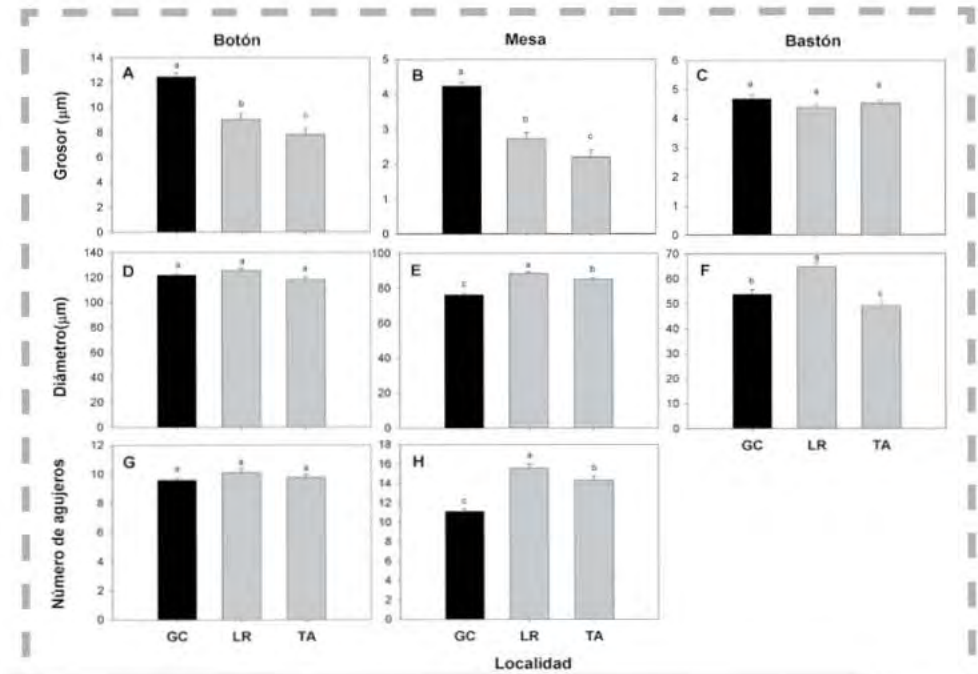


FIG. 4. GROSOR, DIÁMETRO Y NÚMERO DE AGUJEROS MEDIO DE LAS ESPÍCULAS DE *H. sanctori* TIPO BOTÓN (A, D, G), TIPO MESA (B, E, H) Y TIPO BASTÓN (C, F) EN CADA UNA DE LAS LOCALIDADES. LAS BARRAS DE ERROR REPRESENTAN EL ERROR ESTÁNDAR DE LA MEDIA. LAS DIFERENTES LETRAS ENCIMA DE LAS BARRAS REPRESENTAN LAS DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE LOCALIDADES.

Espícula	Localidad	Grosor medio					Diámetro medio					Núm. agujeros				
		N	Median	25%	75%	H	N	Median	25%	75%	H	N	Median	25%	75%	H
Botón	GC	100	77,5	72,5	80		100	122,5	115	132,5		100	9	8	10	
	LR	100	87,5	80	95	60,945*	100	120	110	137,5	3,131	100	9	8	11	0,0724
	TA	100	85	78,75	87,5		100	123,75	105	130		100	10	8	11	
Mesa	GC	100	5	3,75	5		100	77,5	72,5	80		100	10	10	12	
	LR	100	2,5	1,25	3,75	58,952*	100	87,5	80	95	82,668*	100	15,5	12	18,5	64,117*
	TA	100	2,5	0	4,375		100	85	78,75	87,5		100	14	11,5	15	
Bastón	GC	100	50	40	50		100	510	385	700						
	LR	100	50	40	50	2,910	100	495	360	570	38,557*					
	TA	100	40	40	50		100	635	530	777,5						

TABLA 2. RESULTADOS DEL ANOVA DE UNA VÍA POR RANGOS DE KRUSKAL-WALLIS PARA CONTRASTAR LAS DIFERENCIAS EN EL GROSOR, DIÁMETRO Y NÚMERO DE AGUJEROS MEDIO ENTRE LOCALIDADES. * $p < 0,001$

6.4.- DISCUSIÓN

6.4.1.- Análisis microscópico de espículas

Los individuos de *H. sanctori* de las dos localidades de la isla de El Hierro presentaron espículas tipo botón y mesa significativamente más finas que los individuos de la isla de Gran Canaria. Esta diferencia en los grosores medios la atribuimos al efecto del agua ácida sobre la superficie exterior de la pared del tegumento de los animales, que causó en algunos casos heridas tan profundas que dejaban a la vista el interior del tegumento. Esta disolución de las espículas presentes en la pared de las holoturias por efecto de los bajos niveles de pH en el agua no ha sido descrita con anterioridad, por lo que cualquier tipo de comparación con otros holoturoideos es imposible. Existen varios estudios en los que se describe cómo la acidificación puede interferir en la formación de caparzones en un amplio abanico de organismos bentónicos (p.e. moluscos, equinodermos, crustáceos, briozoos, poliquetos serpúlidos, foraminíferos, esponjas y corales), siendo capaz de debilitar o disolver esqueletos calcáreos ya existentes, especialmente si el pH cae por debajo de 7,7 (Raven *et al.* 2005; Kleypas *et al.* 2006; Gazeau *et al.* 2007; Przeslawski *et al.* 2008; Wood *et al.* 2008). A su vez, hay estudios específicos sobre los efectos de la acidificación en equinodermos, más concretamente sobre larvas de erizos y ofiuras, en los que se observó que la estructura calcárea de dichas larvas se vio considerablemente afectada por una bajada en el pH del agua que las rodea, siendo incapaces de desarrollar una estructura normal (Dupont *et al.* 2008; Clark *et al.* 2009; Brennand *et al.* 2010; Dupont *et al.* 2010).

Las espículas tipo mesa presentaron pequeñas diferencias en el diámetro y número de agujeros medios, siendo LR la que presentó mayor diámetro y mayor número de agujeros de las tres localidades estudiadas. Estas diferencias en el tamaño de las espículas tipo mesa entre localidades las achacamos a la dificultad de estimar de manera precisa el diámetro total y el número de agujeros de este tipo de espículas, que debido a su escaso grosor, muy inferior a las tipo botón, a menudo se encontraban rotas y casi totalmente disueltas en las muestras provenientes de los individuos de las dos localidades de El Hierro.

Por otro lado, las espículas tipo bastón no presentaron diferencias en el grosor medio entre localidades, probablemente debido a que estas espículas se encuentran en el anillo calcáreo, y este, al estar en el interior del animal, estuvo menos expuesto a las aguas ácidas durante la erupción volcánica. Los diámetros medios de este tipo de espículas sí que presentaron diferencias significativas entre localidades, si bien la fiabilidad de este resultado queda en entredicho debido a la rotura de estas estructuras debido a sus grandes tamaños, comparadas con los otros tipos de espícula.

6.4.2.- Mortalidad masiva

En nuestro estudio no pudimos determinar cuál fue la causa de la muerte masiva de holoturias y para ello deberían realizarse experimentos específicos que reprodujeran en la medida de lo posible las mismas condiciones en el agua que se dieron durante la erupción. De esta manera, se podría observar qué impacto tienen estas condiciones sobre la fisiología y bienestar de los animales y cuál es el factor determinante que indujo a su muerte.

En los distintos muestreos llevados a cabo en las localidades cercanas a la erupción (TA y LR) sólo se encontraron ejemplares muertos o moribundos de *H. sanctori*, hecho que llama la atención ya que existen otras especies de holoturias en la zona como *Euapta lappa* (Espino *et al.* 2006), *H. arguinensis* y *H. mammata* (Obs. Pers.), de las que no pudimos localizar ningún ejemplar. Una de las causas que se barajan como explicación de este hecho es que *H. sanctori* es la especie más abundante del archipiélago (Tuya *et al.* 2006; Navarro *et al.* 2012, en prensa, capítulo 2), por lo que ante un evento de este tipo, la mayoría de animales encontrados pertenecerían a esta especie. En general, la ausencia de especies en una zona volcánica cuando existen bajos niveles de pH se achaca a la muerte de estos organismos debido a la propia acidez del agua, como por ejemplo ocurrió con erizos de mar de la especie *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* en Ischia, Italia, donde la densidad de estas especies, las más abundantes de la zona, se vio significativamente reducida cuando el pH se redujo de 8,2-8,1 a 6,6 por la influencia de chimeneas submarinas. En este mismo estudio, se constató que otras especies de equinodermos como estrellas de mar (*Coscinasterias tenuispinosa* y *Echinaster sepositus*) y de holoturias (*Holothuria forskali* y *H. tubulosa*) no aparecieron en ninguno de los muestreos cuando el pH se redujo a niveles inferiores a 7.1 (Hall-Spencer *et al.* 2008). Otros autores,

como Dupont *et al.* (2010), achacan esta ausencia de organismos a la movilidad de los mismos para escapar de las condiciones adversas, hecho que podría aplicarse al estudio realizado por Hall-Spencer en Ischia, ya que allí la fuente de CO₂ se produce mediante chimeneas submarinas de manera continua, por lo que las condiciones del agua son relativamente homogéneas en el tiempo, permitiendo a los organismos bentónicos desplazarse a zonas con pH más altos. En nuestro caso, la erupción volcánica de El Hierro ocurrió de manera mucho más repentina y por ello los cambios en el agua fueron mucho más drásticos, impidiendo el desplazamiento de las holoturias de la zona, debido a su lenta velocidad de desplazamiento (Capítulo 5. Marcaje y movimiento).

► 6.5.- CONCLUSIONES

- Las espículas tipo botón y tipo mesa se vieron afectadas por los bajos niveles de pH del agua en las zonas cercanas a la erupción volcánica submarina y presentaron estructuras mucho más finas en las localidades de El Hierro que en Gran Canaria.
- Las espículas tipo bastón no se vieron apenas afectadas por la acidificación del agua que rodeaba a los ejemplares de *H. sanctori* en la isla de El Hierro.

► 6.6.- BIBLIOGRAFÍA

Arnold T, Mealey C, Leahey H, Miller AW, Hall-Spencer JM (2012). Ocean acidification and the loss of phenolic substances in marine plants. *PLoS ONE* 7(4): e35107. doi:10.1371/journal.pone.0035107.

Brennand SH, Soars N, Dworjanyn SA, Davis AR, Byrne M (2010). Impact of ocean warming and ocean acidification on larval development and calcification in the sea urchin *Tripneustes gratilla*. *PLoS ONE* 5(6): e11372. doi:10.1371/journal.pone.0011372

Byrne M (2010). Impact of climate change stressors on marine invertebrate life histories with a focus on the Mollusca and Echinodermata. In: *Climate alert: Climate change monitoring and strategy*. J. Yu and A. Henderson-Sellers (eds), University of Sydney Press, Sydney. Pp. 142-185.

Caldeira K, Wickett ME (2003). Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*: 425, 365.

Clark D, Lamare M, Barker M (2009). Response of sea urchin pluteus larvae (Echinodermata: Echinoidea) to reduced seawater pH: a comparison among a tropical, temperate, and a polar species. *Mar Biol* (2009) 156:1125–1137 DOI 10.1007/s00227-009-1155-8.

Comeau S, Alliouane S, Gattuso JP (2012). Effects of ocean acidification on overwintering juvenile Arctic pteropods *Limacina helicina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 456: 279–284. doi: 10.3354/meps09696.

Couto RP, Neto AI, Rodrigues AS (2010). Metal concentration and structural changes in *Corallina elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from hydrothermal vents. *Mar. Poll. Bull.* 60:509–514.

Dupont S, Havenhand J, Thorndyke W, Peck L, Thorndyke M (2008). CO₂-driven ocean acidification radically affect larval survival and development in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373: 285–294.

Dupont S, Ortega-Martínez O, Thorndyke M (2010). Impact of near-future ocean acidification on echinoderms. *Ecotoxicology* 19:449–462.

Dupont S, Moya A, Bailly X (2012). Stable Photosymbiotic Relationship under CO₂-Induced Acidification in the Acoel Worm *Symsagittifera roscoffensis*. *PLoS ONE* 7(1): e29568. doi:10.1371/journal.pone.0029568.

Entrambasaguas L. (2008). Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. PhD dissertation, Universidad de Murcia.

Espino F., Boyra A., Tuya F, Haroun R. (2006). Guía visual de especies marinas de Canarias. Oceanográfica, Telde.

Fabry VJ, Seibel BA, Feely RA, Orr JC (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* 65:414–432. doi:10.1093/icesjms/fsn048.

Gazeau F, Quiblier C, Jansen JM, Gattuso J-P, Middelburg JJ, Heip CHR (2007). Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, 34, L07603.

Hall-Spencer JM, Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ransome E, Fine M, Turner SM, Rowley SJ, Tedesco D, Buia MC (2008). Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* 454:96–99.

Hickman CJ (1998). A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Sugar Spring Press, Lexington, VA, USA. 83 pp.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). The fourth assessment report of the IPCC. Cambridge: Cambridge University press.

Kassahn KS, Crozier RH, Portner HO, Caley MJ (2009). Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organization. *Biol. Rev.* 84:277–292.

Kleypas JA, Feely RA, Fabry VJ, Langdon C, Sabine CL, Robbins LL (2006). Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: a guide for future research. Report from a Workshop Sponsored by the National Science

Foundation, the National Oceanic and Atmospheric Administration, and the U. S. Geological Survey, 88 pp.

Meehl GA, Stocker TF, Collins WD, Friedlingstein P, Gaye AT, Kitoh A, Knutti R, Noda A, Watterson IG, Weaver AJ (2007). Global climate projections. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Navarro PG, García-Sanz S, Tuya F (en prensa). Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]. *Scientia Marina*.

Nolasco D, Padrón E, Melián G, Dionis S, Rodríguez F, Padilla G, Hernández PA, Pérez NM, y Sumino H (2012). The 2011 El Hierro submarine eruption, Canary Islands: chemical and isotopic evidence in dissolved gases of seawater *Geophysical Research Abstracts* Vol. 14, EGU2012-12608, EGU General Assembly 2012.

Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, Gnanadesikan A, Gruber N, Ishida A, Joos F, Key RM, Lindsay K, Maier-Reimer E, Matear R, Monfray P, Mouchet A, Najjar RG, Plattner G-K, Rodgers KB, Sabine CL, Sarmiento JL, Schlitzer R, Slater RD, Totterdell IJ, Weirig M-F, Yamanaka Y, Yool A (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437:681–686.

Orr JC (2011). Recent and future changes in ocean carbonate chemistry. In: Gattuso JP, Hansson L (eds) *Ocean acidification*. Oxford University Press, Oxford, p 41–66.

Pérez-Ruzafa A (1984). Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea en las Islas Canarias. PhD dissertation, Universidad de La Laguna, Tenerife.

Przeslawski R, Ah Yong S, Byrne M, Worheide G y Hutchings P (2008). Beyond corals and fish: the effects of climate change on non-coral benthic invertebrates of tropical reefs. *Global Change Biology* 14: 2773-2795.

Range P, Piló D, Ben-Hamadou R, Chícharo MA, Matias D, Joaquim S, Oliveira AP, Chícharo L (2012). Seawater acidification by CO₂ in a coastal lagoon environment: Effects on life history traits of juvenile mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424–425: 89–98.

Raven J, Caldeira K, Elderfield H et al. (2005). Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. Report from the Royal Society, London, 68 pp.

Ruttimann J (2006). Sick seas. *Nature* 442:978–980.

Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science* 305:367–371.

Staudigel H, Hart SR, Pile A, Bailey BE, Baker ET, Brooke S, Connelly DP, Hauke L, German CR, Hudson I, Jones D, Koppers AAP, Konter J, Lee R, Pietsch TW, Tebo BM, Templeton AS, Zierenberg R, y Young CM (2006). Vailulu'u Seamount, Samoa: Life and death on an active submarine volcano. *PNAS* 103, no. 17: 6448-6453.

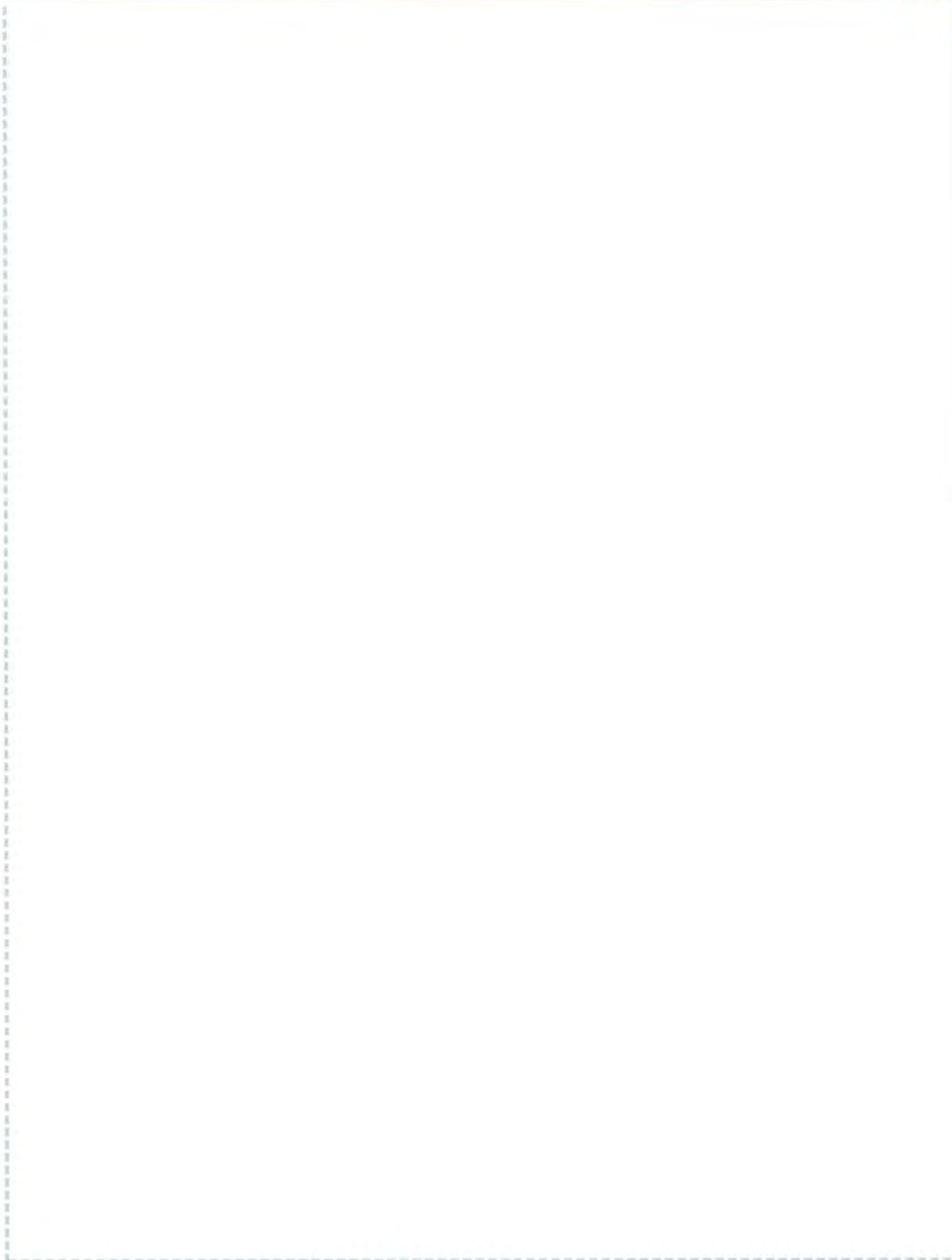
Toral-Granda V (2005). The use of calcareous spicules for the identification of the Galápagos sea cucumber *Isostichopus fuscus* on the international market. *SPC Beche-de-mer Information Bulletin* #22: 3-5.

Tuya F, Hernández JC, Clemente S (2006). Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia* 571:191–199.

Van Straalen NM (2003). Ecotoxicology becomes stress ecology. *Environ Sci Technol* 324–330.

Widdicombe S, Dupont S, Thorndyke M (2010). Laboratory experiments and benthic mesocosm studies. In: Guide for best practices in ocean acidification research and data reporting. Available via EPOCA. <http://www.epoca-project.eu/>

Wood HL, Spicer JJ, Widdicombe S (2008). Ocean acidification may increase calcification rates, but at a cost. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1767–1773.



CAPÍTULO 7.

CONCLUSIONES





CAPÍTULO 7.

CONCLUSIONES

CAPÍTULO 2. PATRONES DE ABUNDANCIA Y TALLA DE *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* Y *Holothuria arguinensis* EN FONDOS ROCOSOS SOMEROS DE LA ISLA DE GRAN CANARIA.

- La abundancia de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* es constante a lo largo del año, a pesar de pequeñas fluctuaciones.
- Las abundancias de *H. sanctori*, *H. mammata* y *H. arguinensis* están directamente relacionadas con la rugosidad del sustrato. *Holothuria sanctori* es más abundante en sustratos rocosos con rugosidades medias que con rugosidades muy bajas o muy altas. *Holothuria mammata* y *H. arguinensis* son más abundantes en sustratos con rugosidades altas que con rugosidades bajas.
- La coloración de *H. sanctori* no es constante a lo largo de su vida y depende del tamaño. La coloración cambia de blanco a marrón según el individuo va creciendo.

CAPÍTULO 3. CICLO REPRODUCTIVO DE *Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823) [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] EN LA ISLA DE GRAN CANARIA.

- El índice gonadal y la talla de *H. sanctori* presentan diferencias entre las estaciones anuales, con máximos en Primavera y Verano y mínimos en Otoño e Invierno.
- La sex-ratio de la especie no difiere de la relación teórica 1:1.
- El índice gonadal de *H. sanctori* está directamente relacionado con la temperatura del agua del mar.
- *H. sanctori* presenta un solo ciclo anual de reproducción, siendo el verano la época donde presenta su máxima actividad reproductora.
- La talla de primera madurez se sitúa en: 201-210 mm; el Peso eviscerado de primera madurez en: 101-110 gr; el Peso total de primera madurez en: 176-200 gr.

CAPÍTULO 4. PATRONES DE ALIMENTACIÓN DE *Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823) [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] EN LA ISLA DE GRAN CANARIA.

- Los patrones de alimentación de *H. sanctori* dependen del estado de madurez sexual de los individuos.
- A medida que se aumenta la disponibilidad en MO del sedimento, *H. sanctori* aumenta su consumo de MO, especialmente en las fases previas a la maduración gonadal.
- El contenido de MO de las heces es superior que los sedimentos cercanos a los ejemplares muestreados tanto en condiciones normales (control) como durante la fase de maduración gonadal al aumentar el contenido en MO.
- No existen diferencias significativas en el consumo de MO entre los hábitats de macroalgas y blanquiazal.
- Existen diferencias significativas en el porcentaje de MOP entre hábitats, con valores superiores en el blanquiazal que en las macroalgas.

CAPÍTULO 5. MARCAJE Y PATRONES DE MOVIMIENTO DE *Holothuria sanctori* [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA] EN LA ISLA DE GRAN CANARIA.

- El método de marcaje de rascado es eficaz para estudios de comportamiento de adultos de *H. sanctori* a corto plazo.
- El método de marcaje de T-bar parece más eficaz para estudios a medio y largo plazo que para estudios de comportamiento a corto plazo.
- El movimiento circadiano de *H. sanctori* es mayor en los periodos marginales de la noche que en el periodo central.
- No existen diferencias en las velocidades y distancias recorridas por *H. sanctori* entre hábitats durante su periplo nocturno.
- *Holothuria sanctori* no presenta fidelidad al refugio o "homing behaviour" en los hábitats de blanquizar y zona de borde, donde la rugosidad del sustrato es alta, pero sí fidelidad a un área determinada en el hábitat de macroalgas, donde la rugosidad es más baja, y por tanto la disponibilidad de refugio, es menor.

CAPÍTULO 6. EFECTOS DE LA ACIDIFICACIÓN ASOCIADA A LA ERUPCIÓN SUBMARINA DEL MAR DE LAS CALMAS SOBRE LA ANATOMÍA DE *Holothuria sanctori* (DELLE CHIAJE, 1823) [ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA].

- Las espículas tipo botón y tipo mesa se vieron afectadas por los bajos niveles de pH del agua en las zonas cercanas a la erupción volcánica submarina y presentaron estructuras mucho más finas en las localidades de El Hierro que en Gran Canaria.
- Las espículas tipo bastón no se vieron apenas afectadas por la acidificación del agua que rodeaba a los ejemplares de *H. sanctori* en la isla de El Hierro.

CURRICULUM VITAE

Pablo González Navarro nació en Madrid, España en 1980. Allí estudió en un colegio bilingüe Español-Ingles hasta que en 1998 empezó la carrera de Ciencias Ambientales, de la que terminó licenciándose en 2002. Durante estos años viviendo en la península ibérica aprovechó cada momento para escaparse al Mar Mediterráneo y formarse en una de sus grandes pasiones, el buceo. En aguas del Cabo de Gata, Almería fue sacándose títulos de buceador recreativo hasta alcanzar el nivel de Divemaster. Terminada la carrera decidió especializarse en el ámbito marino y se trasladó a Canarias, donde realizó un Master en Medioambiente Litoral y Marino entre el 2002 y el 2004 en la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (ULPGC). Decidió seguir entonces con la formación en actividades subacuáticas convirtiéndose en Instructor de buceo en 2005.

Durante toda su estancia en Canarias ha trabajado en el grupo de Biodiversidad y Gestión Ambiental (BIOGES) perteneciente al departamento de Biología de la ULPGC, colaborando con innumerables proyectos como “Canarias por una Costa Viva”, “Marmac”, “Parqmar”, etc. A su vez trabajó como director de la reserva marina de interés pesquero “Punta de La Restinga - Mar de Las Calmas” perteneciente al Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca y a la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias.

En 2005 comenzó un gran viaje que le llevó por Centroamérica y Sudamérica, trabajando con tortugas marinas en países como México o Costa Rica. En Diciembre de 2006 consiguió uno de sus sueños, poder ir a trabajar a las Islas Galápagos. Allí estuvo trabajando en el Parque Nacional de Galápagos primero y posteriormente en la Fundación Charles Darwin estudiando el reclutamiento, biología y ecología de las principales pesquerías de las Islas, langostas y pepinos de mar.

En 2007 vuelve a Canarias y se matricula en el programa de doctorado "Ecología Marina y Gestión de los Recursos Vivos" de la ULPGC. Al mismo tiempo comienza a trabajar en el Instituto Canario de Ciencias Marinas, donde actualmente sigue trabajando, centrando su interés en el estudio de equinodermos como *Diadema aff. antillarum* o *Paracentrotus lividus*.

PUBLICACIONES EN REVISTAS INTERNACIONALES DE IMPACTO

- **PG. NAVARRO**, R. RAMÍREZ, F. TUYA, C. FERNANDEZ-GIL, P. SANCHEZ – JEREZ y R.J. HAROUN (2005). "Hierarchical analysis of spatial distribution patterns of patellid limpets in the Canary Islands". *Journal of Molluscan Studies* Vol. 71: 67- 73.
- **NAVARRO PG**, GARCIA-SANZ S y TUYA F. "Reproductive biology of the sea cucumber *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]". *Scientia Marina* (en prensa).
- **NAVARRO PG**, GARCIA-SANZ S y TUYA F. "Effects of a volcanic eruption over the external anatomy of the sea-cucumber *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (En preparación).
- **NAVARRO PG**, GARCIA-SANZ S y TUYA F. "Nocturnal behavior and feeding patterns of *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) [Echinodermata: Holothuroidea]". (En preparación).
- **NAVARRO PG**, GARCIA-SANZ S y TUYA F. "Abundance and size patterns of *Holothuria sanctori*, *Holothuria mammata* and *Holothuria arguinensis* [Echinodermata: Holothuroidea] off Gran Canaria Island, Canary Islands, Spain". *Revista de Biología Marina y Oceanografía* (Enviado).
- GARCIA-SANZ S, TUYA F, **NAVARRO PG**, ANGULO C y HAROUN R "Post larval, short-term, colonization patterns: the effect of substrate complexity across subtidal, adjacent, habitats". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (En prensa).

- GARCIA-SANZ S, **NAVARRO PG**, TUYA F. "Recruitment patterns of *Diadema aff. antillarum*, *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* across different subtidal habitats in Canary Islands". (En preparación).

CONTRIBUCIONES A CONGRESOS


- **NAVARRO P.G.**, GARCÍA-SANZ S., TUYA F. "Reproductive biology and nocturnal behaviour of *Holothuria sanctori* (Delle Chiaje, 1823) in Canary Islands (eastern Atlantic Ocean)". 14th International Echinoderm Conference. Brussels, Belgium. August 2012. Presentación Oral.
- GONZÁLEZ N., **GONZÁLEZ NAVARRO P.**, GRIMON M., GIRARD D. "Evolución temporal del índice gonadal de los erizos *Paracentrotus lividus* y *Diadema aff. antillarum* en Canarias, España. I Congreso Latinoamericano de Equinodermos. Patagonia, Argentina. Noviembre de 2011. Presentación Oral.
- **NAVARRO P.G.**, BARRIO J. M., BRIZ O., GONZÁLEZ N. "Controlling over-population of *Diadema aff. Antillarum* sea urchins through its socio-economic valorization as a new shellfish resource in Canary Islands (Central-Eastern Atlantic). Project "DIADEMAR". 7th European Conference on Echinoderms. Göttingen, Alemania. Octubre 2010. Presentación oral.
- **NAVARRO P.G.**, TUYA F., GONZÁLEZ N. "Patterns of distribution and size of *Holothuria sanctori*, *Holothuria dakarensis* and *Holothuria arguinensis* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on Gran Canaria, Canary Islands (Central-Eastern Atlantic)". 7th European Conference on Echinoderms. Göttingen, Alemania. Octubre 2010. Presentación oral.
- **NAVARRO P.G.**, TUYA F., GONZÁLEZ N. "Características del ciclo biológico de *Holothuria sanctori* (Echinodermata: Holoturoidea) en la isla de Gran Canaria. XVI Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina. Alicante. Septiembre 2010. Póster.

- **NAVARRO P.G.**, BARRIO J. M., BRIZ O., GONZÁLEZ N. "Desarrollo de un plan de control del erizo *Diadema antillarum* mediante su valorización económica para la mejora de los fondos rocosos de Canarias, proyecto Diademar". XVI Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina. Alicante. Septiembre 2010. Póster.
- **NAVARRO P.G.**, TUYA F., GONZÁLEZ N. "Estudio de la ecología de las especies de holoturia o pepino de mar presentes en las aguas del Archipiélago Canario (*Holothuria sanctori*, *H. dakarensis* y *H. arguinensis*)". I Workshop de estrategias para la planificación y conservación de los recursos marinos de Canarias. La Palma, Canarias. Julio 2009. Presentación Oral.
- **NAVARRO P.G.**, BRIZ O., GONZÁLEZ N. "DIADEMAR, Desarrollo de un plan de control del erizo *Diadema antillarum* para la mejora ambiental de los fondos rocosos mediante su valorización socioeconómica". I Workshop de estrategias para la planificación y conservación de los recursos marinos de Canarias. La Palma, Canarias. Julio 2009. Presentación Oral.

CAPÍTULOS DE LIBRO

- **NAVARRO P.G.**, BARRIO J.M., BRIZ O., MARRERO M.F., MONTENEGRO T., GONZÁLEZ N. (2011) "Valorización socioeconómica del erizo *Diadema aff. antillarum* como nuevo recurso pesquero para la mejora ambiental de los fondos rocosos de Canarias, España (Atlántico central-oriental). Proyecto "DIADEMAR". En: Foro Iberoam. Rec. Mar. Acui. III: 473-482. ISBN CD: 978-84-608-1252-4.
- TAVARES D., **NAVARRO P.G.**, BARRIO J.M., SCOLAMACCHIA M., MORENO M., GONZÁLEZ N. (2011) "Dispersión y supervivencia de doradas (*Sparus aurata* Linnaeus, 1758) escapadas de jaulas flotantes en la isla de Gran Canaria (España): resultados preliminares". En: Foro Iberoam. Rec. Mar. Acui. III: 351-357. ISBN CD: 978-84-608-1252-4.

- GRIMÓN M., VILCHES J., BRIZ O., SANTANA I., **NAVARRO P.G.**, TAVARES D.R., BARRIO J. M., GONZÁLEZ N., REY-MÉNDEZ M., CATOIRA J.L. (2011) "Utilización de pienso artificial para el incremento del índice gonadal en erizos (*Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816)". En: Foro Iberoam. Rec. Mar. Acui. III: 465-471. ISBN CD: 978-84-608-1252-4.
- **NAVARRO P.G.**, BARRIO J.M., BRIZ O., TAVARES D.R., VILCHES J., GRIMÓN M., SANTANA I., GONZÁLEZ N. (2010). DIADEMAR: "Nuevas perspectivas para el sector pesquero artesanal de Canarias En: Foro Rec. Mar. Ac. Rías Gal. Rey-Méndez, M.; Lodeiros, C.; Fernández Casal, J.; Guerra, A. (eds.) (2011), 13: 291-299 pp. ISBN: 978-84-608-1205-0.
- TAVARES D.R., **NAVARRO P.G.**, BARRIO J.M., VILCHES J., GRIMÓN M., OJEDA I., BRIZ O., GONZÁLEZ, N.H. (2010). "Determinación del grado de establecimiento de doradas *Sparus aurata* (Linnaeus, 1758) y lubinas *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1753) escapadas de jaulas flotantes en los ecosistemas marinos de la isla de Gran Canaria: resultados preliminares". En: Foro Rec. Mar. Ac. Rías Gal. Rey-Méndez, M.; Lodeiros, C.; Fernández Casal, J.; Guerra, A. (eds.) (2011), 13: 283-290 pp. ISBN: 978-84-608-1205-0.
- VILCHES J., GRIMÓN M., BRIZ O., SANTANA I., **NAVARRO P.G.**, TAVARES D.R., BARRIO J.M., GONZÁLEZ N., CATOIRA J.L. (2010). "Elección de una técnica de cultivo larvario para el erizo de mar (*Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816) en las Islas Canarias" En: Foro Rec. Mar. Ac. Rías Gal. Rey-Méndez, M.; Lodeiros, C.; Fernández Casal, J.; Guerra, A. (eds.) (2011), 13: 321-328 pp. ISBN: 978-84-608-1205-0.

The background of the page is a photograph of a coral reef. The reef is covered in various types of coral, including branching and table corals, in shades of brown, tan, and green. The water is clear, and the lighting suggests a sunny day. A large, semi-transparent blue box with a yellow border is overlaid on the center of the image, containing text.

LAS HOLOTURIAS O PEPINOS DE MAR PERTENECEN AL FILUM ECHINODERMATA, EL CUAL ES UNO DE LOS FILUMS MÁS DIVERSOS DEL REINO ANIMAL. DESDE EL PUNTO DE VISTA ECOLÓGICO, LOS HOLOTUROIDEOS DESEMPEÑAN UN PAPEL MUY IMPORTANTE EN LAS COMUNIDADES BENTÓNICAS, PUES SON RECICLADORES DE NUTRIENTES Y AGENTES DE BIOTURBACIÓN, LO QUE PERMITE EL MOVIMIENTO Y OXIGENACIÓN DE LOS SUELOS Y EVITA LA ESTRATIFICACIÓN. SU PARTICIPACIÓN EN ESTOS PROCESOS ECOLÓGICOS LOS CONVIERTE EN ORGANISMOS INDISPENSABLES PARA EL MANTENIMIENTO DE LA PRODUCTIVIDAD DE LOS AMBIENTES MARINOS.

A PESAR DE SER RELATIVAMENTE ABUNDANTES EN CANARIAS, NO EXISTEN APENAS TRABAJOS QUE SE HAYAN CENTRADO EN EL ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA O BIOLOGÍA DE LAS HOLOTURIAS EN LAS ISLAS. EN ESTA TESIS SE ESTUDIARON ASPECTOS COMO PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE ABUNDANCIA Y TALLA, CICLO REPRODUCTIVO, ALIMENTACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE MATERIA ORGÁNICA, COMPORTAMIENTO NOCTURNO Y EFECTOS DE LA ACIDIFICACIÓN DEL MAR SOBRE SU ANATOMÍA. ESTE TRABAJO AYUDARÁ A GESTIONAR LAS POBLACIONES ACTUALES DE ESTOS INVERTEBRADOS Y A MANTENER LA CALIDAD DE LOS ECOSISTEMAS MARINOS CANARIOS.