

**EFFECTO DE LA RESERVA MARINA DE LA PALMA
EN LA RECUPERACIÓN DE LAS COMUNIDADES
BENTÓNICAS DE LA ISLA DE LA PALMA
(ISLAS CANARIAS)**



**Marcopalma: sistema de planificación y ordenación
del medio litoral de la isla de La Palma,
Reserva Mundial de La Biosfera.**

Reserva Mundial de la Biosfera La Palma

Santa Cruz de La Palma, febrero de 2009

Financiación

Consortio Insular de la Reserva Mundial de La Biosfera La Palma
Fundación Biodiversidad
Gobierno de Canarias
Cabildo de La Palma



Equipo de trabajo

Carlos Sangil Hernández¹
Sabrina Clemente Martín²
Jose Carlos Hernández Pérez²
Laura Martín García¹
Laura Concepción Francisco¹
Manfredi Di Lorenzo³

¹ Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma.



² Departamento de Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna.



³ Facultad de Biología, Universidad de Palermo.



ÍNDICE

1. Introducción	4
2. Material y Métodos	8
2.1. Área de Estudio	8
2.2. Muestreos	8
2.2.1. Comunidades de macroalgas	11
2.2.2. Poblaciones de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i>	13
2.2.3. Densidad y biomasa de peces predadores de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i>	14
2.3. Análisis de datos	16
3. Resultados	17
3.1. Evolución de las densidades de <i>Diadema</i> aff. <i>antillarum</i>	17
3.2. Evolución de las coberturas de macroalgas	20
3.2.1. Cobertura total	20
3.2.2. Cobertura de macroalgas costosas	24
3.2.3. Cobertura de macroalgas erectas	27
3.2.4. Cobertura de <i>Lobophora</i> <i>variegata</i>	31
3.3. Evolución del frente del blanquizal	
3.4. Variación espacial en las especies de peces predadoras	37
4. Discusión	41
5. Conclusiones	45
6. Bibliografía	46

Una de las principales carencias con las que cuenta el planeamiento y la gestión del medio litoral es la disposición de información fiable sobre el estado de conservación de sus especies, ecosistemas y hábitats; y de cómo las actividades humanas influyen sobre el desarrollo de los mismos. Con el fin de llenar el particular vacío que existe en la Isla, y dentro del proyecto “MARCOPALMA: Sistema de Planificación y Ordenación del Medio Litoral y Costero de la Isla de La Palma”, el Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma desarrolla un sistema de “Indicadores del Estado de Conservación de los Fondos Litorales de isla de La Palma”, esta actuación tiene como objeto determinar el estado de conservación de los fondos de la Isla y crear una serie temporal de datos con la cual testar y predecir la evolución de los fondos en el tiempo. La disponibilidad de datos del estado de los fondos de la Reserva Marina de La Palma previo a este estudio, nos ha permitido testar la evolución de esta zona de la Isla, y mostrar la gran utilidad que ofrecen los análisis de series temporales para la gestión y conservación de los recursos naturales.

1. INTRODUCCIÓN.

A lo largo de todo el mundo, impactos derivados o provocados por las actividades humanas están produciendo severos cambios en la abundancia y composición de la vegetación submarina. La pérdida, reducción o cambio de la cobertura de los macrófitos genera graves desequilibrios cuyas consecuencias se extienden al resto de comunidades bentónicas. Las macroalgas, principales macrófitos en los fondos rocosos, juegan un importante papel en la estructura y dinámica de los ecosistemas litorales a lo largo de todo el mundo, especialmente en las aguas templadas y subtropicales donde cubren la mayor parte de los fondos (Schiel & Hickford 2001; Schmidt & Scheibling 2007; Hernández et al. 2007); fijan carbono y aportan por tanto energía a las cadenas y redes tróficas, pero también constituyen el hábitat y sustrato para el desarrollo de diferentes comunidades de invertebrados y peces incrementando la complejidad de los fondos (Carr 1989; Arrontes 1999), de ahí que sean consideradas organismos estructurantes fundamentales (Jones et al. 1994, 1997; Crook 2002).

Uno de los impactos más importantes en el litoral es la sobrepesca, de ciertas especies clave en el mantenimiento de la estructura y funcionalidad trófica de los ecosistemas. Se trata fundamentalmente de peces que controlan las poblaciones de herbívoros, principalmente de erizos. Cuando las poblaciones de estos peces escasean, el número de individuos de estos herbívoros se incrementan desmesuradamente desencadenando los conocidos procesos de cascada trófica. En este fenómeno conjuntamente con la reducción de las coberturas de macroalgas erectas (macroalgas no incrustantes foliosas y frondosas) se produce un fuerte desequilibrio del resto de comunidades asociadas a las mismas (Sala et al. 1998; McClanahan 2000; Pinnegar et al. 2000; Shears & Badcock 2003; Guidetti 2006).



En ocasiones los erizos pueden aparecer constituyendo poblaciones con una alta densidad de individuos, ocupando grandes superficies, y ocasionando devastadores cambios en las comunidades de macroalgas con la pérdida prácticamente total de las macroalgas erectas y originando los denominados blanquiales, ecosistemas fuertemente empobrecidos y dominados por algunas macroalgas incrustantes e invertebrados sésiles (Lawrence 1975; Vadas & Elnor 1992; Sala et al. 1998). La explosión demográfica de diferentes especies de erizos y la transformación de los fondos de macroalgas en blanquiales no es un fenómeno restringido a pocas áreas, sino que ha sido ampliamente reconocido a lo largo de todos los océanos incluyendo regiones y costas templadas (Estes & Palmisiano 1974; Mann 1977; Scheibling & Stephenson 1984; Miller 1985; Duggins 1989; McShane & Naylor 1991; Vadas & Elnor 1992; Andrew 1993; Sala et al. 1998; Guidetti et al. 2005; Valentine & Johnson 2005, Guidetti 2006), subtropicales (Alves et al. 2001, 2003; Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007, 2008), como tropicales (Ogden et al. 1973; Sammarco 1982; John et al. 1992; McClanahan 2000).

En las Islas Canarias el erizo *Diadema* aff. *antillarum* (Foto 1) presenta elevadas poblaciones provocando una importante modificación de los fondos rocosos hacia blanquiales (Foto 2) (Tuya et al., 2004; Hernández et al. 2007, 2008). Este erizo exhibe tal capacidad de control en el desarrollo de las comunidades de macroalgas erectas que ha sido considerado la especie clave en la organización de las comunidades bentónicas rocosas del Archipiélago Canario (Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007, 2008). Cuando sus densidades superan los dos individuos por m² se produce una importante reducción en la cobertura de las macroalgas erectas, desembocando en la mayor parte de las ocasiones en la eliminación total de las mismas (Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007, 2008).

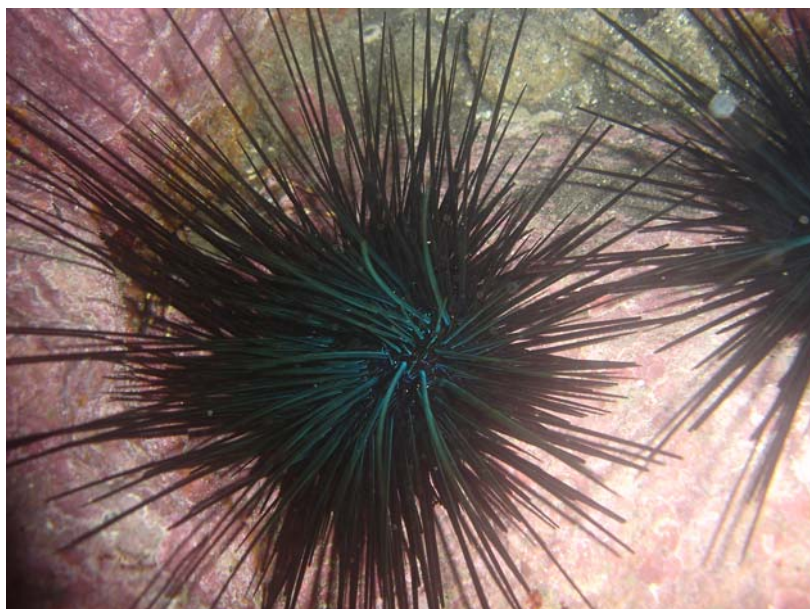


Foto 1. *Diadema* aff. *antillarum*.



Foto 2. Blanquizal de *Diadema* aff. *antillarum*.

En las Islas los blanquizales son el ecosistema bentónico dominante en gran parte de los fondos rocosos. Se distribuyen desde pocos metros hasta más allá de los 50 metros de profundidad, y en algunas islas llegan a ocupar más del 75 % de la superficie rocosa (Hernández et al. 2008). Los taxones vegetales que caracterizan sus comunidades son fundamentalmente las especies incrustantes (coralinales costrosas (*Hydrolithon* spp., *Neogoniolithon* spp.) y *Pseudolithoderma adriaticum*) que le dan el característico color blanquecino a la roca. Su distribución en cada una de las islas es desigual y obedece a la diferente presión que hay sobre los predadores del erizo (Falcón et al. 1996; Tuya et al. 2004; Clemente et al. 2007; Clemente 2008; Hernández et al. 2008). En este sentido en las islas con mayor población, mayores actividades recreativas en la costa, y por tanto mayor esfuerzo pesquero presentan mayores densidades de *Diadema* aff. *antillarum* y mayor desarrollo de los blanquizales (Clemente et al., 2007, Hernández et al., 2008). Por el contrario en las islas de baja densidad de población, la mayor abundancia de peces predadores del erizo limita la distribución del erizo, favoreciendo el mantenimiento de las comunidades de macroalgas erectas (Hernández et al., 2007; 2008; Clemente, 2008). Al margen de la predación, otros factores ambientales pueden influir en la distribución del erizo, en este sentido el oleaje limita las poblaciones en el norte de las islas así como en las aguas someras (Tuya et al. 2007; Hernández et al. 2008). Algo similar sucede con la sedimentación ya que el erizo no tolera fondos donde la arena excede de un porcentaje del 20-30 % cobertura sobre la roca (Hernández et al. 2008).

Los fondos de macroalgas erectas (Foto. 3) constituyen el estado opuesto a los blanquizales, se trata de un ecosistema “bien conservado” y “equilibrado” donde las macroalgas contribuyen al mantenimiento de la funcionalidad del resto de comunidades. Su distribución en las Islas se encuentra limitada a los primeros metros de profundidad y zonas expuestas al oleaje (Hernández et al. 2008). Excepcionalmente en islas como el Hierro o el Sur de La Palma ocupan importantes áreas (Sangil et al. 2006a, b; Hernández et al. 2007, 2008). Las especies características en estas comunidades son las feofíceas (algas pardas), entre ellas

Lobophora variegata es la especie de mayor distribución y abundancia, junto a esta son comunes otras macroalgas foliosas como *Canistrocarpus cervicornis* o *Dictyota* spp. y frondosas como *Cystoseira* spp. y *Sargassum* spp. (Hernández et al., 2008).

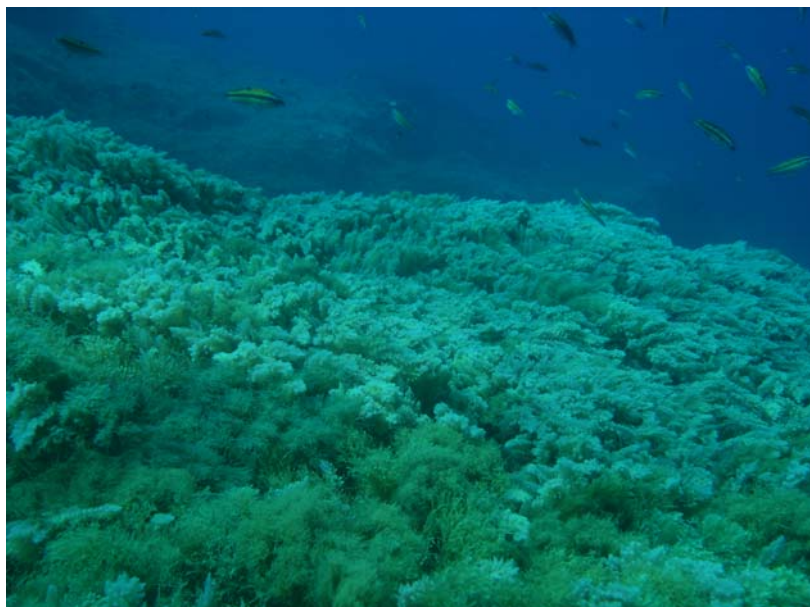


Foto 3. Fondos de macroalgas erectas.

Los blanquiales han persistido durante décadas a lo largo del Archipiélago Canario (Brito et al. 1984; Bortone et al. 1991; Hernández et al. 2008), y tal como sucede en otras partes del globo se trata de ecosistemas de gran estabilidad temporal y de gran resistencia al cambio (Steneck, 1998; Guidetti & Sala 2007). No obstante existen herramientas a partir de las cuales se puede revertir este estado indeseado. En este sentido la limitación del esfuerzo pesquero puede contribuir decisivamente al restablecimiento de las comunidades bentónicas. La regeneración natural de las poblaciones de predadores puede reducir las poblaciones de los herbívoros y provocar indirectamente la recuperación de la vegetación original (Sala & Sabala 1996; McClanahan & Sala 1997; Sala et al. 1998; Babcock et al. 1999; McClanahan et al. 1999; McClanahan 2000; Witman & Dayton 2001; Shears & Babcock 2002, 2003; Guidetti 2006; Guidetti & Sala 2007). Diferentes estrategias como la limitación de artes o el establecimiento de vedas temporales pueden contribuir a estos fines, no obstante la mayor efectividad se consigue con el establecimiento de áreas marinas protegidas, ya que en el diseño de estas zonas se suelen incluir áreas restringidas a toda actividad extractiva humana (reservas integrales) que favorecen una mayor recuperación (Babcock et al. 1999; McClanahan et al. 1999; Pinnegar et al. 2000; Shears & Badcok 2003; Guidetti, 2006; Guidetti & Sala 2007).

En las Islas Canarias se han establecido tres áreas marinas protegidas bajo la denominación de Reservas Marinas de Interés Pesquero: La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote, La Restinga – Mar de Las Calmas e Isla de La Palma (www.mapa.es/rmarinas). Estas reservas constituyen en la actualidad las únicas áreas en el archipiélago donde la actividad humana está controlada y regulada, por lo que son de las pocas zonas donde la recuperación de los fondos es posible. Las dos

primeras Reservas (La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote y La Restinga – Mar de Las Calmas) han contado y cuentan con programas de seguimiento de diferentes comunidades. Estos estudios y programas constituyen en la actualidad valiosas herramientas a partir de las cuales se apoya la gestión y planificación, ya que trabajan con series temporales que incluyen datos anteriores a la declaración de las Reservas (González 2008). Sin embargo, la Reserva Marina de La Palma, la Reserva más reciente (B.O.E., núm. 185 de 3 de agosto de 2001, www.mapa.es/rmarinas) ha carecido de este tipo de estudios. Los seguimientos científicos empiezan tardíamente y por lo tanto se desconoce el estado inicial de esta Reserva (Martín-Sosa & Fernández. 2003, González 2008). Hasta la fecha estos seguimientos de la evolución se han centrado básicamente en el estudio de la recuperación de las especies de peces de interés pesquero y no incluyen datos de la evolución de la Zona Integral (González, 2008).

Hernández et al. (2007), mediante el estudio de las comunidades bentónicas plasman el estado de conservación de las tres reservas marinas de Canarias, entre ellas la de La Palma. Este estudio sitúa a esta Reserva Marina de La Palma en un estado de conservación intermedio entre la Reserva de Restinga-Mar de Las Calma (buen estado de conservación) e La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote (mal estado de conservación). A su vez en este trabajo se recogen las grandes diferencias espaciales en cuanto al nivel de conservación de los fondos de La Reserva Marina de La Palma. En este sentido tal como ya reconocieron otros trabajos (Barquín et al. 1999, Sangil et al. 2003), antes de la creación de esta Reserva como en sus primeros años de evolución, contaba con una zona sur en buen estado de conservación (Zona Exterior Sur), una zona norte en mal estado de conservación (Zona Exterior Norte) y una zona en un estado de conservación intermedio (Zona Integral). Apoyándonos en los datos de Hernández et al. (2007) en este trabajo construimos una serie temporal (2004-2008) donde analizamos la evolución de las comunidades bentónicas (macroalgas y poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*) y comparamos espacialmente los predadores del erizo en las diferentes zonas de uso de la Reserva Marina de La Palma, incluyendo la Zona Integral así como zonas exteriores de influencia.

2. MATERIAL Y MÉTODOS.

2.1. Área de estudio.

La Reserva Marina de La Palma, se localiza en el suroeste de la isla de La Palma (Noroeste de las Islas Canarias) (Fig. 1). Fue creada en julio de 2001, para contribuir a la recuperación de los recursos pesqueros de la isla (B.O.E., núm. 185 de 3 de agosto de 2001, www.mapa.es/rmarinas). Abarca una franja de 15 km de litoral y un área de 3.719 Ha. Se divide en dos zonas, una Zona de Reserva situada entre Caleta de los Pájaros (28° 34,2 N) y Punta Gruesa (28° 28,2 N) y delimitada en profundidad por la isóbata de los 1000 m; y en su interior una Zona Integral entre Baja del Lance (28° 32,8 N) y Punta del Hombre (28° 30,3 N) y la isóbata de los 500 m de profundidad (Fig. 1). En la Zona de Reserva está permitida la pesca profesional desde embarcación con artes de anzuelo y la pesca deportiva con caña desde tierra. En esta zona también se permiten otras actividades recreativas como el baño y el buceo. En la Zona Integral están prohibidas todas las actividades extractivas y únicamente se permiten las actividades con fines científicos. En los límites exteriores de la Reserva Marina se ejerce una fuerte presión pesquera, y además de las artes de anzuelo se



utilizan trampas (nasas y tambores) y redes (trasmallos). Coincide además, tanto en el sur como en el norte de la Reserva, dos zonas habilitadas para la pesca deportiva con fúsil.

Los fondos de la Reserva Marina son fundamentalmente rocosos y abruptos, y de gran complejidad ambiental con numerosos veriles, bajíos y cuevas (Sangil et al. 2003, Martín-García et al. en prensa). Debido a la gran pendiente de los mismos la plataforma submarina, zona donde se concentra la mayor parte de la diversidad y productividad bentónica del medio marino, es muy reducida. Esta plataforma se reduce a su vez en extensión desde el norte hacia el sur de la Reserva coincidiendo con los fondos más jóvenes de la isla de La Palma (Martín-García et al. en prensa).

La posición de la isla de La Palma hacia el centro del océano y la escasa influencia del afloramiento de aguas frías de la costa africana próxima, provoca que las aguas sean, desde el punto de vista oceanográfico, pobres en nutrientes. La temperatura es de las más cálidas del archipiélago oscilando entre los 18-19 °C en marzo-abril y 24-25 °C en septiembre-octubre (García-Braun & Molina 1988; Barton et al. 1998). La zona de estudio se encuentra protegida de los vientos y el oleaje de componente noroeste-noreste predominantes en las islas (García-Braun & Molina 1988, Pérez et al. 2003). Únicamente está afectada por el fuerte oleaje en invierno cuando entran las borrascas atlánticas de componente oeste (García-Braun & Molina 1988).

Los fondos de la Reserva Marina se han caracterizado por presentar los dos estados de conservación de los ecosistemas rocosos someros de Canarias: comunidades de macroalgas erectas y blanquizales (Foto 4 y Foto 5) (Barquín et al. 1999; Sangil et al. 2003; Clemente et al. 2005; Hernández et al. 2007, 2008; Sangil et al. 2007). Los primeros corresponden a fondos conservados y estructurados, y con alta productividad, funcionalidad y diversidad. Las comunidades vegetales de estos fondos están dominadas por el alga parda *Lobophora variegata*. Los blanquizales por el contrario constituyen la fase degradada de los fondos de macroalgas erectas, se trata de zonas devastadas por la acción ramoneadora del erizo *Diadema* aff. *antillarum*. Su funcionalidad, productividad y diversidad es muy reducida, y están dominadas por macroalgas costrosas (coralinales costrosas fundamentalmente). Ambos tipos de fondos se encuentran segregados espacialmente. Los fondos de macroalgas erectas por lo general se encuentran situados en las aguas someras ya que el oleaje limita la distribución del erizo. Por otro lado en esta zona se ha identificado un gradiente en la distribución de los blanquizales, más frecuentes y extensos hacia el norte (Sangil et al. 2003; Clemente et al. 2005; Hernández et al. 2007).

2.2. Muestreos.

Los muestreos se realizaron en 7 localidades: 2 en la Reserva Integral, 3 en la Zona de Reserva y 2 en el exterior de la Reserva Marina (Fig. 1); en tres periodos diferentes: diciembre de 2004 y 2006, y agosto-noviembre de 2008. Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* y cobertura de macroalgas se muestrearon en el 2004 y 2008, mientras que los peces se estudiaron en el 2006 y 2008. El trabajo se desarrolló mediante buceo autónomo en fondos rocosos repartidos en tres niveles o estratos de profundidad 5-10 m, 10-15 m y 15-20 m. Se evitaron los fondos donde la arena sobre la roca alcanzaba un porcentaje de cobertura superior al 20 %, ya que a partir de estos niveles de sedimentación, el efecto abrasivo de la arena en suspensión limita la distribución de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*, y por tanto el papel que

desempeña esta especie en la estructura de las comunidades (Alves et al. 2001; Hernández et al. 2008).



Foto 4. Fondo de macroalgas erectas (*Lobophora variegata*). Las Suelas, 7 m de profundidad.



Foto 5. Blanquizar. Punta Bogullos, 15 m de profundidad.

2.2.1. Comunidades de macroalgas.

El estudio de las coberturas de las macroalgas se realizó mediante una cuadrícula de 25x25 cm (subdividida en subcuadrículas de 5x5 cm), estableciendo 6 cuadrículas por nivel de profundidad (Foto 6). La identificación de las especies fue realizada in situ, a excepción de algunas especies para las cuales se recolectó material para su posterior identificación. Mientras que la cobertura fue estimada mediante el análisis fotográfico de una fotografía de cada una de las cuadrículas (Foto 7), expresando los datos en porcentajes. La cobertura total de cada una de las cuadrículas fue calculada mediante la suma de cada una de las especies de la muestra. Las fotografías fueron tomadas con la cámara digital SONY DSC-P100 de 5.1 megapixels equipada con la carcasa MPK-PHB. El método fotográfico de muestreo empleado permite al buceador realizar un elevado número de replicas a profundidades donde sólo puede permanecer un tiempo limitado. Además es especialmente apropiado para el estudio de comunidades con especies de escaso porte y de no muy alta biodiversidad como ocurre con la mayoría de las comunidades de las islas (Littler & Littler 1985; Murray 2001; Balata et al. 2005; Sangil et al. 2006 a,b).

En cada localidad se tomaron a su vez datos de la profundidad a la cual comienzan los blanquiales. Esta profundidad o frontera entre los fondos de macroalgas erectas viene definida normalmente por un cambio brusco en la cobertura de las macroalgas erectas, ya que esta cae por debajo de valores del 20-30 % (Hernández et al. 2008) (Foto 8).



Foto 6. Investigador realizando los muestreos de coberturas de macroalgas.

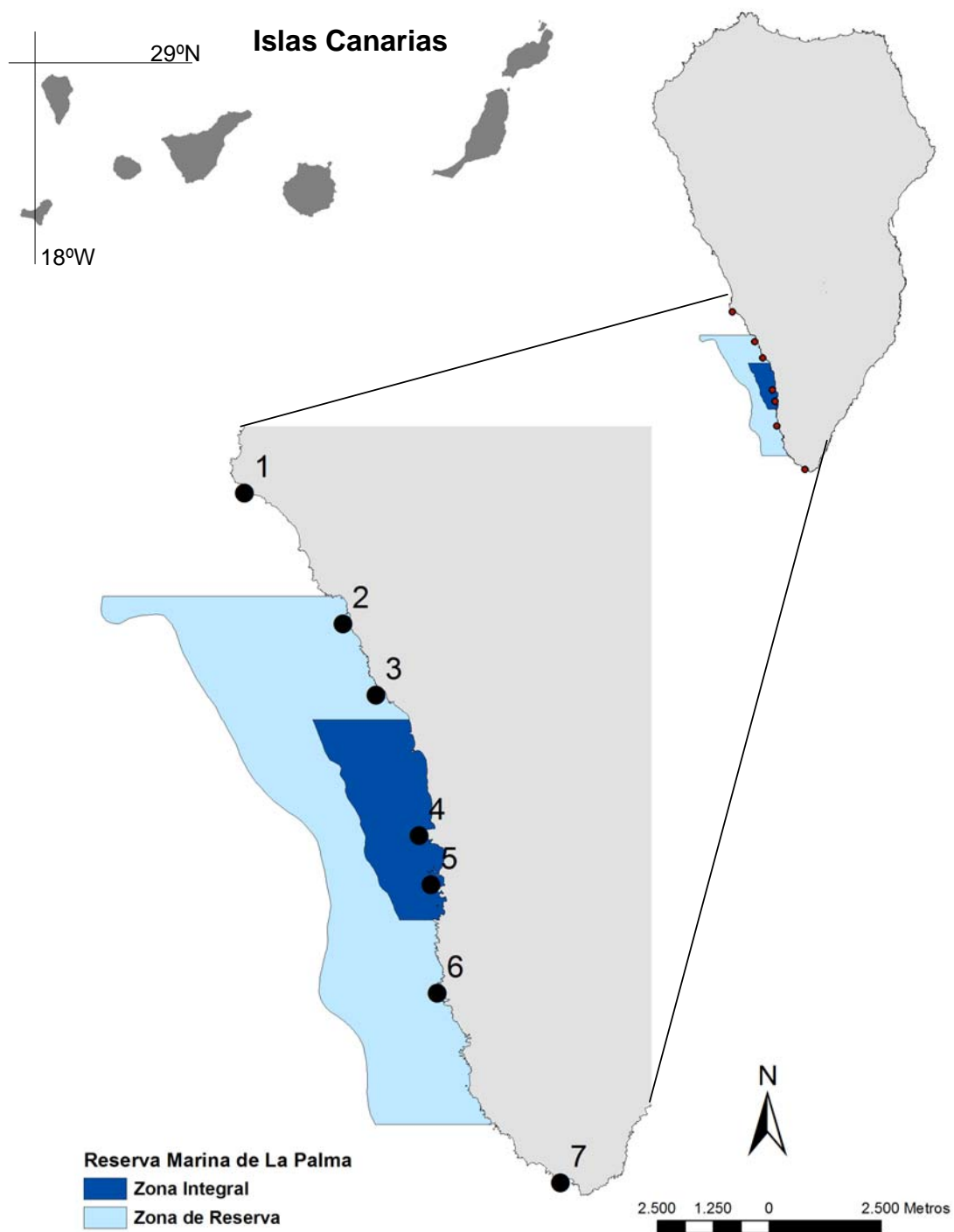


Figura 1. Localidades de muestreo. 1. La Bombilla, 2. Punta Bogullos, 3. El Remo, 4. Punta Banco, 5. Siete Islas, 6. Las Suelas, 7. Punta de Fuencaliente.

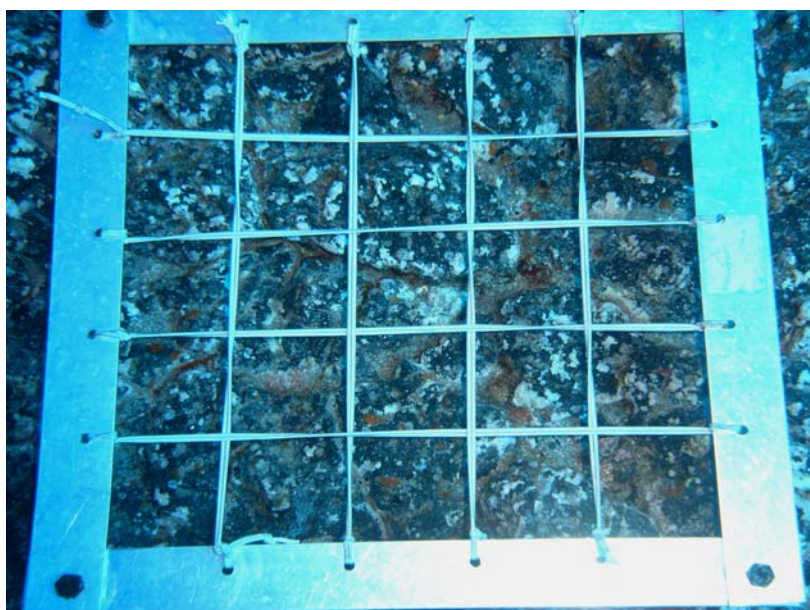


Foto 7. Ejemplo de la imagen de una de las cuadrículas.



Foto 8. Límite entre el blanquizar y los fondos de macroalgas erectas.

2.2.2. Poblaciones de *Diadema aff. antillarum*.

La estimación de las densidades del erizo se realizó mediante recuentos visuales en transectos (3 transectos por nivel de profundidad, 9 por localidad), siguiendo la metodología utilizada por diferentes autores en la evaluación de las poblaciones de equinodermos en diferentes regiones del globo (Harmelin et al. 1980; Turón et al. 1995; Sala & Zabala 1996). Esta metodología se ajustó en función de las peculiaridades del fondo y comunidades marinas litorales canarias, más complejas y variadas en el espacio, utilizando para ello transectos más cortos de 10x2 m y

umentando un mayor número de réplicas (Foto 9) (Brito et al. 2001; Hernández 2006; Hernández et al. 2007).

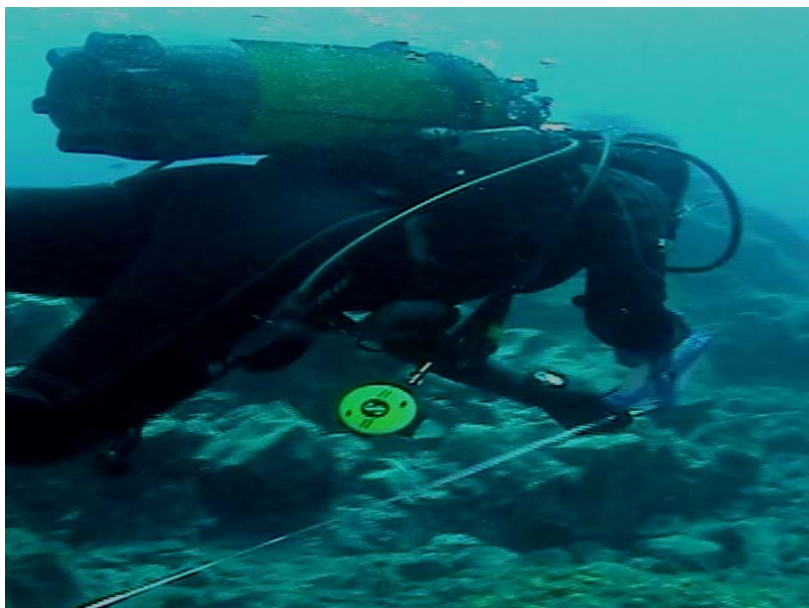


Foto 9. Método de transecto empleado en la estimación de las poblaciones de *Diadema aff. antillarum*.

2.2.3. Densidad y biomasa de peces predadores de *Diadema aff. antillarum*.

Los muestreos de las poblaciones de peces predadoras de *Diadema aff. antillarum* (Clemente 2008) se realizaron mediante censos visuales utilizando el método de recuento visual estacionario o “punto fijo” (Hamerlin-Vivien et al. 1985; Bohnsack & Bannerot 1986) (Foto 10). Se utilizó la técnica descrita por Bortone et al. (1989), con las modificaciones añadidas por Falcón et al. (1996), en ella el buceador se sitúa en el centro de un círculo imaginario de 5,6 m de radio (100 m² de superficie) marcado por una cuerda en uno de cuyos extremos se coloca; posteriormente el buceador va girando sobre sí mismo, tomando como referencia el otro extremo de la cuerda. En los muestreos se tomaron datos del número de ejemplares y talla de las siguientes especies: *Balistes capriscus*, *Canthidermis sufflamen*, *Chilomycterus reticulatus*, *Bodianus scrofa*, *Diplodus cervinus* y *Diplodus sargus*. Todos los ejemplares de estas especies que entran en el círculo imaginario son contabilizados durante 5 minutos; si parte de un cardumen de peces penetra en el círculo se cuentan todos los miembros del cardumen; los individuos o cardúmenes que entren por segunda vez en el área de muestreo no vuelven a ser contados. Con el objeto de reducir el sesgo debido a la detección diferencial de las especies, se realiza un muestreo estratificado, dando prioridad en la anotación a aquellas especies que no sienten atracción por el buceador o a las que, por su movilidad, pueden escapar pronto del área de muestreo. El número de réplicas por cada una de las localidades oscilo entre 9 y 21, el número total de censos fue de 99.

Reclutas y juveniles de estas especies, debido a su escaso o nulo poder de predación, fueron excluidos de los análisis ya que su contribución en número puede

afectar a los valores de densidad media (Clemente 2008). La biomasa se obtuvo a partir de las abundancias y tallas medias muestreadas (Brock y Norris 1989), mediante la utilización de las correspondientes ecuaciones talla-peso. Se utilizaron preferentemente las ecuaciones establecidas para las poblaciones de Canarias, en el caso de no existir se han tomado la de regiones próximas, mientras que para *Chylomycterus reticulatus* al no existir relación talla-peso se tomó la de otra especie perteneciente al mismo género (Báez Acosta et al. 1998; Base de Datos Centro Oceanográfico de Canarias. IEO (datos no publicados); www.fishbase.org).



Foto 10. Técnica de “punto fijo” utilizada para el muestreo de las especies de peces predadoras de *Diadema* aff. *antillarum*.



Foto 11. *Balistes capriscus*, una de las principales especies predadoras de *Diadema* aff. *antillarum*.

2.3. Análisis de datos.

Se realizaron dos tipos de análisis para detectar el efecto reserva: por un lado se examinó la variación espacio-temporal para las densidades de *Diadema aff. antillarum* y coberturas de macroalgas, y por otro se estudió la variación espacial del número y biomasa de las especies de peces predadores del erizo.

El análisis de la variación espacio-temporal se llevó a cabo mediante el diseño de un modelo Antes-Después-Control-Impacto (BACI) (Green 1979; Underwood 1997; Kingsford 1998). Las variables a estudiar fueron la densidad de erizos, la cobertura total, la cobertura de macroalgas costrosas (coralinales costrosas y *Pseudolithoderma adriaticum*), la cobertura de macroalgas erectas (cobertura total de especies no costrosas; *Lobophora variegata*, *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota* spp., *Sargassum* spp., *Cystoseira* spp.) y la cobertura de *Lobophora variegata*. El diseño de los análisis consistió en un modelo de tres vías en los que Impacto vs. Control con tres niveles (Zona Exterior de la Reserva, Zona de Reserva y Reserva Integral) y Antes vs. Después con dos niveles (2004, 2008) fueron tratados como factores fijos, mientras que el factor Localidad con siete niveles fue tratado como factor aleatorio pero anidado en el factor Impacto vs. Control. Los análisis fueron realizados mediante ANOVAs por permutaciones (Anderson 2001; Anderson & Millar 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices originales (Anderson 2004; Anderson & Millar 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak 2003). En algunos casos para los factores que resultaron significativos se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson 2004). Cuando el número de permutaciones de este análisis resultó bajo como para considerarlo aceptable, los p-valores se corrigieron mediante el uso de p-valores asintóticos de Monte Carlo, de forma que el nuevo p-valor fue calculado utilizando una muestra aleatoria de Monte Carlo (n=4999) de la distribución asintótica de las permutaciones (Anderson & Robinson 2003). Estos análisis fueron realizados por separado en los diferentes estratos de profundidad estudiados debido a la gran variabilidad que muestra el erizo en su distribución batimétrica (Tuya et al. 2007; Hernández et al. 2008).

La variación espacial de la abundancia de peces (nº de especímenes y biomasa) fue analizada a partir de ANOVAs por permutaciones (Anderson 2001; Anderson & Millar 2004), basados en las distancias euclídeas de matrices originales (Anderson 2004; Anderson & Millar 2004) y usando 4999 permutaciones (Anderson & ter Braak 2003), el modelo consistió en un modelo de dos vías, donde Impacto vs. Control fue tratado como un factor fijo con tres niveles (Zona Exterior de la Reserva, Zona de Reserva y Reserva Integral) y localidad como un factor aleatorio anidado en factor Impacto vs. Control y con 7 niveles. Para el factor Impacto vs. Control se realizaron comparaciones a posteriori dos a dos mediante permutaciones (Anderson 2004). En los casos en los que el número de permutaciones ejecutadas por el análisis fueron bajas se optó por usar los p-valores asintóticos de Monte Carlo (Anderson & Robinson 2003). La similaridad entre cada una de las muestras de peces fue examinada mediante análisis de coordenadas principales (PCO; Gower 1966), a partir de una matriz de datos de distancias euclídeas con transformación Ln (X+1). Los datos de 2006 y 2008 fueron analizados conjuntamente.

El cálculo de los descriptivos fue realizado con el programa SPSS 15.0, mientras que los análisis multivariantes y univariantes se realizaron con el PRIMER 6 + PERMANOVA+ (www.primere.com). La representación cartográfica de los datos fue realizada con el programa GVSig.vr.1.1.2.

RESULTADOS.

3.1. Evolución de las densidades de *Diadema aff. antillarum*.

En general y considerando el total de las localidades, las densidades de *Diadema aff. antillarum* en la zona de estudio han pasado de una media (\pm SD) de $3,20 \pm 2,75$ erizos/m² en el 2004 a $2,75 \pm 3,14$ erizos/m² en el 2008. En las localidades de la Reserva Marina las densidades en el 2004 fueron de $2,05 \pm 1,44$ erizos/m² mientras que en el 2008 fueron de $1,11 \pm 1,45$ erizos/m².

Los análisis de las densidades del erizo para los estratos de profundidad 10-15 m y 15-20 m mostraron diferencias significativas en la interacción de los factores Antes vs. Después y Localidad, para los estratos de profundidad 10-15 m y 15-20 m (Tabla 1), indicando que las densidades del erizo se han modificado en el tiempo, pero que han variado de diferente manera en las localidades estudiadas.

Entre 15-20 m de profundidad y en la Zona Integral las densidades del erizo se redujeron considerablemente durante el periodo de estudio (Tabla 2, Fig. 2). Los análisis a posteriori detectaron en ambas localidades variación significativa. En la Zona de Reserva sólo se detectó variación significativa en El Remo, donde se produjo un descenso en las poblaciones de *Diadema aff. antillarum*. En el resto de localidades, los test a posteriori demostraron que este cambio no es significativo, aunque la tendencia observada es un aumento en las poblaciones del erizo, (Tabla 2, Fig. 2). Para el Exterior de la Reserva se detectó variación significativa en La Bombilla, donde las poblaciones aumentaron sensiblemente. En la Punta de Fuencaliente las densidades también aumentaron pero éstas no resultaron significativas.

Entre 10-15 m de profundidad, en la Zona Integral se redujeron las poblaciones del erizo, sin embargo esta variación sólo fue significativa en Siete Islas (Tabla 2, Fig. 2). En la Zona de Reserva se detectó diferencias significativas en El Remo, con reducción en las densidades, en el resto de localidades las poblaciones mostraron valores similares. Las localidades de la Zona Exterior no mostraron diferencias significativas, aunque se observó un aumento en las poblaciones (Tabla 2, Fig.2).

Para la profundidad 5-10 m, se encontraron diferencias significativas en el factor Antes vs. Después, con una reducción ligera en las densidades de *Diadema aff. antillarum*, y diferencias para el factor Impacto vs. Control (Tabla 1, Fig. 3). Los análisis a posteriori para este factor encontraron diferencias de la Zona Exterior con la Zona de Reserva y con Zona Integral, en este sentido las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* resultaron muy superiores en la Zona Exterior (Tabla. 3 y Fig. 4).

5-10 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	4,9115	11,471	0,0278
IC	2	227,67	109,46	0,0002
LO(IC)	4	2,0798	1,7515	0,1568
ADxIC	2	0,50061	1,1692	0,4062
ADxLO(IC)	4	0,42817	0,36057	0,8422
Residual	28	1,1875		
Total	41			

10-15 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	0,88334	0,13271	0,7426
IC	2	144,08	11,14	0,026
LO(IC)	4	12,934	7,0044	0,001
ADxIC	2	10,41	1,564	0,3134
ADxLO(IC)	4	6,656	3,6045	0,0164
Residual	28	1,8465		
Total	41			

15-20 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	0,63939	0,31678	0,5924
IC	2	8,1522	0,89398	0,4776
LO(IC)	4	9,119	12,979	0,0002
ADxIC	2	19,127	9,4765	0,0314
ADxLO(IC)	4	2,0184	2,8728	0,0366
Residual	28	0,7026		
Total	41			

Tabla 1. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para las densidades de *Diadema* aff. *antillarum*. Valores significativos en negrita. (AD = Antes vs. Después; IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

	Loc.	2004			2008		
		5-10 m	10-15 m	15-20 m	5-10 m	10-15 m	15-20 m
Control	1.	8,76±2,24	5,61±1,45	2,93±0,42	8,41±1,96	8,48±2,90	5,91±0,77
Zona de Reserva	2.	1,10±0,96	3,53±0,62	4,08±1,72	1,45±0,74	3,63±2,06	4,60±0,15
	3.	1,53±0,53	1,83±0,23	2,37±0,39	0,55±0,05	0,96±0,28	0,90±0,05
Zona Integral	4.	0,97±0,59	1,53±1,10	2,85±0,95	0	0,55±0,42	0,56±0,45
	5.	1,16±0,63	3,75±1,52	3,83±1,42	0	0,45±0,42	0,33±0,17
Zona de Reserva	6.	0,35±0,22	0,46±0,05	1,48±0,45	0	0,25±0,31	2,45±0,83
Control	7.	7,91±0,40	9,20±2,52	1,96±1,32	6,88±2,22	3,08±2,02	3,30±0,22
	Total	3,11±3,51	3,70±3,02	2,79±1,27	2,47±3,55	3,20±3,66	2,51±2,07

Tabla 2. Evolución de las densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum*. Media ± desviación estándar.

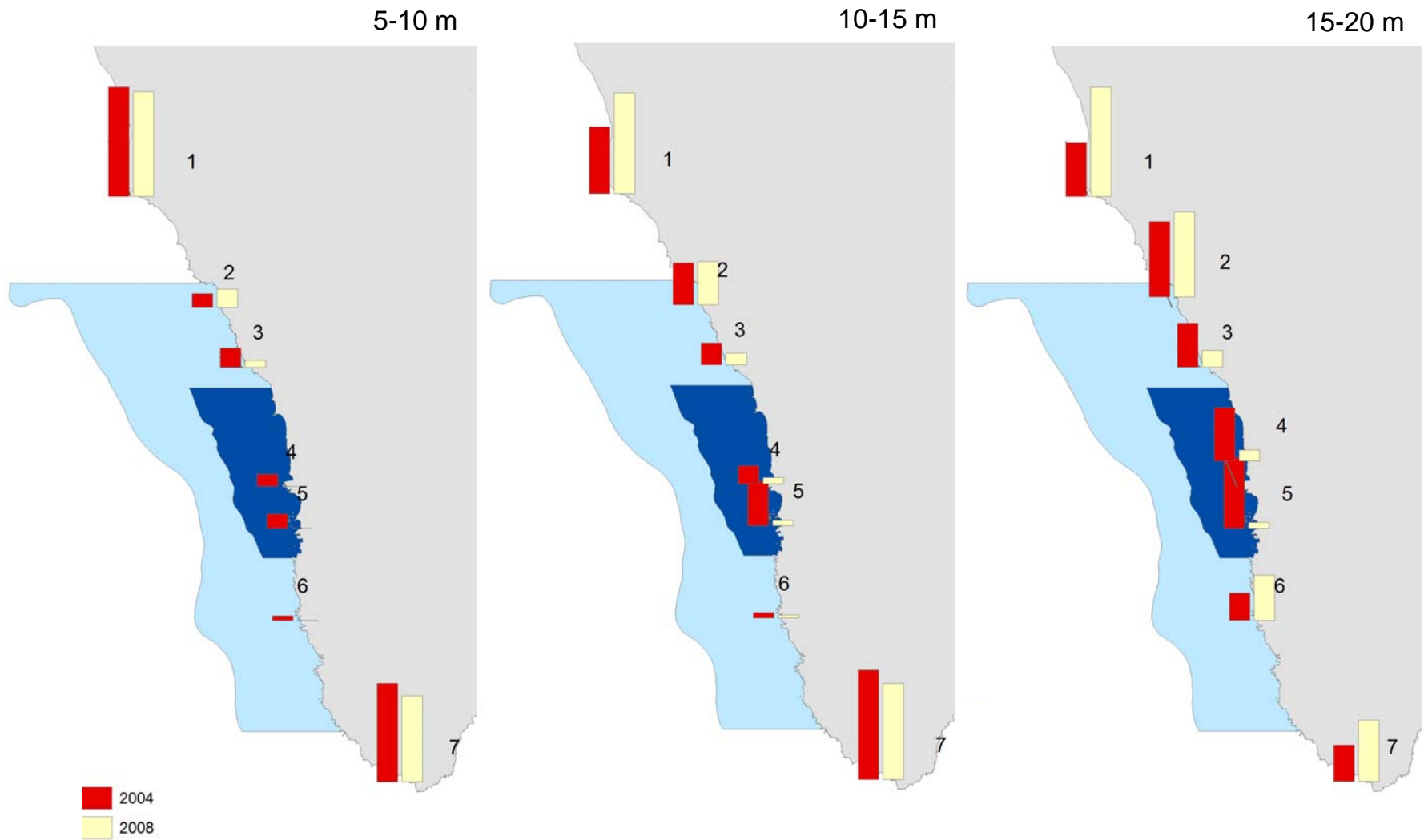


Figura 2. Evolución de las densidades medias de *Diadema* aff. *antillarum*.

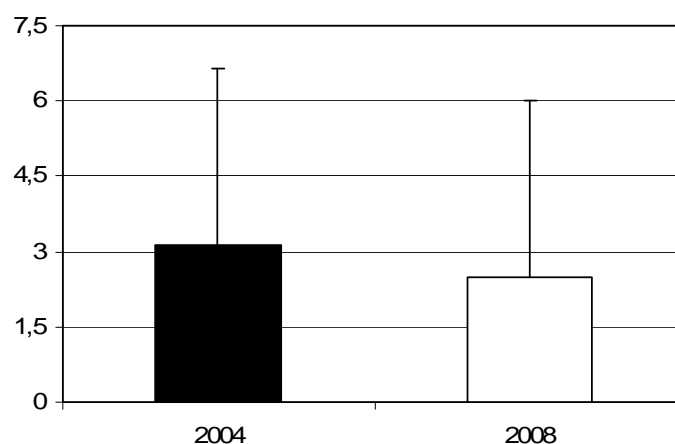


Figura 3. Variación de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* durante el período de muestreo para la profundidad 5-10 m. Media ± desviación estándar.

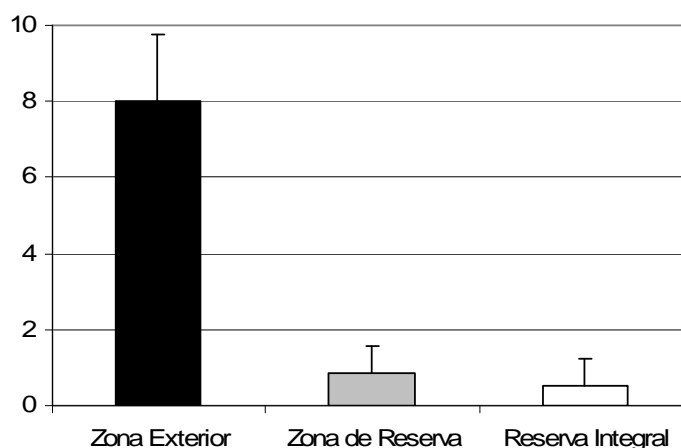


Figura 4. Variación de las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* según los niveles de protección de la zona de estudio para la profundidad 5-10 m. Media ± desviación estándar.

3.2. Evolución de las coberturas de macroalgas.

3.2.1. Cobertura total.

El porcentaje de cobertura total osciló en la zona de estudio entre $67,97 \pm 22,43$ % en el 2004 y $80,42 \pm 22,43$ % en el 2008. Mientras que en la Reserva Marina fue de $63,38 \pm 23,48$ % en el 2004 y de $86,50 \pm 21,20$ % en el 2008. Los análisis para las profundidades 15-20 m y 10-15 m reflejaron la interacción significativa entre los factores Antes vs. Después y Localidad (Tabla 3). El porcentaje de cobertura total cambia en el tiempo, pero varía de diferente manera en las localidades.

Entre 15-20 m el incremento detectado en las localidades de la Zona Integral (Tabla 4, Fig. 5) resultó, según los análisis a posteriori, significativo. En la Zona de Reserva la cobertura se incrementó en todas las localidades, aunque esta no fue significativa en Punta Bogullos (Tabla 4, Fig. 5). En la Zona exterior la cobertura creció

en ambas localidades, pero sólo fue significativa en Punta de Fuencaliente (Tabla 4, Fig. 5).

Entre 10-15 m en la Zona Integral la cobertura aumentó significativamente en ambas localidades (Tabla 4, Fig. 5), en la Zona de Reserva se detectó un incremento significativo en El Remo y La Resvaladera, pero no en Punta Bogullos (Tabla 4, Fig. 5). En la Zona Exterior la cobertura incrementó significativamente en ambas localidades (Tabla 4, Fig. 5).

Para la profundidad 5-10 m no se detectaron cambios temporales, las coberturas fueron similares en ambos períodos (Tabla 3, Tabla 4, Figura 5), sin embargo se registraron diferencias significativas entre localidades (Tabla 3). En este sentido los test a posteriori encontraron diferencias entre El Remo - La Resvaladera y entre El Remo - Punta Bogullos, en la Zona de Reserva, y entre las localidades de la Zona Exterior (Fig. 6).

5-10 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	1470,6	6,608	0,0650
IC	2	1883,3	1,064	0,3040
LO(IC)	5	1769,7	17,306	0,0002
ADxIC	2	482,23	2,167	0,2287
ADxLO(IC)	4	222,23	2,170	0,0760
Residual	70	102,26		
Total	83			

10-15 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	7255,5	15,434	0,0174
IC	2	6229,3	1,1964	0,3734
LO(IC)	4	5206,7	33,408	0,0002
ADxIC	2	301,55	0,64147	0,5751
ADxLO(IC)	4	470,1	3,0163	0,0236
Residual	70	155,85		
Total	83			

15-20 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	1697,7	3,3223	0,1408
IC	2	652,72	0,3711	0,7934
LO(IC)	4	1768	14,101	0,0002
ADxIC	2	4114,8	8,0472	0,041
ADxLO(IC)	4	513,48	4,0953	0,006
Residual	70	125,38		
Total	83			

Tabla 3. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para la cobertura total. Valores significativos en negrita. (AD = Antes vs. Después; IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

	Loc.	2004			2008		
		5-10 m	10-15 m	15-20 m	5-10 m	10-15 m	15-20 m
Control	1.	92,84±3,39	69,93±6,55	66,73±3,988	91,53±3,30	83,58±3,31	61,81±5,69
Zona de Reserva	2.	92,50±3,61	58,67±9,70	49,50±10,50	101,79±15,69	58,50±5,16	56,39±3,62
	3.	60,50±2,07	48,00±5,69	45,50±6,74	85,47±18,80	77,02±8,88	66,42±9,08
Zona Integral	4.	91,00±3,34	87,17±18,10	31,83±6,67	109,37±7,99	104,08±3,59	65,54±8,72
	5.	91,17±3,43	68,00±33,11	47,50±14,15	102,73±4,14	104,18±2,19	72,37±21,14
Zona de Reserva	6.	92,18±6,09	93,33±3,14	68,83±11,19	94,28±18,62	106,29±4,44	93,08±16,04
Control	7.	70,77±9,67	31,10±8,35	70,37±11,44	69,04±14,49	50,06±18,81	35,29±12,57
	Total	84,42±13,23	65,17±24,79	54,32±16,38	93,46±17,58	83,39±22,88	64,41±19,87

Tabla 4. Evolución de la cobertura total. Media ± desviación estándar.

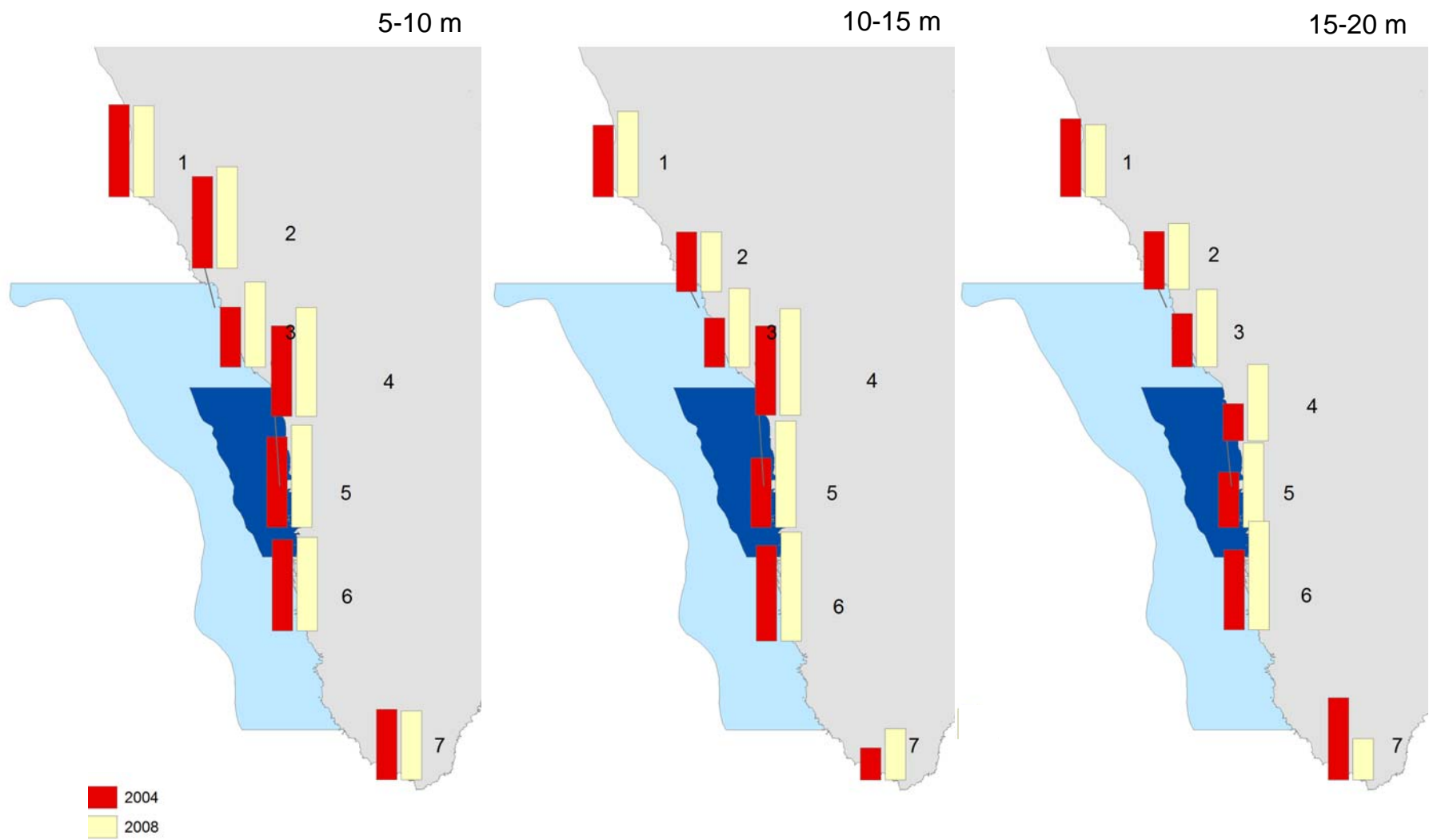


Figura 5. Evolución de la cobertura total.

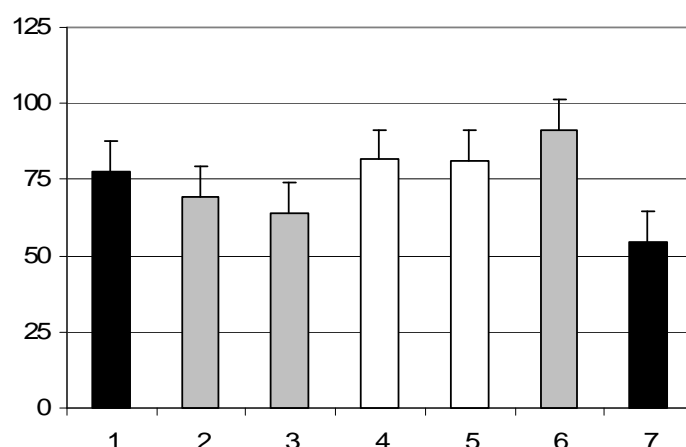


Figura 6. Porcentaje de cobertura total para la profundidad 5-10 m, en las localidades estudiadas. En negro Zona Exterior, gris Zona de Reserva, blanco Reserva Integral. Media \pm desviación estándar.

3.2.2. Cobertura de macroalgas costrosas.

El porcentaje de cobertura de macroalgas costrosas varió entre el $30,68 \pm 27,35$ % en el 2004 y el $34,15 \pm 30,49$ % en el 2008. En la Reserva Marina las coberturas evolucionaron de $41,06 \pm 38,13$ % en el 2004 a $55,290 \pm 42,27$ % en el 2008. Los análisis para las profundidades 15-20 m y 10-15 m evidenciaron la interacción entre los factores Antes vs. Después y Localidad (Tabla 5). En este caso nuevamente el porcentaje de cobertura de costrosas evoluciona con el tiempo, pero varía de diferente manera en las localidades.

Entre 15-20 m el incremento detectado en las localidades de la Zona Integral (Tabla 6, Fig. 7) resultó significativo únicamente en Punta Banco. En la Zona de Reserva la cobertura se incrementó significativamente en Punta Bogullos y El Remo, en La Resvaladera se observó una caída en la cobertura pero no fue significativo (Tabla 6, Fig. 7). En la Zona Exterior la cobertura descendió en ambas localidades, pero esta variación sólo fue significativa en la Punta de Fuencaliente (Tabla 6, Fig. 7).

En la profundidad 10-15 m de la Zona Integral la cobertura bajó en las dos localidades, pero esta variación no fue significativa (Tabla 6, Fig. 7). En la Zona de Reserva se observó un aumento significativo en El Remo y una reducción significativa en La Resvaladera. En Punta Bogullos el incremento que experimentaron las costrosas no fue significativo (Tabla 6, Fig. 7). En la Zona Exterior la cobertura aumentó en ambas localidades, pero fue significativa únicamente en La Bombilla (Tabla 6, Fig. 7).

Entre 5-10 m de profundidad no se detectó una evolución temporal, las coberturas a lo largo del periodo de estudio fue similar en todas las localidades (Tabla 6, Fig. 7). No obstante, se encontraron diferencias significativas para el factor Localidad y para el Impacto vs. Control (Tabla 5). Los test a posteriori para el factor localidad encontraron diferencias significativas entre las localidades de la Zona Integral y la Zona Exterior (Fig. 8). Para el factor Impacto vs. Control existen diferencias entre la Zona Integral y la Zona Exterior y entre la Zona de Reserva y la Zona Integral (Fig. 9).

5-10 m

Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	107,42	0,987	0,378
IC	2	45011	53,926	0,031
LO(IC)	4	834,67	13,63	0,0002
ADxIC	2	41,095	0,377	0,700
ADxLO(IC)	4	108,82	1,777	0,1478
Residual	70	61,238		
Total	83			

10-15 m

Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	1319,4	1,1267	0,3448
IC	2	14684	3,1003	0,1672
LO(IC)	4	4736,3	32,814	0,0002
ADxIC	2	1358,9	1,1604	0,4012
ADxLO(IC)	4	1171	8,1131	0,0002
Residual	70	144,34		
Total	83			

15-20 m

Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	82,696	7,05E-02	0,7926
IC	2	4486,7	1,148	0,4004
LO(IC)	4	3908,3	30,221	0,0002
ADxIC	2	1319,8	1,1255	0,4156
ADxLO(IC)	4	1172,7	9,0678	0,0002
Residual	70	129,32		
Total	83			

Tabla 5. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para la cobertura de costrosas. Valores significativos en negrita. (AD = Antes vs. Después; IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

	Loc.	2004			2008		
		5-10 m	10-15 m	15-20 m	5-10 m	10-15 m	15-20 m
Control	1.	92,00±3,32	64,63±7,64	63,29±7,88	91,13±3,28	78,33±3,20	57,92±4,69
Zona de Reserva	2.	9,00±9,59	42,83±21,68	42,17±11,58	10,33±4,76	55,50±4,27	5,83±4,53
	3.	7,50±9,62	18,50±91,21	26,00±19,31	14,67±10,67	64,17±12,71	56,17±7,62
Zona Integral	4.	5,17±4,49	4,67±9,48	27,67±6,83	3,00±3,34	2,50±2,95	53,67±12,43
	5.	11,33±11,16	16,50±19,05	18,50±17,95	3,83±2,56	1,33±2,42	14,83±12,43
Zona de Reserva	6.	10,67±3,83	9,83±7,16	14,67±15,44	2,00±4,00	1,83±1,16	1,33±2,06
Control	7.	70,33±9,58	30,67±8,23	58,33±10,37	67,17±15,15	49,17±18,36	34,50±12,72
	Total	29,43±34,48	26,80±23,83	35,80±21,91	27,45±34,71	36,12±32,21	38,89±22,78

Tabla 6. Evolución de la cobertura de macroalgas costrosas. Media ± desviación estándar.

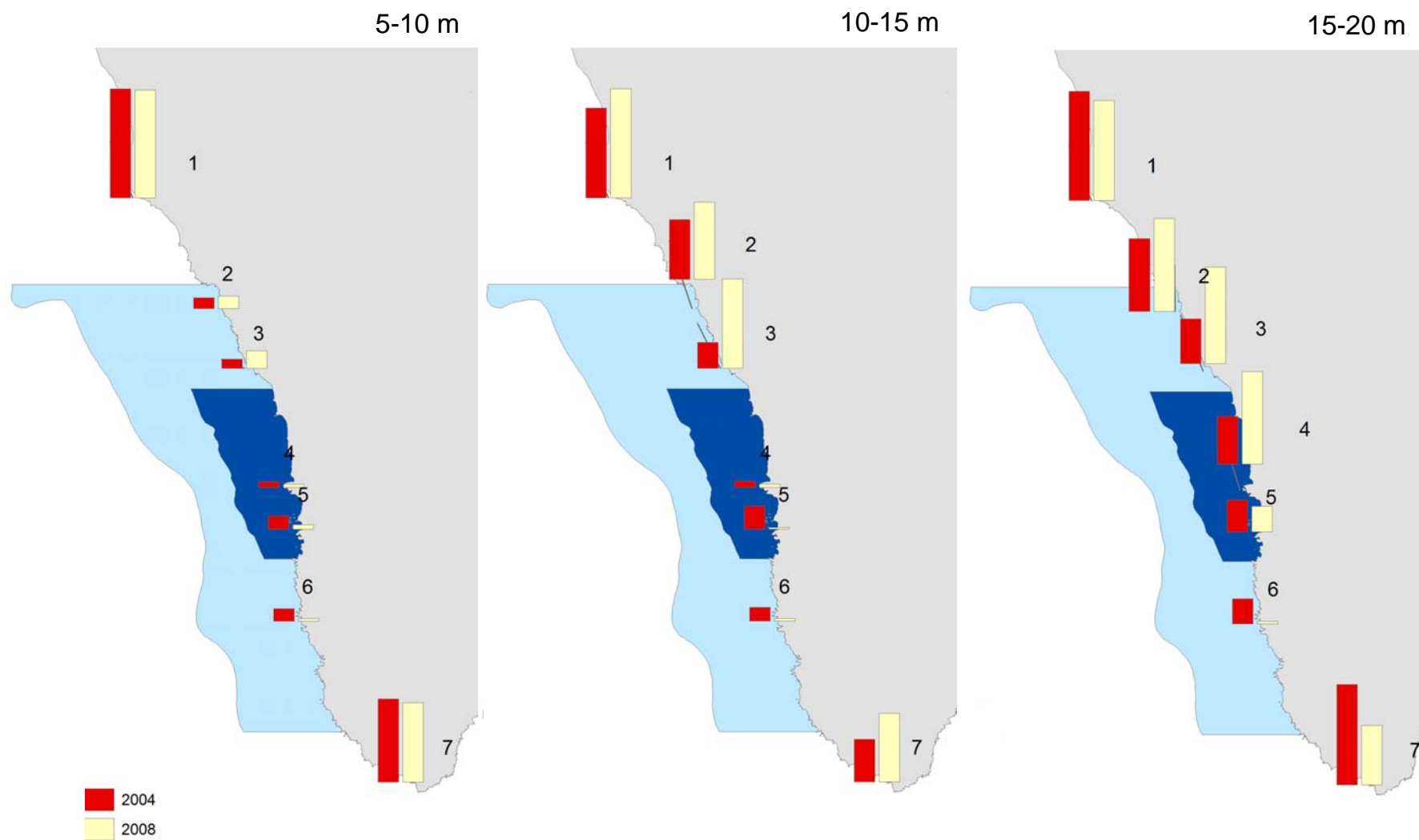


Figura 7. Evolución de la cobertura de macroalgas costosas.

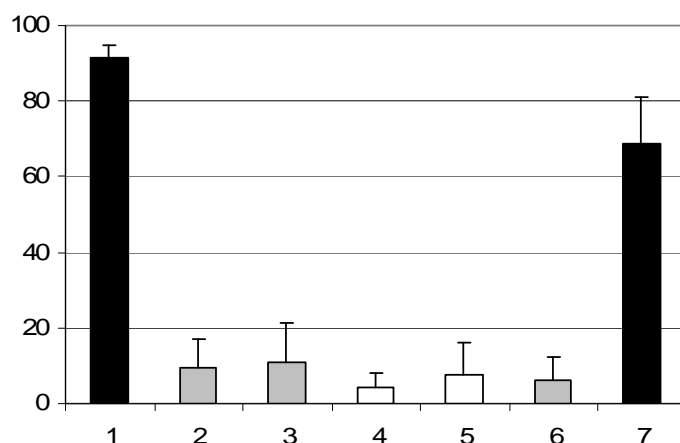


Figura 8. Porcentaje de cobertura de macroalgas costrosas para la profundidad 5-10 m, en las localidades de estudio. En negro Zona Exterior, gris Zona de Reserva, blanco Reserva Integral. Media \pm desviación estándar.

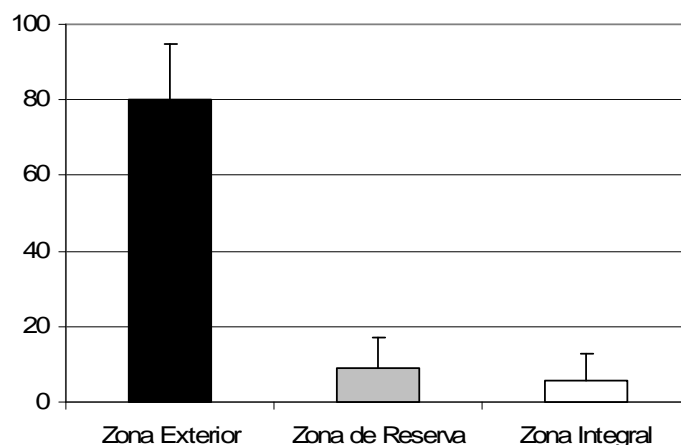


Figura 9. Porcentaje de cobertura de macroalgas costrosas para la profundidad 5-10 m, según los niveles de protección de la zona de estudio para la profundidad 5-10 m. Media \pm desviación estándar.

3.2.3. Cobertura de macroalgas erectas.

La cobertura de macroalgas erectas osciló a lo largo del estudio entre el 37,29 \pm 36,54 % en el 2004 y 46,27 \pm 45,93 % en el 2008. En la zona de Reserva Marina se incrementaron de 50,71 \pm 35,02 % en el 2004 a 63,90 \pm 43,13 % en el 2008. Entre 15-20 m y 10-15 m se encontró interacción significativa entre los factores Antes vs. Después y Localidad. La cobertura de este grupo de macroalgas cambia en el tiempo, pero de forma desigual según las localidades (Tabla 7).

En la profundidad 15-20 m y en las localidades de la Zona Integral la cobertura se incrementa significativamente en ambas localidades (Tabla 8, Fig. 10), en la Zona de Reserva se encontró un aumento en La Resvaladera y un descenso significativo en Punta Bogullos. La caída de la cobertura en El Remo no fue significativa (Tabla 8, Fig. 10). En las localidades de la Zona Exterior la cobertura decreció significativamente en

la Punta de Fuencaliente, mientras que en La Bombilla permaneció sin variación (Tabla 8, Fig. 10).

En la profundidad 10-15 m de la Zona Integral la cobertura creció en las dos localidades, pero sólo fue significativa en Siete Islas (Tabla 8, Fig. 10). En la Zona de Reserva se encontró un aumento significativo en La Resvaladera y un descenso significativo en Punta Bogullos, la caída en la cobertura de la localidad de El Remo no fue significativa (Tabla 8, Fig. 10). La Zona Exterior no experimentó variación durante el periodo de estudio (Tabla 8, Fig. 10).

Entre 5-10 m de profundidad, las coberturas en las diferentes localidades permanecieron invariables en el tiempo (Tabla 8, Fig. 10). Sin embargo los análisis detectan diferencias para los factores Localidad y Impacto vs. Control (Tabla 7). Para el factor localidad se encontraron diferencias entre las localidades de El Remo – La Resvaladera y entre Punta Bogullos – El Remo (Fig. 11), mientras que para el factor Impacto vs. Control existieron diferencias entre la Zona Integral – Zona de Reserva y entre la Zona de Reserva – Zona Exterior (Fig. 12).

5-10 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	2372,9	58,32	0,003
IC	2	61109	45,328	0,0372
LO(IC)	4	1348,1	11,264	0,0002
ADxIC	2	568,8	13,98	0,0168
ADxLO(IC)	4	40,687	0,339	0,8484
Residual	70	119,68		
Total	83			

10-15 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	2386,9	2,3106	0,2014
IC	2	40039	3,091	0,208
LO(IC)	4	12953	46,394	0,0002
ADxIC	2	2924,5	2,831	0,1762
ADxLO(IC)	4	1033	3,7	0,007
Residual	70	279,2		
Total	83			

15-20 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	953,14	0,783	0,425
IC	2	5046,3	0,506	0,745
LO(IC)	4	9972,7	54,005	0,0002
ADxIC	2	834,95	0,686	0,545
ADxLO(IC)	4	1215,9	6,5842	0,0004
Residual	70	184,66		
Total	83			

Tabla 7. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para la cobertura de erectas. Valores significativos en negrita. (AD = Antes vs. Después; IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

	Loc.	2004			2008		
		5-10 m	10-15 m	15-20 m	5-10 m	10-15 m	15-20 m
Control	1.	0,84±0,31	5,31±2,77	3,43±4,24	0,04±0,10	5,25±2,68	3,89±1,38
Zona de Reserva	2.	83,50±11,30	15,83±12,44	7,33±2,06	91,46±19,00	3,00±2,01	2,56±2,02
	3.	53,00±10,23	29,50±16,14	19,50±14,65	70,80±15,06	12,85±10,65	10,25±5,01
Zona Integral	4.	85,83±4,49	82,50±25,75	4,17±1,32	106,37±8,14	101,58±4,48	11,88±6,12
	5.	79,83±13,15	51,50±50,63	29,00±29,31	98,89±4,45	102,84±3,16	57,53±23,45
Zona de Reserva	6.	81,52±8,36	83,50±9,26	54,17±21,84	92,28±22,26	104,46±4,07	91,75±18,09
Control	7.	0,43±0,13	0,43±0,26	12,03±7,94	1,88±2,18	0,89±0,36	0,79±0,29
	Total	54,99±37,11	38,37±38,99	18,52±22,13	66,01±44,39	47,27±49,15	25,52±31,69

Tabla 8. Evolución de la cobertura de macroalgas erectas. Media ± desviación estándar.

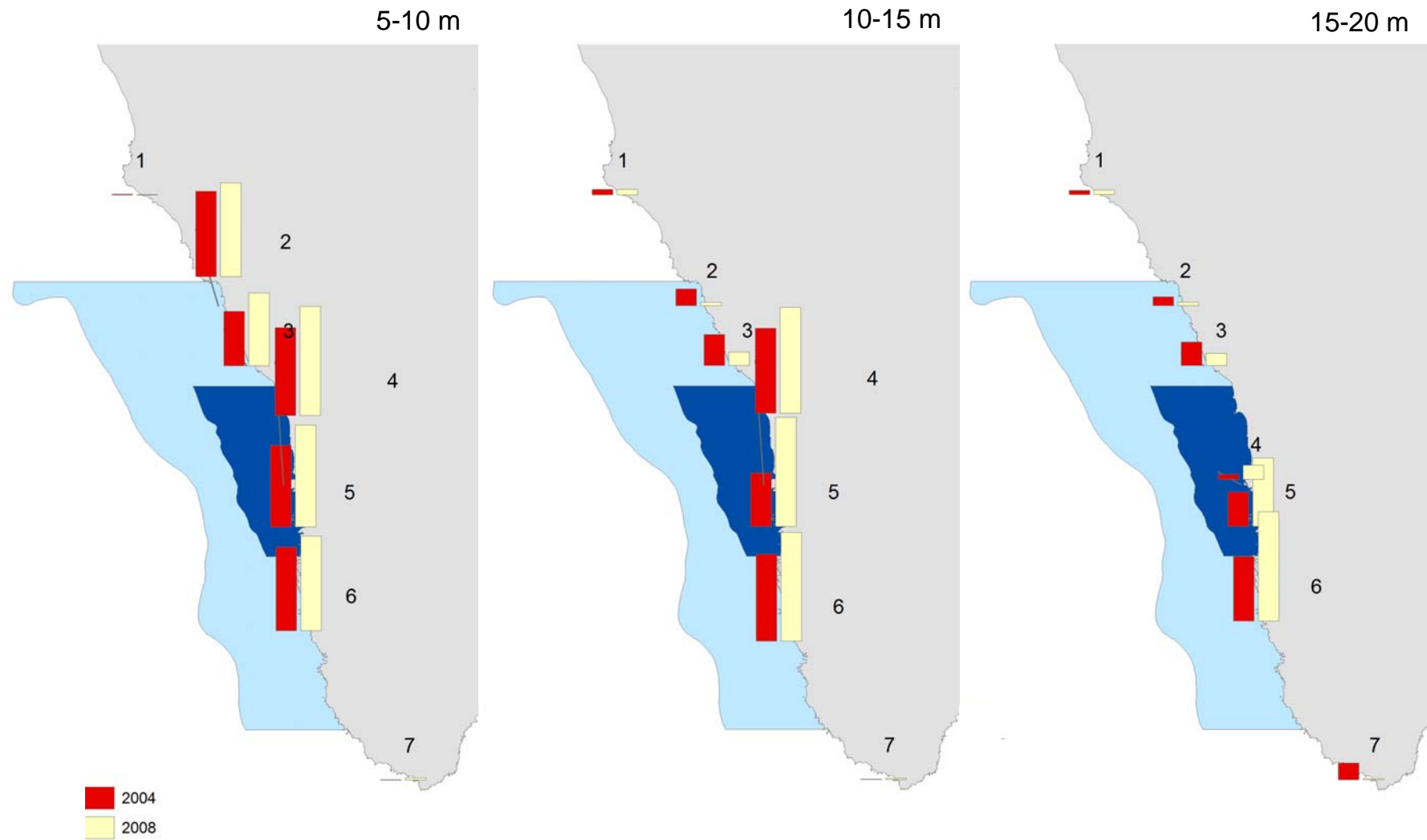


Figura 10. Evolución de la cobertura de macroalgas erectas.

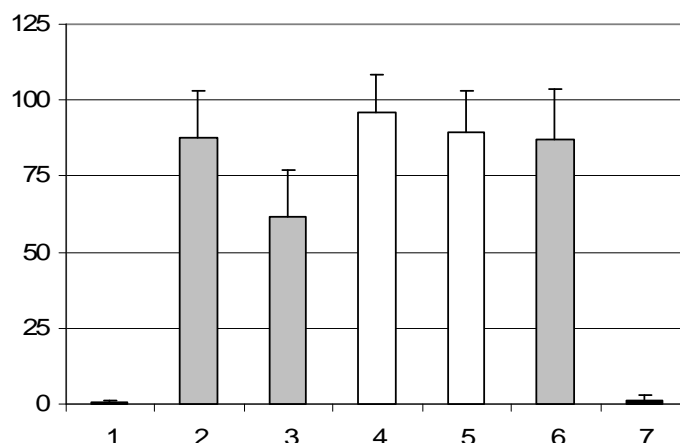


Figura 11. Porcentaje de cobertura de macroalgas erectas para la profundidad 5-10 m, en las localidades de estudio. En negro Zona Exterior, gris Zona de Reserva, blanco Reserva Integral. Media \pm desviación estándar.

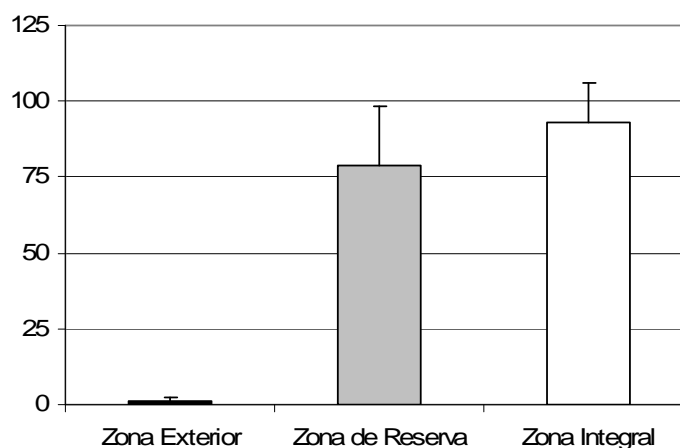


Figura 12. Porcentaje de cobertura de macroalgas erectas para la profundidad 5-10 m, según los niveles de protección de la zona de estudio para la profundidad 5-10 m. Media \pm desviación estándar.

3.2.4. Cobertura de *Lobophora variegata*.

El porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* osciló en la zona de estudio entre $29,72 \pm 32,72$ % en el 2004 y $38,82 \pm 43,24$ % en el 2008. En la Reserva Marina la cobertura fue de $41,06 \pm 38,13$ % en el 2004 y de $55,20 \pm 42,27$ % en el 2008. El análisis para las profundidades 15-20 m y 10-15 m reflejó la interacción significativa entre los factores Antes vs. Después y Localidad (Tabla 9). El porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* varía en el tiempo, pero de diferente manera en las localidades.

Entre 15-20 m el incremento detectado en las localidades de la Zona Integral resultó, según los análisis a posteriori, significativo únicamente en Punta Banco (Tabla 10, Fig. 13). En la Zona de Reserva la cobertura aumentó significativamente en El Remo y La Resvaladera, mientras que en Punta Bogullos permaneció igual (Tabla 10, Fig. 13). En la Zona exterior bajó significativamente en la Punta de Fuencaliente, mientras que permaneció sin variación en La Bombilla (Tabla 10, Fig. 13).

En la profundidad 10-15 m, no se detectó diferencias en la cobertura de *Lobophora variegata* (Tabla 10, Fig. 13). Las únicas diferencias encontradas por el análisis correspondieron al factor Localidad, en este sentido las localidades de la Zona Integral y las de la Zona Exterior resultaron diferentes (Fig. 14).

Entre 5-10 m se encontraron diferencias entre el factor Localidad y el Antes vs. Después. Los análisis a posteriori para el factor localidad mostraron diferencias para El Remo – La Resvaladera y Punta Bogullos – El Remo (Fig. 15). Para el factor Antes vs. Después se observó un incremento en la cobertura de *Lobophora variegata* (Fig. 16).

5-10 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	1115,7	17,763	0,016
IC	2	46972	6,687	0,067
LO(IC)	4	7023,7	49,08	0,0002
ADxIC	2	307,46	4,894	0,094
ADxLO(IC)	4	62,812	0,438	0,7954
Residual	70	143,11		
Total	83			

10-15 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	3635,1	7,3639	0,052
IC	2	37001	2,4483	0,2764
LO(IC)	4	15113	57,504	0,0002
ADxIC	2	2096,8	4,2477	0,094
ADxLO(IC)	4	493,64	1,8783	0,1236
Residual	70	262,81		
Total	83			

15-20 m				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (perm)
AD	1	1547,9	1,7451	0,2556
IC	2	3350,4	0,35004	0,8646
LO(IC)	4	9571,5	48,851	0,0002
ADxIC	2	671,06	0,75654	0,5196
ADxLO(IC)	4	887,02	4,5272	0,0022
Residual	70	195,93		
Total	83			

Tabla 9. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para la cobertura de *Lobophora variegata*. Valores significativos en negrita. (AD = Antes vs. Después; IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

	Loc.	2004			2008		
		5-10 m	10-15 m	15-20 m	5-10 m	10-15 m	15-20 m
Control	1.	0,50±0,31	4,58±2,35	1,71±1,36	0,04±0,10	4,50±2,73	3,00±1,78
Zona de Reserva	2.	79,00±11,95	0,83±0,75	1,00±0,63	81,00±17,42	2,08±2,17	0,92±0,58
	3.	13,71±16,15	7,50±8,55	1,00±0,63	25,83±11,14	6,83±7,96	5,17±2,56
Zona Integral	4.	83,83±5,41	76,83±26,24	2,83±1,16	94,67±4,50	95,93±3,81	10,00±5,40
	5.	74,67±17,04	49,00±52,28	26,83±28,72	92,50±3,67	98,67±2,42	47,50±29,95
Zona de Reserva	6.	72,50±9,91	81,83±8,90	45,00±22,16	81,50±26,80	98,83±1,32	86,67±20,65
Control	7.	0,03±0,52	---	7,17±7,67	0,58±1,20	0,08±0,20	---
Total		46,24±38,23	31,51±40,32	12,22±20,64	53,73±42,19	43,83±47,45	21,89±33,53

Tabla 10. Evolución de la cobertura de *Lobophora variegata*. Media ± desviación estándar.

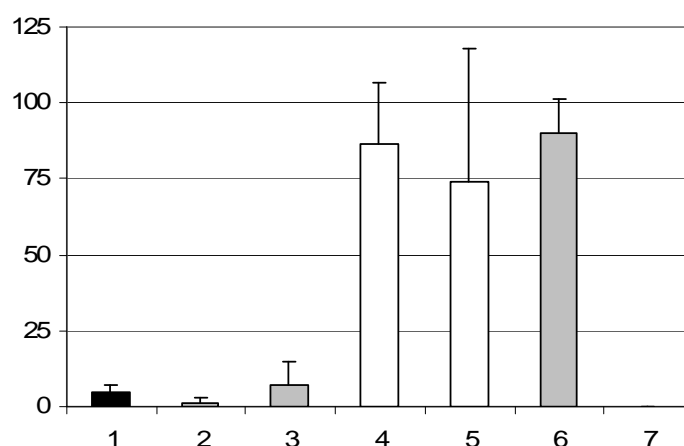


Figura 14. Porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* para la profundidad 10 – 15 m, en las localidades de estudio. En negro Zona Exterior, gris Zona de Reserva, blanco Reserva Integral. Media ± desviación estándar.

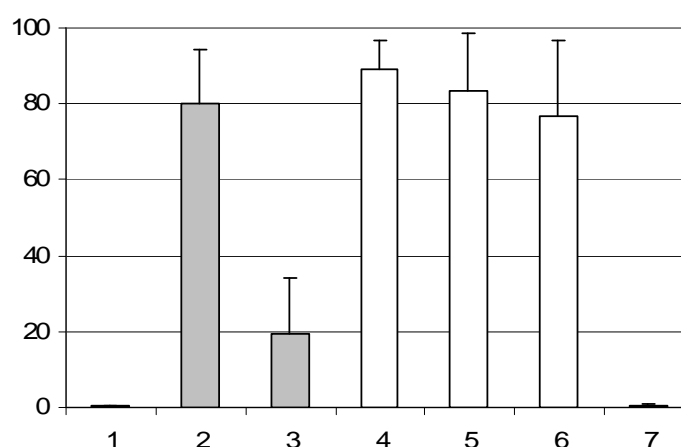


Figura 15. Porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* para la profundidad 5 – 10 m, en las localidades de estudio. En negro Zona Exterior, gris Zona de Reserva, blanco Reserva Integral. Media ± desviación estándar.

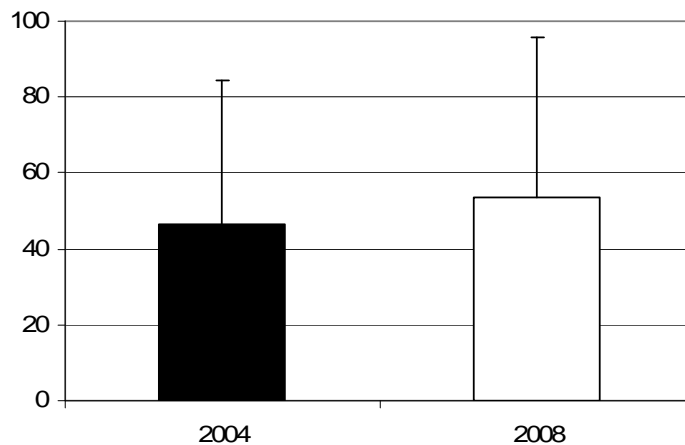


Figura 16. Variación del porcentaje de cobertura de *Lobophora variegata* durante el período de muestreo para la profundidad 5-10 m. Media \pm desviación estándar.

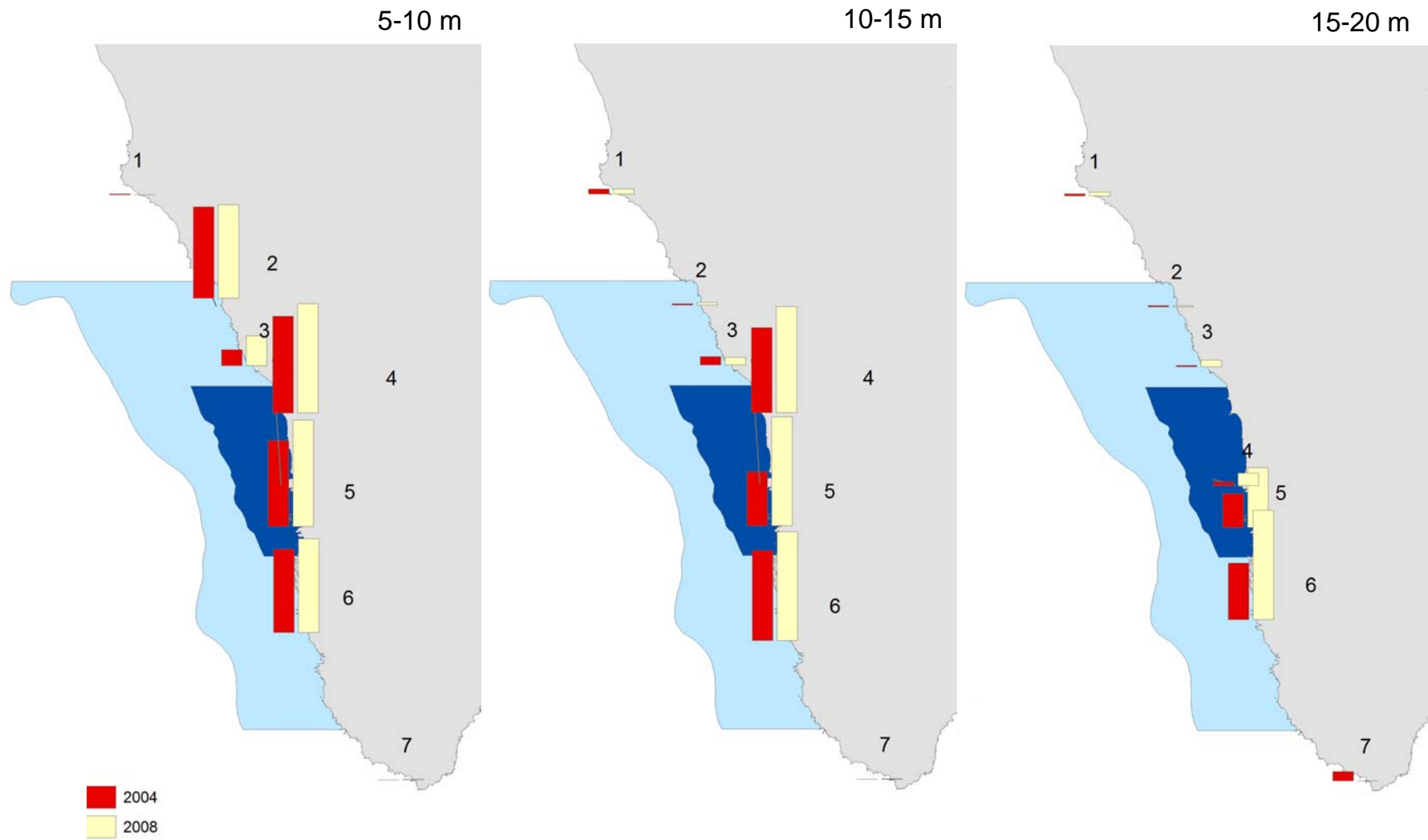


Figura 13. Evolución de la cobertura de *Lobophora variegata*.

3.3. Evolución del frente del blanquizal.

La frontera o frente del blanquizal experimentó importantes cambios en las localidades de la Zona Integral (Fig. 17, Tabla 11). En ellas el blanquizal experimentó una regresión en profundidad y los fondos de macroalgas ganaron entre 5 a 9 m en su distribución vertical (Fig. 17, Tabla 11). En La Zona de Reserva el único cambio que se encontró fue en Punta Bogullos, donde la profundidad de comienzo se incrementó en 2 m. En el resto de localidades como en la Zona Exterior el frente de blanquizal permaneció estable (Fig. 17, Tabla 11).

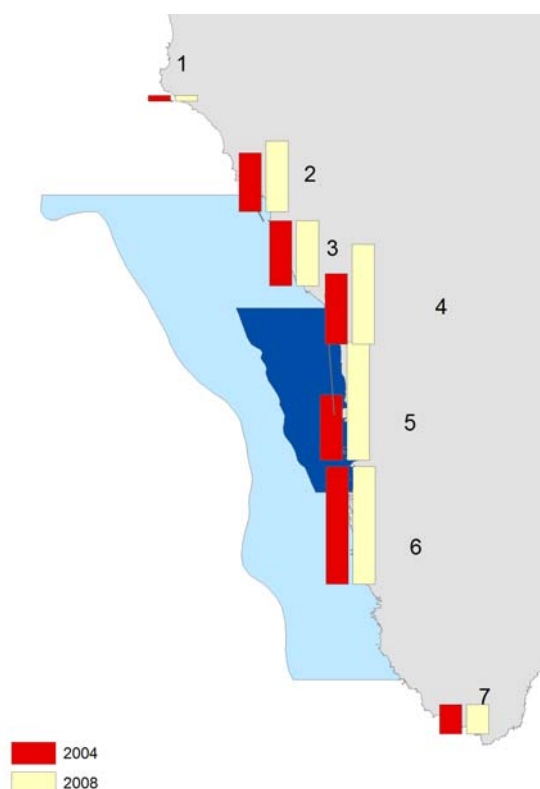


Figura 17. Evolución del frente del blanquizal.

Frente de blanquizal (profundidad m)			
	Loc.	2004	2008
Control	1.	1	1
	2.	10	12
Zona de Reserva	3.	11	11
	4.	12	17
Zona Integral	5.	11	>20
Zona de Reserva	6.	>20	> 20
Control	7.	5	5

Tabla 11. Evolución del frente del blanquizal.

3.4. Variación espacial en las especies de peces predadoras.

El análisis de la variación espacial de la densidad y biomasa de las especies de peces predadores de *Diadema* aff. *antillarum* mostró diferencias significativas para el factor Impacto vs. Control (Tabla 12). Los análisis a posterior para este factor encontraron diferencias significativas entre la Zona Integral y la Zona de Reserva y entre la Zona Integral y la Zona Exterior. La Zona de Reserva y la Zona Exterior resultaron estadísticamente similares.

Densidad				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (MC)
IC	1	74,085	83,419	0,001
LO(IC)	2	0,86548	0,24633	0,915
Residual	4	3,5135		
Total	2			

Biomasa				
Fuente de variación	gl.	MC	Pseudo-F	<i>P</i> (MC)
IC	1	1,11E+08	0,0042	0,0128
LO(IC)	2	7,03E+06	0,6948	0,6584
Residual	4	1,17E+07		
Total	2			

Tabla 12. Resultados de las ANOVAs por permutaciones para la densidad y biomasa de las especies predadoras de *Diadema* aff. *antillarum*. (IC = Impacto vs. Control; LO = localidad).

Las densidades en la Zona Integral fueron de $3,06 \pm 2,98$ individuos/100 m², en la Zona de Reserva de $0,66 \pm 1,28$ individuos/100 m² y en la Zona Exterior de $0,16 \pm 0,46$ individuos/100 m² (Fig. 18).

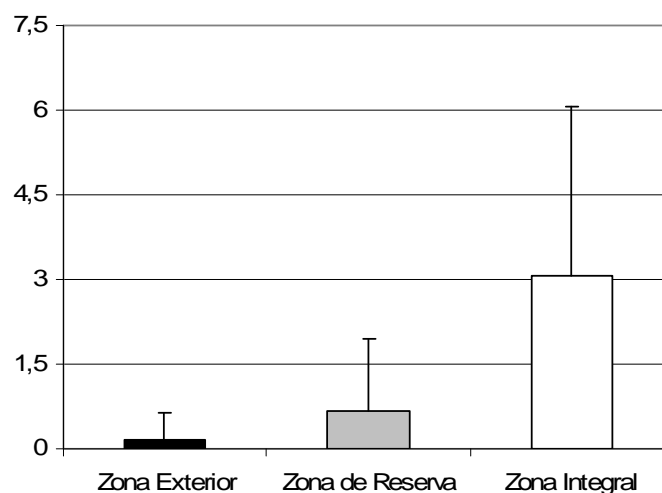


Figura 18. Variación en la abundancia de predadores de *Diadema* aff. *antillarum* (individuos/100 m²), en las diferentes zonas de protección de la Reserva. Media \pm desviación estándar.

En la Zona Integral la biomasa fue de $3.709,00 \pm 5.882,53$ gramos/100 m², en la Zona de Reserva de $885,91 \pm 1.600,37$ gramos/100 m² y en la Zona Exterior de $107,41 \pm 503,12$ gramos/100 m² (Fig. 19).

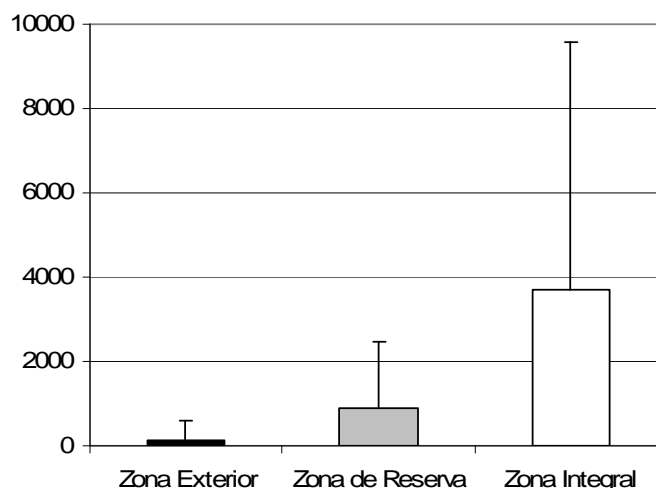


Figura 19. Variación en la biomasa de predadores de *Diadema* aff. *antillarum* (gramos/100 m²), en las diferentes zonas de protección de la Reserva. Media ± desviación estándar.

Por localidades y dentro de cada una de las zonas de protección tanto abundancia como biomasa mostraron valores similares (Tabla 13, Fig. 20).

	Loc.	número / 100 m ²	Gramos / 100 m ²
Control	1.	---	---
Zona de Reserva	2.	0,66±0,86	823,90±1363,11
	3.	0,80±1,53	1087,97±1784,89
Zona Integral	4.	2,86±3,04	4629,00±7763,55
	5.	3,26±3,01	2789,00±3097,35
Zona de Reserva	6.	0,33±1,00	476,42±1429,27
Control	7.	0,33±0,61	214,83±706,84

Tabla 13. Densidad (número de peces) y biomasa (gramos) de peces predadores de *Diadema* aff. *antillarum* en la zona de estudio. Media ± desviación estándar.

Los análisis de ordenación (PCO, Fig. 21) mostraron la relación que guardan la densidad y biomasa y los muestreos en los diferentes niveles de protección de la zona de estudio. En ambos casos la densidad y biomasa de las diferentes especies se encuentran ligadas a los niveles de máxima protección. Las muestras correspondientes a la Zona Exterior así como a algunas localidades de la Zona de Reserva, se encuentran opuestas a la densidad y la biomasa de las diferentes especies. En los gráficos también se observó una mayor variabilidad en las muestras correspondientes a los niveles altos de protección frente a la gran homogeneidad de las muestras correspondientes a la Zona Exterior (PCO, Fig. 21).

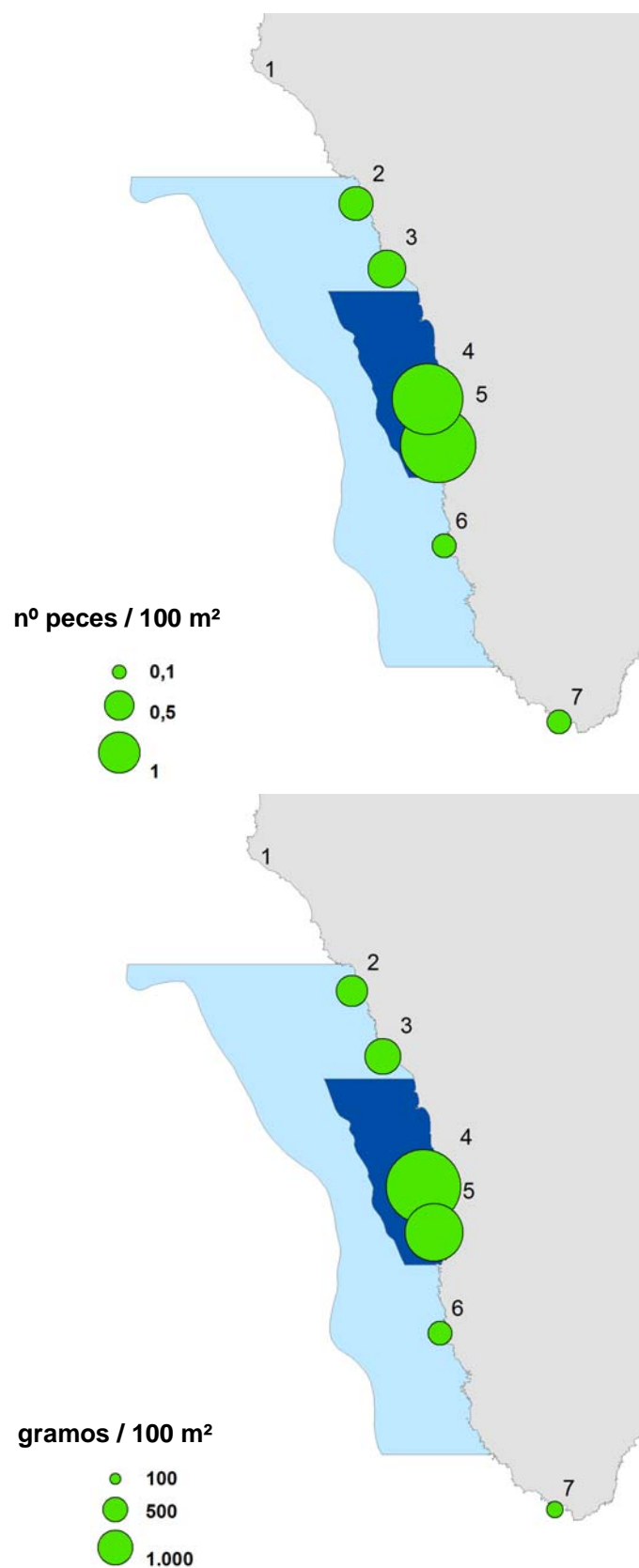


Figura 20. Densidad (número de peces) y biomasa (gramos) de peces predadores de *Diadema* aff. *antillarum* en la zona de estudio. Media \pm desviación estándar.

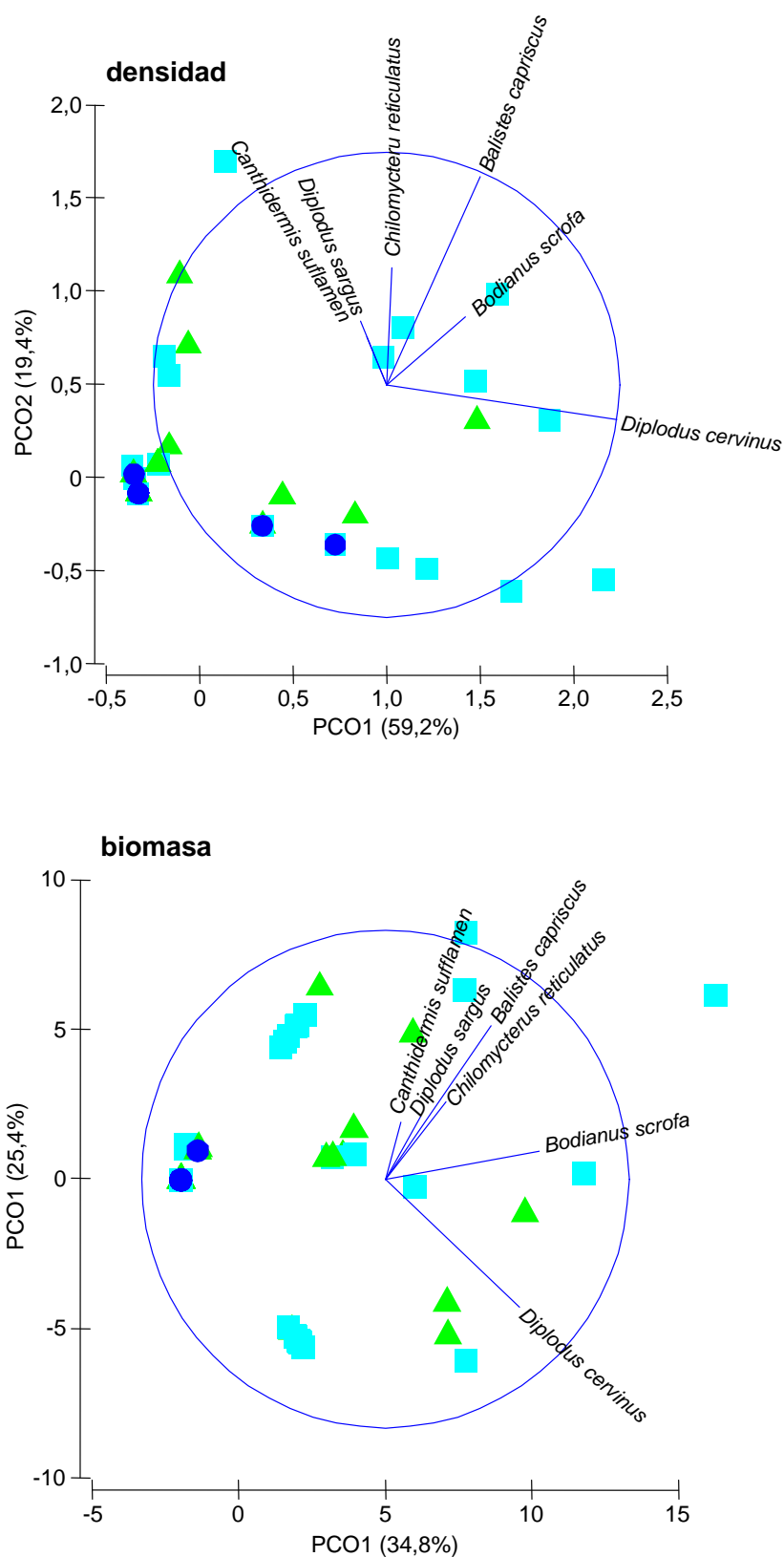


Figura 21. PCOs para la abundancia y biomasa de las especies predatoras de *Diadema* aff. *antillarum*. Cuadrados, Zona Integral; triángulos, Zona de Reserva; círculos, Zona Exterior.

4. DISCUSIÓN.

La zona de estudio ha experimentado en los últimos cuatro años un notable cambio en el estado de conservación en sus comunidades bentónicas. Dos de los principales indicadores ambientales, cobertura de macroalgas y poblaciones de *Diadema aff. antillarum*, han visto modificada respectivamente su cobertura y sus densidades. De la evolución de estos organismos se puede extraer conclusiones sobre el cambio que ha sufrido todo el conjunto del ecosistema bentónico. En el caso de las macroalgas, debido a que son los principales organismos estructurantes en los ecosistemas subtropicales y templados (Jones et al. 1995, 1997; Crook 2002), de su propio estatus deriva el estado general de conservación del conjunto de todas las comunidades bentónicas (Piazzi et al. 2002; Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007; Hereu et al. 2008).

De nuestros resultados se desprende que no se puede hablar de una mejora generalizada de toda el área, ya que la Zona Integral, la Zona de Reserva y la Zona Exterior han evolucionado de forma diferente en el tiempo. El efecto reserva, mejora del ecosistema por limitación de las actividades humanas, se identifica claramente en la Zona Integral. En la Zona de Reserva no se puede hablar de un efecto extendido a la totalidad de esta área, mientras que en la Zona Exterior no se reconoce ningún impacto positivo.

Si consideramos toda el área de estudio en conjunto, se puede afirmar que las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* han experimentado un descenso en sus densidades. Sin embargo la reducción de las poblaciones sólo se produce de manera clara en la Zona Integral, en la Zona de Reserva se observan indicios de regresión de las poblaciones únicamente en una localidad, El Remo. Mientras que en la Zona Exterior, las densidades del erizo han tendido a aumentar. Los mayores cambios se detectan en los niveles de mayor profundidad, que a su vez presentaban una mayor densidad de erizos al comienzo del estudio. En este sentido, a 15-20 m de profundidad las densidades del erizo en una de las localidades de la Zona Integral han descendido hasta la décima parte. A 5-10 m de profundidad se detectó variación significativa para todas las localidades no obstante la reducción no es muy acusada ya que en aguas superficiales las densidades de *Diadema aff. antillarum* son por lo general siempre bajas debido a la dinámica marina (Tuya et al. 2007; Hernández et al. 2008). Para esta profundidad se detectaron a su vez diferencias entre las zonas de protección del área. Esto es debido a que históricamente la Reserva Marina siempre ha presentado poblaciones de *Diadema aff. antillarum* muy inferiores a la Zona Exterior (Barquín et al. 1999; Hernández et al. 2007).

Los cambios en las densidades de los herbívoros afectan y condicionan enormemente el crecimiento de la vegetación submarina, ya que de su actividad ramoneadora deriva la organización y estructura de las comunidades (Lawrence 1975; Sammarco 1982; Sala et al. 1998; McClanahan 2000; Pinnegar et al. 2000; Shears & Babcock 2003; Guidetti 2006). *Diadema aff. antillarum*, principal herbívoro de los fondos rocosos de Canarias ejerce un fuerte control sobre el desarrollo de las comunidades de macroalgas y el incremento de sus poblaciones está fuertemente relacionado con la reducción de la cobertura de las macroalgas (Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007, 2008). Sin embargo, cuando este herbívoro es excluido del medio la cubierta vegetal incrementa su cobertura y se produce un proceso de recolonización de la roca y de regeneración ambiental (Brito et al. 2004). Este fenómeno se observa en el área de estudio, la reducción de las poblaciones del erizo ha provocado cambios en la

vegetación. Todas las coberturas, cobertura total, cobertura de macroalgas costrosas y erectas, así como de *Lobophora variegata* han aumentado su porcentaje de recubrimiento sobre la roca. Este incremento es más evidente en las macroalgas no costrosas (macroalgas erectas y *Lobophora variegata*). Las macroalgas costrosas, taxón dominante en los fondos degradados también ven incrementada su cobertura ya que *Diadema* aff. *antillarum* también controlan su crecimiento (obs. pers.), sin embargo no se plasma de forma tan clara en los resultados por qué son sobrecrecidas por los taxones no costrosos.

Evidentemente, al igual que sucede con las poblaciones del erizo, los cambios en la vegetación no se extienden a lo largo de la zona de estudio ya que la regeneración de la cubierta vegetal no es homogénea en todas las zonas. Los mayores incrementos en la cobertura han acontecido en las localidades de la Reserva Integral. En las localidades de la Zona de Reserva la cobertura aumenta significativamente en El Remo y La Resvaladera, en Punta Bogullos por el contrario se observa una reducción de la cobertura para algunos grupos de macroalgas. En la Zona Exterior no hay cambios en la vegetación. Entre profundidades, los mayores cambios se detectan en profundidad (10-15 m, 15-20 m) y fundamentalmente en la Zona Integral. Las bajas densidades de *Diadema* aff. *antillarum* que se registran y su estabilidad temporal han provocado que las coberturas de los diferentes grupos de macroalgas permanezcan estables, únicamente *Lobophora variegata* incrementa su cobertura.

Densidades de *Diadema* aff. *antillarum* de 2-2,5 erizos/m² marcan el límite entre un ecosistema degradado (blanquizal) y otro “conservado” (fondo de macroalgas erectas). Cuando las densidades del erizo superan estas densidades se produce una fuerte pérdida de la cubierta vegetal, las macroalgas erectas son reducidas por debajo del 20-30 % de cobertura y las comunidades de macroalgas son dominadas por macroalgas incrustantes (Tuya et al. 2004; Hernández et al. 2007, 2008). Al descender, las densidades por debajo de esta frontera se ha producido el proceso de restablecimiento de la cubierta vegetal, y los fondos de macroalgas erectas han comenzado a ganar terreno a los blanquizales. Blanquizales y fondos de macroalgas están segregados batimétricamente, la dinámica marina limita las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* en aguas someras, y es por ello que los blanquizales aparecen en profundidad (Hernández et al. 2007; 2008; Tuya et al. 2007). En este sentido, el proceso de recolonización vegetal se produce desde fondos someros hacia los profundos. El incremento batimétrico en la extensión de los fondos de macroalgas erectas ha sido muy patente en las localidades de la Zona Integral donde la distribución de estos vegetales se han incrementado entre 5 y 9 m, relegando así la distribución de los blanquizales. En el resto de localidades la frontera entre blanquizal y fondo de macroalgas erectas ha permanecido estable durante este periodo. La Resvaladera (Zona Sur de Reserva) ha presentado durante el estudio fondos dominados por macroalgas erectas hasta profundidades superiores a 20 m por lo que los cambios en la distribución de los blanquizales no han podido ser testados.

Los blanquizales son ecosistemas muy estables a escala temporal, y el estado de regresión que sufren sus comunidades es muy difícil de revertir (Steneck 1998; Guidetti & Sala et al. 2008). Procesos de recolonización vegetal en ecosistemas degradados se han producido de manera excepcional en algunas ocasiones, pero han estado relacionado con masivas mortalidades de herbívoros causadas por infecciones víricas o bacterianas, o por eventos oceanográficos (Liddell & Ohlhorst 1986; De Ruyter van Stevenick & Breman 1987; Scheibling & Hennigar 1997). Los blanquizales de

Canarias se han establecido y extendido a lo largo de todas las islas desde hace muchas décadas (Brito et al. 1984; Bortone et al. 1991; Hernández et al. 2008). El proceso de devastación continúa y extensos fondos de macroalgas erectas son ahora improductivos blanquizales. Por ejemplo, los fondos someros de la Reserva Marina de La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote estaban constituidos a mediados de los años 90 por diversas y complejas comunidades de macroalgas erectas (*Cystoseira* spp., *Lobophora variegata*, *Sargassum* spp., *Dictyota* spp.) (Reyes et al. 2000) y han pasado a ser blanquizales en apenas 10 años (Hernández et al. 2007; Sangil et al. 2007). El incremento reciente de temperatura que han sufrido las aguas circundantes a las islas afecta al desarrollo de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum*, y ha favorecido su reproducción y asentamiento e incremento demográfico de sus poblaciones (Hernández, 2006; Hernández et al. 2006, 2008). La reducción de las poblaciones de *Diadema* aff. *antillarum* es un fenómeno que ya ha sido observado en las Zonas Integrales del resto de las Reservas Marinas de Canarias (Hernández et al. 2005), sin embargo estos cambios en las poblaciones del erizo no han derivado en cambios significativos en la estructura de las comunidades vegetales. En la Zona Integral de Reserva Marina de La Restinga – Mar de Las Calmas las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* siempre han sido bajas y nunca han llegado a originar blanquizales por lo que las macroalgas erectas han presentado elevadas coberturas. En la Zona Integral de La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote las densidades del erizo han descendido marcadamente sin embargo el descenso de las poblaciones no ha bajado de 2-2,5 erizos/m² y por tanto los blanquizales no ha podido dar paso a los fondos de macroalgas erectas (Hernández et al. 2005; 2007).

Los cambios en el estado de conservación de las comunidades bentónicas de la Reserva Marina La Palma se han producido por el restablecimiento de la predación sobre *Diadema* aff. *antillarum*, fuerza que controla el funcionamiento y estructura del ecosistema a través de las denominadas cascadas tróficas (Sala & Sabala 1996; McClanahan & Sala 1997; Sala et al. 1998; Babcock et al. 1999; McClanahan et al. 1999; McClanahan 2000; Witman & Dayton 2001; Shears & Babcock 2002, 2003; Guidetti 2006; Guidetti & Sala 2007). En los ecosistemas bien conservados los predadores presentan elevadas poblaciones y contribuyen a mantener limitadas las poblaciones de los erizos, e indirectamente favorecen el manteniendo de cobertura vegetal y de las comunidades que se asocian a estas (Sala et al. 1998; McClanahan 2000; Pinnegar et al. 2000; Shears & Babcock 2003; Guidetti 2006). El establecimiento de la Reserva Marina y la consecuente limitación del esfuerzo pesquero han favorecido el incremento en las poblaciones de diferentes especies de peces (Martín-Sosa et al. 2007), y entre ellas los principales predadores de *Diadema* aff. *antillarum*: *Balistes capriscus*, *Canthidermis sufflamen*, *Chilomycterus reticulatus*, *Bodianus scrofa*, *Diplodus cervinus* y *Diplodus sargus* (Clemente 2008). El actual estatus de estas especies no es similar en las diferentes zonas de protección de la Reserva, y únicamente sus poblaciones son abundantes en la Zona Integral. En esta área, en detrimento al resto de zonas, el elevado número y la alta biomasa de estas especies favorecen los elevados niveles de predación. En la Zona de Reserva, aunque se observa que las poblaciones de estos peces son ligeramente superiores a la Zona Exterior, lo cierto es que no se encuentran diferencias estadísticas entre ambas zonas. La simplificación y homogeneidad encontrada en las comunidades ícticas de la Zona Exterior, es un indicio del elevado esfuerzo pesquero al que están sometidas estas especies (Clemente 2008). Según Clemente (2008), y mediante el desarrollo de experimentos “in situ”, el nivel de predación que ha alcanzado la Zona Integral de la

Reserva Marina La Palma es muy similar al encontrado en la Zona Integral de la Reserva Punta Restinga – Mar de Las Calmas, unos de los fondos mejor conservados de Canarias.

Hernández et al. (2007), situaban el estado de conservación de la Reserva Marina La Palma en un estadio intermedio entre la Reserva de La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote (en mal estado de conservación) y Punta Restinga – Mar de Las Calmas (en buen estado de conservación). Transcurridos cuatro años desde que se tomaron los datos para este estudio, el estado de las comunidades bentónicas de La Reserva Marina La Palma ha evolucionado positivamente y se sitúa cada vez más próximo al estado de la Reserva Punta Restinga – Mar de Las Calmas.

Las grandes diferencias registradas en el estado de conservación de las diferentes zonas de la Reserva se siguen aún manteniendo. Cuando se creó la Reserva Marina La Palma, ésta contaba con tres zonas fuertemente diferenciadas, la Zona Sur de Reserva, era la zona mejor conservada, las poblaciones de *Diadema antillarum* eran bajas y los blanquiales eran limitados, la Zona Integral con densidades medias del erizo y blanquiales presentes desde 11-12 m de profundidad presentaba un estado intermedio, mientras que la Zona Norte de Reserva con altas densidades de *Diadema aff. antillarum* y fondos dominados por blanquiales era la de peor estado de conservación (Barquín et al. 1999; Sangil et al. 2003). En la actualidad los fondos de la Zona Integral se encuentran próximos al estado de conservación de la Zona Sur de Reserva, sin embargo el mal estado de conservación de la Zona Norte de Reserva se sigue manteniendo. En esta última zona el estado de partida puede ser un fuerte condicionante hacia su evolución favorable en el tiempo. Los fondos de algunas de las localidades de esta zona son aún blanquiales con una fuerte regresión de las comunidades. No obstante la evolución en el tiempo de esta zona se prevé favorable ya que en la localidad de El Remo ya hay indicios de recuperación de los fondos. La proximidad de esta localidad a la Zona Integral probablemente puede estar determinando su mejora. La Zona de Reserva presenta una elevada afluencia de pescadores deportivos, el esfuerzo que realiza este colectivo puede estar condicionando la recuperación de esta zona.

En la Zona Exterior a la Reserva Marina no se observa ningún signo de mejora del estado de conservación de las comunidades bentónicas, más aún, la tendencia en esta área es la de empeorar su estado. Por tanto se deduce que los efectos positivos de la regulación de las actividades humanas se limitan de momento al área protegida. En la Zona Exterior de la Reserva se concentra un elevado esfuerzo pesquero y numerosas artes de pesca son caladas en los propios límites de la Reserva (Martín-Sosa com. pers.) interfiriendo de esta forma en los efectos positivos de la Reserva hacia el exterior.

Las Reservas Marinas de Canarias constituyen en la actualidad la única herramienta capaz de controlar y estabilizar el devastador efecto de las poblaciones de *Diadema aff. antillarum* sobre las comunidades litorales. Fuera de estas áreas la situación es bastante desalentadora y se observa un generalizado empeoramiento del estado de conservación del medio marino de las Islas (Hernández et al. 2009). Si el objetivo es llegar a conseguir un restablecimiento de la funcionalidad y productividad de los ecosistemas urge la necesidad de abordar nuevas iniciativas. La ampliación de las áreas marinas protegidas es indudable, ya que las existentes son insuficientes y en ellas no se encuentran adecuadamente representadas las comunidades marinas de las Islas. El establecimiento de nuevas áreas protegidas tiene que ir conjuntamente acompañada con otras medidas que limiten el actual esfuerzo pesquero, que eliminen

las artes más agresivas y que unifiquen la legislación pesquera con la de la protección ambiental (Hernández et al. 2009).

5. CONCLUSIONES

- Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* y la cobertura de macroalgas erectas son indicadores ambientales idóneos para estudiar el estado de conservación de los ecosistemas bentónicos de las Islas Canarias.
- Se detectan cambios temporales en el estado de conservación a lo largo del área de estudio. Sin embargo, éstos no se extienden homogéneamente a lo largo de toda la zona, y el efecto reserva sólo es evidente en la Zona Integral.
- Las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* se han reducido notablemente en la Zona Integral. Estos cambios son a su vez más evidentes a mayor profundidad donde las densidades del erizo eran más abundantes a comienzo del estudio.
- La variación en las poblaciones del erizo favorecen incremento en la cobertura de las macroalgas.
- *Lobophora variegata* es la macroalga que más expansión ha tenido durante el periodo de estudio.
- En la Zona Integral los blanquizales están dando paso a los fondos de macroalgas.
- La mejora del estado de las comunidades deriva del restablecimiento de los niveles de predación.
- Las poblaciones de los peces predadores del erizo se distribuyen de forma desigual en el área de estudio y sólo son abundantes en la Zona Integral.
- La limitación y regulación de las actividades humanas en relación con la mejora de las comunidades bentónicas de momento sólo es realmente efectiva en la Zona Integral.
- La Zona Integral no ha alcanzado el clímax en su estado de conservación, ya que en profundidad las densidades de *Diadema* aff. *antillarum* son altas.
- Se mantiene el mal estado de conservación de la Zona Norte de Reserva.
- No se observan signos de mejora en la Zona Exterior a la Reserva Marina.

AGRADECIMIENTOS.

El desarrollo de este trabajo no hubiese sido posible sin la colaboración y ayuda prestada por Roberto Cáceres y Ricardo Martín (Club de Buceo Cueva Bonita). Agradecemos también el interés incondicional de Ángel Martín y Tomás Sentís (Servicio de Información Marítimo-Pesquera, Sodepal – Cabildo de La Palma) y de Tamia Brito (Servicio de Vigilancia y Coordinación de la Reserva Marina de La Palma). Finalmente reconocemos el apoyo que los compañeros del Consorcio Insular de la Reserva Mundial de la Biosfera La Palma dan al desarrollo diario de nuestros trabajos.

Los resultados de este trabajo derivan de la actuación del estudio “Indicadores del Estado de Conservación de los fondos litorales de La Palma”, acción enmarcada dentro del proyecto “MARCOPALMA: Sistema de Planificación y Ordenación del medio litoral y costero de la isla de La Palma Reserva Mundial de la Biosfera”. Este proyecto contó con la financiación de la Fundación Biodiversidad (Ministerio de Medio Ambiente y Rural y Marino), el Consorcio Insular de la Reserva Mundial de La Biosfera La Palma, el Gobierno de Canarias y el Cabildo de La Palma.



6. BIBLIOGRAFÍA.

- Aguilera-Klink, F., A. Brito, C. Castilla, A. Díaz, J.M. Fernández-Palacios, A. Rodríguez, F. Sabaté, J. Sanchez. 1994. Canarias, economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus Editor. La Laguna. 361 pp.
- Alves, F.M., L.M. Chícharo, E. Serrão & A.D. Abreu. 2001. Algal cover and sea urchin spatial distribution at Madeira (NE Atlantic). *Scientia Marina*, 65: 383-392.
- Alves, F.M., L.M. Chicharo, E. Serrão & A.D. Abreu. 2003. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina* 67: 307-311.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.*, 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMANOVA_2 factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA desing) using permutation test. Department of Statistics, University of Auckland. New Zeland. 35 pp.
- Anderson, M.J. & R.B. Millar. 2004. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef assemblages in north eastern New Zealand *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 305: 191-221.
- Anderson, M.J. & J. Robinson. 2003. Generalised discriminant analysis based on distances. *Aust. N. Z. J. Statistics*, 45: 301-318.
- Anderson, M.J. & C.J.F. ter Braak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *J. Stat. Comput. Sim.*, 73: 85-113.
- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing, and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology*, 74: 292-302.
- Arrontes, J. 1999. On the evolution of interactions between marine mesoherbivores and algae. *Botanica Marina*, 42: 137-155.
- Babcock, R.C., S. Nelly, N.T. Shears, J.W. Walter & T.J. Willis. 1999. Changes in community structure in temperate marine reserves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 189: 125-134.
- Baez-Acosta, A., A. Sancho, T. González, G. Lozano, A. Hardisson & A. Brito. 1998. Heavy metals content and feeding habits of island grouper (*Mycteroperca fusca*) and barred hogfish (*Bodianus scrofa*) from the Canary Islands. Proc. III International Symposium of Fauna and Flora of Atlantic Islands. Ponta Delgada, Açores 21-25 September.
- Balata, D., L. Piazzi, E. Cecchi & F. Cinelli. 2005. Variability of Mediterranean coralligenous assemblages subject to local variation in turbidity and sediment deposits. *Marine Environmental Research*, 60: 403-421.
- Barquín, J., G. González, M. Rodríguez, A. Cruz, C.A. Hernández, A. Sancho, A. Brito & P. Pascual, 1999. Delimitación de las futuras reservas marinas de la Isla de La Palma. Informe Final. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. 94 pp.
- Barton, E.D., J. Aristegui, P. Tett, M. Canton, J. García-Braun, S. Hernández-Leon, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escánez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M.F. Montero, E. Navarro-Pérez, J.M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Veleza & K. Wilda. 1998. The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog. Ocenogr.*, 41: 455-504.

- Bohnsack, J.A. & P.P. Bannerot. 1988. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. US. Dept. Commerce, NOAA. Tech. Rept. NMFS, 41: 1-15.
- Bortone, S.A., J.J. Kimmel & C.M. Bundrick. 1989. A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: time and area compensated. North Easter Gulf Science, 10: 85-96.
- Bortone, S.A., J. Van Tassell, A. Brito, J.M. Falcón & S.M. Bundrick. 1991. A visual assessment of the inshore fishes and fisheries off El Hierro, Canary Islands: a base line survey. Scientia Marina, 55: 529-541.
- Brito, A., T. Cruz, E. Moreno, J.M. Pérez. 1984. Fauna marina de las Islas Canarias. In: Bacallado, J.J. (Ed.), Fauna Marina y Terrestre del Archipiélago Canario. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria. pp. 42-65.
- Brito, A., J.M. Falcón, G. González, A. Sancho, P. Pascual, N. García & J.C. Hernández. 2001. Estudio sobre la valoración del estado de las poblaciones de erizos y desarrollo del blanquizar en la reserva marina de La Graciosa. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Gobierno de Canarias. Universidad de La Laguna. 36 pp.
- Brito, A., J.C. Hernández, J.M. Falcón, N. García, G. González-Lorenzo, M.C. Gil-Rodríguez, A. Cruz-Reyes, G. Herrera, A. Sancho, S. Clemente, E. Cubero, D. Girard & J. Barquín. 2004. El erizo de lima (*Diadema antillarum*) una especie clave en los fondos rocosos litorales de Canarias. Macaronesia, 6: 68-86.
- Brock, R.E. & J.E. Norris. 1989. An analysis of the efficacy of four artificial designs in tropical waters. Bull. Mar. Sci., 32: 269-276.
- Carr, M. 1989. Effects of macroalgal assemblages on the recruitment of temperate zone reef fishes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 126: 59-76.
- Clemente, S. 2008. Evolución de las poblaciones del erizo *Diadema aff. antillarum* en Canarias y valoración de la depredación como factor de control. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. La Laguna. 420 pp.
- Clemente, S., J.C. Hernández, K. Toledo & A. Brito. 2007. Predation upon *Diadema aff. antillarum* at barrens grounds in the Canary Islands. Scientia Marina, 71: 745-754.
- Clemente, S., C. Sangil, J.C. Hernández, T. Díaz-Villa, J. Afonso-Carrillo, A. Brito & M. Sansón. 2005. Influencia del erizo *Diadema antillarum* en la estructura de las comunidades algales de fondos rocosos en la Reserva Marina de La Palma (Islas Canarias). Algas, 34: 20-21.
- Crook, J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos, 97: 153-166.
- De Ruyter van Stevenick, E.D. & A.M. Breman. 1987a. Deep water vegetations of *Lobophora variegata* (Phaeophyceae) in the coral reef of Curaçao: population dynamics in relation to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 36: 81-90.
- Duggins, D.O. 1989. Kelp beds and sea urchins: an experimental approach. Ecology, 61: 447-453.
- Estes, J. & J.F. Palmisiano. 1974. Sea urchins: their role in structuring near shore communities. Science, 185: 1058-1060.
- Falcón, J. S.A. Bortone, A. Brito & C.M. Bundrick. 1996. Structure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. Marine Biology, 125: 215-231.

- García-Braun, J. and R. Molina. 1988. El mar, el Atlántico en el área de Canarias. *In:* (L. Afonso and F. Martín, eds). Geografía de Canarias (2nd ed.). Vol I. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife. pp. 18-28.
- Green, R.H. 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. New York: Wiley-Interscience. New. York. 257pp.
- González, J.A. 2008. Memoria científico-técnica final sobre el Estado de los Recursos Pesqueros de Canarias (REPESCAN). Instituto Canario de Ciencias Marinas, Agencia Canaria de Investigación, Innovación y Sociedad de la Información, Gobierno de Canarias. Telde. Gran Canaria. 210 pp.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53: 325-38.
- Guidetti, P. 2006. Marine reserves reestablish lost predatory interactions and cause community changes in rocky reefs. *Ecological Applications*, 16: 963-976.
- Guidetti, P., S. Bussotti & F. Boero. 2005. Evaluating the effects of protection on fish predators and sea urchins in shallow artificial rocky reefs habitats: a case study in the northern Adriatic Sea. *Marine Environmental Research*, 59: 333-348.
- Guidetti, P. & E. Sala. 2007. Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 335: 43-56.
- Harmelin, J.G., C. Bouchon, C. Duval & J.S. Hong. 1980. Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). *Eléments pour un inventaire quantitatif. Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*, 6: 25-38.
- Harmerlin-Vivien, M.L., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Durlec & G. Lasserre. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : methodes et problems. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 487-539.
- Hereu, B., M. Zabala & E. Sala. 2008. Multiple controls of community structure and dynamics in a sublittoral marine environment. *Ecology*, 89: 3423-3423.
- Hernández, J.C. 2006. Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo *Diadema aff. antillarum* Philippi, 1845: maduración gonadal, asentamiento larvario y reclutamiento. *La Laguna*. 241pp.
- Hernández, J.C., S. Clemente & A. Brito. 2006. Effects of seasonality and environment variables on the reproduction, settlement and recruitment of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* at de Canary Islands. *Proc. XII International Equinoderm Conference. University of New Hampshire, Durham, USA*.
- Hernández, J.C., S. Clemente, J.M. Falcón, A. Brito & J. Barquín. 2005. Valoración de las Reservas Marinas de Canarias como factor de control de las poblaciones del erizo *Diadema antillarum* (Echinoidea : Diadematidae). *Vieraea*, 33: 399-418.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2007. Actual status of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* populations and macroalgal cover in the Marine Protected Areas comparing to a Highly Fished Area (Canary Islands - Easter Atlantic Ocean). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, DOI: 10.1002/aqc.903.
- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2008. The key role of *Diadema aff. antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic) in controlling macroalgae assemblages: an spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research*, DOI: 10.1016.

- Hernández, J.C., S. Clemente, C. Sangil & A. Brito. 2009. La degradación de los fondos marinos de Canarias: crónica de una muerte anunciada. *El Indiferente*.
- John, D.M., J.H. Price & G.W. Lawson. 1992. Tropical east Atlantic and Island: plant-animal interactions on tropical shores free biotic reefs. In: D.M. Hawkins & S.J. Price (Eds.), *Plant-Animal interactions in the Marine Benthos*. Oxford Charendon Press. Oxford. pp 87-99.
- Jones, G.C., J.H. Lawton and M. Shachak. 1994. Organism as ecosystem engineers. *Oikos*, 689: 373-386.
- Jones, G.C., J.H. Lawton and M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.
- Kingsford, M.J. 1998. Analytical aspects of sampling design. In: M. Kingfords & C. Battershill (eds.). *Studying temperate marine environments. A handbook for ecologist*. New Zealand: Canterbury University Press. pp. 49-83.
- Laurence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Ocean Marine Biology Annual Review* 13: 213-286.
- Liddell, W. & S.L. Ohlorst. 1986. Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95: 271-278.
- Littler M.M. & D.S. Littler. 1985. Nondestructive sampling. In: (M.M. Littler & D.S. Littler, eds). *Handbook of phycological methods*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 161-175.
- Miller, R.J. 1985. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 84: 275-286.
- Mann, K.H. 1977. Destruction of kelp-beds by sea urchins, a cyclical phenomenon or irreversible degradation. *Helgoland Wiss Meeresunter*, 30: 455-467.
- McClanahan, T.R. 2000. Coral reef use and conservation. In T.R. McClanahan, C.R.C. Sheppard & D.O. Omura (Eds.). *Coral reef of the Indian Ocean. Their Ecology and Conservation*. Oxford University Press. New York. pp 39-80.
- McClanahan, T.R., N.A. Muthinga, A.T. Kamukuru, H. Machado & R.W. Kiambo. 1999. The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern Tanzania. *Biological Conservation*, 89: 362-370.
- McClanahan, T.R. & E. Sala. 1997. A Mediterranean rocky-bottom ecosystem fisheries model. *Ecol. Model.*, 104: 145-164.
- McShane, P.E. & J.R. Naylor. 1991. A survey of Kina populations (*Evechinus chloroticus*) in Dusky Sound and Chalky Inlet, southwestern. *New Zeland Fish Asset Research Doc.*, 91: 17-21.
- Martín-García, L., C. Sangil, L. Concepción-Francisco, R. Fernández de León & J. Barquín-Díez. 2009. Aspectos de la orografía submarina de la isla de La Palma y su influencia sobre la biodiversidad marina. *Rev. Estud. General. de La Palma*, (en prensa).
- Martín-Sosa, P. & M.A.R. Fernández. 2003. Campaña de Prospección Pesquera en la Reserva Marina de La Palma (Islas Canarias) – “PEXLAPALMA 2003”. Centro Oceanográfico de Canarias, Instituto Español de Oceanografía. Memoria científico-técnica preliminar. Santa Cruz de Tenerife. 19 pp.
- Martín-Sosa, P., S. Cansado, M.A.R. Fernández & J.M. Falcón. 2007. Fishery prospection surveys to estimate abundance and size structure trends of the fishery resources of the southwestern coast of La Palma (Canary Islands, Atlantic Ocean) after the implementation of a marine reserve. In: Perez-Ruzafa, A., E. Hoffmann, J. Boncoeur, J.A. García-Charton, C. Marcos, F. Salas, T.K. Sorensen & O. Vestergaard. *III European Symposium on Marine Protected*

- Areas as a tool for Fisheries Management and Ecosystem Conservation. Emerging Science and Interdisciplinary approaches. pp. 202.
- Murray, S.N. 2001. Quantifying abundance: density and cover. In (N.S. Murray, R.F. Ambrose & M.N. Dethier). Methods for performing monitoring, impact, and ecological studies on rocky shores. Coastal Research Center, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California. pp. 123-154.
- Ogden, J.C., R.A. Brown & N. Salesky. 1973. Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: formation of halos around West Indian path reefs. Science 182: 715-717.
- Pérez, O.M., T.C. Telfer & L.G. Ross. 2003. On the calculation of wave climate for offshore cage culture site selection: a case study in Tenerife (Canary Islands). Acuacultural Engineering, 29: 1-21.
- Piazzi, L., G. Pardi, D. Balata, E. Cecchi & F. Cinelli. 2002. Seasonal dynamics of a subtidal North-Western Mediterranean macroalgal community in relation to depth and substrate inclination. Botanica Marina, 45: 243-252.
- Pinnegar, J.K., N.V.C. Poulin, P. Francour, F. Baladamenti, R. Chamelo, M.L. Hamerlin-Vivien, B. Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D'Anna & C. Pipitone. 2000. Trofic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. Environmental Conservation, 27: 179-200.
- Reyes, J., O. Ocaña, M. Sansón & A. Brito. 2000. Descripción de las comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de La Graciosa e Islotes al Norte de Lanzarote. Vieraea, 28: 137-154.
- Sala, E., C.F. Bouderesque & M. Hammerlin-Vivien. 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages : evaluation of an old but untested paradigm. Oikos, 82: 425-439.
- Sala, E., & M. Zabala. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. Mar. Ecol. Prog. Ser., 140: 71-81.
- Sammarco, P.W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 65: 83-105.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2003. Algas bentónicas de la Reserva Marina de La Palma (Islas Canarias): zonación y catálogo florístico. Rev. Acad. Canar. Cienc., 14: 63-81.
- Sangil, C., J. Afonso-Carrillo & M. Sansón. 2006a. Estructura y composición de las comunidades algales sublitorales de los fondos rocosos de la isla de El Hierro (Islas Canarias). Proc. XIV Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Barcelona 12-15 de septiembre.
- Sangil, C., S. Clemente, J.C. Hernández, L. Martín-García, A. Rodríguez, M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2007. Structure and composition of subtidal seaweed assemblages in the Marine Reserves from Canary Islands: spatial variation and environmental factors. In: Perez-Ruzafa, A., E. Hoffmann, J. Boncoeur, J.A. García-Charton, C. Marcos, F. Salas, T.K. Sorensen & O. Vestergaard. III European Symposium on Marine Protected Areas as a tool for Fisheries Management and Ecosystem Conservation. Emerging Science and Interdisciplinary approaches. pp. 272.
- Sangil, C., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2006b. Distribución de las comunidades algales de sustratos rocosos en la isla de La Palma (Islas Canarias). Proc. XIV

- Simposio Ibérico de Estudios en Biología Marina. Barcelona 12-15 de septiembre.
- Scheibling, R.E. & A.W. Hennigar. 1997. Recruitment outbreaks of disease in sea urchin *Strongylocentrus droebachiensis* along the Atlantic coast of Nova Scotia: evidence for a link-scale meteorologic and events. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 155-165.
- Scheibling, R.E. & R.L. Stephenson. 1984. Mass mortality of *Strongylocentrus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology*, 78: 153-164.
- Schiel, D.R. and M.J.H. Hickford. 2001. Biological structure of nearshore rocky subtidal habitats in southern New Zeland. *Science for Conservation*, 182. 54 pp.
- Schmit, A. and R.E. Scheibling. 2007. Effects of native and invasive macroalgal canopies on composition and abundance of movile benthic macrofauna and turf-forming algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 341: 110-130.
- Shears, N.T. & R.C. Badcok. 2002. Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia*, 132: 131-142.
- Shears, N.T. & R.C. Badcok. 2003. Continuing trophic cascade effects after of no-take marine reserve protection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 246: 1-16.
- Steneck, R.S. 1998. Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 648-656.
- Turón, X., G. Giribert, S. López & C. Palacín. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 193-204.
- Tuya, F., A. Boyra, P. Sánchez-Jerez, C. Barbera & R.J. Haroun. 2004. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278: 157-169.
- Tuya, F., J. Cisneros-Aguirre, L. Ortega-Borges & R. Haroun. 2007. Bathimetric segregation of sea urchins on reefs on the Canaria Archipelago: role of flow-induce forces. *Estuar. Coast. Shelf Scienc.*, 73: 481-488.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press. Cambridge. 504 pp.
- Vadas R.L. & R.W. Elnor. 1992. Plant-animal interaction in the north-west Atlantic. In: John D.M. & S.J. Hawkins & J.H. Price (eds), *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Oxford Clarendon Press. Oxford. pp-33-60.
- Valentine, J.P., & C.R. Johnson. 2005. Persistence of sea urchin (*Heliocidaris erythrogramma*) barrens on the east coast of Tasmania: inhibition of macroalgal recovery in the absence of high densities of sea urchins. *Botanica Marina*, 48: 106-115.
- Witman, J.D. & P.K. Dayton. 2001. Rocky subtidal communities. In: Bertness, M.D., S.D. Gaines & M.E. Hay (eds.). *Marine community ecology*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, USA. pp. 131-157.