



Departamento de Ecología e Hidrología
Facultad de Biología
Universidad de Murcia

Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde

Memoria presentada por la licenciada
D^a **Laura de Entrambasaguas Monsell**
para optar al grado de Doctor en
Ciencias Biológicas por la Universidad
de Murcia. 2008

*A Lázaro,
a nuestro hijo,
a mis padres*

Agradecimientos

Sinceramente, me costaba creer que este momento llegaría. Pero por fin ha llegado, y echando un vistazo hacia atrás me doy cuenta que, seguramente, lo más esencial y decisivo de todos estos años han sido la amistad y el amor brindados por un montón de peñica. Sin sus sonrisas, palabras y mimos hubiera sido realmente duro avanzar.

Un agradecimiento “oceánico” a mis padres, Kika y Joaquín. A ellos les doy las gracias, entre miles de cosas, por el apoyo que han mostrado siempre hacia mis decisiones y, en los últimos tiempos, les agradezco de forma especial su preocupación y comprensión. Una gratitud inmensa es también la que profeso al resto de mi familia, Joaquín, Javier, Nuria, Joaco y Pablo que, aunque nos vemos poquito, les siento sumamente cercanos y son uno de los pilares de mi vida.

Hablando de pilares, gracias Lázaro por todo. Sin tu amor, escucha, comprensión, risas, abrazos en fin, sin ti, no habría llegado hasta aquí. No sólo no habría acabado este trabajo sino que no sería feliz.

A nuestro hijo Lázaro le agradezco toda esa profusión de sensaciones cálidas, extraordinarias e inexplicables que nos está transmitiendo desde que ha llegado. Sensaciones vitales para acabar lo empezado.

Quiero expresar un cariño especial a mi “nueva” familia: Lázaro, Lucía, Eugenia, Miguel Ángel², Jose y Miriam. Me siento realmente afortunada de que estén cerca de mí.

La realización de esta Tesis me ha acompañado durante muchos años, todos y cada uno de esos días me he sentido arropada por mis hermanos murcianos, Herminio, Manuelita, Choni y Vicente. Mil gracias por haberme hecho sentir como en casa desde el primer día de mi llegada, por esas conversaciones, risas, experiencias, en fin, por saber que estáis ahí pase lo que pase...y, sobre todo, por saber que sentís que soy vuestra compañera *sensu* Benedetti.

No existen palabras, sólo sensaciones y quizás imágenes, para expresar el amor y la gratitud que extiendo a Ane, Patricia, Berta y Aina. Separadas geográficamente por

muchos kilómetros, unidas por puentes inmutables desde hace tantos años. Sin vosotras mi vida estaría incompleta.

En las distintas etapas del camino, muchas personas han sido también especiales y quiero darles un beso fuerte por todos momentos chispeantes que hemos vivido, vivimos y nos quedan por vivir, Inda, Sonia, Olga, Santi, María del Mar, Mari Ángeles, Carmen, Germán, Píkio, Tere, Mati, las vecinicas del 7ºB, *el murciano*, Joaquín *el maestro astilla*, ...

Al Departamento de Ecología e Hidrología quiero agradecerle la oportunidad que me brindó de conocer buenos y grandes amig@s: Ilu, Marcelo, Martina, Irene, Jimmy y Andrés. Juntos hemos combatido y soportado muchas tempestades provocadas por algunos neptunos y eolos, por decirlo de alguna manera, hostiles. Pero, lo más importante es la cantidad de momentos inolvidables que hemos vivido.

También quiero agradecer a los integrantes del Departamento el buen trato que siempre me han brindado y, en especial, a los compañeros y compañeras del grupo de investigación *Ecología y ordenación de ecosistemas marinos costeros*, especialmente a Jose. Les deseo muchísima suerte a todos.

Me gustaría dar las gracias a Checho Bacallado por haberme permitido formar parte las campañas realizadas a algunos de los archipiélagos macaronésicos.

Por último, aunque no por ello menos intenso, deseo agradecer a mis Directores la oportunidad que me brindaron para realizar este trabajo. Gracias a ellos he aprendido muchas cosas, no solo sobre ecología marina, sino sobre la vida, el respeto, los compromisos y la calidad humana de las personas.

Bueno, gracias a todos los mencionados (y a los involuntariamente olvidados) por que de una u otra forma me habéis ayudado a llegar aquí, y estoy realmente contenta.

Murcia, 24 de abril de 2008

Índice

Índice

Capítulo 1. Introducción general	1
1.1. Pautas de distribución espacial en los poblamientos bentónicos	3
1.2. Importancia de la escala en el análisis espacial	4
1.3. El Filo Echinodermata	5
1.3.1. Características generales del Filo	5
1.3.2. Pautas de abundancia y distribución espacial de los poblamientos de equinodermos	7
1.3.3. Escalas de variabilidad y factores analizados para el estudio de la estructura y distribución del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde	10
1.4. El archipiélago de Cabo Verde.....	12
1.5. La presente Memoria	17
1.5.1. Objetivos de la Tesis	17
1.5.2. Estructura de la Tesis	19
Capítulo 2. Equinodermos del archipiélago de Cabo Verde	21
2.1. Introducción	23
2.1.1. Estudios faunísticos más destacados del filo Echinodermata en el océano Atlántico	23
2.1.2. Antecedentes sobre los estudios de equinodermos en el archipiélago de Cabo Verde	25
2.2. Objetivos	26
2.3. Material y métodos	26
2.3.1. Área de estudio	26
2.3.2. Metodología de muestreo	26
2.3.3. Estudio taxonómico	28
2.4. Resultados	30
2.4.1. Composición de la fauna de equinodermos de las islas de Cabo Verde	30
2.4.2. Descripción de las especies estudiadas	39
2.4.2.1. Clase Asteroidea	40
<i>Luidia alternata alternata</i>	41
<i>Luidia alternata numidica</i>	44
<i>Luidia atlantidea</i>	44
<i>Luidia ciliaris</i>	44

<i>Luidia sarsii sarsii</i>	45
<i>Astropecten</i> sp.	45
<i>Astropecten aranciacus</i>	48
<i>Astropecten africanus</i>	49
<i>Astropecten irregularis irregularis</i>	50
<i>Persephonaster patagiatus</i>	50
<i>Psilaster andromeda andromeda</i>	51
<i>Plutonaster agassizi agassizi</i>	52
<i>Plutonaster bifrons</i>	52
<i>Porcellanaster ceruleus</i>	52
<i>Thorancaster cylindratus</i>	53
<i>Eremicaster vicinus</i>	53
<i>Chaetaster longipes</i>	54
<i>Ceramaster grenadensis grenadensis</i>	55
<i>Plinthaster dentatus</i>	55
<i>Goniaster tessellatus</i>	55
<i>Tosia parva</i>	57
<i>Nymphaster arenatus</i>	59
<i>Sphaeriodiscus bourgeti</i>	60
<i>Hacelia attenuata</i>	60
<i>Linckia bowieri</i>	61
<i>Linckia guildingi</i>	63
<i>Narcissia canariensis</i>	67
<i>Ophidiaster guildingi</i>	69
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	70
<i>Oraster clavatus</i>	72
<i>Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus</i>	75
<i>Brisinga endecacnemos</i>	78
<i>Brisingella coronata</i>	78
<i>Colpaster edwarsi</i>	79
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	79
<i>Marthasterias glacialis</i>	82
<i>Hydrasterias sexradiata</i>	85
2.4.2.2. Clase Ophiuroidea	86
<i>Ophiomyxa pentagona</i>	86
<i>Ophiothrix fragilis</i>	87
<i>Ophiothrix fragilis</i> forma <i>nuda</i>	89
<i>Ophiothrix lutkeni</i>	91

<i>Ophiactis savignyi</i>	92
<i>Ophiactis limany</i>	93
<i>Ophiactis virens</i>	93
<i>Histampica duplicata</i>	94
<i>Amphipholis squamata</i>	94
<i>Amphiura incana</i>	95
<i>Amphiura (Amphiura) filiformis</i>	97
<i>Amphiura (Amphiura) grandisquama</i>	97
<i>Amphiura (Amphiura) chiajey</i>	98
<i>Amphiura otteri</i>	98
<i>Dougalopus libera</i>	99
<i>Ophiostigma abnorme</i>	99
<i>Ophiacanta bidentata</i>	100
<i>Ophiacanta valenciennesi</i>	100
<i>Ophiopsila guineensis</i>	101
<i>Ophiocoma pumila</i>	101
<i>Homophiura tessellata</i>	102
<i>Ophiura (Dictenophiura) carnea</i>	102
<i>Ophiura grubei</i>	103
<i>Ophionereis reticulata</i>	103
<i>Ophiarachnella africana</i>	104
<i>Ophiarachnella semicineta</i>	104
<i>Ophioderma longicaudum</i>	105
2.4.2.3. Clase Echinoidea	106
<i>Eucidaris tribuloides</i>	107
<i>Cidaris cidaris</i>	112
<i>Stereocidaris ingolfiana</i>	112
<i>Stylocidaris affinis</i>	113
<i>Phormosoma placenta</i>	113
<i>Sperosoma grimaldii</i>	114
<i>Diadema antillarum</i>	114
<i>Arbaciella elegans</i>	117
<i>Arbacia lixula</i>	118
<i>Lytechinus variegatus pallida</i>	120
<i>Sphaerechinus granularis</i>	120
<i>Paracentrotus lividus</i>	122
<i>Echinus melo</i>	123
<i>Psammechinus microtuberculatus</i>	124

<i>Echinometra lucunter</i>	125
<i>Hemiaster expergitus</i>	128
<i>Brissus unicolor</i>	128
<i>Rotula orbiculus</i>	129
2.4.2.4. Clase Holothuroidea	131
<i>Mesothuria rugosa</i>	132
<i>Mesothuria lactea</i>	133
<i>Bathyplores pourtalesii</i>	133
<i>Bathyplores natans</i>	133
<i>Isostichopus badionotus</i>	134
<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i>	138
<i>Holothuria (Platyperona) sanctori</i>	140
<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa</i>	143
<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa lentiginosa</i>	144
<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa enodis</i>	146
<i>Holothuria (Holothuria) dakarensis</i>	148
<i>Ellipinion delagei</i>	151
<i>Benthodytes jantia</i>	152
<i>Benthogone rosea</i>	152
<i>Molpadia loricata</i>	153
<i>Euapta lappa</i>	153
2.5. Discusión	156

Capítulo 3. Abundancia, distribución espacial y relaciones con el hábitat de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde **161**

3.1. Introducción	163
3.2. Objetivos	164
3.3. Material y métodos	165
3.3.1. Área de estudio y diseño de muestreo	165
3.3.2. Muestreo de las variables biológicas y descriptores del hábitat	167
3.3.3. Análisis de los datos	168
3.3.3.1. Análisis de la variabilidad espacial y pautas de distribución del poblamiento	168
3.3.3.2. Relación entre el poblamiento y las variables ambientales	169
3.4. Resultados	170
3.4.1. Composición y estructura del poblamiento	170
3.4.2. Pautas de variabilidad espacial del poblamiento de equinodermos	171
3.4.3. Variabilidad espacial de las variables descriptoras del hábitat	177

3.4.4. Relación entre el poblamiento y las variables ambientales	179
3.5. Discusión	186
Capítulo 4. Influencia de la temperatura en la estructura y composición del poblamiento de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde	193
4.1. Introducción	195
4.2. Objetivos.....	196
4.3. Material y métodos	197
4.3.1. Análisis de los datos	197
4.3.1.1. Estructura y composición del poblamiento en el archipiélago	197
4.3.1.2. Obtención de los parámetros oceanográficos	198
4.4. Resultados	199
4.4.1. Composición y estructura del poblamiento en el archipiélago	199
4.4.2. Regiones térmicas del archipiélago de Cabo Verde	201
4.4.3. Relación entre el poblamiento y las regiones térmicas del archipiélago	206
4.5. Discusión	208
Capítulo 5. Relaciones entre los atributos biológicos y ecológicos del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde y las variables ambientales	213
5.1. Introducción	215
5.2. Objetivos	218
5.3. Material y métodos	218
5.3.1. Atributos biológicos y ecológicos de las especies	219
5.3.1.1. Fuente de datos	219
5.3.1.2. Atributos biológicos y ecológicos	219
5.3.1.3. Estructura de los datos biológicos y ecológicos	220
5.3.2. Análisis de los datos	223
5.4. Resultados	224
5.4.1. Análisis independientes de ordenación	224
5.4.2. Análisis RLQ	228
5.4. Discusión	234
Capítulo 6. Discusión general y conclusiones	241
6.1. Aspectos generales derivados de la Tesis	243
6.2. Estudio taxonómico y faunístico de los equinodermos de las islas de Cabo Verde.....	243
6.3. Influencia de la estructura física del hábitat en la estructura y pautas de	

distribución del poblamiento a pequeña escala espacial	245
6.4. La profundidad	248
6.5. Influencia de la temperatura en la estructura y composición del poblamiento a gran escala espacial	249
6.6. Otros factores y procesos ecológicos potencialmente relacionados con la estructura y variabilidad espacial del poblamiento en las distintas escalas espaciales de análisis	250
6.7. Conclusiones generales	253
Bibliografía	255

1. Introducción general

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Pautas de abundancia y distribución espacial en los poblamientos bentónicos

Las superficies rocosas de la zona fótica constituyen uno de los ecosistemas con mayor diversidad del medio marino. Es, a su vez, uno de los ecosistemas mejor estudiados y entendidos ya que la mayor parte del trabajo científico marino descriptivo y experimental se ha realizado en su zona infralitoral (ej.: Dayton 1971; Menge 1976; Wootton 1993; Underwood 2000).

En términos generales, son ambientes complejos y heterogéneos que favorecen la coexistencia de numerosas especies que, al mismo tiempo, compiten intensamente por el espacio y alimento (Paine 1966; Roberts y Brice 1982; Levin 1992; Attrill *et al.* 2000; Downes *et al.* 2000). Una característica importante de esta zona es que las especies generalmente ocurren en ciertos niveles de profundidad y no en otros. Esta observación básica se repite en distintos lugares del mundo y ha permitido desarrollar esquemas generales de distribución vertical o zonación (Stephenson y Stephenson 1949; Lewis 1964). Dichos esquemas han servido como punto de partida para el estudio de las pautas de distribución de sus comunidades a lo largo del eje horizontal (ej.: Paine 1966; Lubchenco 1980; Underwood 1996; Piepenburg *et al.* 2000).

El conocimiento de las pautas de abundancia y distribución espacial de las poblaciones se considera esencial y antecedente a cualquier estudio cuya finalidad sea comprender y/o analizar la organización natural de las comunidades, así como los procesos ecológicos que las afectan (Andrew y Mapstone 1987; Turner 1989; Underwood *et al.* 2000). La ecología espacial es la rama de la Ecología que trata de explicar los procesos ecológicos teniendo en cuenta la distribución espacial de sus elementos (Turner *et al.* 2001). Aunque este área de la Ecología constituye el marco básico de trabajo de numerosos estudios teóricos y empíricos sobre la medida de la heterogeneidad espacial (pauta o *pattern*), tanto en ambientes terrestres como marinos (Horne y Schneider 1995), la importancia relativa de las causas de variabilidad, tanto extrínsecas como intrínsecas, de las comunidades constituye una de las cuestiones sin resolver más antiguas de la Ecología.

La heterogeneidad espacial es inherente a todo fenómeno ecológico y a todos los ecosistemas, tanto los organismos vivos como las variables físicas que describen el medio muestran distribuciones que no son ni uniformes ni aleatorias (Legendre 1993). Esta falta de homogeneidad tiene múltiples orígenes (Kolasa y Pickett 1991; Levin 1992; Hunter y Price 1992) ya que están implicados, por ejemplo, desde fenómenos geomorfológicos y variaciones climáticas a gran escala, hasta variaciones a menor escala en la composición de las comunidades biológicas y la interacción entre ellas a través de fenómenos como la competencia, depredación, etc. De esta forma, los ecosistemas bentónicos pueden considerarse como un mosaico de categorías ambientales producido por la variación espacial y temporal de factores físicos y biológicos (Barry y Dayton 1991; Archambault y Bourget 1996), lo que determina que sus poblaciones formen agrupaciones discretas a lo largo de gradientes ambientales que son recurrentes en el espacio y en el tiempo (Benedetti y Cinelli 1999). Underwood (1991) describió un conjunto de procedimientos para discriminar modelos alternativos aunque, a menudo interactivos, que podrían explicar las pautas de distribución de las especies en cualquier sitio. Estos modelos consideraban la variabilidad en el asentamiento y reclutamiento, la tolerancia al estrés físico, la depredación y la competencia como las causas potenciales de la heterogeneidad espacial. Aunque el papel ecológico de dichos procesos ha sido ampliamente reconocido, pocos estudios han examinado de forma explícita la proporción de variación que cada uno de ellos explica a diferentes escalas (ver Barry y Dayton 1991, Underwood y Chapman 1996).

1.2. Importancia de la escala en el análisis espacial

El concepto de escala espacial en Ecología se puede definir como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Turner *et al.* 2001). El hecho de que tanto la “forma” de las pautas de distribución como el funcionamiento de los procesos ecológicos dependan de la escala ha suscitado un gran interés por parte de los ecólogos en, aproximadamente, las últimas tres décadas. El conjunto de trabajos realizados comparte el hecho de que las pautas de distribución de las comunidades son de diferente naturaleza según la escala de observación ya que, probablemente, sobre una misma pauta influyan, con distinta intensidad, no uno sino un conjunto de factores que además están regulados por mecanismos distintos a cada escala (Wiens 1989; Levin 1992; Underwood 2000). En función de lo expuesto, la determinación del grado de dependencia de las pautas y los procesos ecológicos subyacentes a una escala determinada es un paso esencial a la hora de establecer las pautas de abundancia y distribución de las poblaciones, así como las relaciones entre los organismos y el medio ambiente.

En términos generales, las pautas de distribución y abundancia de las poblaciones bentónicas han sido explicadas de forma descriptiva lo que ha permitido establecer ciertas generalizaciones sobre su estructura y organización, aunque en muchos casos no se ha tenido en cuenta la influencia de la escala. Sin embargo, en las últimas décadas se ha reconocido su influencia en el contexto del análisis de las pautas espaciales de las comunidades bentónicas (ej.: Dayton y Tegner 1984; Kotliar y Wiens 1990; Menconi *et al.* 1999), lo que ha permitido detectar la alta variabilidad espacial y temporal de las mismas (Andrew y Mapstone 1987; Barry y Dayton 1991; Underwood y Chapman 1996; Levin 2000). De esta forma, el número de estudios que consideran que los factores y procesos operan de forma jerárquica a diferentes escalas se han incrementado frente a los que se ocupan de las interacciones que tienen lugar en el emplazamiento o tiempo concreto del estudio (ej.: Underwood 1981; Archambault y Bourget 1996; Underwood y Chapman 1996; para una revisión consultar Underwood 2000).

Una estrategia óptima para este tipo de aproximación consiste en el estudio de las pautas de distribución a escalas espaciales y temporales múltiples comparando las pautas de variación en varios puntos jerárquicos, seleccionados al azar, de ese espectro continuo de escalas (Underwood 1997). Esta aproximación metodológica se considera como paso esencial previo a la determinación de modelos explicativos de las pautas de distribución de las poblaciones y permite a su vez identificar tanto la escala(s) a la(s) que la mayoría de la heterogeneidad espacial ocurre, como el conjunto de factores y procesos ecológicos que las determinan (Menconi *et al.* 1999; García Charton *et al.* 2004; Chapman 2005). Bajo esta perspectiva, los sistemas pueden ser divididos o descompuestos en componentes discretos funcionales que operan a distintas escalas, y que a su vez, están relacionados unos con otros (Simon en Urban *et al.* 1987). Así, a lo largo de una determinada escala espacial existe una jerarquía a manchas inter e intrarrelacionadas (Turner 1989; Wiens 1989), que generan una estructura vertical que se puede considerar anidada espacialmente ya que cada nivel contiene a todos los niveles que están por debajo de él (Urban *et al.* 1987).

1.3. El Filo Echinodermata

1.3.1. Características generales del Filo

Los equinodermos son organismos deuterostomados que presentan generalmente formas adultas bentónicas (con excepción de algunas holoturias de profundidad de los órdenes Elaspoda, Aspidochirotida y Apoda) y larvas planctónicas (McEdward y Janies 1997). El Filo está constituido por seis clases, las cinco clásicas son Crinoidea (lirios de mar), Asteroidea

(estrellas de mar), Echinoidea (erizos de mar), Ophiuroidea (ofiuras o estrellas quebradizas) y Holothuroidea (holoturias, cohombros o pepinos de mar). En 1986 se incorporó la sexta clase, Concentricycloidea (margaritas de mar) (Baker *et al.* 1986; Rowe *et al.* 1998) compuesta tan sólo por el género *Xyloplax* y localizada en Nueva Zelanda entre 1058 y 1208 m de profundidad (*X. medusiformis*) y cerca de 2000 m en las Bahamas (*X. turneae*), aunque aparentemente poseen una distribución cosmopolita ligada a la madera. Sin embargo, Mah (2006) basándose en ciertas características morfológicas de dichas especies junto con *X. janetae* n.sp., encontrada en el noreste del océano Pacífico, propuso a la clase Concentricycloidea como una infraclase de Asteroidea.

El número de especies vivas que constituyen el Filo oscila entre 6.000 (Hickman *et al.* 1986; Barnes 1987) y 7.000 (Nielsen 1995). Número que asciende a 13.000-20.000 si se tiene en cuenta las especies fósiles.

El filo Echinodermata (del griego echinos= espina, derma= piel) es uno de los mejor caracterizados y más distintivos del Reino Animal, siendo fácilmente distinguible por la presencia de un conjunto de caracteres únicos:

- La presencia de un sistema vascular acuífero derivado del celoma, formado por un sistema de canales que presenta proyecciones hacia el exterior en forma de prolongaciones membranosas denominadas pies ambulacrales y que se comunica con el medio externo a través de una placa genital modificada denominada madreporito.
- Posesión de un esqueleto mesodérmico calcáreo de gran plasticidad. Así, en las clases Asteroidea y Ophiuroidea se presenta en forma de pequeñas placas calcáreas (osículos) unidos por tejido conjuntivo y del que surgen las espinas y tubérculos. En los erizos de mar, por el contrario, las placas están soldadas mientras que en las holoturias el esqueleto está reducido a pequeñas estructuras, denominadas espículas, insertas en la pared del cuerpo.
- La gran mayoría de las especies del grupo sufren una metamorfosis radical desde el estadio de larvas planctónicas con simetría bilateral hasta el adulto bentónico con simetría radial pentámera, aunque algunos órdenes pueden presentar simetría bilateral secundaria (Hotchkiss 1998; Mooi y David 1998; Lacalli 2000).

También son organismos dioicos (excepto algunas especies hermafroditas), con fecundación externa, excepto la clase Concentricycloidea que presenta un órgano copulatorio (Rowe *et al.* 1998). La mayoría de las especies pasan por un estadio larvario planctónico, aunque otras, mayoritariamente las especies de aguas polares, son incubadoras. En general, todos los

grupos poseen un alto poder de regeneración, presentando algunas especies la capacidad de reproducirse asexualmente por fisión. El patrón embriológico está bastante generalizado para todas las clases. Éste consiste en una larva pelágica (a lo sumo dos) distinta para cada clase, una metamorfosis posterior al asentamiento en el sustrato y la consiguiente transformación en un juvenil con morfología y caracteres de adulto (Mortensen 1921; Strathmann 1978; McEdward y Janies 1997).

A pesar de estas semejanzas básicas, en este grupo se encuentran grandes diferencias morfológicas y estructurales, así como una gran heterogeneidad en las pautas reproductoras, alimenticias o de comportamiento (Lawrence 1987), siendo imposible configurar un esquema general de las características del filo. De hecho, sigue considerándose un grupo de alta heterogeneidad y complejidad a todos los niveles de estudio, estando todavía muy lejos la comprensión de muchos aspectos de su biología y ecología. Los equinodermos han despertado gran curiosidad e interés por su peculiar combinación de caracteres; su facilidad de recolección y manejo en laboratorio; su proximidad filogenética a los cordados y por el amplio registro fósil que presentan, útil y necesario para intentar comparar y establecer la filogenia de las especies fósiles y vivas, así como la posible evolución y radiación de los caracteres.

Los equinodermos muestran una distribución geográfica y batimétrica sumamente amplia, que incluye su presencia en todos los mares del mundo y en todas las profundidades, desde la zona intermareal hasta profundidades abisales. También habitan una gran heterogeneidad de sustratos desde los arenosos y fangosos, a coralígenos, detriticos, rocosos o incluso madera.

1.3.2. Pautas de abundancia y distribución espacial de los poblamientos de equinodermos

Los equinodermos son una de las taxocenosis más características del sustrato rocoso infralitoral. Desarrollan un importante papel en la ecología de las comunidades bentónicas (Birkeland 1989; Menge 1992; Hereu 2004) ya que muchas de sus especies se consideran clave al controlar directa e indirectamente la distribución y abundancia de otros organismos tanto bentónicos como pelágicos (Birkeland 1982; Ambrose 1993; Tuya *et al.* 2004).

En términos generales, las pautas de distribución espacial y la abundancia de un grupo faunístico como los equinodermos, con un estadio larvario planctónico y otro adulto bentónico, son el resultado de dos fuerzas contrarias: una que busca la máxima dispersión de los individuos por medio de una fase pelágica y, por otro lado, aquélla que a través de la

influencia de factores diferentes implica, en la mayoría de los casos, la agregación de los organismos adultos (Warner 1979; Mann 1985; Crowe y Underwood 1998). Es necesario tener en cuenta que el número de estudios sobre la heterogeneidad espacial del grupo es reducido y que sus escalas de variabilidad espacial y temporal son poco conocidas. Además, la mayor parte de los trabajos se han abordado desde una perspectiva descriptiva (la clase Echinoidea presenta una proporción mayor de trabajos eminentemente cuantitativos e, incluso, experimentales) e incluyen, en la mayoría de los casos, una sola especie.

Al igual que el resto de poblamientos marinos, la distribución espacial y abundancia de los equinodermos están principalmente definidas por la influencia y heterogeneidad de factores físico-químicos y biológicos que operan durante cada estadio de su ciclo vital (p. ej.: Jones y Andrew 1992; Levin 2000), así como por su interacción (Barry y Dayton 1991). Gran diversidad de factores y procesos juegan un papel crucial en la dinámica y estructura de sus poblaciones. De ellos, la depredación (Tegner y Dayton 1991; Sala 1997), el asentamiento y el reclutamiento (Young y Chia 1982; Ebert 1983; Hereu *et al.* 2004) son, probablemente, los de mayor relevancia y, a su vez, los más estudiados. Sin embargo, otros factores como la disponibilidad de recursos tróficos (Menge 1992), factores ambientales como la temperatura, salinidad o el hidrodinamismo (Drouin *et al.* 1985; Tyler *et al.* 2000), relaciones de competencia inter e intraespecífica (Hagen y Mann 1992) y enfermedades (Hagen 1999) parecen ser también muy relevantes.

La mayor parte de los estudios sobre la distribución espacial de los equinodermos se han centrado en la clase Echinoidea debido al control directo que ejercen sobre la distribución y abundancia de las comunidades algales (Kitching y Ebling 1961; Benedetti-Cecchi *et al.* 1998; Alves *et al.* 2001) e indirectamente en la comunidad bentónica (Hixon y Brostoff 1985), e incluso por su influencia en la alteración de la estructura del hábitat (Andrew 1993; Sala *et al.* 1998). La distribución espacial y las pautas de abundancia de los erizos parecen estar mayoritariamente relacionadas con la depredación (Tegner y Dayton 1981; Sala y Zabala 1996; McClanahan 1998; Hereu *et al.* 2005) y con la variabilidad en el reclutamiento (Tegner y Dayton 1991; Turon *et al.* 1995; López *et al.* 1998; Hereu *et al.* 2004), pero otros factores enfermedades o epidemias (Carpenter 1990; Lessios *et al.* 1994; Hagen 1999); la disponibilidad de recursos tróficos (Menge 1992); factores ambientales como la temperatura (Beddingfield y McClintock 2000; O'Hara y Poore 2001), la salinidad (Drouin *et al.* 1985), el hidrodinamismo (McGehee 1992; Alves *et al.* 2001) o la estructura física del hábitat (Freeman 2003; Dumas *et al.* 2007) y/o ecológicos como la competencia inter e intraespecífica (Shulman 1990; Hagen y Mann 1992; McGehee 1992), parecen ser también relevantes. De los trabajos existentes pocos se han abordado desde una perspectiva cuantitativa (ej.: Andrew 1993; Sala y Zabala 1996; Alves *et al.* 2001; Chiappone *et al.* 2002; Freeman 2003; Hereu *et al.* 2004; Dumas *et al.* 2007) y un número menor aún ha tenido en

cuenta la influencia de la escala en el análisis de las pautas observadas (ej.: Poulin y Féral 1995; Underwood y Chapman 1996; Chapman 2005).

El estudio sobre las pautas de abundancia y distribución espacial de la clase Asteroidea se remonta a principios del siglo pasado (Clark 1904; Coe 1912) pero, tanto dichos estudios como la mayoría de los más actuales, son de carácter eminentemente descriptivo (ej.: Caso 1972; Franz *et al.* 1981; Birkeland 1982; Gage 1986; Dance y Savy 1987) por lo que el número de trabajos cuantitativos es reducido (Scheibling 1980; Freeman *et al.* 2001; Howell *et al.* 2002; Verling *et al.* 2003). La distribución espacial y abundancia de estrellas se relacionan principalmente con la presencia de alimento (Scheibling 1980; Sloan 1980; Himmelman *et al.* 2005), con factores ambientales (Franz *et al.* 1991; O'Hara y Poore 2001, Cintra-Buenrostro *et al.* 2005) así como con la competencia intra e interespecífica (Himmelman *et al.* 2005).

De igual forma, la mayoría de los trabajos sobre la distribución espacial de la clase Ophiuroidea en la zona infralitoral son descriptivos o semicuantitativos (ej.: Lewis y Bray 1983; Piepenburg y Juterzenka 1994) y muchos de ellos están centrados en especies concretas, como *Ophiothrix fragilis* y *Ophiocomina nigra* (Holme 1966), *Amphiura filiformis* (O'Connor *et al.* 1983) o *Ophiura sarsi* (Fujita y Ohta 1989). En general, la distribución espacial de las ofiuras parece estar mayoritariamente relacionada con la depredación (Warner 1979; Hendler 1984; Drolet *et al.* 2004), la intensidad lumínica (Drolet *et al.* 2004), la temperatura, la disponibilidad de alimento, la salinidad y/o combinación de éstas últimas (Greenwood y Bennet 1981; Bressan y Brunetti 1995; Tyler *et al.* 2000).

Por último, la gran mayoría de los trabajos existentes sobre la distribución espacial de la clase Holothuroidea también son descriptivos. La distribución espacial de las holoturias se ha relacionado con el tipo de sustrato por la selección de alimento (Sloan 1979; Sloan y von Bodungen 1980; Uthicke y Karez 1999), la depredación (Francour 1997; Eckert 2007) y en la influencia de ciertos factores condicionantes del asentamiento y reclutamiento larvario (Hamel y Mercier 1996; Eckert 2007) o ambientales como la intensidad lumínica (Rodgers y Dirham 1996) o el hidrodinamismo (Barkai 1991; Bulteel *et al.* 1992). Algunos trabajos más recientes abordan la heterogeneidad espacial de las holoturias desde una perspectiva cuantitativa como el de Eckert (2007) o como el de Tuya *et al.* (2006) el cual encuentra diferencias significativas en las abundancias de 3 especies de holoturias entre distintos tipos de hábitats.

Un problema adicional a la hora de estudiar la heterogeneidad espacial de los equinodermos es el desconocimiento de las escalas espaciales y temporales implicadas en el asentamiento y reclutamiento larvario, consideradas por algunos autores como un factor fundamental en

la dinámica y estructura de las poblaciones adultas (Tegner y Dayton 1981; Ebert 1983; Rowley 1989; Keesing *et al.* 1993; Chesson 1998; Menge 2000; Balch y Scheibling 2000; Hereu *et al.* 2004).

1.3.3. Escalas de variabilidad y factores analizados para el estudio de la estructura y distribución del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde

Como se ha comentado, un número significativo de factores y procesos juegan un papel crucial en la estructura y variabilidad espacial y temporal de los poblamientos de equinodermos y, además, su influencia se manifiesta a escalas espaciales y temporales diferentes. En términos generales, la heterogeneidad en la distribución espacial de los equinodermos a pequeña escala (milímetros a cientos de metros) refleja pautas diferentes de reclutamiento, crecimiento y mortalidad de los individuos, pero esas pautas parecen ser generadas por procesos distintos a los que operan a gran escala. A pequeña escala, un número de autores cada vez mayor sugiere que dicha variabilidad está principalmente determinada por las respuestas de los individuos a factores bióticos y abióticos, como las características físicas del hábitat (Cameron y Schroeter 1980; Young y Chia 1982; Andrew 1993; Underwood y Chapman 1996; Benedetti-Cecchi *et al.* 1998; Drolet *et al.* 2004; Chapman 2005; Dumas *et al.* 2007). La complejidad y heterogeneidad espacial del hábitat juegan un papel muy importante en la estructuración de las comunidades bentónicas (Andrew 1993; Benedetti-Cecchi y Cinelli 1997; Underwood 2000; Freeman y Rogers 2003; Kelaher 2003; Chapman y Underwood 2008) ya que, entre otras características, promueven la diversidad y coexistencia de las especies (para revisión consultar Bell *et al.* 1991; Kolasa y Pickett 1991; Attrill *et al.* 2000; Downes *et al.* 1998, 2000). A pesar de esto, el estudio de la influencia de la estructura física del hábitat en la estructura de las comunidades ha recibido menos atención que otros factores como la competencia o la depredación (McCoy y Bell 1991). Algunos autores sugieren que esta escasez de reconocimiento se debe a la falta de consistencia en las definiciones de la estructura del hábitat entre los distintos estudios (McCoy y Bell 1991; Kelaher 2003). Para solventar dicho problema y, por tanto, facilitar la caracterización de la estructura del hábitat McCoy y Bell (1991) propusieron un modelo conceptual tridimensional. El eje de la complejidad del hábitat sería el eje vertical y se refiere a la abundancia de los distintos elementos físicos del hábitat como bloques rocosos, topografía del sustrato, relieve y/o cantidad de grietas y oquedades. El segundo eje hace referencia a la heterogeneidad del hábitat que puede considerarse como el eje horizontal de la estructura del hábitat o variación atribuible a la abundancia relativa de los diferentes elementos estructurales del hábitat, en nuestro trabajo lo referimos como la proporción de

los distintos tipos de sustrato en la unidad de muestreo. El último eje cuantifica la escala espacial de examen. Dicho modelo ha demostrado su utilidad a la hora de diferenciar los efectos de los distintos componentes estructurales del hábitat (Downes *et al.* 2000) así como para probar su generalidad entre hábitats diferentes (ej.: Beck 2000).

En función de lo expuesto, para abordar el estudio de la influencia de las características físicas del hábitat en la estructura y distribución espacial del poblamiento de equinodermos en las islas de Cabo Verde a pequeña escala se ha seguido el modelo propuesto por McCoy y Bell (1991) y se ha considerado que el hábitat es una propiedad del medio reconocible espacialmente y que ofrece distintos tipos de recursos a los organismos a una escala dada (Meire *et al.* 1989; Bell *et al.* 1990; McCoy y Bell 1991).

A su vez, también nos preguntamos que factores podrían estar relacionados con la heterogeneidad mostrada por el poblamiento estudiado a gran escala espacial (entre las islas del archipiélago). Numerosos estudios han documentado que las comunidades bentónicas están dominadas por especies que ocurren a lo largo de escalas espaciales grandes hasta que las condiciones ambientales existentes interrumpen su distribución (Freeman y Rogers 2003). De esta forma, el estudio y cuantificación de la relación de las características físico-químicas del ambiente y las especies bentónicas está ampliamente aceptado como primer paso para la formulación de predicciones sobre las pautas de distribución y abundancia de dichos poblamientos a gran escala espacial (Archambault y Bourget 1996; Freeman y Rogers 2003).

La influencia de determinados factores físico-químicos como características hidrodinámicas (sistema de corrientes, oleaje, presencia de afloramientos), la temperatura, la salinidad, gradientes de nutrientes, la complejidad geográfica de la costa, impactos de actividades humanas han sido relacionados directa e indirectamente con la distribución espacial de poblamientos adultos de equinodermos a gran escala (kilómetros) (Young y Chia 1982; Ebert 1983; Drouin *et al.* 1985; Menge 1992; Tyler *et al.* 2000). Debido a que uno de los factores más correlacionados con la variabilidad de los poblamientos de equinodermos a escalas espaciales mayores es la temperatura (Hutchins 1947; Franz *et al.* 1981; Morgan y Cowles 1996; Sewell y Young 1999), analizamos la posible relación entre la estructura y composición del poblamiento estudiado y determinadas características térmicas de las aguas superficiales del archipiélago.

No se debe olvidar que las pautas de abundancia y distribución de los poblamientos a pequeña escala espacial son resultado de la interacción entre las limitaciones ambientales y la respuesta de los organismos. De esta forma, se ha evidenciado que las especies tienen “preferencias” ecológicas, es decir, que tienden a ocupar aquellos lugares donde encuentran

las condiciones apropiadas para su supervivencia (Ej.: Hutchinson 1957). A su vez, debido a que las preferencias que muestran las especies por los distintos hábitats están principalmente determinadas por su fisiología, comportamiento y disponibilidad de alimento, es esperable que existan relaciones significativas entre las características (atributos) y comportamiento de las especies y las características de los hábitats donde viven. Dichas relaciones pueden ayudar a identificar y analizar las pautas espaciales de un poblamiento a pequeña escala espacial y explicar procesos como la selección y uso de hábitats concretos, el solapamiento de nichos o el reparto de los recursos (alimento, refugio, etc.) en términos espaciales. De hecho, como se ha comentado, algunos estudios sugieren que la variabilidad en la abundancia de los poblamientos de equinodermos a pequeña escala espacial puede estar mayoritariamente determinada por el comportamiento de las especies al hábitat (Young y Chia 1982; Dayton 1991; Underwood y Chapman 1996), por lo que es esperable que los atributos de las especies influyan en las pautas de distribución de las poblaciones de equinodermos a pequeña escala (Underwood y Chapman 1996; Freeman y Rogers 2003; Tanaka y Leite 2003). En función de lo comentado, nos preguntamos si existían relaciones significativas entre ciertos atributos de las especies estudiadas y determinadas variables ambientales como la complejidad y heterogeneidad del hábitat, la profundidad o la temperatura, y si dichas relaciones ayudarían a explicar las pautas espaciales detectadas.

1.4. El archipiélago de Cabo Verde

Las islas de Cabo Verde están situadas en la parte noroccidental del continente africano, a 455 km de la costa de Senegal frente al cabo Verde, siendo éste el punto más occidental de África, así como el responsable del nombre del Archipiélago. Éste queda comprendido entre el Trópico de Cáncer y el Ecuador, entre los 14° 50'N y los 17° 20'N y los 22° 40'O y los 25° 30'O (Fig. 1.1).

El archipiélago de Cabo Verde forma parte de la región denominada Macaronesia (*makarrón*= felicidad, *nesoi*= islas), junto con los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes y Canarias y la amplia franja costera africana desde Marruecos hasta Senegal. El término Macaronesia es utilizado por los científicos para expresar un concepto fundamentalmente biogeográfico y botánico. Dichos archipiélagos están caracterizados por su origen magmático y oceánico, con un dominio de rocas volcánicas, pocas sedimentarias y la casi ausencia de rocas metamórficas, así como por presentar una flora terrestre característica, que en algunos archipiélagos ha sido muy alterada por la acción humana (Machado *et al.* 1998).

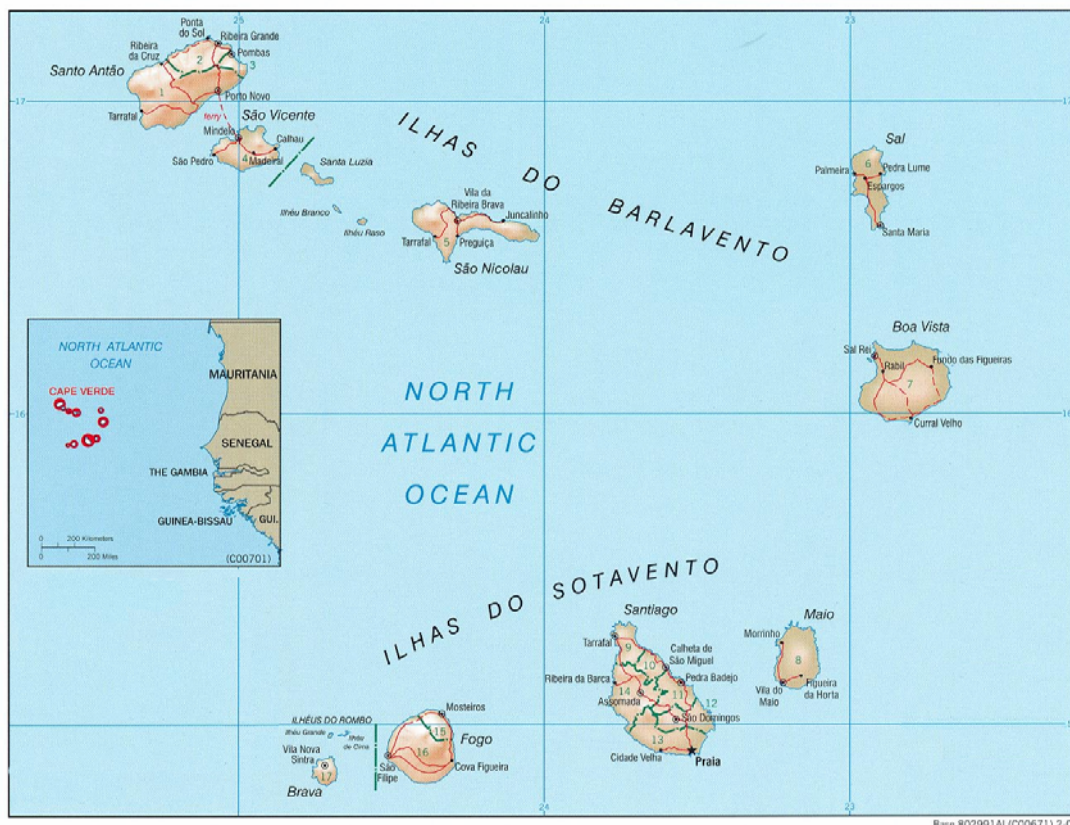


Figura 1.1.- Área de estudio: el archipiélago de Cabo Verde.

Como consecuencia de su ubicación en el Atlántico, las islas de Cabo Verde se encuentran en una zona biogeográfica fronteriza compleja y difícil de delimitar, entre la región biogeográfica Atlántico-Mediterránea y la región Senegalesa (Atlántico oriental tropical) (Ekman 1953; Briggs 1974; Fredj 1974). Debido a la confluencia de corrientes en la zona algunos autores consideran el cabo Blanco como el límite sur de la región Atlántico-mediterránea (Fredj 1974), mientras otros, como Briggs (1974) lo sitúan en el Cabo Verde pero dejando fuera de dicha región al archipiélago.

El archipiélago está compuesto por diez islas, dos islotes y varios afloramientos rocosos que abarcan una superficie total de 4.033 km² (con, aproximadamente, 2000 km² de línea de costa), siendo Santiago la isla de mayor tamaño, con 991 km² y Santa Luzia la menor con 35 km² (Fig. 2.1). En función de su posición respecto a los alisios, vientos dominantes del NE, el archipiélago puede dividirse en dos grupos: el de barlovento y el de sotavento (Machado *et al.* 1998). El primer grupo incluye a las islas de Sao Antao, Sao Vicente, Santa Luzia, Sao Nicolao, Sal y Boa Vista, junto con los islotes de Passaros, Branco y Raso. El segundo grupo queda formado por Maio, Santiago, Fogo y Brava como islas de mayor tamaño y por los islotes de Secos o Rombo, Grande, Barrete, Luis Carneiro, Sapado, Rei y Cima. Sin embargo, desde el punto de vista geográfico y geomorfológico sería más adecuado

dividir al archipiélago en tres grupos: el noroccidental, que comprende a Sao Antao, San Vicente, Santa Luzia, Sao Nicolao y a los islotes de Passaros, Branco y Raso; el grupo oriental, que incluye a Sal, Boa Vista y Maio, y finalmente, en el grupo sur quedarían incluidas Santiago, Fogo, Brava y los islotes anteriormente mencionados para el grupo de sotavento (Rolán 1991).

El paso del tiempo ha configurado diferencias geomorfológicas entre las islas caboverdianas, especialmente entre las del grupo oriental, planas y arenosas, y las occidentales caracterizadas por poseer mayor abundancia de vegetación y elevaciones mayores dibujadas entre gargantas y desfiladeros. La costa de este segundo tipo geomorfológico de islas está caracterizada por acantilados abruptos y de gran altitud.

En el paisaje submarino también es patente el gran número de eventos geotectónicos y erosivos que han sufrido las islas, como muestra la existencia de amplias plataformas insulares submarinas que unen las islas de Maio, Boa Vista y Sal, al igual que sucede con el grupo noroccidental, en donde pocas veces se superan los 50 m de profundidad. Aún así, en términos generales la plataforma continental de las islas es irregular y estrecha. Asimismo, los movimientos eustáticos del nivel del mar han formado extensas terrazas marinas, que pueden llegar a sobrepasar los 100 m de altitud, evidentes hoy en los acantilados y en las extensas llanuras litorales anteriormente mencionadas (fundamentalmente, en Boa Vista y Sal).

Condiciones climáticas y oceanográficas

En términos generales, las condiciones climáticas del archipiélago son oceánicas con oscilaciones de temperaturas inferiores a los 10° C. El clima es seco, con una humedad relativa media entre el 55 y el 75%. La pluviosidad es escasa y variable, encontrándose zonas donde el valor medio anual determina un clima árido y en otras desértico. Tres corrientes de vientos principales determinan el clima del archipiélago. La primera y dominante, la constituyen los vientos alisios con dirección NE, responsables de la humedad y frescor del terreno y de la vegetación en las caras NE y N de las islas por encima de cierta altitud. La segunda (caliente y seca), proviene del continente africano y son vientos poco frecuentes que generalmente soplan de octubre a junio, siendo de poca duración y racheados. La tercera proviene del S y del SE, y provoca la estación de lluvias desde agosto hasta octubre. En términos generales, el clima de las islas posee cierta semejanza al clima desértico aunque las temperaturas son menores, existe cierta humedad y periodos lluviosos debido mayoritariamente al papel del océano Atlántico y el régimen de vientos, los cuales tienen un efecto moderador de la temperatura (Rolán 1991).

Las islas de Cabo Verde se encuentran en una zona donde confluyen las principales corrientes del Atlántico: la corriente de Canarias, la corriente Norecuatorial y la contracorriente Norecuatorial (Fig. 1.2) (Cushing 1971; Lázaro *et al.* 2005). Las islas están situadas en el límite sur de la corriente de Canarias, con dirección SO, responsable del transporte de aguas frías hacia el sur de la costa noroccidental africana. A 20° de latitud bifurca su curso en dos ramas desiguales. La mayor cantidad de masa de agua cambia de dirección dirigiéndose hacia el oeste (conformando la corriente Norecuatorial), mientras que el resto sigue circulando de forma paralela a la costa (corriente de Guinea). Entre los 3° y los 10°N la corriente dominante es la contracorriente Norecuatorial, de dirección sureste. Presenta una elevada estacionalidad, siendo más intensa en verano y otoño (desde julio a diciembre). Durante este periodo constituye una corriente continua que se extiende aproximadamente por toda la zona atlántica tropical (Lázaro *et al.* 2005). Entre julio y noviembre se producen cambios en la intensidad y posición de los anticiclones de las Azores y Santa Helena incrementándose la influencia de la corriente de Benguela (de dirección SO) con aguas muy frías. Dicha corriente pasa a llamarse corriente Surecuatorial y conecta la circulación del Atlántico sur con la del Atlántico norte discurriendo por las costas del norte de Brasil hacia el golfo de México.

El régimen de mareas es de tipo semidiurno y de poca amplitud (Rolán 1991). La situación térmica del Archipiélago dentro de su área geográfica no es de igualdad, según Cosel (1982 en Rolán 1991) hay grandes diferencias en las temperaturas superficiales del agua entre el archipiélago de Cabo Verde y Senegal.

La salinidad existente a diferentes profundidades es:

- Capa superficial hasta 150-200 m: Existe una masa de agua con salinidad superior a 36‰ (de origen noratlántico) y una masa de agua con salinidad inferior a 36‰ de origen suratlántico.
- Capa entre 200 y 600 m: Masa de agua resultante de la mezcla de aguas procedentes del centro del Atlántico norte y Atlántico sur.
- Capa entre 600 y 1000 m: Masa de agua antártica intermedia.
- Capa existente desde 1000m hasta el fondo: Existe una masa de agua profunda Atlántica (procedente del sur de Islandia).



Figura 1.2.- Sistema de corrientes del Atlántico.

Antecedentes sobre los estudios marinos realizados en las islas de Cabo Verde

Abundantes expediciones científicas han pasado por el Archipiélago aunque existe un desconocimiento general de sus comunidades marinas (Van Der Land 1993; Morri *et al.* 2000). En las últimas décadas se han realizado diversos estudios sobre grupos faunísticos específicos como algas (Prud'homme Van Reine y Van den Hoeck 1988; Otero-Schmitt 1993, 1995), crustáceos (Da Franca *et al.* 1959, 1961; Abed-Navandi 2000; Wirtz 2001; Wirtz y

d'Udekem-d'Acoz 2001), cnidarios (Laborel 1974; Morri y Bianchi 1995; Monteiro *et al.* 1997), poliquetos (Núñez *et al.* 1999), moluscos (Ortega y Rolán 1989; Rolán 1991; Templado y Rolán 1994; Fernández 2000; Duda y Rolán 2005), equinodermos (Pérez Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003) o peces (Reiner 1996) o mamíferos marinos (para más información consultar Reiner *et al.* 1996; Cornelis *et al.* 2000).

En términos generales, el Archipiélago presenta una elevada la biodiversidad marina con especies típicas de zonas tropicales y subtropicales, e incluso algunos endemismos (Ministério do Ambiente, Agricultura y Pescas 2004). Sin embargo, factores como la limitada extensión de la plataforma continental, la escasa zona intermareal, la estacionalidad de los fenómenos oceanográficos que provocan un enriquecimiento de las aguas superficiales y la escasa precipitación, son relacionados generalmente con la baja densidad poblacional de los organismos marinos del Archipiélago.

1.5. La presente Memoria

La justificación para la realización de esta Tesis radica, por un lado en el escaso conocimiento del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde y, por otro, en la poca información existente sobre las pautas de abundancia, distribución espacial y escalas de variabilidad del grupo. De esta forma, este estudio contribuye a incrementar el conocimiento sobre una fracción de gran importancia de la comunidad infralitoral del archipiélago de Cabo Verde y, sobretodo, constituye una aproximación metodológica novedosa para el estudio de las variaciones espaciales de los equinodermos a distintas escalas que integra una estrategia de muestreo, análisis estadísticos y principios conceptuales adecuados para examinar dicha variabilidad e identificar la escala(s) a la que la mayoría de la heterogeneidad espacial ocurre, así como los factores y/o procesos que pudieran explicar las pautas observadas. Al mismo tiempo, analiza cuantitativamente las relaciones entre el poblamiento y las características biológicas y ecológicas de sus especies con determinados factores ambientales como la estructura del hábitat (caracterizada por descriptores de complejidad y heterogeneidad), la profundidad y las condiciones térmicas superficiales del Archipiélago, con el fin de facilitar el análisis de las pautas observadas.

1.5.1. Objetivos de la Tesis

El objetivo principal de esta Tesis consiste en conocer el poblamiento infralitoral de equinodermos de las islas de Cabo Verde tanto desde una perspectiva taxonómica como

ecológica. De esta forma se pretende examinar las pautas de abundancia y distribución espacial, conocer a qué escalas espaciales se manifiestan, cuál es la importancia relativa de ciertos factores ambientales a la hora de determinarlas, analizar la influencia de determinados atributos de las especies estudiadas en las pautas encontradas, así como inferir sobre los posibles procesos ecológicos subyacentes.

Las preguntas a las que se pretende dar respuesta son:

1. ¿Cuáles son las especies de equinodermos presentes en los fondos rocosos infralitorales del Archipiélago de Cabo Verde?
2. ¿Cuáles son las pautas de distribución espacial y abundancia de dicho poblamiento?; ¿A qué escalas se manifiestan?
3. ¿Existe relación entre la estructura física del hábitat y las pautas espaciales encontradas a pequeña escala espacial?; ¿Qué descriptores de la estructura del hábitat están principalmente relacionados con el poblamiento?
4. ¿Las características térmicas del Archipiélago explican la heterogeneidad espacial detectada a gran escala?
5. ¿Existen relaciones significativas entre determinados atributos biológicos y ecológicos y las características físicas de los hábitats donde viven, y con la profundidad y la temperatura?; ¿Las relaciones encontradas facilitan la identificación de los procesos responsables de las pautas encontradas?; ¿Especies caracterizadas por atributos biológicos y ecológicos similares están presentes en hábitats caracterizados por variables ambientales similares?
6. ¿Qué procesos ecológicos explican más adecuadamente las pautas de variabilidad observadas a cada escala espacial?

Derivado de lo anterior, los objetivos concretos que se plantean son:

1. Ampliar el conocimiento faunístico del poblamiento de equinodermos de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde.
2. Analizar las pautas y escalas de variabilidad espacial del poblamiento.
3. Analizar cuantitativamente las relaciones entre la variabilidad observada a pequeña escala y la estructura del hábitat determinada por descriptores de complejidad y heterogeneidad.
4. Describir cuantitativamente las relaciones entre la estructura y composición del poblamiento en las distintas islas del archipiélago y las características térmicas de las aguas superficiales.
5. Explorar la existencia de relaciones significativas entre determinados atributos biológicos y ecológicos de las especies estudiadas y la estructura física del hábitat,

la profundidad y variables térmicas, y analizar la influencia de dichos atributos en las pautas encontradas a pequeña escala espacial.

6. Analizar descriptivamente los procesos ecológicos potencialmente relacionados con los resultados encontrados a cada escala espacial analizada.

1.5.2. Estructura de la Tesis

La estructura de esta Tesis consta, además del presente capítulo, de cinco capítulos. Aunque cada uno de ellos aborda una cuestión particular, es inevitable la repetición de determinada información. No obstante, los datos y resultados de cada capítulo son originales y específicos de cada uno.

El **capítulo 2** analiza el poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde y describe las especies encontradas en las campañas realizadas por diversas expediciones durante los años 1995, 1996, 1997 y 1998. A su vez, aporta la descripción morfológica de las especies estudiadas e información taxonómica, biológica y ecológica del conjunto de especies citadas en el archipiélago.

El **capítulo 3** examina las pautas de variabilidad del poblamiento de equinodermos habitante de los fondos rocosos infralitorales de Cabo Verde a varias escalas espaciales (10^3 m a 10^6 m), a través de un diseño de muestreo jerarquizado. Se ha empleado un análisis jerárquico de la varianza, el cual permite valorar las pautas de distribución espacial del poblamiento objeto de estudio y facilita la detección de las escalas espaciales a las que los procesos causan variabilidad en las abundancias, así como las magnitudes de las varianzas estimadas. Este capítulo estima también la complejidad y heterogeneidad del hábitat (*sensu* McCoy y Bell 1991; véase también García-Charton y Pérez-Ruzafa 2001) e investiga la relación entre las variaciones de dichos descriptores y la profundidad con la variabilidad detectada a pequeña escala espacial.

El **capítulo 4** examina cuantitativamente la estructura y composición de las especies infralitorales de equinodermos a escala de archipiélago (10^6 m) y analiza la influencia de las características térmicas superficiales del agua (temperaturas medias estacionales, temperaturas medias, mínimas y máximas anuales e intervalo de variación térmico anual) sobre el mismo.

El **capítulo 5** analiza la existencia de relaciones significativas entre determinados atributos biológicos y ecológicos de las especies estudiadas y ciertas variables ambientales como la complejidad y heterogeneidad del hábitat, la profundidad y la temperatura (mínima y

máxima anual e intervalo térmico existente entre ambas). A su vez, identifica los atributos principalmente relacionadas con dichas variables y si existen patrones similares en las distintas clases estudiadas, también analiza la influencia de dichos atributos en las pautas encontradas a pequeña escala espacial así como los procesos que pudieran generarlas. Se ha empleado una técnica de ordenación denominada análisis RLQ (Dodélec *et al.* 1996), que permite realizar una ordenación simultánea en la que los atributos de las especies son incorporados al análisis de las posibles relaciones entre la abundancia de las especies y las variables del hábitat.

El **capítulo 6** discute de forma global y sintética los principales resultados derivados de cada capítulo, analiza las posibles perspectivas de trabajo e investigación y aporta las conclusiones generales de la Tesis.

2. Equinodermos del archipiélago de Cabo Verde

Capítulo 2

Equinodermos del archipiélago de Cabo Verde*

2.1. Introducción

2.1.1. Estudios faunísticos más destacados del filo Echinodermata en el océano Atlántico

En términos generales, los estudios taxonómicos del filo Echinodermata realizados en el océano Atlántico son amplios, aunque existe cierto desequilibrio ya que su zona occidental está más intensamente estudiada que la oriental.

La fauna de equinodermos del mar Caribe ha sido bastante más estudiada que el resto de zonas del continente americano. Existen trabajos generales sobre el Filo como el de Clark (1933), Zoppi de Roa (1967), Suárez (1974), Birkeland (1989) y más recientemente el de Hendler *et al.* (1995), así como estudios taxonómicos específicos de determinadas clases como, por ejemplo, el realizado por Downey (1973) para la clase Asteroidea; los de Caso (1955), Lewis y Bray (1983) o Abreu Pérez (1983, 1990) para la Ophiuroidea, así como el de Abreu-Pérez *et al.* (2005) para las clases Asteroidea y Ophiuroidea; los de Cherbonnier (1949), Mayr (1954), Deichman (1930, 1938, 1954, 1963, entre otros), Caso (1954, 1955, 1957 y 1963), Tikasingh (1963) o Miller y Pawson (1979, 1984) de la clase Holothuroidea. En la zona noroccidental destacan trabajos como el Clark (1904), Gray *et al.* (1968), Franz *et al.* (1981) y Serafy y Fell (1985). En Brasil existen estudios más recientes como el de Machado (1960) de la clase Holothuroidea y el de Falcao de Souza Alves y Ramos Pinto Cerqueira (2000) de todo el grupo. En las costas argentinas se han desarrollado trabajos taxonómicos principalmente de la clase Asteroidea (Bernasconi 1980).

En la zona oriental del Atlántico las costas europeas han sido significativamente más estudiadas que el resto. Destacan los trabajos ya clásicos sobre el grupo realizados por Koehler (1921) y Mortensen (1927) y más recientemente los listados taxonómicos de Høisaeter (1990) y Hansson (2001). A su vez, existen estudios sistemáticos tanto de zonas concretas como de alguna de las clases como el de Cherbonnier y Sibuet (1973) sobre los

* Una versión de este artículo está publicada como: Pérez-Ruzafa, A., Entrambasaguas, I. y Bacallado, J.J. 1999. Fauna de equinodermos (Echinodermata) de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* XI (Nums. 3-4): 43-62.

asteroideos y ofiuroideos del Atlántico norte recogidos en la campaña oceanográfica “Noratlante”; Holme (1984) y Gage (1986) en Inglaterra y Escocia, respectivamente o el de Piepenburg y Juterzenka (1994) sobre las ofiuras presentes en Islandia.

En las costas atlánticas españolas han sido pocos los estudios realizados sobre el grupo. Podría destacarse el trabajo sobre el grupo de Aranda y Millán (1908), el de Susaeta (1913) sobre asteroideos, el de Rivera (1927) sobre ofiuroideos o el de Galán Novella y López-Ibor (1981) sobre equinoideos y Ofiuroideos. Más recientemente, en la zona cantábrica española destacan los trabajos de Arteche (1984), Aguirrezabalaga *et al.* (1985) y Hoz y García Pina (1989). Los equinodermos de las islas Canarias fueron estudiados con algo de posterioridad, principalmente se ha estudiado la clase Holothuroidea (Pérez-Ruzafa 1984; Pérez-Ruzafa *et al.* 1992, 1992b), aunque existen algunos listados taxonómicos para el Filo (Bacallado *et al.* 1984) o para alguna de las Clases (Moreno-Batet y Bacallado 1979). Los equinodermos del pequeño archipiélago de Salvajes, al norte de las islas Canarias, han sido estudiados por Pérez-Ruzafa *et al.* (2003).

En el archipiélago de Azores y en Portugal destacan los trabajos de Barrois (1887), Nobre (1930, 1931, 1938), Chapman (1951), Marques (1980, 1983) y Pereira (1997). Mientras que en Madeira destaca el estudio realizado por Cunha de Jesus y Domingos (1998), aunque éste está restringido a sustrato blando y a profundidades entre 20 y 100 m. Mortensen (1933) también realizó trabajos sobre la fauna de equinodermos de la isla Santa Helena y, posteriormente, Pawson (1978) describe los equinodermos recolectados en las expediciones realizadas por la Institución Smithsonian en la isla de Ascensión

Las costas occidentales africanas han sido estudiadas con menor intensidad y además muchos de los trabajos son generales sobre faunas locales que incluyen a los equinodermos y/o se han centrado en niveles taxonómicos inferiores al de Clase. Entre ellos los más relevantes son: Koehler (1914), Mortensen (1925), Herouard (1929), Panning (1939), Madsen (1946, 1970), Cherbonnier (1950, 1958b, 1959, 1965), Cherbonnier y Sibuet (1973), Nataf y Cherbonnier (1975), Anadón (1977), Alva y Vadon (1989). Por su parte, la fauna de equinodermos del Atlántico sudafricano ha sido mayoritariamente estudiada por Clark (1955, 1974) y Clark y Courtman-Stock (1976).

2.1.2. Antecedentes sobre los estudios de equinodermos en el archipiélago de Cabo Verde

El número de trabajos de investigación faunística en el archipiélago de Cabo Verde no es muy extenso, existiendo un desconocimiento general de la fauna marina del mismo (Rolán 1991). La primera expedición a las islas de Cabo Verde fue realizada por T. Bowdich en 1823, quien hizo una parada en la isla de Boa Vista. En 1826, Quoy y Gaimard llegan a Santiago (Rolán 1991), resumiéndose algunas de las expediciones posteriores al archipiélago como sigue (Cosel en Rolán 1991; Reiner 1996):

- 1831-1836 “Beagle” (Gran Bretaña)
- 1838-1842 “United States Exploring Expedition”
- 1853 y 1856 “U. S. North Pacific Exploring Expedition”
- 1872-1876 “Challenger” (Alemania)
- 1874-1876 “Gazelle” (Alemania)
- 1883 “Talisman” (Francia)
- 1890 “Eclipse Expedition” (Estados Unidos)
- 1898 “German deep-sea Expedition” (Alemania)
- 1901 “Princesse-Alice II” (Mónaco)
- 1913 “Sylvana” (Francia)
- 1951 “Atlantide” (Dinamarca)
- 1956 “Calypso” (Francia)
- 1957, 1958 y 1959 “Baldaque da Silva” (Portugal)
- 1978. Expedición Germano-Portuguesa a Cabo Verde (Universidad y Museos de Alemania)
- 1981. Expedición Hispano-Portuguesa a Cabo Verde (Sociedades Española y Portuguesa de Malacología)
- 1985. I Expedición Científica Ibérica al archipiélago de Cabo Verde (Campaña realizada por el Museo Nacional de Historia Natural de Madrid, España)
- 1994-1998 “Islandia”
- 1996 y 1997. Campaña realizada por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (España)
- 1997 y 1998. Expedición “Macaronesia 2000” dentro del proyecto "Evaluación de los recursos naturales litorales de la República de Cabo Verde" (Departamento de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno Regional de Canarias)

Existe constancia de la captura y estudio de ejemplares del filo Echinodermata en la expedición del “Talisman” de 1883, la anteriormente mencionada del “Challenger”, la del “Princesse-Alice II”, la expedición danesa del “Atlantide”, la realizada por la Universidad de

Las Palmas de Gran Canaria y las campañas de la expedición “Macaronesia 2000” de la que surgieron los trabajos de Pérez-Ruzafa *et al.* (1999) y Entrambasaguas (2003).

2.2. Objetivos

Los objetivos del presente capítulo son:

1. Describir la composición faunística de las especies de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde.
2. Recopilar información sobre las características taxonómicas, biológicas y ecológicas de las especies estudiadas, así como aportar descripciones morfológicas concisas sobre las mismas y señalar los principales problemas taxonómicos para su identificación.
3. Describir cualitativamente la composición del poblamiento en el archipiélago.

2.3. Material y métodos

2.3.1. Área de estudio

El material examinado procede de las muestras recolectadas en las diez islas del archipiélago (Fig. 1): Sao Antao, Sao Vicente, Santa Luzia, Sao Nicolao, Sal, Boa Vista, Maio, Santiago, Fogo, Brava y en los islotes de Joao Valente y Branco durante las siguientes campañas oceanográficas de la expedición “Macaronesia 2000”:

- Museo Nacional de Historia Natural de Madrid (agosto 1985).
- Universidad de Las Palmas de Gran Canaria (septiembre 1996 y julio 1997).
- “Macaronesia 2000”, Museo de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife y la participación de las Universidades de La Laguna (Tenerife) y Murcia (octubre de 1998).

Las localidades muestreadas se recogen en la Tabla 2.1 y la Figura 2.1.

2.3.2. Metodología de muestreo

La mayor parte del material fue recogido mediante buceo con escafandra autónoma, aunque también se obtuvieron ejemplares en charcos intermareales, buceo en apnea y con draga

(principalmente de las campañas de 1985, 1996 y 1997). En muy contadas ocasiones, los pescadores donaron ejemplares incluidos en sus capturas, tanto en redes como en nasas (campañas de 1996 y 1997). Los muestreos se realizaron principalmente mediante censos visuales anotando en una tablilla de PVC el número de individuos de cada especie tras una inspección minuciosa del área, prestando una atención especial a la posible presencia de individuos en grietas, oquedades y/o bajo piedras.

Tabla 2.1. Islas y localidades donde se recolectaron los ejemplares estudiados.

ISLA	LOCALIDAD	ISLA	LOCALIDAD
Sal	Santa María	Boa Vista	Sal Rei
	Rabo de Junco		Bajo de Joao Valente
	Murdeira		Santo Antao
	Palmeira		Tarrafal sur
	Parda		Punta Preta
	Serra Negra	San Vicente	Las Matiotas
	Fontona		Bahía de San Pedro
	Fiúra		Calhao
	Rigona		Mindelo
Fogo	Punta de Mosteiros		Salamanza
Brava	Faja de agua		Islote de Passaros
	Punta de Ferreriros		Macarios
Santiago	Punta Temerosa	Santa Luzia	Islote de Zinho
	Punta de Praia		Bahía Francisca
	Tarrafal	San Nicolao	Porto Barril
	Punta Geneanes		Porto Velho
Maio	Villa de Maio	Branco	
Boa Vista	Punta del Sol		

Una vez censados los individuos observados algunos se recolectaron e incluyeron en botes de plástico como ejemplares de referencia. También se recogieron aquellos especímenes dudosos para su posterior identificación taxonómica en el laboratorio. En la tablilla de PVC se describían también los caracteres externos para facilitar dicha identificación y el número de ejemplares que se recogían. En algunos casos se realizaron fotografías *in situ* para tener constancia de aquellos caracteres que pudieran alterarse por la conservación, como el color o la forma del cuerpo.

El intervalo batimétrico muestreado abarca desde la zona intermareal hasta los 30 m de profundidad, aunque se recolectó material a profundidades mayores (45-50 m y, en dos muestreos a 80 m).

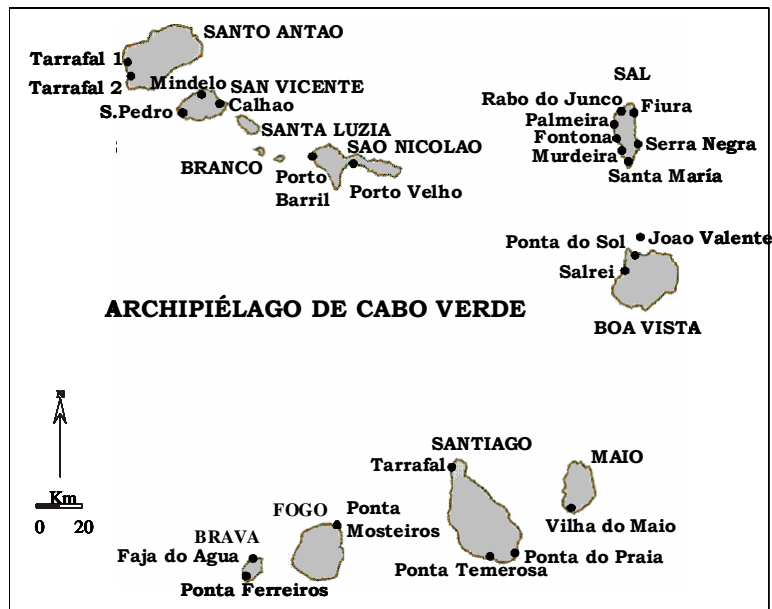


Figura 2.1. Mapa de las islas y principales localidades donde se recolectaron los ejemplares estudiados.

2.3.3. Estudio taxonómico

Los ejemplares, tras ser anestesiados con frío o con una dilución de cloruro de magnesio (Pérez-Ruzafa y Marcos 1985), fueron conservados en alcohol al 70% y debidamente etiquetados. Algunos ejemplares de asteroideos, ofiuroideos y equinoideos fueron secados al aire, pues tal conservación facilita la visualización e identificación de algunas estructuras morfológicas y el mantenimiento de la coloración. Para el estudio taxonómico se ha seguido el mismo patrón metodológico en todas las clases:

Estudio morfológico externo

El estudio de los caracteres externos de los ejemplares ha sido realizado por observación directa o con lupa binocular. Las medidas biométricas de los ejemplares se tomaron con un pie de rey y están expresadas en mm. A su vez, se anotó el color de todos los ejemplares estudiados. En función de la clase estas medidas han sido:

▪ **Clase Asteroidea**

- R= radio mayor, desde el centro del disco hasta el extremo del brazo.
- r= radio menor, desde el centro del disco hasta el borde interr radial.
- h= altura, longitud comprendida desde la boca hasta el ano.
- N°SM= número de placas superomarginales.

▪ **Clase Ophiuroidea**

- dd= diámetro del disco.

▪ **Clase Echinoidea**

- h= altura, longitud comprendida desde la boca hasta el ano.
- h.d= diámetro del caparazón. La especie *Echinometra lucunter*, posee un caparazón de forma oval, por lo que posee dos diámetros máximos del caparazón (h.d1 y h.d2).
- d.actinal= diámetro de la zona actinal u oral.
- d.abactinal= diámetro de la zona abactinal o anal.
- l.espina= longitud de la espina mayor.

▪ **Clase Holothuroidea**

- longitud= longitud máxima desde la boca hasta el ano.
- anchura= anchura máxima del ejemplar.

Estudio morfológico interno

En la clase Holothuroidea también se han estudiado otros caracteres internos como el número, disposición y color de las bandas musculares, la presencia o no del órgano de Cuvier y el número de árboles respiratorios. Así mismo, se han descrito las ampollas tentaculares (número, forma y color), vesícula/s de Poli (número, tamaño, color) y las gónadas (presencia (número)-ausencia). Para la determinación de todos los géneros y especies de esta clase es fundamental la forma, tamaño, distribución, variabilidad y combinación de las espículas calcáreas de la pared del cuerpo. La preparación se realizó siguiendo a Pérez-Ruzafa y Marcos (1985), mientras que la posterior observación de las preparaciones se efectuó con microscopio óptico (40x-100x aumentos).

El conjunto de información relacionada con cada individuo estudiado (número identificativo del ejemplar, campaña, localidad, isla, profundidad, tipo de sustrato, descripción, observaciones de interés y las conclusiones taxonómicas) se anotaba en estadillos. Para la determinación de los individuos se emplearon los trabajos clásicos para el filo

Echinodermata de Koehler (1921), Mortensen (1927), Caso (1948, 1957), Tortonese (1965) y Hendler *et al.* (1995). En el estudio de la clase Asteroidea se siguió básicamente a Clark y Downey (1992) y a Blake (1981) para los órdenes Valvatida y Espinulosida; para la clase Ophiuroidea los trabajos de Fell (1960) y Madsen (1970); para la clase Echinoidea se ha consultado a Clark (1925) y Mortensen (1927) y para los holoturoideos a Rowe (1969), Pawson (1982) y Pérez-Ruzafa (1984). También han servido de guía y referencia abundantes artículos taxonómicos o faunísticos, catálogos y boletines de museos, así como los listados faunísticos de diversas expediciones científicas. Entre otros podemos citar a Mortensen (1925), Chapman (1951), Cherbonnier (1965), Cherbonnier y Sibuet (1972), Pawson (1978), Bernasconi (1980), Guille *et al.* (1983), Pawson y Miller (1983), Serafy y Fell (1985), Gallo (1988), Alva y Vadon (1989) y Jesus y Abreu (1998).

2.4. Resultados

2.4.1. Composición de la fauna de equinodermos de las islas de Cabo Verde

La fauna de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde está constituida por un total de 97 especies una vez incluidas las estudiadas en el presente trabajo. 37 especies pertenecen a la Clase Asteroidea (5 órdenes, 12 familias, 26 géneros, 1 subgénero y 7 subespecies), 27 a la Ophiuroidea (4 órdenes, 10 familias, 16 géneros y 1 subgénero), 18 a la Echinoidea (8 órdenes, 10 familias y 18 géneros) y 15 a la Holothuroidea (4 órdenes, 8 familias, 9 géneros, 3 subgéneros u 2 subespecies). De forma previa a este estudio, se habían citado 83 especies pertenecientes a las clases anteriormente mencionadas.

Es destacable la ausencia de especies de la clase Crinoidea en el archipiélago, tanto en la bibliografía consultada como en los muestreos realizados para el desarrollo de este estudio.

A continuación, se presenta de forma detallada la lista de especies citadas para el archipiélago de Cabo Verde. En dicha relación se muestra aquellas especies que han sido citadas previamente pero no encontradas en este trabajo (❖), las previamente citadas y encontradas en el presente estudio (♦) y las nuevas citas para el archipiélago (➤) a través de los trabajos realizados para este estudio que suponen un 13,4% del total.

CLASE ASTEROIDEA de Blainville, 1830

Orden Paxillosida Perrier, 1884

Familia LUIDIIDAE Sladen, 1889

Género **Luidia** Forbes, 1839

- **Luidia alternata alternata** (Say, 1825)
- ❖ **Luidia alternata numidica** Koehler, 1911
- ❖ **Luidia atlantidea** Madsen, 1950
- ❖ **Luidia ciliaris** (Philippi, 1837)
- ❖ **Luidia sarsii sarsii** Düben y Koren, 1845

Familia ASTROPECTINIDAE Gray, 1840

Género **Astropecten** Gray, 1840

Astropecten sp.

- **Astropecten aranciacus** Ludwig, 1897
- **Astropecten africanus** Koehler, 1911
- ❖ **Astropecten irregularis irregularis** (Pennant, 1777)

Género **Persephonaster** Wood-Mason y Alcock, 1891

- ❖ **Persephonaster patagiatus** (Sladen, 1889)

Género **Psilaster** Sladen, 1885

- ❖ **Psilaster andromeda andromeda** (Müller y Troschel, 1842)

Género **Plutonaster** Sladen, 1885

- ❖ **Plutonaster agassizi agassizi** (Verrill, 1880)
- ❖ **Plutonaster bifrons** (Wyville Thomson, 1873)

Familia PORCELLANASTERIDAE Sladen, 1883

Género **Porcellanaster** Wyville Thomson, 1877

- ❖ **Porcellanaster ceruleus** Wyville Thomson, 1877

Género **Thoracaster** Sladen, 1883

- ❖ **Thoracaster cylindratus** Sladen, 1883

Género **Eremicaster** Fisher, 1905

- ❖ **Eremicaster vicinus** (Ludwig, 1907)

Orden Valvatida Perrier, 1884

Familia CHAETASTERIDAE Sladen, 1889

Género **Chaetaster** Müller y Troschel, 1840

- ❖ **Chaetaster longipes** (Retzius, 1805)

Capítulo 2

Familia GONIASTERIDAE Forbes, 1841

Género **Ceramaster** Verrill, 1899

❖ **Ceramaster grenadensis grenadensis** (Perrier, 1881)

Género **Plinthaster** Verrill, 1899

❖ **Plinthaster dentatus** (Perrier, 1884)

Género **Goniaster** Agassiz, 1836

◆ **Goniaster tessellatus** (Lamarck, 1816)

Género **Tosia** Gray, 1840

➤ **Tosia parva** (Perrier, 1881)

Género **Nymphaster** Sladen, 1885

❖ **Nymphaster arenatus** (Perrier, 1881)

Género **Sphaeriodiscus** Fisher, 1910

❖ **Sphaeriodiscus bourgeti** (Perrier, 1885)

Familia OPHIDIASTERIDAE Verrill, 1870

Género **Hacelia** Gray, 1840

❖ **Hacelia attenuata** Gray, 1840

Género **Linckia** Nardo, 1834

◆ **Linckia bouvieri** Perrier, 1875

◆ **Linckia guildingi** Gray, 1840

Género **Narcissia** Gray, 1840

◆ **Narcissia canariensis** (d'Orbigny, 1839)

Género **Ophidiaster** Agassiz, 1836

◆ **Ophidiaster guildingi** Gray, 1840

◆ **Ophidiaster ophidianus** (Lamarck, 1816)

Familia OREASTERIDAE Fisher, 1911

Género **Oreaster** Müller y Troschel, 1842

◆ **Oreaster clavatus** Müller y Troschel, 1842

Orden Spinulosida Perrier, 1893

Familia ECHINASTERIDAE Verrill, 1870

Género **Echinaster** Müller y Troschel, 1840

Subgénero **Echinaster** Müller y Troschel, 1840

◆ **Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus** (Reztius, 1783)

Orden Brisingida Fisher, 1928

Familia BRISINGIDAE Sars, 1875

Género ***Brisinga*** Asbjornsen, 1856

❖ ***Brisinga endecacnemos*** Asbjornsen, 1856

Género ***Brisingella*** Fisher, 1971

❖ ***Brisingella coronata*** (Sars, 1871)

Familia FREYELLIDAE Downey, 1986

Género ***Colpaster*** Sladen, 1889

❖ ***Colpaster edwarsi*** (Perrier, 1882)

Orden Forcipulatida Perrier, 1884

Familia ASTERIIDAE Gray, 1840

Género ***Coscinasterias*** Verrill, 1870

◆ ***Coscinasterias tenuispina*** (Lamark, 1816)

Género ***Marthasterias*** Jullien, 1878

◆ ***Marthasterias glacialis*** (Linnaeus, 1758)

Familia PEDICELLASERIDAE Perrier, 1884

Género ***Hydrasterias*** Sladen, 1889

❖ ***Hydrasterias sexradiata*** (Perrier, en Milne-Edwards, 1882)

CLASE OPHIUROIDEA Gray, 1840

Orden Ophiurida Müller y Troschel, 1840

Familia OPHIOMYXIDAE Ljungman, 1866

Género ***Ophiomyxa*** Müller y Troschel, 1840

❖ ***Ophiomyxa pentagona*** (Lamark, 1816)

Familia OPHIOTHRICHIDAE Ljungman, 1866

Género ***Ophiothrix*** Müller y Troschel, 1840

❖ ***Ophiothrix fragilis*** (Albildgaard, 1789)

◆ ***Ophiothrix fragilis forma nuda*** Madsen, 1970

❖ ***Ophiothrix lutkeni*** Wyville-Thomson, 1873

Familia OPHIACTIDAE Matsumoto, 1915

Género ***Ophiactis*** Lütken, 1856

Capítulo 2

❖ ***Ophiactis savignyi*** (Müller y Troschel, 1842)

❖ ***Ophiactis lymani*** Ljungman, 1871

❖ ***Ophiactis virens*** (M. Sars, 1857)

Género ***Hystampica*** A.M. Clark, 1970

❖ ***Histampica duplicata*** (Lyman, 1875)

Familia AMPHIURIDAE Ljungman, 1867

Género ***Amphipholis*** Ljungman, 1867

◆ ***Amphipholis squamata*** (Delle Chiaje, 1829)

Género ***Amphiura*** Forbes, 1842

◆ ***Amphiura incana*** Lyman, 1879

❖ ***Amphiura filiformis*** (Müller, 1776)

❖ ***Amphiura grandisquama*** Lyman, 1869

❖ ***Amphiura chiajei*** Forbes, 1843

❖ ***Amphiura otteri*** Ljungman, 1872

❖ ***Dougaloplus libera*** (Koehler)

Género ***Ophiostigma*** Lütken, 1856

❖ ***Ophiostigma abnorme*** (Lyman, 1878)

Orden Laemophiurina

Familia OPHIACANTHIDAE Perrier, 1891

Género ***Ophiacantha*** Müller y Troschel, 1842

❖ ***Ophiacantha bidentata*** (Retzius, 1805)

❖ ***Ophiacantha valenciennesi*** Lyman, 1878

Género ***Ophiopsila*** Forbes, 1843

❖ ***Ophiopsila guineensis*** Koehler, 1914

Familia OPHIOCOMIDAE Ljungman, 1867

Género ***Ophiocoma*** Agassiz, 1836

❖ ***Ophiocoma pumila*** Lütken, 1859

Orden Chilophiurina Matsumoto, 1915

Familia OPHIURIDAE Lyman, 1865

Género ***Homophiura*** Paterson, 1985

❖ ***Homophiura tesselata*** (Verrill, 1894)

Género ***Ophiura*** Lamarck, 1801

❖ ***Ophiura (Dictenophiura) H.L. Clark, 1923) carnea*** Lütken, 1858 ex Sars

❖ ***Ophiura grubei*** Heller, 1863

Familia OPHIONEREIDAE (Matsumoto, 1915)

Género ***Ophionereis*** Lütken, 1859

❖ ***Ophionereis reticulata*** (Say, 1825)

Familia OPHIODERMATIDAE Ljungman, 1867

Género ***Ophiarachnella*** Ljungman, 1872

❖ ***Ophiarachnella africana*** Koehler, 1914

❖ ***Ophiarachnella semicineta*** (Studer, 18??)

Género ***Ophioderma*** Mueller y Troschel, 1840

➤ ***Ophioderma longicaudum*** (Retzius, 1805)

CLASE ECHINOIDEA Bronn, 1860

Orden Cidaroida Claus, 1880

Familia CIDARIDAE Agassiz y Desor, 1846

Género ***Eucidaris*** Pomel, 1883

◆ ***Eucidaris tribuloides*** (Lamarck, 1816)

Género ***Cidaris*** Leske, 1778

❖ ***Cidaris cidaris*** (Linneo, 1758)

Género ***Stereocidaris*** Pomel, 1883

❖ ***Stereocidaris ingolfiana*** Mortensen, 1903

Género ***Stylocidaris*** Mortensen, 1909

❖ ***Stylocidaris affinis*** (Philippi, 1845)

Orden Echinothuroida Claus, 1880

Familia ECHINOTHURIDAE Wyville Thomson, 1874

Género ***Phormosoma*** Wyville Thomson, 1874

❖ ***Phormosoma placenta*** Wyville Thomson, 1874

Género ***Sperosoma*** Koehler, 1897

❖ ***Sperosoma grimaldii*** Koehler, 1897

Orden Diadematoidea Duncan, 1889

Familia DIADEMATIDAE Peters, 1855

Capítulo 2

Género **Diadema** Gray, 1825

- ◆ **Diadema antillarum** (Philippi, 1845)

Orden Arbacioida Gregory, 1900

Familia ARBACIIDAE Gray, 1835

Género **Arbaciella** Mortensen, 1910

- **Arbaciella elegans** Mortensen, 1910

Género **Arbacia** Gray, 1835

- ◆ **Arbacia lixula** (Linneo, 1758)

Orden Temnopleuroida Mortensen, 1942

Familia TOXOPNEUSTIDAE Troschel

Género **Lytechinus** Agassiz, 1863

- ❖ **Lytechinus variegatus pallida** Clark, 1925

Género **Sphaerechinus** Desor, 1856

- ◆ **Sphaerechinus granularis** (Lamarck, 1816)

Orden Echinoida Claus, 1876

Familia ECHINIDAE Gray, 1825

Género **Paracentrotus** Mortensen, 1903

- ◆ **Paracentrotus lividus** (Lamarck, 1816)

Género **Echinus** Linneo, 1758

- ❖ **Echinus melo** Lamarck, 1816

Género **Psammechinus** Agassiz, 1846

- ❖ **Psammechinus microtuberculatus** (Blainville, 1825)

Familia ECHINOMETRIDAE Gray

Género **Echinometra** Gray, 1825

- ◆ **Echinometra lucunter** (Linneo, 1758)

Orden Spatangoida Claus, 1876

Familia Hemiasteridae H.L. Clark, 1917

Género **Hemiaster** Agassiz y Desor

- ❖ **Hemiaster expergitus** Loven, 1874

Familia BRISSIDAE Gray, 1855

Género **Brissus** Leske, 1778

❖ **Brissus unicolor** (Leske, 1778)

Orden Clypeasteroidea Agassiz, 1872

Familia ROTULIDAE Gray, 1855

Género **Rotula** Klein, 1734

◆ **Rotula orbiculus** (Linneo, 1758)

CLASE HOLOTHUROIDEA Brin, 1860

*Subclase ASPIDOCHIROTACEA Grube, 1840

Orden Aspidochirotida Grube, 1840

Familia SYNALLACTIDAE Ludwig, 1894

Género **Mesothuria** Ludwig, 1894

❖ **Mesothuria rugosa** Hérouard, 1912

❖ **Mesothuria lactea** (Théel, 1886)

Género **Bathyplores** Oestergren, 1896

❖ **Bathyplores pourtalesii** Théel, 1886

❖ **Bathyplores natans** (Sars, 1868) Östergren, 1896

Familia STICHOPODIDAE Haeckel, 1896

Género **Stichopus** Brandt, 1835

➤ **Isostichopus badionotus** (Selenka, 1867)

Familia HOLOTHURIIDAE Ludwig, 1894

Género **Holothuria** Linnaeus, 1767

Subgénero *H. (Semperothuria)* Deichmann, 1958

➤ **Holothuria (Semperothuria) surinamensis** Ludwig, 1875

Subgénero *H. (Platyperona)* Rowe, 1969

➤ **Holothuria (Platyperona) sanctori** Delle Chiaje, 1823

Subgénero *H. (Vaneyothuria)* Deichmann, 1958

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa von Marenzeller, 1893

➤ **Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa lentiginosa** von Marenzeller, 1893

➤ **Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa enodis** Miller y Pawson, 1978

Subgénero *H. (Holothuria)* Linnaeus, 1767

Capítulo 2

➤ ***Holothuria (Holothuria) dakarensis*** Panning, 1939

Orden Elasipodida Théel, 1882

Familia ELPIDIIDAE Théel, 1882

Género ***Ellipinion*** Hérouard, 1926

❖ ***Ellipinion delagei*** (Hérouard, 1896)

Familia PSYCHROPOTIDAE Théel, 1882

Género ***Benthodytes*** Théel, 1882

❖ ***Benthodytes janthina*** Marenzeller, 1893

Familia LAETMOGONIDAE Ekman, 1926

Género ***Benthogone*** Koehler, 1895

❖ ***Benthogone rosea*** Koehler, 1896

*Subclase APODACEA Brandt, 1835

Orden Molpadiida Haeckel, 1896

Familia MOLPADIIDAE Müller, 1850

Género ***Molpadia*** (Cuvier, 1817)

❖ ***Molpadia loricata*** (R. Terrier, 1898)

Orden Apodida Brandt, 1835

Familia SYNAPTIDAE Oestergren, 1898

Género ***Euapta*** Oestergren, 1898

➤ ***Euapta lappa*** (Müller, 1850)

2.4.2. Descripción de las especies estudiadas

Tras el análisis del material recolectado se han encontrado un total de 33 especies de equinodermos (Tabla 2.2). El número total de ejemplares recolectados y estudiados ha sido 460.

Tabla 2.2. Relación de las especies encontradas en las distintas campañas incluidas en el presente estudio, con indicación del nº total de ejemplares observados (O) y recolectados (R).

Especie	Campaña				Ejemplares
	85 R	96-97 R	98 O	98 R	
ASTEROIDEA					
<i>Luidia alternata alternata</i>			1	4	5
<i>Astropecten</i> sp.		8			8
<i>Astropecten africanus</i>	7	1			8
<i>Astropecten aranciacus</i>	2				2
<i>Goniaster tessellatus</i>	2	2		2	6
<i>Tosia parva</i>	1	1			2
<i>Linckia bouvieri</i>	4	3	31	6	44
<i>Linckia guildingi</i>	13	9	9	10	41
<i>Narcissia canariensis</i>		1	11	4	16
<i>Ophidiaster guildingi</i>		1			1
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	10	4	29	13	56
<i>Oreaster clavatus</i>	11	1	1	3	16
<i>Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus</i>	5	7	8	3	23
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	1	1	37	12	51
<i>Marthasterias glacialis</i>	4	2	33	7	46
OFIUROIDEA					
<i>Ophiothrix fragilis nuda</i>	7	13	85	20	125
<i>Amphiura (Amphiura) incana</i>		2			2
<i>Ophioderma longicaudum</i>	1				1
ECHINOIDEA					
<i>Eucidaris tribuloides</i>	15	18	298	17	348
<i>Diadema antillarum</i>			392	3	395
<i>Arbaciella elegans</i>	3	5	13	7	28
<i>Arbacia lixula</i>	1				1
<i>Sphaerechinus granularis</i>	44				44
<i>Paracentrotus lividus</i>				3	3
<i>Echinometra lucunter lucunter</i>	3	5	2122	6	2136
<i>Rotula orbiculus</i>	61		3	2	66
HOLOTHUROIDEA					
<i>Isostichopus badionotus</i>	4		19	13	36
<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i>	2	2			4
<i>Holothuria (Platyperona) sanctori</i>		2	10	6	18
<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa lentiginosa</i>		1	8	4	13
<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa enodis</i>	1				1
<i>Holothuria (Holothuria) dakarensis</i>	6		6	6	18
<i>Euapta lappa</i>	2	1	37	9	49
TOTAL ESPECIES	24	21	42		87
TOTAL EJEMPLARES CAMPAÑA	210	90	3153	160	460

La isla de Santiago presenta el valor de riqueza total por isla más elevado con un total de 20 especies (Tabla 2.3) seguida del islote de Sao Vicente y Sal. Fogo es la isla con menor número de especies, aunque ha sido inframuestreada.

Tabla 2.3. Número de especies censadas por clase en cada isla del Archipiélago.

	Sal	Fogo	Brava	Santiago	Maio	Boa Vista	S. Antao	S. Nicolao	Sta. Luzia	S. Vicente
Asteroidea	8	1	3	8	8	7	6	4	2	8
Ophiuroidea	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2
Echinoidea	5	1	3	5	4	5	3	3	2	4
Holothuroidea	4	0	3	5	5	4	4	2	0	4
Total	18	3	10	20	18	17	14	10	5	18

Dichas islas comparten el mismo número de especies pertenecientes a la clase Asteroidea. El mayor número de especies de las clases Ophiuroidea y Holothuroidea se registró en las islas de Santiago y Sao Vicente, mientras que Santiago y Sal son las que presentan el número mayor de especies encontradas de la clase Echinoidea.

2.4.2.1. Clase Asteroidea

Es la Clase con mayor número de especies encontradas, con un total de 165 ejemplares estudiados pertenecientes a 15 especies (7 familias, 11 géneros, 1 subgénero y 7 subespecies). La mayor parte de las especies y de los ejemplares estudiados pertenecen a la Familia Ophidiasteridae (5 especies, 80 ejemplares) seguida de la Astropectinidae (3 especies, 18 individuos). Del total de ejemplares estudiados, 32 pertenecen a la especie *Linckia guildingi* seguida de *Ophidiaster ophidianus* (27).

La presencia de las especies *Luidia alternata alternata*, *Astropecten* sp., *Astropecten aranciacus*, *Goniaster tessellatus*, *Tosia parva* y *Narcissia canariensis* en los censos es muy escasa ya que sólo han aparecido en una o dos de las 10 islas muestreadas (Tabla 2.4). Por el contrario, las especies *Ophidiaster ophidianus* y *Echinaster (E.) sepositus sepositus* han aparecido en el 90 y 80% de las islas muestreadas, respectivamente. La casi totalidad del resto de especies presentan una frecuencia de aparición alta (60-70%) como *Linckia guildingi*, *Oreaster clavatus* o *Coscinasterias tenuispina*.

Tabla 2.4. Frecuencia de aparición en el archipiélago, tipo de sustrato y rango de profundidad de las especies encontradas. (-: información desconocida).

Especie	Frecuencia	Sustrato	Profundidad
<i>Astropecten</i> sp.	0,1	fango	-
<i>A.aranciacus</i>	0,1	arena	-
<i>O.guildingi</i>	0,1	?	-
<i>L.alternata alternata</i>	0,2	arena-piedras;roca-arena	8-12
<i>G.tessellatus</i>	0,2	cascajo;arena	2-20
<i>T.parva</i>	0,2	cascajo;arena	45-50
<i>N.canariensis</i>	0,2	cascajo;cascajo-arena	20-45 (50)
<i>A.africanus</i>	0,4	cascajo;roca-piedras	-
<i>M.glacialis</i>	0,5	cascajo mixto;piedras;rocas	5-20
<i>L.bouvieri</i>	0,6	roca;cascajo mixto;roca-arena fangosa	(intermareal) 5-50
<i>O.clavatus</i>	0,6	arena-roca;roca	8-12
<i>C.tenuispina</i>	0,6	piedras;roca;roca-arena	(intermareal) 1-20
<i>L.guildingi</i>	0,7	arena-roca-coral;cascajo mixto;roca;coral	1-24
<i>E. (E.) sepositus sepositus</i>	0,8	cascajo mixto;arena-roca	10-37
<i>O.ophidianus</i>	0,9	roca, arena-roca	1-80

Las especies estudiadas se han encontrado en una gran variedad de sustratos: cascajo, arena, roca o piedras. *A. aranciacus* y *O. guildingi* son las únicas especies que se han observado en un solo tipo de sustrato, fango y arena, respectivamente. Es destacable la presencia de bastantes especies en sustratos heterogéneos: arena con presencia de bloques rocosos o cascajo con arena. El rango batimétrico de las mismas oscila desde el intermareal (charcos) hasta 50 m de profundidad. *O. clavatus* es la única especie que se ha registrado a 80 m de profundidad.

CLASE ASTEROIDEA De Blainville, 1830

Orden PAXILLOSIDA Perrier, 1884

Familia LUIDIIDAE Sladen, 1889

Género ***Luidia*** Forbes, 1839

Luidia alternata alternata (Say, 1825)

Luidia alternata H.L.Clark 1919: 54, 55, 71, 1933: 20, pl. 1; Zoppi de Roa 1967: 278-279, Fig. 7.

Luidia alternata alternata Clark y Downey 1992: 8, figs. 4b, c, 5d, 6f, 7a-g, q, 8a, b, Pl. 1B.; Hendler *et al.* 1995: 66-67, fig. 13; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 45; Entrambasaguas 2003: 68-71, Fig. 1.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Los individuos de esta especie presentan cinco brazos. Sobre ellos, las paxilas abactinales se disponen en cuatro series laterales longitudinales formando al mismo tiempo filas transversales que se unen a las superomarginales (de menor tamaño). Pueden aparecer irregularidades en las paxilas de la segunda y tercera serie (a veces otra) al agrandarse y portar una gran espina central orlada por espinas más pequeñas. Las espinas grandes son similares a las de la parte superior de las paxilas inferomarginales, éstas se sitúan en posición ventral, adquiriendo por tanto dorsalmente una apariencia muy estrecha. Están armadas en la zona del ámbito con 2-3 espinas largas horizontalmente dispuestas en la gran mayoría de los casos. En la zona ventral portan de 2-4 espinas de menor tamaño y más o menos aplanadas entre otras más pequeñas. Las placas adambulacrales tienen tres grandes espinas dispuestas en fila y perpendiculares al surco ambulacral, en ocasiones puede aparecer una cuarta espina.

Los pedicelarios son tri o tetra-valvados sobre algunas de las placas actinales proximales. Las valvas son delgadas rozándose sólo en el extremo superior. A veces, aparecen pedicelarios bivalvados en paxilas abactinales y/o superomarginales (especialmente en *L. alternata numidica*).

El centro del disco está coloreado por un pentágono oscuro que se continúa en 3-5 bandas marrones, negras, verdosas o moradas que recorren todo el brazo, el resto del cuerpo es amarillo, blanco, crema o rosa. Los ejemplares adultos de esta especie pueden alcanzar grandes dimensiones.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es63** (C.V.98 Villa de Maio, Maio); **Es68a** y **Es68b** (C.V.98 Villa de Maio, Maio), sustrato: arena y piedras, profundidad: 8 m; **Es70** (C.V.98 Tarrafal, Santiago), sustrato: rocas y arena, profundidad: 8 m.

- *Medidas:* Las medidas efectuadas han sido el radio mayor (R) y menor (r): **Es63:** R= 35 mm, r= 5 mm, R/r= 7; **Es68a:** R= 102 mm, r= 12 mm, R/r= 8,5, **Es68b:** R= 43 mm, r= 7 mm, R/r= 6,14.

Los ejemplares estudiados poseen cinco brazos aplanados bordeados por una franja de espinas marginales delgadas y puntiaguadas. Las paxilas cercanas a los márgenes de los brazos son ligeramente mayores que las situadas en la parte central. Tal como indica la diagnosis de la especie, algunas de estas paxilas laterales portan una espina puntiaguda y erecta rodeada de otras más pequeñas.

Sobre el disco central se observa un dibujo pentagonal de color negruzco. A su vez, los brazos están recorridos por bandas negruzcas (aproximadamente 3) y crema, pero éstas no están bien definidas, pudiendo parecer más o menos continuas. Mientras que el extremo de

los brazos siempre está coronado por una banda negruzca de mayor longitud, la superficie actinal y los pies ambulacrales son de color crema, no correspondiéndose este color con el anaranjado descrito por Hendler *et al.* (1995), esto se debe posiblemente a la conservación en alcohol de nuestro material.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Las gónadas masculinas son de color lechoso, las femeninas son rosadas, y pueden contener oocitos de hasta 0,19 mm de diámetro. Como otros miembros del género, posee una larva bipinaria (Komatsu *et al.* 1991a, b). Es una especie frágil y con gran capacidad de autotomizar sus brazos cuando se la saca del agua.

Schwartz y Porter (en Hendler *et al.* 1995) afirmaron que era una especie habitual de las veneras (agrupaciones de vieiras) de Carolina del Norte, donde depreda sobre pequeños individuos de la estrella *Astropecten articulatus*. Como la mayor parte de las paxilósidas, esta especie es típica de suelos arenosos y/o lodosos, aunque también puede encontrarse en suelos lodosos cerca de manglares y sobre conchas y algas calcáreas.

Posee un rango batimétrico amplio, desde 1 hasta 160 m, aunque también han aparecido ejemplares a 200 m. Es fácil encontrarla en las dragas o arrastres de barcos científicos o de pesca.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares recolectados en el presente trabajo se encontraron a 8 m de profundidad aunque también se observó un ejemplar a 12 m. Se han encontrado en sustratos arenosos con presencia de bloques rocosos de distinto tamaño. Su observación en el archipiélago se ha limitado a las islas de Santiago y Maio y constituye su primera cita en el Atlántico oriental.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por todo el Atlántico noroccidental, aunque de forma discontinua entre cabo Hatteras, Carolina del Norte y el norte de Argentina. Ha sido observada también en numerosas islas del Caribe (no encontrada, al menos hasta 1992, en las islas Bahamas), las costas del Mississippi, Texas y en el Golfo de México, exceptuando el tramo comprendido desde la Península del Yucatán hasta Colombia. Esta especie no había sido encontrada hasta ahora en el Atlántico oriental, habiendo sido citada solamente *L. alternata numidica*. Sin embargo, nuestros ejemplares se ajustan perfectamente a la diagnosis de la subespecie *L. alternata alternata* y las fotografías realizadas a los ejemplares *in situ* coinciden con las consultadas en la bibliografía apoyando la identificación realizada.

Luidia alternata numidica Koehler, 1911

Luidia alternata numidica Nataf y Cherbonnier 1973: 71-74, pl. 1, figs A, C, pl. 5, figs 1, 2, pl. 7, fig. 6, pl. 9, figs A-D; Clark y Downey 1992: 9-10, figs 7h, i, pl. 1; Entrambasaguas 2003: 71.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Nataf y Cherbonnier 1973: 71-74, pl. 1, figs A, C, pl. 5, figs 1, 2, pl. 7, fig. 6, pl. 9, figs A-D; Clark y Downey 1992: 9-10, figs 7h, i, pl. 1.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 10 y 100 m de profundidad sobre arena, fango, conchas, algas calcáreas o gorgonias.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde Senegal hasta Zaire, incluyendo las islas de Cabo Verde.

Luidia atlantidea Madsen, 1950

Luidia atlantidea Nataf y Cherbonnier 1973: 76-80, pl. 1, fig. B, pl. 2, figs A, B, pl. 7, figs 1-5, pl. 9, figs E, F; Clark y Downey 1992: 10-11, figs 5b, 6b, 7p, Pl. 2A; Entrambasaguas 2003: 71.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Nataf y Cherbonnier 1973: 76-80, pl. 1, fig. B, pl. 2, figs A, B, pl. 7, figs 1-5, pl. 9, figs E, F; Clark y Downey 1992: 10-11, figs 5b, 6b, 7p, Pl. 2A.

MATERIAL ESTUDIADO: No ha sido encontrada por nosotros en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 10 y los 80 m de profundidad en sustratos rocosos o pedregosos con presencia de fango, arena, algas calcáreas, arena fangosa y/o conchas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Por toda la costa atlántica de Marruecos hasta Zaire, incluyendo las islas de Cabo Verde.

Luidia ciliaris (Philippi, 1837)

Luidia ciliaris Koehler 1921: 55, fig. 41; Mortensen 1925: 178, 1927: 70, fig.89a; Cherbonnier 1951: 4; Cherbonnier 1956: 10; Tortonese 1965: 148-150, fig. 68; Cherbonnier 1951: 4; Rodriguez e Ibáñez 1976: 457; Anadón 1977: 167; Ocaña *et al.* 1982: 436; Bacallado *et al.* 1984; Clark y Downey 1992: 11-12, figs 7k, 8h, Pl. 2E; Zavodnic 1997: 374, Entrambasaguas 2003: 72.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Tortonese 1965; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 55, fig. 41; Mortensen 1925: 178, 1927: 70, fig. 89a; Cherbonnier 1951: 4; Tortonese 1965: 148-150, fig. 68; Clark y Downey 1992: 11-12, figs 7k, 8h, Pl. 2E.

MATERIAL ESTUDIADO: No ha sido encontrada por nosotros en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habitan sobre arena, grava o sedimento mixto a menudo sin fango y roca, entre 1-400 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico nororiental, desde el sur de Noruega hasta el sur de las islas Canarias incluyendo el archipiélago de Azores. A pesar de la cita de Tortonese (1965) la presencia de esta especie en el archipiélago de Cabo Verde es considerada como dudosa por Clark y Downey (1992).

Luidia sarsii sarsii Dübén y Koren, 1845

Luidia sarsi Koehler 1921: 57, fig. 41b; 1924: 209; Mortensen 1925: 178, 1927: 69, fig. 39b; Cherbonnier 1956: 10; Tortonese 1965: 150-152; Ocaña *et al.* 1982: 436; Pereira 1997: 336; Entrambasaguas 2003: 73.

Luidia sarsi sarsi Clark y Downey 1992: 18-20, figs 7m, n, v, 8i, Pl. 2B.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Tortonese 1965; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 57, fig. 41b; 1924: 209; Mortensen 1927: 69, fig. 39b; Tortonese 1965: 150-152; Clark y Downey 1992: 18-20, figs 7m, n, v, 8i, Pl. 2B.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Es una especie muy voraz, que ingiere mayoritariamente ofiuras aunque también otros equinodermos, crustáceos y/o moluscos. Habitan mayoritariamente sobre suelos fangosos, entre 10-1300 m de profundidad. En el Mediterráneo se ha encontrado en fondos coralígenos (Cherbonnier 1956).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico nororiental, desde Noruega hasta las islas de Cabo Verde, citada también en el archipiélago de las Azores.

Familia ASTROPECTINIDAE Gray, 1840

Género ***Astropecten*** Gray, 1840

***Astropecten* sp.**

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

MATERIAL ESTUDIADO: Es8-Es15 (C.V.97 Tarrafal, Santiago), Método de recolección: draga, Sustrato: fango.

- *Medidas:* **Es8:** R= 12, r= 4, R/r= 3, N°SM= 20, R/N°SM= 0.6; **Es9:** R= 9; r= 4; R/r= 2.25, N°SM= 16, R/N°SM= 0.562; **Es10:** R= 8.5, r= 4, R/r= 2.12, N°SM= 15, R/N°SM= 0.566; **Es11:** R= 8, r= 4, R/r= 2, N°SM= 14, R/N°SM= 0.57; **Es12:** R= 8, r= 4; R/r= 2, N°SM= 14, R/N°SM= 0.57; **Es13:** R= 7, r= 3.8, R/r= 1.84, N°SM= 12, R/N°SM= 0.583; **Es14:** R= 6, r= 3, R/r= 2, N°SM= 12, R/N°SM= 0.5; **Es15:** R= 6, r= 3, R/r= 2, N°SM=13, R/N°SM= 0.5.

Los ejemplares estudiados no se ajustan claramente a ninguno de los géneros existentes en el océano Atlántico expuestos por Clark y Downey (1992). De hecho, nuestros ejemplares poseen caracteres propios de dos géneros, *Astropecten* y *Leptychaster* (Tabla 2.5).

Alguno de los ejemplares estudiados se podría incluir en el género *Leptychaster*, por la proporción relativamente grande del disco (R/r= 2,5-3/1), la disposición irregular de las paxilas y la superficie desnuda del madreporito, aunque este carácter también lo posee de forma secundaria *Astropecten*. Consideramos que la altura de las placas marginales no es un carácter determinante, ya que en los ejemplares estudiados ambas placas son más o menos iguales. Aunque la serie inferomarginal parece ligeramente mayor, ambas características suelen considerarse excluyentes, definiendo un género u otro.

En lo referente al armamento supero e inferomarginal, los ejemplares estudiados se ajustan a la descripción dada para el género *Astropecten*. Éstos se pueden resumir en la presencia, de forma conspicua, de una espina erecta en la serie superomarginal y por la existencia de una serie de espinas de base ancha situadas en la parte superior de las placas inferomarginales, formando parte de la franja ambital. Al mismo tiempo, los ejemplares estudiados podrían incluirse en el género *Astropecten* por poseer áreas actinales pequeñas o moderadas en tamaño y por la presencia de 3 espinas ambulacrales dispuestas en forma de abanico (en raras ocasiones, también puede tener ese número *Leptychaster*). Además, existen una serie de caracteres comunes a ambos géneros como la forma redondeada del contorno lateral de los brazos, la apariencia poco profunda de las fasciolas marginales, la forma alargada de las placas orales, el armamento mandibular no especializado y la posible ausencia de pedicelarios, que dificultan la determinación taxonómica.

En función de lo expuesto, los ejemplares estudiados pertenecerían al género *Astropecten* por la falta de armamento marginal propio de *Leptychaster*, así como por poseer este último género una típica distribución subpolar. La apariencia general externa es también más afin a las especies del género *Astropecten*.

Tabla 2.5. Diferencias y semejanzas entre los géneros *Astropecten* y *Leptychaster*. (X= carácter siempre presente y definitorio; **X**= carácter presente en los ejemplares estudiados; x= carácter presente en ciertas ocasiones; **1.** Disco relativamente grande, R/r= 2,5- 3/1; **2.** Arcos interbranquiales angulosos; **3.** Madreporito inconspicuo; **4.** Madreporito desnudo; **5.** Disposición irregular de las paxilas; **6.** Placas superomarginales estrechas; **7.** Altura de superomarginales; **8.** Contorno lateral de los brazos redondeado; **9.** Fasciolas marginales de moderada profundidad; **10.** Espinas superomarginales conspicuas; **11.** Espinas superomarginales erectas; **12.** Espinas inferomarginales conspicuas; **13.** Espinas inferomarginales ambitales; **14.** Áreas actinales pequeñas; **15.** Placas actinales escasas; **16.** Posesión de 3 espinas en el surco; **17.** Disposición en abanico de las espinas del surco; **18.** Placas orales alargadas; **19.** Armadura mandibular inespecifica; **20.** Pedicelarios: presentes (+)- ausentes (-)).

Caracteres	<i>Astropecten</i>	<i>Leptychaster</i>
1		X
2	X	
3	X	X
4	X	X
5		X
6	X	x
7	?	?
8	X	X
9	X	X
10	X	
11	X	
12	X	
13	X	
14	X	
15	X	
16	X	X
17	X	
18	X	X
19	X	X
20	+/-	-

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados se recolectaron sobre fango en la isla de Santiago.

***Astropecten aranciacus* Ludwig, 1897**

Astropecten aurantiacus Koehler 1921: 44, fig. 32; Mortensen 1925: 184; Nobre 1938: 49, tav. 22-23; Cherbonnier 1958: 12; Rodríguez e Ibáñez 1976: 456.

Astropecten aranciacus Tortonese 1952: 12, 1965: 137-140, 147; Moreno-Batet y Bacallado 1979: 123; López Ibor *et al.* 1982: 9-10; Ocaña *et al.* 1982: 436; Bacallado *et al.* 1984: 150; Munar 1984: 61; Clark y Downey 1992: 30-31, Pl. 8A-C; Zavodniz 1997: 374; Jesus y Abreu 1998: 61; Entrambasaguas 2003: 78-79.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie de forma estrellada con brazos largos, anchos en la base y de ápice afilado. Las paxilas abactinales se disponen de forma muy compacta llevando de 20 a 30 espinas pequeñas y cortas. Las 2-4 primeras placas supramarginales llevan una espina grande en el borde interior y otra en el exterior, por el contrario, el resto lleva la espina del borde exterior. Al mismo tiempo, todas estas placas presentan un gránulo aplanado central de gran tamaño rodeado por cinco espinas de menor tamaño. Las placas inferomarginales tienen una espina de gran tamaño en el centro.

Cada placa de la cara actinal porta aproximadamente 5 espinas aplanadas y afiladas, y numerosas espinitas aplanadas, truncadas o redondeadas. La espina media del surco es de gran tamaño y comprimida lateralmente, las otras dos son pequeñas, aciculares. Por su parte, las espinas subambulacrales se disponen en dos series. La primera serie lleva dos espinas grandes mientras la segunda, está formada por otras dos de menor tamaño. Éstas son aplanadas y se disponen paralelamente al surco. En condiciones naturales esta estrella presenta color rojo.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es81** y **Es124** (C.V.85 Las Matiotas, Sao Vicente) Sustrato: arena.

- **Medidas:** **Es81:** R= 20 cm y un radio menor (r)= 3,3 cm, R/r= 6,06, N°SMs= 47, R/N°SM=0,43; **Es124:** R= 16,6 cm, r= 3,1 cm, R/r= 5,35, N°SMs= 41, R/N°SM=0,41.

Los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis dada para la especie.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 5 y los 100 m de profundidad, sobre fondos arenosos, detriticos y/o fangosos. En los trabajos de Ferlin-Lubini y Ribi (1978) y Ribi y Post (1978) presentaba diferentes patrones de actividad en función de la profundidad y del sitio y estación de muestreo.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los dos ejemplares estudiados fueron recolectados en sustrato arenoso en la isla de Sao Vicente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico oriental hasta Angola. Ha sido citada en las costas de Madeira y Canarias.

Astropecten africanus Koehler, 1911

Astropecten africanus Clark y Downey 1992: 27, Pl. 5E, F; Entrambasaguas 2003: 80-81.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: El disco es pequeño con brazos largos, delgados y de contorno recto. Las paxilas portan de 1-5 espinitas centrales y 7-15 periféricas de igual tamaño. Las placas superomarginales son pequeñas, túmidas, cubiertas por una capa de gránulos, excepto en los lados y en los pequeños surcos existentes entre sí, en donde se anclan pequeñas espinas. Las inferomarginales no se extienden lateralmente por debajo de las superomarginales y portan dos espinas alineadas horizontalmente en sus márgenes distales con cinco espinas aciculares bajo ellas y, bajo éstas, otra fila de 1-3 espinas cortas, el resto de la placa está cubierta por espinitas con forma de escama. En cada interrradio existen de 4 a 6 placas actinales. Poseen tres espinas adambulacrales afiladas, siendo la central más larga. Por otro lado, las espinas subambulacrales son parecidas a las del surco y se disponen en tres filas, la central de mayor tamaño. Esta especie carece pedicelarios.

A. africanus siempre ha sido considerada como una subespecie de *A. irregularis*, pero ambas difieren en el tamaño, forma, número de espinas subambulacrales y por la presencia o no de pedicelarios, siempre presentes en *A. irregularis*, ambas poseen además distinta distribución geográfica.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es34** (C.V.96 Murdeira, Sal) Método de recolección: draga, Sustrato: cascajo, Profundidad: 18 m; **Es79** y **Es80** (C.V.85 Tarrafal, Sao Nicolao) Sustrato: roca y piedras; **Es101** y **Es102** (C.V.85 Tarrafal, Santiago); **Es123** (C.V.85 Las Matiotas, Sao Vicente); **Es132** y **Es133** (C.V.85 Palmeira, Sal).

- *Medidas:* **Es34:** R= 64 mm, r= 11mm, R/r= 5,81, N°SMs= 42, R/N°SM= 1,52; **Es79:** R= 31 mm, r= 8 mm, R/r= 3,88, N°SMs= 28, R/N°SM= 1, 11; **Es80:** R=73 mm, r= 12 mm, R/r= 6,08, N°SMs= 35, R/N°SM= 2,1; **Es101:** R=23 mm, r= 5 mm, R/r= 4,6, N°SMs= 24, R/N°SM= 0,96; **Es102:** R=21 mm, r= 6 mm, R/r= 3,5, N°SMs= 21, R/N°SM= 1; **Es123:** R=67 mm, r= 11 mm, R/r= 6,1, N°SMs= 39, R/N°SM= 1,72; **Es132:** R=62 mm, r= 12 mm, R/r= 5,17, N°SMs= 41, R/N°SM= 1,51; **Es133:** R=22 mm, r= 6 mm, R/r= 3,6, N°SMs= 24, R/N°SM= 0,92.

Los ejemplares estudiados poseen un disco pequeño y se ajustan a la diagnosis anteriormente expuesta tanto en la forma, número y disposición de las placas y espinas. El número de espinas en las paxilas oscila entre 6 y 7, con unas 2-4 centrales. El contorno de los brazos no es claramente recto, sino algo convexo. Los ejemplares **Es79** y **Es80** (no

conservados en alcohol) presentan color marrón en la superficie abactinal y crema en la actinal, el ejemplar **Es34** (conservado en alcohol 70%) presenta un color blanquecino.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: No hemos encontrado ningún trabajo concreto sobre la biología y ecología de esta especie, pero en términos generales se ajusta a la dada para la familia Astropectinidae (Clark y Downey 1992). Su rango batimétrico oscila desde los 3 hasta los 100 m.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares fueron recolectados en sobre cascajo y en fondos rocosos con abundantes piedras sueltas. Se ha observado en las islas de Sao Vicente, Sao Nicolao, Sal y Santiago.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie sólo ha sido citada en el Atlántico oriental, desde el sur de Dákar hasta Angola. Este trabajo constituye la primera cita de esta especie en las islas de Cabo Verde.

Astropecten irregularis irregularis (Pennant, 1777)

Astropecten irregularis Mortensen 1927: 57-58; Nobre 1930: 55; Cherbonnier 1951: 2-3; Moreno-Batet y Bacallado 1979: 123; Ocaña *et al.* 1982: 435; Jesus y Abreu 1998: 61.

Astropecten irregularis irregularis Clark y Downey 1992: 38; Entrambasaguas 2003: 81-82.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 57-58, Fig. 32; Nobre 1930: 55, pl. 9, figs. 3, 4; Cherbonnier 1951: 2-3; Clark y Downey 1992: 37-38, Pl. 10A, B.

MATERIAL ESTUDIADO: No ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Posee un rango batimétrico amplio, que oscila entre los 10 y los 1000 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Atlántico noroccidental y la parte oriental, desde Noruega a Marruecos, incluyendo las islas Canarias y de Cabo Verde.

Persephonaster patagiatus (Sladen, 1889)

Persephonaster patagiatus Mortensen 1927: 65-66; Clark y Downey 1992: 63-64, Figs. 14d, 15f, g, Pl. 19A-C.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 65-66, Fig. 37; Clark y Downey 1992: 63-64 Figs. 14d, 15f, g, Pl. 19A-C.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Batimetricamente se distribuye entre 730-2000 (2970) m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Golfo de México y Caribe, en la parte oriental ha sido citada en el noreste atlántico hasta el noroeste del continente africano incluyendo las Islas Británicas, Azores e Cabo Verde.

Género *Psilaster* Sladen, 1885

Psilaster andromeda andromeda (Müller y Troschel 1842)

Psilaster andromeda Mortensen 1927: 59-60, Fig. 33; Cherbonnier y Sibuet 1973: 1342-1343; Marques 1980: 100;

Psilaster andromeda andromeda Clark y Downey 1992: 77-78, Figs 14a, 15a-c, k, l, Pl. 21D-G; Entrambasaguas 2003: 82-83.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927: 60; Marques 1980; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 59-60, Fig. 33; Clark y Downey 1992: 77-78, Figs 14a, 15a-c, k, l, Pl. 21D-G.

MATERIAL ESTUDIADO: Especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en sustratos de limo o en fango poco compacto, entre los 70 y los 1500 metros de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie típica de altas latitudes, pero también ha sido citada en los archipiélagos de Azores y Cabo Verde, así como en las costas de Portugal. Aún así, los límites geográficos y batimétricos de esta especie son inciertos. Clark y Downey (1992) sugieren que existe una confusión entre las estrellas *Psilaster andromeda andromeda* y *Persephonaster patagiatus*, siendo esta última la que extiende su rango geográfico hasta Azores y Cabo Verde, así como en el Caribe y Golfo de México. Debido a que tal confusión no está aclarada hemos incluido la especie *P. andromeda andromeda* que es la que la literatura consultada cita con distribución en el archipiélago de Cabo Verde.

Género **Plutonaster** Sladen, 1885

Plutonaster agassizi agassizi (Verrill, 1880)

Plutonaster agassizi agassizi Clark y Courtman-Stock 1976: 54; Clark y Downey 1992: 69-70; Entrambasaguas 2003: 83.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Clark y Courtman-Stock 1976: 54; Clark y Downey 1992: 69-70, Pl. 17A, B.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita a grandes profundidades, entre 335 y 3110 m, sobre barro, arena o pequeñas piedras.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde el norte de Florida hasta el golfo de México. Incluye también las islas Azores, Madeira, Canarias, de Cabo Verde y Ascensión, hasta Sudáfrica.

Plutonaster bifrons (Wyville Thomson, 1873)

Plutonaster bifrons Mortensen 1927: 63-64; Clark y Downey 1992: 71-72, figs. 15m, 16a, b, Pl. 18A-C.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 63-64, Fig. 36; Clark y Downey 1992: 71-72, figs. 15m, 16a, b, Pl. 18A-C.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 100-2500 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en todo el Atlántico oriental hasta Sudáfrica, incluyendo las islas Británicas, islas Canarias y el archipiélago de Cabo Verde. También en el Mediterráneo.

Familia PORCELLANASTERIDAE Sladen

Género **Porcellanaster** Wyville Thomson, 1877

Porcellanaster ceruleus Wyville Thomson, 1877

Porcellanaster ceruleus Clark y Downey 1992: 100-101, figs. 18a-c, Pl. 27A-C.

Porcellanaster coeruleus Cherbonnier y Sibuet 1973: 1341.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992: 101.

DIAGNOSIS: Clark y Downey 1992: 97, Fig. 18e.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita sobre fondos blandos (fango, arcillas, etc.) entre 1160 y 6040 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en ambas partes del Atlántico. En la parte oriental del océano Atlántico, desde Islandia hasta Sudáfrica, incluyendo las Azores y las islas de Cabo Verde.

Género *Thoracaster* Sladen, 1883

Thoracaster cylindratus Sladen, 1883

Thoracaster cylindratus Clark y Downey 1992: 105-106, fig. 18f, Pl.26D-G

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992: 106.

DIAGNOSIS: Clark y Downey 1992: 97, fig. 18e.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita sobre fango y arcillas calcáreas, entre 2540 (2315?) y 5990 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico occidental se distribuye desde Yucatán hasta el norte de Brasil. En la zona oriental se ha citado en Irlanda, oeste de África y archipiélagos de Azores, Canarias y Cabo Verde. También se ha citado en los océanos Índico y Pacífico.

Género *Eremicaster* Fisher, 1905

Eremicaster vicinus (Ludwig)

Eremicaster vicinus Clark y Downey 1992: 97, fig. 18e

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992: 97.

DIAGNOSIS: Clark y Downey 1992: 97, fig. 18e.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita sobre fango fino entre 3950 y 7250 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie se ha citado en el Mar de Bering, pero también en lugares más cálidos como en el archipiélago de Cabo Verde (al sur) y en zonas dispersas del Pacífico sur y de Sri Lanka

Orden VALVATIDA Perrier, 1884

Familia CHAETASTERIDAE Sladen, 1889

Género *Chaetaster* Müller y Troschel, 1840

Chaetaster longipes (Retzius, 1805)

Chaetaster longipes Koehler 1921: 37-38, Fig.27; Mortensen 1925: 178, 1927: 95; Nobre 1930: 44, figs. 23, 24, pl. 7, fig. 2; Madsen 1946: 1; Cherbonnier 1956: 11; Tortonese 1965: 154-155, fig. 71; Rodríguez e Ibáñez 1976: 458; Anadón 1977: 167; Pawson 1978: 19-10; Batet y Bacallado 1979: 124; López Ibor *et al.* 1982: 10; Ocaña *et al.* 1982: 437; Bacallado *et al.* 1984: 150; Munar 1984: 61; Clark y Downey 1992: 145, Pl. 35A, B; Entrambasaguas 2003: 87.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pawson 1978; Clark y Downey 1992; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 37-38, Fig.27; Mortensen 1927: 95; Nobre 1930: 44, figs. 23, 24, pl. 7, fig. 2; Madsen 1946: 1; Cherbonnier 1956: 11; Tortonese 1965: 154-155, fig. 71; Rodríguez e Ibáñez 1976: 458; Anadón 1977: 167; Pawson 1978: 19-10; Batet y Bacallado 1979: 124; López Ibor *et al.* 1982: 10; Munar 1984: 61; Clark y Downey 1992: 145, Pl. 35A, B.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Sólo hemos encontrado información sobre el rango batimétrico en el que habita: 30-1140 m. En el Mediterráneo es común entre 30 y 100 m, aunque en algunos puntos occidentales se ha recogido a 300 m. En el océano Atlántico llega a más de 1000 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie ha sido citada en los archipiélagos de Azores, Sta. Helena, Canarias, islas Ascensión y Cabo Verde. También ha sido citada en el Mediterráneo, Liberia y en el golfo de Vizcaya.

Familia GONIASTERIDAE Forbes, 1841

Género *Ceramaster* Verrill, 1899

Ceramaster grenadensis grenadensis (Perrier, 1881)

Ceramaster balteatus Mortensen 1927: 82-83, fig. 45; Tortonese 1965: 156.

Ceramaster grenadensis grenadensis Clark y Downey 1992: 234-235, fig. 39c, d, Pl. 55C, D.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927: 82.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 82-83, Fig. 45; Clark y Downey 1992: 234-235, fig. 39c, d, Pl. 55C, D.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se distribuye entre 200-2500 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se distribuye desde las Islas Británicas hasta el Golfo de Guinea, incluyendo los archipiélagos de Azores y Cabo Verde. En la parte occidental se ha citado desde Florida hasta el norte de Brasil, también en el Mediterráneo.

Género ***Plinthaster*** Verril, 1899

Plinthaster dentatus (Perrier, 1884)

Plinthaster perrieri Mortensen 1927: 83, figs. 46-47.

Plinthaster dentatus Mortensen 1927: 84; Clark y Downey 1992: 260, Pl. 61D, E.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992; Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 83-84, figs. 46-47; Clark y Downey 1992: 260, Pl. 61D, E.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se distribuye entre 229-2910 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado desde la Bahía de Biscay hasta Marruecos, incluyendo los archipiélagos de Azores, Canarias y Cabo Verde. En el Atlántico occidental desde Carolina del Norte hasta el norte de Brasil.

Género ***Goniaster*** L. Agassiz, 1836

Goniaster tessellatus (Lamarck, 1816)

Goniaster americanus Cherbonnier, 1959: 107.

Goniaster tessellatus: Clark 1955: 18; Nataf y Cherbonnier, 1975: 822; Clark y Downey 1992: 245, fig. 38b, Pl. 59A, B; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 46; Entrambasaguas 2003: 89-92.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Esta especie presenta un disco ancho, grueso y brazos cortos. Con placas primarias abactinales grandes y poligonales, muchas de ellas portan una gran espina o tubérculo. Presentan placas secundarias abactinales. La superficie de las placas abactinales en general, está cubierta por gránulos bajos y apretados y, están rodeadas a su vez, por una fila doble de gránulos. Las placas superomarginales son grandes y están desnudas y rodeadas también por una fila doble de gránulos. Por su parte, las placas inferomarginales son similares. Poseen áreas actinales extensas, en ellas encontramos placas poligonales y cubiertas por gruesos gránulos.

Las placas adambulacrales llevan entre 5 y 6 espinas macizas y muy apretadas entre sí. La ornamentación subambulacral consiste en 3-6 espinas macizas y redondeadas, y en 5-8 gránulos de bastante tamaño. Las placas orales tienen espinas poco afiladas. Los pedicelarios son abundantes en ambas caras. Estos son pequeños, delgados y situados en alvéolos profundos. La coloración de la especie es marrón rojiza.

Halpern (1970) (veáse Clark y Downey 1992), discute la nomenclatura y variabilidad morfológica de esta especie.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es28** y **Es29** (C.V. 97 Bajo de Joao Valente, situado entre Maio y Boa vista) Sustrato: cascajo, Profundidad: 20 m; **Es78a** y **Es78b** (C.V. 98 Santa María, Sal) Sustrato: Arena, Profundidad: 2-3 m; **Es118** (C.V.85 Islote de Sal Rei, Boa Vista); **Es133** (C.V.85 Santa María, Sal).

- **Medidas:** **Es28:** R= 24 mm, r= 12 mm, h= 7 mm; **Es29:** R= 20 mm, r= 11 mm, h= 6,9 mm; **Es78a:** R= 26 mm, r= 16 mm, h= 9,75 mm; **Es78b:** R= 33 mm, r= 20 mm, h= 12 mm; **Es118:** R= 61 mm, r= 38 mm, h= 10 mm; **Es133:** R= 38 mm, r= 21 mm.

Los ejemplares estudiados poseen un madreporito conspicuo, más o menos irregular pero con cierta tendencia a la trigonalidad. Las placas abactinales son poligonales y están rodeadas solamente por una fila de gránulos (aunque, con la fila de la placa adyacente suman dos), casi todas portan una espina cónica. En el extremo de los brazos, las últimas tres placas abactinales centrales no poseen dichas espinas, pero sí gránulos centrales y periféricos. Las placas superomarginales (5 en cada brazo) son globosas, al contrario que las inferomarginales. Estas últimas son algo menores que las superiores y están rodeadas por una fila de gránulos excepto en la zona de contacto con la adyacente, en donde la fila se hace doble.

En algunas placas actinales, además de la granulación que cubre la placa, se encuentran 2-6 gránulos grandes y desiguales. La ornamentación adambulacral consiste en tres espinas romas, más o menos cilíndricas. Tras ellas hay dos filas de espinas subambulacrales, la primera porta dos espinas parecidas a las del surco y la segunda tres espinitas seguidas de 4-5 gránulos. Toda la ornamentación se dispone de forma muy apretada. Las placas orales están ocultas por numerosas espinas ligeramente ahusadas.

A pesar del detallado estudio en ambas caras en nuestros ejemplares, no se han observado pedicelarios. Pensamos que seguramente se deba a la dificultad de observarlos por encontrarse incluidos en alvéolos profundos.

La morfología externa es ligeramente distinta en función del tamaño, los ejemplares de mayor tamaño tienden a presentar cierta pentagonalidad. El color, debido al alcohol, es crema, por el contrario, en los ejemplares sin conservar en alcohol (70%) es anaranjado. En las fotografías realizadas a los ejemplares en vivo se observa un color rojo brillante.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: La bibliografía cita esta especie entre los 22 y 43 metros de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: En función de la información disponible, esta especie se ha encontrado en fondos de arena y cascajo entre 2 y 20 m de profundidad. La presencia de *G. tessellatus* en el archipiélago no es frecuente habiéndose registrado en las dos islas más nororientales del archipiélago, Sal y Boa Vista y en el bajo de Joao Valente (situado entre Maio y Boa Vista).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico desde Carolina del Norte hasta Brasil, y desde Marruecos hasta Gabón, incluyendo las islas de Cabo Verde. Halpern (1970) las incluye en el Indopacífico, Ludwig (1899) desde Zanzíbar y Clark (1909) desde el sureste de Australia. Estas dos últimas citas fueron refutadas por Clark (1946) fundamentado en un etiquetado o identificación errónea.

Género ***Tosia*** Gray, 1840

Tosia parva (Perrier, 1881)

Tosia parva Clark y Downey 1992: 268, Pl. 65A, B; Entrambasaguas 2003: 92-94.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Es una especie que presenta una gran variabilidad en las características generales y granulación. Forma pentagonal, a veces estrellada pero de radios cortos y

pequeño tamaño. Las placas abactinales tienen forma redondeada o poligonal, ligeramente convexas y con una fila periférica de gránulos de poca altura, que en las áreas radiales, pueden unirse formando un anillo continuo alrededor de las placas. El centro de cada placa suele estar desnudo o con pequeños gránulos hundidos. Las cinco placas abactinales primarias son generalmente conspicuas, a diferencia de las secundarias.

Por su parte, las placas superomarginales son masivas, cuadrangulares, con una fila de gránulos periféricos y generalmente desnudas, aunque pueden poseer gránulos individuales o formando grupos dispersos por la superficie. Las placas inferomarginales son similares a las superomarginales pero con más de una fila de gránulos periféricos. Los ejemplares de esta especie poseen grandes placas actinales, lisas, rómbicas, rodeadas por 2 ó 3 filas de gránulos gruesos. Las placas adambulacrales poseen el borde ambulacral recto portando 5-7 espinas desiguales, despuntadas y comprimidas, y con 2-5 espinas subambulacrales cortas y granuliformes. Sobre las placas orales se encuentran diez espinas orales altamente comprimidas.

No siempre presentan pedicelarios, pero de estar presentes son pequeños, granuliformes, situados dentro de alvéolos y dispuestos sólo en la cara actinal.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es7** (C.V.96 Bahía de Sao Pedro, San Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 45-50 m; **Es115** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: arena.

- *Medidas:* **Es7:** R= 4 mm, r= 2mm; **Es115:** R= 6 mm, r= 4 mm.

El ejemplar **Es7** tiene forma pentagonal con los brazos muy cortos. El ejemplar **Es115** presenta una forma ligeramente más estrellada. Generalmente, las formas pentagonales se atribuyen a los individuos jóvenes, mientras que las formas estrelladas se asignan a ejemplares adultos, aún así, esta característica no es generalizable (Clark y Downey 1992).

Las placas abactinales son redondeadas y convexas. Aparte de la fila de gránulos periférica, pueden existir gránulos dispersos de aspecto refringente sobre cada placa. Las placas actinales del ejemplar **Es7** presentan una sola fila de gránulos (no dos o tres como especifica la diagnosis), pudiendo ser consecuencia del pequeño tamaño del ejemplar que aún no ha desarrollado el resto de filas periféricas. De hecho, la diagnosis presentada se basa en el estudio de ejemplares de mayor tamaño (> R= 22mm, r= 16mm).

Nuestros ejemplares presentan 3 ó 4 espinas adambulacrales de diferente longitud y despuntadas. Este número no coincide con las 5-7 que recoge la diagnosis de la especie, pudiendo deberse también al pequeño tamaño de los ejemplares estudiados. A dichas

espinas adambulacrales les siguen dos filas de espinas subambulacrales, ambas con 2-3 espinas de igual forma que las del surco, pero algo más pequeñas. Las placas orales son muy evidentes y con el mismo número de espinas marginales que las recogidas en la diagnosis. Además, poseen 5-6 espinas pequeñas de la misma morfología que las anteriores sobre cada placa.

No nos ha sido posible diferenciar pedicelarios, quizás por la inclusión de éstos en pequeños alvéolos difícilmente reconocibles o por el pequeño tamaño de los ejemplares. El color de los ejemplares examinados es blanco. Es una especie que posee una gran variabilidad morfológica, desde la forma del disco hasta el tipo de granulación.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 30 y 600 metros de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares recolectados en este estudio se encontraron sobre arena y cascajo (entre 45 y 50 m de profundidad). Solo se ha observado en dos islas, Boa Vista y Sao Vicente. La presencia de esta especie en el archipiélago constituye la primera cita para el Atlántico oriental.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: La bibliografía consultada sólo la localiza desde Carolina del Sur hasta Uruguay. No hemos encontrado referencias bibliográficas para esta especie en el Atlántico oriental, aunque descartamos la posibilidad de que sea una especie diferente a la descrita tras el estudio exhaustivo realizado y la gran coincidencia de caracteres descritos para la especie y nuestros ejemplares.

Género *Nymphaster* Sladen, 1885

Nymphaster arenatus (Perrier, 1881)

Nymphaster arenatus Mortensen 1927: 84-85, fig. 48; Clark y Downey 1992: 254- 255, figs 38d, 41e, f, Pl. 61A-C; Entrambasaguas 2003: 95.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 84-85, fig. 48; Clark y Downey 1992: 254-255, figs. 38d, 41e, f, Pl. 61A-C.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango batimétrico de distribución oscila entre los 225 y los 3000 metros de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde Georgia (Estados Unidos) y el golfo de México hasta el norte de Brasil. En la parte oriental del océano Atlántico se ha encontrado en las costas de Irlanda y Marruecos, así como en los archipiélagos de Canarias y Cabo Verde.

Género *Sphaeriodiscus* Fisher, 1910

Sphaeriodiscus bourgeti (Perrier, 1885)

Sphaeriodiscus bourgeti Mortensen 1927: 79; Clark y Courtman-Stock 1976: 65; Clark y Downey 1992: 266, Pl. 65C-E; Entrambasaguas 2003: 95.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 79; Clark y Courtman-Stock 1976: 65; Clark y Downey 1992: 266, Pl. 65C-E.

MATERIAL ESTUDIADO: La presente especie no ha sido encontrada en este estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 405 y los 760 metros de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha encontrado en las zonas orientales del norte y sur del continente africano, también en las islas de Cabo Verde.

Familia OPHIDIASTERIDAE Verrill, 1870

Género *Hacelia* Gray, 1840

Hacelia attenuata (Gray, 1840)

Hacelia attenuata Koehler 1921: 40; Tortonese 1965: 164-197, fig. 78; Nataf y Cherbonnier 1975: 813; Marques 1983: 2; Bacallado *et al.* 1984: 150; Clark y Downey 1992: 272- 273; Pereira 1997: 335; Zavodniz 1997: 374; Entrambasaguas 2003: 97.

Citas para el archipiélago Cabo Verde: Clark y Downey 1992: 273; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 40, Fig. 29; Tortonese 1965: 164, fig. 78; Nataf y Cherbonnier 1975: 813; Marques 1983: 2; Clark y Downey 1992: 272-273.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie típica del infralitoral inferior y circalitoral, aunque también se ha registrado sobre los 150 m. Se han observado distintos límites de distribución batimétrica en algunas islas orientales atlánticas, en las islas Azores se encuentra normalmente a partir de los 40 m de profundidad (Marques 1983) mientras que en la isla Graciosa (norte del archipiélago Canario) se cita a partir de 60 m. Esta especie parece mostrar preferencia por los fondos rocosos ligeramente umbríos (cuevas) y con poco hidrodinamismo y, en menor medida, por fondos de cascajos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie común en el Mediterráneo, en el Atlántico ha sido citada en el Golfo de Guinea y en los archipiélagos de Azores, Salvajes, Canarias y Cabo Verde.

Género ***Linckia*** Nardo, 1834

Linckia bouvieri Perrier, 1875

(Figura 2, Anexo 1)

Linckia bouvieri Clark y Downey 1992: 275, fig. 42a, b, Pl. 67A, B; Madsen, 1950: 214, pl. 15, fig. 2; Nataf y Cherbonnier, 1975: 815; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 46; Williams 2000; Entrambasaguas 2003: 98-101, Fig. 2.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Williams 2000; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Disco pequeño, con cinco brazos largos y cilíndricos. Las placas abactinales son grandes (seis por cm en la zona media del brazo en ejemplares de R > 50mm), llanas, irregulares y apretadas (en cierto modo unas sobre otras). Las placas secundarias, dispuestas entre las anteriores, son escasas y pequeñas. Todas las placas de la cara abactinal están cubiertas por una densa capa de gránulos finos. Las áreas papulares son escasas, dispuestas entre las placas formando cuatro filas (mal definidas) y con 6-7 (2-10) poros por área, sólo en la cara abactinal y entre las marginales.

El madreporito, que es de tamaño parecido a las placas adyacentes, se encuentra en el disco, pero fuera del anillo de las placas primarias. Las placas marginales poseen un contorno redondeado más o menos irregular, se disponen en dos series del mismo tamaño. El área actinal es pequeña, pero se pueden encontrar dos series de placas pequeñas que se extienden hasta casi el final de los brazos. Los gránulos de la cara actinal son ligeramente mayores que los de la abactinal. Portan dos espinas adambulacrales desiguales, de las que la mayor es aplanada, truncada y paralela al surco, mientras la menor es cilíndrica o cónica. Presentan una sola espina grande, maciza, granuliforme subambulacral. La placa terminal es bastante grande y está cubierta de gránulos.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es18** (C.V.96 Punta Preta, Sao Antao) Sustrato: roca, profundidad: 50 m; **Es22** (C.V.96); **Es41** (C.V.96 Bahía Mordeira, Sal) Sustrato: cascajo mixto, profundidad: 14 m; **Es44** (C.V.96 Rabo de Junco, Sal) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 25 m; **Es45** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: rocas y arena, Profundidad: 10 m; **Es48** (C.V.98 Boa Vista) Sustrato: rocas y arena fangosa, profundidad: 9-12 m; **Es53** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas (bajo piedras), profundidad: 1 m (charco intermareal); **Es57a** y **Es57b** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Método de recolección: buceo, sustrato: rocas, profundidad: 5-8 m; **Es59** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Método de recolección: pescadores, sustrato: bajo piedras, profundidad: charco intermareal; **Es95** y **Es96** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Es113** (C.V.85 Parda, Sal).

- *Medidas:* **Es18:** R= 36 mm, r= 6 mm, R/r= 6; **Es22:** R= 57 mm, r= 7 mm, R/r= 8,14; **Es41:** R= 105 mm, r= 14 mm, R/r= 7.5; **Es44:** R= 45 mm, r= 7 mm, R/r= 6.42; **Es45:** R= 80 mm, r= 11 mm, R/r= 7,27; **Es48:** R= 49 mm, r= 7 mm, R/r= 7; **Es53:** R= 57 mm, r= 8 mm, R/r= 7.12; **Es57a:** R= 68 mm, r= 9 mm, R/r= 7,55; **Es57b:** R= 53 mm, r= 7 mm, R/r= 7,57; **Es59:** R= 60.5 mm, r= 7 mm, R/r= 8.64; **Es95:** R= 107 mm, r= 15 mm, R/r= 7,13; **Es96:** R= 82 mm, r= 11 mm, R/r= 7,45; **Es113:** R= 71 mm, r= 10,5 mm, R/r= 6,76.

El madreporito de los ejemplares estudiados es poligonal, de gran tamaño. El número de poros por área papular oscila entre 2 y 10, aumentando conforme aumenta el tamaño del ejemplar. Las hileras que forman se disponen de manera poco ordenada. Las placas abactinales, en general, son planas y redondeadas, aunque su contorno no está bien definido. También pueden tener placas algo nodosas sobre todo, en la zona del disco. Por otro lado, las placas marginales se disponen en dos series regulares, siendo las superomarginales ligeramente mayores que las inferomarginales y, al mismo tiempo, de menor tamaño que las abactinales. En algunos ejemplares estas placas presentan cierta forma cuadrangular.

Todas las placas están cubiertas por una capa de gránulos, los situados en las zonas abactinal y marginal son más gruesos que los que cubren las placas actinales. Los ejemplares estudiados presentan dos espinas adambulacrales de distinto tamaño. La mayor es plana y algo espatulada, la segunda es 3-4 veces más delgada que la anterior, pero en nuestros ejemplares no es ni cónica ni cilíndrica, como indica la diagnosis, sino que presenta también cierto aplanamiento. En todos los ejemplares, excepto en **Es41**, hemos encontrado una única espina subambulacral.

El color de los ejemplares vivos es morado azulado, aunque tras la conservación se vuelve más apagado: rosado y blanco. En la Tabla 2.6 se detallan algunos caracteres de los ejemplares estudiados.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: El rango batimétrico conocido para la especie *Linckia bowieri* se

sitúa entre los 0 y los 9 m.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares recolectados se han encontrado en diversos tipos de sustrato: roca, piedras, sustrato mixto de arena y arena fangosa con roca entre 5 y 50 m de profundidad. También se han recolectado ejemplares en charcos intermareales. Se ha observado en casi todas las islas del archipiélago excepto en Brava, Fogo, San Vicente y Santa Luzia.

Tabla 2.6. Datos y caracteres más significativos de *L. bouvieri* (P.A: forma de las placas abactinales, N= nodosas, A= aplanadas; N° poros: número de poros por área papular; Á.papular: tamaño de áreas populares, S= pequeñas; N° esp.subamb: número de espinas subambulacrales; Mp: número de madreporito; L.brazos: longitud de los brazos, R= regular, todos los brazos de la misma longitud).

<i>L.bouvieri</i>	P.A	N° poros	Á. Papular	N° esp. subamb	Mp	N° brazos	L.brazos
Es18	N-A	2-3	S	1	1	5	R
Es22	N-A	3-6	S	1	1	5	R
Es41	A	-	S	2	1	5	R
Es44	A	2-3	S	1	1	5	R
Es45	A	4-10	S	1	1	5	R
Es48	A	3-5	S	1	1	5	R
Es53	A	3-6	S	1	1	5	R
Es57a	N-A	6-10	S	1	1	5	R
Es57b	A	2-5	S	1	1	5	R
Es59	A	4-6	S	1	1	5	R

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Hasta ahora esta especie sólo se ha citado en las islas de Cabo Verde y en el golfo de Guinea.

Linckia guildingi Gray, 1840

Linckia guildingii Clark 1976; Clark y Courtman-Stock 1976: 71, fig. 62; Celis 1978: 41-42; Caycedo 1979: 46; Clark y Downey 1992: 275-276, fig. 42c, d, Pl. 67C, D; Hendler *et al.* 1995: 76-78, figs. 20-21; Falcao y Ramos 2000: 545, 547, 551.

Linckia guildingi Zoppi de Roa 1967: 279; Pawson 1978: 10; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 47; Williams 2000; Entrambasaguas 2003. 101-106.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pawson 1978; Clark y Downey 1992; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Williams 2000; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Disco pequeño, normalmente con cinco brazos (aunque se han observado ejemplares con 4 y hasta 7). Éstos son largos, delgados, cilíndricos y normalmente con señales de autotomía y regeneración.

Normalmente poseen dos madreporitos cercanos al interrradio, aunque a veces presentan uno sólo aplanado y de gran tamaño. La existencia de dos madreporitos puede ser exclusiva de individuos adultos (Hendler *et al.* 1995). Las placas terminales son pequeñas y ovaladas, generalmente cubiertas por gránulos. Por su parte, las placas abactinales son pequeñas (diez por cm en la zona media del brazo) y se disponen formando más o menos un patrón reticular. A veces pueden estar imbricadas unas sobre otras. Dichas placas están cubiertas por gránulos pequeños y delgados. Entre ellas se encuentran áreas papulares grandes y numerosas con 18-30 poros por área. Dichas áreas papulares no se encuentran por debajo de las placas inferomarginales. Las placas actinales se disponen en dos, en ocasiones, tres series que pueden llegar hasta el extremo del brazo o cerca del mismo. Están cubiertas por gránulos más toscos que los de las placas abactinales. Poseen dos espinas adambulacrales desiguales, truncadas, granuliformes y dispuestas paralelas al surco seguidas oblicuamente por dos subambulacrales bastante grandes, redondeadas y rodeadas, a su vez, por 4-5 pequeños gránulos.

El patrón de coloración es muy variable y generalmente cambia en función de la edad del individuo. Los especímenes jóvenes suelen presentar manchas rojas, marrones, violetas o púrpuras, mientras que los adultos suelen ser uniformemente marrón-rojizos, marrón-amarillentos, tostados o violetas. Esta coloración, descrita por Hendler *et al.* (1995), difiere de la escueta expuesta por Clark y Downey (1992), que mencionan solamente que, en la mayoría de los casos, los individuos poseen manchas grisáceas.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es1** (C.V.96 E40 Santa Luzia) Sustrato: arena y roca, profundidad: 24 m; **Es2** (C.V.97 Bahía de Mordeira, Sal) Sustrato: cascajo mixto, profundidad: 14 m; **Es3, Es4, Es5 y Es6** (C.V.97 E36 Parda, Sal); **Es20** (C.V.97 Pta. San Felipe, Fogo); **Es21** (C.V.96 (Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: mixto, Profundidad: 9-10 m; **Es23** (C.V.96 Bahía de Mordeira, Sal) Sustrato: cascajo mixto, profundidad: 14 m; **Es46** (C.V.98 Tarrafal, Santo Antao) Sustrato: sobre rocas y arena, profundidad: 20 m; **Es58** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: 5-8 m; **Es65a, Es65b, Es65c, Es65d y Es65e** (C.V.98 Islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: rocas, profundidad: 8-12 m; **Es69a, Es69b y Es69c** (C.V.98 Punta de Mosteiros, Fogo) Sustrato: rocas (entre grietas), profundidad: 15 m; **Es82-Es92** (C.V.85 Parda, Sal) Sustrato: bloques con zonas de coral, profundidad: 1 m; **Es129 y Es130** (C.V.85 Sierra Negra, Sal) Sustrato: arena y coral.

- *Medidas* **Es1:** R= 51 mm, r= 6 mm, R/r= 8.5; **Es2:** R= 102 mm, r= 9 mm, R/r= 11,33; **Es3:** R= 34 mm, r= 6 mm, R/r= 5,66; **Es4:** R= 38 mm, r= 6 mm, R/r= 6,33; **Es5:** R= 47 mm, r= 7 mm, R/r=

6,71; **Es6**: R= 31 mm, r= 6 mm, R/r= 5,16; **Es20**: R= 45 mm, r= 4 mm, R/r= 11,25; **Es21**: R= 70 mm, r= 9 mm, R/r= 7,77; **Es23**: R= 59 mm, r= 8 mm, R/r= 7,37; **Es46**: R= 47 mm, r= 9 mm, R/r= 5,22; **Es58**: R= 74 mm, r= 4 mm, R/r= 18,5; **Es65** (de los cinco ejemplares se han tomado medidas del de mayor y menor tamaño): **Es65a**: R= 73 mm, r= 8 mm, R/r= 9,12; **Es65b**: R= 52 mm, r= 6 mm, R/r= 8,66; **Es69a**: R= 34 mm, r= 2 mm, R/r= 17; **Es69b**: R= 52 mm, r= 6 mm, R/r= 8,66; **Es69c**: R= 52 mm, r= 6 mm, R/r= 8,66; **Es129**: R= 44 mm, r= 5 mm, R/r= 8,8; **Es130**: R= 46 mm, r= 6 mm, R/r= 7,6.

Los ejemplares examinados presentan entre 5 y 6 brazos. Es común encontrar en esta especie una morfología típica denominada cometa (véase el apartado de BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA). Todos los ejemplares poseen dos madreporitos, excepto **Es76b**, que posee tres. El número de poros por área popular no se ajusta a la diagnosis en todos los ejemplares, ya que oscila entre 3 y 17. Las placas marginales son algo triangulares (al menos externamente), evidentes y con una disposición más o menos ordenada. En términos generales los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis dada para la especie. Aún así, el número de poros por área papular y, a veces, el número de espinas subambulacrales no se ajustan en todos los casos (Tabla 2.7). El color en los ejemplares conservados es violeta apagado o grisáceo, coincidiendo con el de los ejemplares vivos. En cambio, las manchas irregulares oscuras (asignadas a juveniles) observadas en los especímenes vivos, sí se pierden por el efecto de la conservación en alcohol.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie de amplia distribución tropical pero poco estudiada (Hendler *et al.* 1995). Se cree que es una especie que se alimenta de la película de microorganismos adherida a las superficies duras y que en cautividad puede consumir carroña (Anderson 1960, 1966; Yamaguchi 1975).

Posee una gran capacidad de regeneración. Debido a la reproducción asexual, generalmente presentan brazos de distinta longitud siendo uno de ellos mucho más largo que el resto. Esta morfología se denomina cometa y deriva del desprendimiento voluntario de partes del cuerpo, generalmente los brazos (uno o más de forma completa), con la posterior regeneración de las partes perdidas generándose individuos genéticamente idénticos al “progenitor”. En la mayoría de asteroideos la regeneración de los brazos seccionados, ya sea experimentalmente o de forma natural (autotomía), se produce por el reemplazo de otros nuevos formados a partir del disco. Normalmente, un brazo aislado permanece vivo unas semanas tras cicatrizar, pero acaba muriendo al agotar sus reservas, pero en el género *Linckia* encontramos una excepción a este proceso, ya que es capaz de generar un nuevo individuo a partir de los brazos seccionados (Munar 1984).

Clark (1933) sugiere que la variación en la coloración se debe fundamentalmente a cambios de hábitat, que al mismo tiempo viene determinado por la madurez y la posible reproducción sexual. Este autor también afirma que ésta ocurre sólo en individuos completamente desarrollados cuando la reproducción asexual ya no se produce más, sin embargo, estas afirmaciones no han sido comprobadas.

Es fácil confundir a ejemplares pequeños de *L. guildingi* con *Ophidiaster guildingii*, ya que ambas especies tienen morfologías y coloración parecidas, y además comparten el mismo tipo de hábitats. Pero la característica más diferenciadora es que *O. guildingii* posee todos los brazos más o menos de la misma longitud y las placas abactinales y marginales están dispuestas en series longitudinales regulares, a diferencia de *L. guildingii*, en la que sólo sus placas marginales se disponen de forma más o menos regular. Asimismo, *O. guildingii* posee menos de quince poros por área papular y posee las espinas de la fila ambulacral más externa puntiagudas. Además, ésta posee un sólo madreporito, a diferencia de los dos (en la gran mayoría de los casos) que porta *Linckia guildingi*.

Linckia guildingi es una especie típicamente críptica, que suele encontrarse bajo corales o cascajos y en grietas, aunque también se pueden encontrar individuos sobre rocas, más expuestos a depredadores potenciales como los peces (Randall 1967). Su rango batimétrico oscila entre los 0 y los 298 m, aunque es más abundante en los primeros metros.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados se recolectaron sobre una gran variedad de fondos: roca con manchas de arena, arena y coral, bloques de coral, grietas, cascajo entre 1 y 24 m de profundidad. Presenta una frecuencia de aparición alta en el archipiélago habiéndose observado en casi todas las islas menos en tres, Sao Nicolao, Brava y Maio.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Es una especie típicamente circumtropical. En el Atlántico occidental se ha citado en las Bermudas, sur del Caribe hasta el área de Sao Paulo (Brasil) y en los arrecifes del suroeste del golfo de México (Henkel 1982). En la zona oriental del Atlántico se ha citado en las islas de Cabo Verde y en la isla Ascensión (Pawson 1978). También se ha registrado en el océano Pacífico (Celis 1978).

Tabla 2.7. Datos y caracteres más significativos de los ejemplares de *L. guildingi* estudiados (R: radio mayor (mm); P.A: forma de las placas abactinales; N° poros: número de poros por área papular; A. papular: tamaño de áreas papulares; N°esp.subamb.: número de espinas subambulacrales; Mp: número de madreporitos; Rd= redondeadas; L: grandes; I: forma irregular; r: forma regular; C: forma de cometa; P: pequeños; M: medianos; G: grandes).

<i>L.guildingi</i>	R	P.A	N° poros	A. Papular	N° esp. Subamb	Mp	N° brazos	Forma/tamaño brazos
Es1	51	Rd	6-10	L	1	2	6	I/ M
Es2	102	Rd	6-17	L	1	2	6	r/ G
Es3	34	Rd	4-7	L	1	2	6	I/ M
Es4	38	Rd	4-7	L	1	2	6	I/M
Es5	47	Rd	3-9	L	1	2	5	r/ P
Es6	31	Rd	3-8	L	1	2	6	I/ M
Es20	45	Rd	5-14	L	1	2	5	C/ M
Es21	70	Rd	7-15	L	1	2	5	r/ G
Es23	59	Rd	3-7	L	1/ 2	2	5	r/ M-G
Es46	47	Rd	7-10	L	1/ 2	2	7	r/ G
Es58	74	Rd	4-14	L	2	2	6	I/ P-M
Es65a	73	Rd	4-10	L	2	2	6	r/ G
Es69a	34	Rd	5-8	L	2	2	5	r/ M
Es69b	52	Rd	5-9	L	1/ 2	2	5	r/ M
Es69c	52	Rd	4-6	L	2	2	5	C/ P
Es76a	44	Rd	7-10	L	2	2	5	r/ G
Es129	44	Rd	6-13	L	2	3	6	C/ G
Es130	46	Rd	6-11	L	1/ 2	2	6	C/ P

Género *Narcissia* Gray, 1840

Narcissia canariensis (d'Orbigny, 1839)

Narcissia canariensis Moreno-Batet y Bacallado 1979: 124; Bacallado *et al.* 1984: 150; Clark y Downey 1992: 277-278, fig. 43a-d, Pl. 68A, B; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 47; Entrambasaguas 2003: 107-108.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Disco pequeño con una elevación prominente en el centro del que surgen cinco brazos largos, delgados y acabados en punta. Al mismo tiempo, los brazos presentan una base ligeramente ensanchada, una sección trigonal (arqueados por arriba y planos en la zona actinal) y una cresta carinal notoria. Las placas abactinales son grandes, planas, hexagonales, dispuestas en siete filas irregulares y cubiertas por pequeños gránulos de tamaño similar. Las áreas populares presentan 6-8 poros. Ambas series de placas

marginales son cuadradas, iguales, opuestas y de mayor tamaño que las abactinales. Presentan una sóla fila de placas actinales (en número doble que las inferomarginales) que se extienden hasta casi o el final de los brazos y están cubiertas por gránulos más groseros y angulares que los abactinales. Por su parte, las placas adambulacrales portan cuatro espinas gruesas, despuntadas y ligeramente aplanadas en la parte paralela al surco. Las espinas subambulacrales son granuliformes, angulares, de gran tamaño y se disponen en dos filas.

La coloración de esta especie es distinta en función de la zona corporal. Así, mientras que en la zona aboral presentan una coloración rojo escarlata, en la zona actinal son pálidas.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es43** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 45-50 m; **Es56a, Es56b, Es56c y Es56d** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Método de recolección: inmersión con escafándra autónoma, sustrato: cascajo y arena, profundidad: 20 m.

- *Medidas* **Es43:** R= 98 mm, r= 21 mm, R/r= 4.66, h= 23 mm; **Es56a:** R= 64 mm, r= 12 mm, R/r= 5,33, h= 11.7 mm; **Es56b:** R= 56 mm, r= 12 mm, R/r= 4.66, h= 11.5 mm; **Es56c:** R= 57 mm, r= 11 mm, R/r= 5,18, h= 11,2 mm; **Es56d:** R= 56 mm, r= 11 mm, R/r= 5,09, h= 10,5 mm.

La descripción de la morfología del disco y brazos se ajusta a la diagnosis. Las placas abactinales son poligonales, de forma y disposición marcadamente irregular. Por otro lado, las marginales son cuadrangulares, aplanadas e iguales. Las actinales, al igual que las marginales, son cuadrangulares, existiendo 2 por cada inferomarginal. Poseen cuatro espinas adambulacrales redondeadas, alargadas y dispuestas en fila, que bajo nuestro criterio no se las puede considerar gruesas. Las subambulacrales se disponen en dos filas, la primera con tres espinas anchas y de menor longitud que las del surco, pero más puntiagudas. La segunda con 3-4 espinas de aspecto más granuliforme.

El color de los ejemplares vivos era rojo anaranjado, aunque debido a la conservación en alcohol se ha transformado en crema o blanquecino.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: La bibliografía cita a esta especie entre los 37 y 155 metros. Se ha citado en fondos rocosos y arenosos (Bacallado *et al.* 1984).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares de *N. canariensis* del presente estudio se recolectaron sobre cascajo y arena entre 20 y 50 m de profundidad. La presencia de esta especie en el archipiélago puede considerarse puntual ya que sólo se ha observado en Maio y San Vicente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por todo el Atlántico oriental, desde las islas Canarias hasta el Congo, incluyendo el archipiélago de Cabo Verde.

Género ***Ophidiaster*** L. Agassiz, 1836

Ophidiaster guildingi Gray, 1840

Ophidiaster guildingi Pawson 1978: 10, fig. 3; Clark y Downey 1992: 281, figs. 44c, d, Pl. 69a, B; Hendler *et al.* 1995: 79-80, fig. 22; Entrambasaguas 2003: 109-111.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pawson 1978; Clark y Downey 1992; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Disco pequeño del que surgen cinco brazos despuntados y cilíndricos. El cuerpo está cubierto de gránulos gruesos (alrededor de 200 cubren media placa abactinal cerca de la base del brazo), con varios gránulos centrales en cada placa ligeramente agrandados. Las placas abactinales poseen una morfología cruciforme y entre ellas se disponen las áreas papulares con unos 5-15 poros por área.

Existe una sola fila de placas actinales pequeñas que se unen a las adambulacrales alcanzando casi el extremo del brazo. Las actinales también se conectan a las inferomarginales por medio de placas con forma de varilla, en proporción de 2-1. Portan dos espinas adambulacrales (desiguales, cortas, anchas y romas) y una espina subambulacral (puntiaguda, aplanada y no erguida) por placa. En esta especie es raro encontrar pedicelarios, apareciendo sólo en algunos ejemplares con un radio mayor superior a 50 mm.

Esta especie tiene un gran parecido con *Copidaster lymani* y con ejemplares jóvenes de *Linckia guildingi*. La confusión entre ambas especies es más patente al compartir el mismo hábitat, siendo común encontrarlas juntas. De *Copidaster lymani* se la puede distinguir porque, a diferencia de todo el resto de géneros de la familia Ophidiasteridae, esta especie no posee una capa de gránulos recubriendo al individuo sino que está recubierto por una fina membrana. Además, *Copidaster lymani* posee abundantes pedicelarios ganchudos de pequeño tamaño situados en alvéolos rómbicos y en ambas superficies y se ha citado solo en el Atlántico occidental.

MATERIAL ESTUDIADO: Es36 (C.V.97 E3: Bahía de Faja de Agua, Brava).

- *Medidas:* R= 114 mm, r= 10 mm y una relación entre ambos de R/r= 11,4.

El único ejemplar estudiado posee brazos bastante afilados comparados con la otra especie del género estudiada (*Ophidiaster ophidianus*). El número de poros por área papular es

ligeramente mayor que el de la diagnosis, ascendiendo hasta 20. En las placas abactinales no hemos observado gránulos centrales agrandados. Las dos espinas adambulacrales son más o menos iguales de tamaño y puntiagudas. Presentan una sola espina subambulacral cónica, mucho más larga que las anteriores y ligeramente tumbada. Las placas orales son triangulares y carecen de espinas suborales. Ambas caras presentan abundantes pedicelarios insertos en hendiduras, siendo notorio el aumento de su número entre las espinas adambulacrales y subambulacrales. El cuerpo está cubierto de una capa de gránulos gruesos.

El color del ejemplar es crema o blanquecino uniforme. Algunos autores relacionan dicho patrón de coloración con individuos maduros (Clark 1933). Otros afirman que el patrón de coloración no es homogéneo y puede presentar distintas tonalidades o manchas en las áreas papulares (Hendler *et al.* 1995. La uniformidad de coloración de nuestros ejemplares puede deberse a la conservación en alcohol.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Es una especie críptica, de movimientos lentos, que se puede encontrar adherida a las superficies interiores de rocas coralinas o en zonas llanas de cascajos coralinos.

Batimétricamente se encuentra entre los 0 y los 329 m, aunque habita con mayor frecuencia en los primeros metros de la columna de agua.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: No existe información relativa al sustrato y profundidad donde se encontró el ejemplar estudiado. Se registró en la isla de Brava.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el mar Caribe, se ha citado en Bermudas, Florida y desde las Indias Occidentales hasta Curaçao. En el Atlántico oriental ha sido encontrada en la isla Ascensión, islas de Cabo Verde y golfo de Guinea, hasta el sur de la isla de Annobon.

Ophidiaster ophidianus (Lamark, 1816)

Ophidiaster ophidianus Barrois 1888: 114; Koehler 1921: 38-39, fig.28; Chapman 1955: 400; Tortonese 1965: 160-164, figs. 75-77; Pawson 1978: 10; Moreno-Batet y Bacallado 1979: 124; López-Ibor *et al.* 1982: 10; Marques 1983: 2; Bacallado *et al.* 1984: 150; Clark y Downey 1992: 281-282, fig. 44e, Pl. 69F; Pereira 1997: 335; ; Zavodniz 1997: 374; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 47-48; Entrambasaguas 2003: 111- 114, Fig 3; Pérez-Ruzafa *et al.* 2003.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Tortonese 1965; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Esta especie presenta un disco pequeño con cinco brazos moderadamente largos, cilíndricos y con extremos redondeados. Poseen más de 20 poros por área papular y placas abactinales cruciformes cubiertas por gránulos aplanados (300 cubren una placa media cercana a la base del brazo). Koehler (1921) y Tortonese (1965) afirman que las placas abactinales son triangulares y no cruciformes como recogen Clark y Downey (1992).

En la cara actinal posee dos filas de placas pequeñas y redondeadas. La más externa se corresponde e imbrica con las inferomarginales, las cuales son más o menos triangulares. La fila más interna se corresponde con las placas adambulacrales y tiene el doble de placas que la fila exterior. Las placas adambulacrales portan dos espinas poco afiladas y de aspecto redondeado, siendo la distal menor que la proximal. Presenta una espina subambulacral grande, gruesa, despuntada y más o menos erecta. Carece de pedicelarios.

O. guilingui, a pesar de poder ser rojiza al igual que *O. ophidianus*, tiende a presentar tonalidades más claras, amarillentas o naranjas.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es19** (C.V.96 Bahía de San Pedro, San Vicente) Sustrato: roca, profundidad: 10 m; **Es24** (C.V.96 E40, Santa Luzia) Sustrato: arena y roca, profundidad: 24 m; **Es25** (C.V.96 Bahía de Mordeira, Sal) Sustrato: mixto, profundidad: 14 m; **Es32** (C.V.96 Sal Rei, Boa Vista); **Es50a** y **Es50b** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: roca, profundidad: 5-8 m; **Es64 (C.V.98)**; **Es74a** y **Es74b** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: rocas y arena, profundidad: 5 m; **Es75a**, **Es75b**, **Es75c**, **Es75d**, **Es75e** y **Es75f** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: roca, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Es77a** y **Es77b** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Es93** (C.V.85 Las Matiotas, Sao Vicente); **Es100** (C.V.85 Rigona, Sal) Sustrato: roca, profundidad: 8-10 m; **Es108** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista); **Es110-Es112** (C.V.85 Parda, Sal); **Es119** y **Es120** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista) Método de recolección: draga, profundidad: 40-80 m; **Es127** (C.V.85 Fiura, Sal); **Es131** (C.V.85 Fontona, Sal).

- *Medidas:* **Es19:** R= 11 mm, r= 2 mm, R/r= 5,5; **Es24:** R= 65,1 mm, r= 9 mm, R/r= 7,23; **Es25:** R= 91 mm, r= 10 mm, R/r= 9,1; **Es32:** R= 84 mm, r= 11 mm, R/r= 7,63; **Es50a:** R= 84 mm, r= 11 mm, R/r= 7,63; **Es50b:** R= 71 mm, r= 9 mm, R/r= 7,88; **Es64:** R= 92 mm, r= 10 mm, R/r= 9,2; **Es74a:** R= 99 mm, r= 11 mm, R/r= 9; **Es74b:** R=116 mm, r= 13 mm, R/r= 8,92; **Es75a:** R= 112 mm, r= 12, R/r= 9,33; **Es75b:** R= 101 mm, r= 12 mm, R/r= 8,41; **Es75c:** R= 69 mm, r= 8 m, R/r= 8,62; **Es75d:** R= 64 mm, r= 8 mm, R/r= 8; **Es75e:** R= 57 mm, r= 9 mm, R/r= 6,33; **Es75f:** R= 54 mm, r= 7 mm, R/r= 7,71; **Es93:** R= 79 mm, r= 9 mm, R/r= 8,78; **Es100:** R= 67 mm, r= 9 mm, R/r= 7,4; **Es108:** R= 96 mm, r= 11 mm, R/r= 8,73; **Es110:** R= 109 mm, r= 11 mm, R/r= 9, 91; **Es119:** R= 92 mm, r= 10 mm, R/r= 9,2; **Es120:** R=90 mm, r= 9, R/r= 10; **Es127:** R= 78 mm, r= 10 mm, R/r= 7,8; **Es131:** R= 84 mm, r= 9 mm, R/r= 9,3.

La diagnosis dada para la especie se ajusta a los ejemplares analizados. Las placas abactinales son trigonales externamente, pero, al seccionar el brazo, vaciar su contenido y

observarlas desde la cara interna, se ven cruciformes. Esto se debe a la existencia de cierto solapamiento externo.

Las placas marginales son similares a las anteriores en forma y tamaño. Por el contrario, las actinales son redondeadas y están cubiertas por una granulación de menor tamaño. En los ejemplares estudiados la gruesa espina cónica subambulacral que tiende a disponerse de forma "tumbada" sobre la placa adambulacral. Las placas orales son triangulares y presentan una gruesa espina suboral cada una.

En algunos casos, el número de poros por área papular es menor que el descrito por Clark y Downey (1992).

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Es una especie termófila (Tortonese 1965) que habita en sustrato rocoso (rocas, piedras o en el interior de cuevas) cerca de arena o fango (Bacallado *et al.* 1984) entre 1 y 105 metros de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados se recolectaron sobre roca y en zonas con presencia de bloques rocosos con sustrato arenoso desde el intermareal hasta 40 m de profundidad (un ejemplar se recolectó a 80 m de profundidad). También se encontraron ejemplares en charcos intermareales. Presenta una alta frecuencia de aparición ya que se ha encontrado en todas las islas excepto en Brava.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Citada para todo el Atlántico oriental hasta golfo de Guinea. También ha sido citada en los archipiélagos macaronésicos: Azores, Madeira, islas Salvajes, Canarias, Santa Helena, islas Canarias e islas de Cabo Verde y en el Mediterráneo occidental.

Familia OREASTERIDAE Fisher, 1911

Género ***Oreaster*** Müller y Troschel, 1842

Oreaster clavatus Müller y Troschel, 1842

Oreaster clavatus Madsen 1951: 212; Clark 1955: 33; Clark 1962: 174; Nataf y Cherbonnier 1975: 822; Clark 1976; Clark y Downey 1992: 292, Pl. 72A, B; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 48; Entrambasaguas 2003: 116-118, Fig. 4.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark y Downey 1992; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Forma más o menos aplanada y prominentemente aquillada en los brazos. Las

placas abactinales principales están cubiertas, en la mayoría de los casos, por grandes gránulos angulares, más que por espinas o tubérculos. Las placas superomarginales portan dos tubérculos y las actinales se disponen en filas regulares y están cubiertas por gránulos. Asimismo, existe una doble hilera de gránulos que separa transversalmente dichas filas.

Las placas adambulacrales portan cuatro o más espinas gruesas de poca longitud, mientras que las espinas subambulacrales son más delgadas que las anteriores. Poseen pequeños pedicelarios bivalvos. De estos, los que están sobre las placas adambulacrales se encuentran hundidos en depresiones alveolares mientras que los que se disponen entre las áreas papulares presentan gran tamaño y forma de almeja.

El color es marrón verdoso, con los tubérculos marrón oscuro con el centro rojo. La superficie actinal es naranja con los pies ambulacrales rojos.

Las dos únicas especies atlánticas se diferencian por las características del disco, la ornamentación de las placas abactinales, la forma de las espinas subambulacrales y por la ubicación de los pedicelarios actinales. La presencia de *O. reticulatus* en el Atlántico oriental es controvertida, ya que autores como Caso (1944), Hendler *et al.* (1992) o Guzmán y Guevara (2002) afirman su existencia en las islas de Cabo Verde. Por el contrario, Clark y Downey (1992) aseguran que cada especie tiene una distribución claramente definida, así para dichos autores, *O. reticulatus* habita solamente en la parte occidental tropical mientras que *O. clavatus* lo hace en la oriental. En este trabajo hemos seguido las conclusiones aportadas por Clark y Downey (1992) por considerar que es el trabajo taxonómico más exhaustivo de la clase Asteroidea en el Atlántico.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es30** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: arena y roca, profundidad: 10 m; **Es60** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Método de recolección: pescadores; **Es62** (C.V.98 Sal Rei, Boa Vista); **Es66** (C.V.98 Islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: rocas, profundidad: 8-12 m; **Es94** (C.V.85 Islote de Sal Rei, Boa Vista); **Es103** y **Es104** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista); **Es105**, **Es106** y **Es107** (C.V.85 Calhao, Sao Vicente); **Es117** (C.V.85 Islote Sal Rei, Boa Vista); **Es128** (C.V.85 Fiura, Sal); **Es134-Es136** (C.V.85 Sta. Maria, Sal).

- **Medidas:** **Es30:** R= 46 mm, r= 24 mm, R/r= 1.91, h=15 mm; **Es60:** R= 67 mm, r= 37 mm, R/r= 1.81, h= 21 mm; **Es62:** R= 39 mm, r= 23mm, R/r= 1.69, h= 12 mm; **Es66:** R= 57 mm, r= 29 mm, R/r= 1.96, h= 16 mm; **Es94:** R= 105 mm, r= 63 mm, las medidas de este ejemplar son aproximadas ya que está muy deteriorado y aplastado; **Es105:** R= 71 mm, r= 42 mm, R/r= 1,69; **Es106:** R= 85 mm, r= 42 mm, R/r= 2,02; **Es107:** R= 82 mm, r= 45 mm, R/r= 1,82; **Es117:** R= 64 mm, r= 31 mm, R/r= 2,06; **Es121:** R= 76 mm, r= 40 mm, R/r= 1,9; **Es122:** R= 74 mm, r= 35 mm, R/r= 2,11; **Es128:** R= 97 mm, r= 49 mm, R/r= 1,98; **Es134:** R= 33 mm, r= 15 mm, R/r= 2,2; **Es135:** R= 54 mm, r= 26 mm, R/r= 2,1.

En los ejemplares estudiados el disco se eleva notablemente. A su vez, el ano y madreporito son conspicuos y fácilmente observables a simple vista. La serie carinal también es evidente y está formada por placas engrosadas y cubiertas por gránulos, pero además, cada placa porta de una a tres espinas gruesas y de poca altura dependiendo del tamaño del ejemplar y localización. Así, las placas más proximales portan tres disminuyendo el número en las distales. Las placas superomarginales presentan gránulos y, en la mayoría, además, uno o dos tubérculos en función del tamaño del ejemplar. Las inferomarginales son de tamaño parecido, también poseen gránulos y una espina con forma de gránulo. Algunas placas actinales llevan también una espina. Las placas adambulacrales portan cuatro espinas largas, redondeadas, apretadas y de distinta longitud. Las placas orales están ligeramente hundidas y sus espinas tienen el extremo redondeado.

El color de los ejemplares conservados ha derivado a un marrón amarillento homogéneo, más oscuro en la zona aboral y más pálido en la oral, aunque los ejemplares vivos muestran un color marrón-anaranjado en las placas y pies ambulacrales y, rojo brillante en las espinas (tanto de la cara abactinal como de la actinal) y gránulos de las placas carinales, superomarginales, actinales y algunas abactinales.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Posee un rango batimétrico de distribución entre 3 y 20 metros.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Algunos de los ejemplares de *O. clavatus* estudiados se recolectaron sobre sustrato rocoso y fondos heterogéneos de roca y arena entre 8 y 12 m de profundidad. Se ha observado en todas las islas menos en Fogo, Brava, Santiago y San Nicolao.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental desde Dákar hasta Camerún, Santo Tomé y golfo de Guinea, incluyendo el archipiélago de Cabo Verde. La especie *O. reticulatus* se distribuye en el Atlántico occidental desde Carolina del Norte hasta Brasil (Scheibling 1980).

Orden SPINULOSIDA Perrier, 1893

Familia ECHINASTERIDAE Verrill, 1870

Género *Echinaster* Müller y Troschel, 1840

Subgénero *Echinaster* Müller y Troschel, 1840

Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus (Reztius, 1805)

Echinaster sepositus: Koehler 1921: 29-30, fig. 22.; Mortensen 1925: 178; Cherbonnier 1951: xv 3; 1956: 11; 1958: 17; Tortonese 1965: 181-184, fig. 88; Rodríguez y Ibáñez 1976: 457; Moreno-Batet y Bacallado 1979:125; Tortonse y Madsen 1979: 291-294; López Ibor *et al.* 1982: 10; Ocaña *et al.* 1982: 437; Bacallado *et al.* 1984: 150; Munar 1984; Clark y Downey 1992: 361-362, Pl. 86A-C; Zavodniz 1997: 374.

Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 48; Entrambasaguas 2003: 124-127.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Esta especie posee brazos con arcos interbranquiales angulares y relativamente largos, cilíndricos y ligeramente cónicos, aunque en el extremo son poco afilados. El esqueleto abactinal forma un retículo irregular, incluso en ejemplares pequeños. Las placas y los espacios del entramado son de tamaño parecido, aunque los segundos suelen ser un poco mayores.

El madreporito suele ser redondo y con marcados surcos que tienden a disponerse radialmente. Las pápulas se distribuyen entre las placas, conteniendo cada área de 3-5 poros y algunas glándulas. Las placas nodales presentan de 3 a 4 lóbulos y están unidas por placas intercaladas con forma de barra. La mayoría están armadas con una o más espinas cilíndricas de hasta 1,5 mm de longitud (normalmente entre 0,75-1,0 mm), poco afiladas en el extremo o pudiendo acabar en más de una punta. La superficie de dichas placas es lisa y no presentan cuerpos cristalinos (Tortonese y Downey 1977; Clark y Downey 1992).

Las dos series de placas marginales se encuentran alineadas en la parte inferior del brazo, aunque en la zona interr radial, las supermarginales se elevan casi hasta el ámbito. Son placas ligeramente mayores que las abactinales adyacentes y cada placa está armada generalmente por dos espinas un poco mayores que las de la zona abactinal. Existen algunas glándulas intermarginales, aunque en la mayoría de los casos, no hay pápulas presentes. Las placas intermarginales están restringidas a la zona interr radial, excepto en especímenes de gran tamaño. Las placas actinales suelen estar restringidas a la parte proximal del brazo, pero sólo en individuos que alcanzan un tamaño determinado. Algunas

de ellas están armadas con una pequeña espina, pero bajo el disco las espinas no están en todas las placas, sino de forma dispersa. Las placas adambulacrales generalmente portan tres (a veces dos) espinas, de distinto tamaño dispuestas en una línea transversal. La menor se encuentra inserta en el surco mientras que la mayor está situada en el margen del surco ambulacral y puede ser ahusada, espatulada o incluso furcada en el extremo. La tercera, si está presente, se encuentra muy cerca de la segunda.

El color de los individuos es rojo brillante con algunas zonas oscuras. A veces los individuos de esta especie tienden a presentar tonalidades anaranjadas o amarillas, siendo más pálidas en la zona actinal. Los pies ambulacrales son rosas con la ventosa terminal roja. Recientemente, se ha descrito la subespecie *Echinaster (Echinaster) sepositus madseni* Clark y Tortonese (1986), propia del Atlántico este tropical, a raíz del descubrimiento de ejemplares con ciertas anomalías al sur de Cabo Verde (Senegal). Esta subespecie se distribuye por Senegal, golfo de Guinea, sur y este de Ghana y posiblemente hasta Zaire. Con caracteres algo distintos a la subespecie *Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus*, como la existencia de pequeñas manchas de cuerpos cristalinos en algunas placas proximales y la posesión de brazos más afilados.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es27** (C.V.96 E18-E16 Bajo de Joao Valente) Sustrato: cascajo mixto, profundidad: 20 m; **Es35** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: arena y roca, profundidad: 10 m; **Es37**, **Es38** y **Es39** (C.V.96 Mindelo, Sao Vicente) Sustrato: cascajo, profundidad: 37 m; **Es40** y **Es42** (C.V.96 Islote de Branco) Sustrato: arena y roca, profundidad: 16 m; **Es61a**, **Es61b** y **Es61c** (C.V.98 Sao Antao) Profundidad: 12-13 m; **Es97** y **Es98** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Es99** (C.V.85 Fontona, Sal) Sustrato: roca; **Es137** y **Es138** (C.V.85 Islote de Sal Rei, Boa Vista).

- *Medidas:* **Es27:** R= 67 mm, r= 9 mm, R/r= 7.44 (mediciones inseguras por el elevado grado de retorcimiento del ejemplar); **Es35:** R= 77 mm, r= 12 mm, R/r= 6.41; **Es37:** R= 65 mm, R= 13 mm, R/r= 5; **Es38:** R= 63 mm, r= 11 mm, R/r= 5.72; **Es39:** R= 54 mm, r= 10 mm, R/r= 5.4; **Es40:** R= 90 mm, r= 12 mm, R/r= 7.5; **Es42:** R= 84 mm, r= 12 mm, R/r= 7; **Es61a:** R= 102 mm, r= 10 mm, R/r= 10.2; **Es61b:** R= 75 mm, r= 11 mm, R/r= 6.81; **Es61c:** R= 76 mm, r= 11 mm, R/r= 6.9; **Es97:** R= 88 mm, r= 11 mm, R/r= 8; **Es98:** R= 79 mm, r= 11 mm, R/r= 7,18; **Es137:** R= 100 mm, r= 12 mm, R/r= 8,3.

Los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis dada para *Echinaster (Echinaster) sepositus sepositus*. El madreporito es conspicuo y se eleva ostensiblemente sobre el resto de las placas de la zona abactinal. Las áreas papulares poseen entre 3-5 poros aunque algunas tienen 6-7 poros.

No hemos observado cuerpos cristalinos sobre las placas de los ejemplares examinados. Tortonese y Downey (1977) reconocen que la presencia-ausencia de dichos tubérculos no

está determinada en todas las especies, siendo quizás, un carácter dependiente de la distribución geográfica, ya que especies de *Echinaster* del Atlántico oeste sí los poseen, mientras que individuos recolectados en el Mediterráneo y Atlántico oriental, incluyendo localidades de Senegal, no los presentaban.

Las espinas adambulcrales tienen forma espatulada muy marcada. La gran mayoría poseen una o dos incisiones, dividiendo el extremo apical en dos o tres bultos pequeños. A medida que nos acercamos al borde distal del brazo, los extremos de las espinas no presentan incisiones. La tercera espina adambulcral es de tamaño mucho menor que la segunda, delgada y algo cónica. Las espinitas del surco, muy puntiagudas, no sobrepasan el margen del mismo.

Todos los ejemplares son de color rojo, con reflejos anaranjados, tanto en las áreas papulares como en el extremo de las numerosas espinas abactinales. El rojo se hace más brillante en la cara actinal en los ejemplares secos, los conservados en alcohol se han vuelto color crema.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: La alimentación es la propia del subgénero *Echinaster*, pero principalmente se alimenta ramoneando sobre esponjas (Jangoux y Lawrence 1982). Entre primavera y otoño es cuando desarrollan su actividad sexual. Cognetti y Delavault (1960) estudiaron el desarrollo de *Echinaster sepositus* en el Mediterráneo, y encontraron que más del 23% de las poblaciones italianas observadas eran hermafroditas.

Habita en gran diversidad de sustratos como barro, arena fangosa, sustrato algal, fondos detríticos, praderas de fanerógamas marinas e incluso sobre rocas o guijarros. Según Koehler (1921) vive asociada a praderas de fanerógamas marinas, a *Paracentrotus lividus* y a diversas holoturias litorales, otros como Ledoyer (1968) consideran que prefiere sustratos coralinos. Aunque no se le puede designar a un tipo de sustrato concreto, los distintos autores coinciden en su preferencia por los sustratos duros. Presenta un rango de distribución batimétrico amplio, entre 0 y 250 m.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares recolectados de esta especie en el presente estudio se encontraron en fondos de cascajo, rocosos y arenosos entre 10 y 37 m de profundidad. También en charcos intermareales. La presencia de esta especie en el archipiélago puede considerarse ubicua ya que se ha observado en 9 islas (Sao Antao, Sao Vicente, Sao Nicolao, Islote de Branco, Bajo de Joao Valente, Sal, Boa Vista, Maio y Santiago).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye en el Atlántico oriental desde Francia y norte

de Bretaña hasta el golfo de Guinea, incluyendo Madeira, las islas Canarias y de Cabo Verde. También habita en todo el Mediterráneo, siendo una de las estrellas más comunes.

Orden BRISINGIDA (Fisher, 1928)

Familia BRISINGIDAE Sars, 1875

Género *Brisinga* Asbjornsen, 1856

Brisinga endecacnemos Asbjornsen, 1856

Brisinga endecacnemos Mortensen 1927: 125-126; Clark y Downey 1992: 466; Entrambasaguas 2003: 141.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 125-127, fig. 73, Clark y Downey 1992: 466, fig. 70a.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Es una especie que vive a gran profundidad, entre los 183 y los 2220 m, mayoritariamente sobre sustrato rocoso.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde el sur de Noruega hasta el área del archipiélago Cabo Verde.

Género *Brisingella* Fisher, 1971

Brisingella coronata (Sars, 1871)

Brisingella coronata Mortensen 1927: 127; Clark y Downey 1992: 468-469, figs. 67b, 70b, Pl.108F

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992; Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 127; Clark y Downey 1992: 468-469, figs. 67b, 70b, Pl.108F.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en fondos fangosos y se alimenta de todo tipo de especies animales de pequeño tamaño, especialmente de foraminíferos. Se distribuye entre 100-2600 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico oriental, incluyendo los archipiélagos de Azores y Cabo Verde.

Familia FREYELLIDAE Downey, 1986

Género ***Colpaster*** Sladen, 1889

Colpaster edwardsi (Perrier, 1882)

Freyella edwardsi Mortensen 1927: 128, fig. 74.

Colpaster edwardsii Clark y Downey 1992: 478, fig. 72d.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 127; Clark y Downey 1992: 468-469, figs. 67b, 70b, Pl. 108F.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se distribuye entre 1700-2300 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde Bahía Biscay hasta el archipiélago de Cabo Verde, incluyendo las Islas Azores y Canarias.

Orden FORCIPULATIDA Perrier, 1893

Familia ASTERIIDAE (Gray, 1840)

Género ***Coscinasterias*** Verrill, 1870

Coscinasterias tenuispina (Lamarck, 1816)

Coscinasterias tenuispinus Mortensen 1927: 138.

Coscinasterias tenuispina Koehler 1921: 26, fig. 19; Mortensen 1927: 138; Cherbonnier 1956: 12; 1958: 19; Tortonese 1965: 186-188, fig. 90; Moreno-Batet y Bacallado 1979: 125; López Ibor *et al.* 1982: 11; Tortonese 1965: 186, 1982; López Ibor *et al.* 1982: 11; Tortonese 1982: 3-22; Marques 1983: 2; Bacallado *et al.* 1984: 150; Clark y Downey 1992: 427-428, fig. 63h, i, Pl. 101A, B; Pereira 1997: 335; Zavodnik 1997: 375; Jesus y Abreu 1998: 61; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 49; Entrambasaguas 2003: 133-136, Fig. 5.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Mortensen 1927; Tortonese 1965; López Ibor *et al.* 1982; Tortonese 1982; Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Presenta de 6 a 9 brazos, rara vez cinco y normalmente siete. Como rasgo distintivo, poseen pedicelarios cruzados con un largo diente al final del arco, excepto en los ejemplares procedentes de Brasil (Tortonese 1982). Por su parte, los pedicelarios rectos son bastante numerosos y grandes (los ejemplares de Brasil rara vez los poseen) con una o dos protuberancias terminales.

Es una especie típicamente fisípara. La variabilidad cromática de la especie es muy alta (Tortonese 1982: 13), y parece estar relacionada con la zona geográfica en que se encuentre (Clark y Downey 1992). En general, la coloración es rojo brillante con algunas sombras aunque, a veces, tiende más a naranja o amarillo, más pálidos en la zona oral. Los pies ambulacrales son de color rosa con la ventosa roja.

MATERIAL ESTUDIADO: **Es33** (C.V.97); **Es52a**, **Es52b**, **Es52c**, **Es52d**, **Es52e** y **Es52f** (C.V.98 Punta dos Ferreiros, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Es54** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: rocas y arena, profundidad: 10 m; **Es55** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Es73a**, **Es73b**, **Es73c** y **Es73d** (C.V.98 Punta de Praia, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: 5 m; **Es114** (C.V.85 Salamanca, Sao Vicente).

- *Medidas:* **Es33:** R= 45 mm, r= 5 mm, R/r= 9; **Es52a:** R=57 mm, r= 9 mm, R/r= 6.33; **Es52b:** R= 21 mm, r= 4 mm, R/r= 5.25; **Es52c:** R= 14 mm, r= 3 mm, R/r= 4.66; **Es52d:** R= 12 mm, r=2 mm, R/r= 6; **Es52e:** R= 20 mm, r= 3 mm, R/r= 6.66; **Es52f:** R= 15 mm, r=3 mm, R/r= 5; **Es54:** R= 125 mm, r= 13 mm, R/r= 9.61; **Es55:** R= 17 mm, r= 3 mm, R/r= 5.66; **Es73a:** R= 99 mm, r= 9 mm, R/r= 11; **Es73b:** R= 68 mm, r= 8 mm, R/r= 8.5; **Es73c:** R= 42 mm, r= 6 mm, R/r= 7; **Es73d:** R= 27 mm, r=4 mm, R/r= 6.75; **Es114:** R= 22 mm, r= 3 mm, R/r= 7,33.

Los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis. Casi todos poseen cuatro madreporitos, y es característica la existencia de siete brazos, excepto en **Es73a** que posee ocho. La mayor parte de las placas carinales portan una espina cónica que no se dispone de forma alterna y es ligeramente mayor a las superomarginales.

En los ejemplares grandes (**Es54**, **Es73a** y **Es73b**) se observa una fila de placas actinales, todas ellas portando una espina algo espatulada. En todas las placas, no sólo las situadas en la zona proximal, se observan dos espinas adambulacrales aunque muy delgadas. Por su parte, cerca de las placas orales existen grupos de pedicelarios lanceolados.

El color del ejemplar vivo es marrón café. Los especímenes conservados se han vuelto crema o blanquecinos, coincidiendo con lo descrito por Koehler (1921).

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Como ya se ha mencionado, poseen reproducción asexual fisípara, aunque también pueden reproducirse sexualmente. El plano de división puede

variar. Cuando los individuos son jóvenes poseen una morfología más o menos asimétrica, incluso comparando ejemplares de la misma talla, el número y grado de desarrollo de los brazos es diferente.

Suelen habitar en zonas rocosas, aunque se cree que a diferente profundidad según se trate de adultos o juveniles (Tortonese 1965). Es fácil encontrarla bajo piedras, grietas o recovecos y, aunque de forma menos frecuente, en praderas de *Posidonia oceanica* degradadas. En el Mediterráneo es fácil encontrar agrupaciones de individuos bajo piedras cerca de la orilla, donde los especímenes jóvenes habitan con otros equinodermos, como especies pertenecientes a los géneros *Asterina*, *Ophiothrix* y *Amphipholis*, pequeños moluscos, poliquetos y demás invertebrados.

En general, vive a poca profundidad, siendo una especie común en la zona medio e infralitoral, aunque Gray *et al.* (1968) encontraron individuos a 165 m al norte del Cabo Hatteras (Carolina del Norte).

Tortonese (1982) proporciona un estudio detallado sobre la variabilidad de esta especie tanto a nivel taxonómico, morfológico, biológico y de distribución geográfica.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados de *C. tenuispina* se encontraron principalmente sobre sustrato rocoso (piedras o bloques de distinto tamaño) con presencia de arena entre 5 y 20 m de profundidad. También bajo piedras en charcos intermareales. Esta especie está presente en casi todas las islas del archipiélago, excepto en las más nororientales, Sal y Boa Vista (tampoco se ha registrado en Fogo, pero posiblemente por estar inframuestreada).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: El hábito fisíparo de la especie parece estar relacionado con el amplio rango geográfico que abarca, en comparación con aquellas especies que no presentan dicho tipo de reproducción asexual. Algunos autores, como Clark (en Clark y Downey 1992) sugieren que este hecho junto con el transporte pasivo en embarcaciones ha sido determinante en su amplia distribución geográfica. En términos generales, puede considerarse como una especie anfiatlántica litoral, que presenta grandes variaciones geográficas (Tortonese 1982). De este modo en el Atlántico occidental se extiende desde Carolina del Norte, Bermudas hasta Brasil (Bahía/desde Salvador a Santos). Aunque, los ejemplares encontrados en Brasil tenían más apariencia de especímenes de *C. acutispina* por carecer de pedicelarios rectos bien desarrollados y los cruzados sólo presentaban vestigio del diente terminal (Clark y Downey 1992). En la parte oriental se extiende desde el Atlántico norte, golfo de Vizcaya y Francia hasta el Golfo de Guinea (donde es muy habitual) incluyendo la isla de Santa Helena, aunque no ha sido citada en la isla de Ascensión. Al

mimso tiempo, su presencia ha sido constatada en las islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde. También se distribuye en el Mediterráneo.

Género ***Marthasterias*** Jullien, 1878

Marthasterias glacialis (Linnaeus, 1758)

Marthasterias glacialis: Verrill 1914: 47, 100; Koehler 1921: 22-23, fig. 17; Mortensen 1927: 178; 1927: 143-145, fig. 82; Nobre 1931: 33-35, pl. 7, figs 1-4; Chapman 1955: 400; Cherbonnier 1951: 5; 1956: 12; Tortonese 1965: 188-191, fig. 91; Clark y Courtman-Stock 1976: 94-95; Rodríguez e Ibáñez 1976: 458; Moreno-Batet y Bacallado 1979: 125; López Ibor *et al.* 1982: 11; Ocaña *et al.* 1982: 437; Marques 1983: 2; Bacallado *et al.* 1984: 150; Munar 1984: 61; Clark y Downey 1992: 443-445, fig. 67d, Pl. 101C; Pereira 1997: 335; Zavodnic 1997: 375; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 49; Entrambasaguas 2003: 136-140, Fig. 6.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Mortensen 1927; Tortonese 1965; Clark y Downey 1992; Hansson 2001; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: *M. glacialis* es la única especie perteneciente al género *Marthasterias*. En términos generales, los ejemplares alcanzan gran tamaño ya que pueden llegar a superar los 400 mm de radio mayor (Clark y Courtman-Stock 1976). Normalmente cuentan con cinco brazos, aunque ocasionalmente pueden tener hasta ocho (especímenes del SW del Reino Unido) (Clark y Downey 1992). Dichos brazos son de tamaño parecido, más o menos pentagonales en sección y con tendencia a estrecharse hacia los extremos. Poseen un sólo madreporito.

Presentan un esqueleto abactinal marcado generalmente con tres (varía según el tamaño del ejemplar) series longitudinales de placas primarias. Las carinales están bien desarrolladas y portan una espina robusta, generalmente con el extremo poco afilado y con la base coronada por pedicelarios cruzados. Las placas dorsolaterales también están desarrolladas, aunque en menor grado y portan espinas más pequeñas que pueden ser numerosas y dispuestas irregularmente o pueden estar ausentes. Los ejemplares con un R >80 mm poseen placas adicionales y con más de dos series a ambos lados de la línea medioradial. La serie superomarginal es regular y bien definida. En ella, cada placa porta una sola espina que tiende a ser de mayor longitud que las de las placas carinales, dichas espinas también están rodeadas de pedicelarios en la base. Las placas inferomarginales son sólidas y presentan dos espinas dispuestas oblicuamente, la espina más externa presenta solamente una agrupación de pedicelarios en la parte superior. Por su parte, las placas actinales se disponen en una sola serie y carecen de espinas. Las placas adambulacrales son monacántidas, careciendo dichas espinas de pedicelarios asociados. Las valvas de los pedicelarios cruzados poseen un diente al final del arco terminal, mientras que los pedicelarios rectos son delgados, lanceolados y dispersos.

Presenta distintas formas o variedades en función de la coloración y la distribución geográfica y batimétrica (Clark y Downey 1992), así como también por la disposición del armamento abactinal (Clark y Courtman-Stock 1976). El color de los individuos suele ser verdoso, caqui o azul pálido, Mortensen (1927) añade la posibilidad de encontrar ejemplares rojos y naranjas. Los pedicelarios que coronan la base de las espinas son blancos. En el Mediterráneo predominan los ejemplares marrones sobre los verdosos (Clark y Downey 1992). Por norma general, se puede decir que la coloración varía en función de la forma de que se trate, así *Marthasterias glacialis* forma *rarisipina* (Muller) es lila o azulada con manchas y rara vez marrón, en cambio, *Marthasterias glacialis* forma *africana* (Perrier) es naranja con motas oscuras. Se cree que la profundidad a la que habite el individuo también es un factor condicionante de la coloración, tonalidades oscuras, marrón a verde oliva para ejemplares de superficie y las más claras como rosa, amarillo claro, marrón claro en los ejemplares de profundidad (Koehler 1969).

MATERIAL ESTUDIADO: **Es26** (C.V.96 Bahía de Mordeira, Sal) Sustrato: cascajo mixto, profundidad: 14 m; **Es31** (C.V.96 Bajo de Joao Valente) Sustrato: cascajo, profundidad: 20 m; **Es47a** y **Es47b** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras y rocas, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Es49** (C.V.98 Punta de Sol, Boa Vista) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-12 m; **Es51** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: rocas, profundidad: 12 m; **Es67** (C.V.98, Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Es71** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sedimento: piedras y rocas, profundidad: 8 m; **Es72** (C.V.98 Rabo de Junco, Sal) Sustrato: rocas, profundidad: 5-8 m; **Es109** (C.V.85 Parda, Sal); **Es116** (C.V.85 Tarrafal, Santiago); **Es125** y **Es126** (C.V.85 Fiura, Sal) Profundidad: 1 m (charco intermareal).

- *Medidas:* **Es26:** R= 101 mm, r= 12 mm, R/r= 8,41; **Es31:** R= 91 mm, r= 11 mm, R/r= 8,27 (medidas relativas por el alto grado de retorcimiento del ejemplar); **Es47a:** R= 72 mm, r= 7 mm, R/r= 10,28; **Es47b:** R= 59 mm, r= 8 mm, R/r= 7,37; **Es49:** R= 64 mm, r= 10,5 mm, R/r= 6,1; **Es67:** R= 51 mm, r= 8 mm, R/r= 6,37; **Es71:** R= 110 mm, r= 12 mm, R/r= 9,16; **Es72a:** R= 98 mm, r= 13 mm, R/r= 7,53; **Es72b:** R= 71 mm, r= 11 mm, R/r= 6,45; **Es109:** R= 74 mm, r= 10 mm, R/r= 7,4; **Es116:** R= 16 mm, r= 4 mm, R/r= 4. Los ejemplares **Es125** y **Es126** no se han medido pues están muy retorcidos.

Los ejemplares estudiados presentan un madreporito de contorno circular. Las placas abactinales están muy marcadas, tanto las carinales como las dos filas dorsolaterales. Ambos tipos de placas portan espinas cónicas, pero poco afiladas y de tamaño semejante, aunque en el disco suelen ser más pequeñas. Las espinas carinales no se disponen en zigzag, sino siguiendo la disposición más o menos recta que forman dichas placas. Nuestros ejemplares portan espinas cónicas sobre las placas carinales y superambulacrales, y alguna otra dispersa por el resto de placas dorsolaterales. Clark y Courtman-Stock (1976) afirman que esta disposición del armamento corresponde a *M. glacialis* forma *rarisipina*, aunque

también mencionan que esta forma posee la armadura carinal dispuesta en zigzag, especialmente en la parte distal. Nuestros ejemplares no presentan dicha disposición.

La fila de placas actinales es muy difícil de diferenciar, solamente al seccionar el brazo hemos podido comprobar su existencia. Los especímenes revisados portan dos espinas ambulacrales, bastante delgadas y de tamaño parecido.

En la cara actinal encontramos también abundantes pedicelarios lanceolados. En el ejemplar **Es49** no se encontraron pedicelarios, ni en la cara abactinal ni actinal. El color de todos los ejemplares conservados es crema (placas, espinas y pies ambulacrales), aunque en vivo la coloración es bastante variable (violeta, gris, caqui o marrón verdoso).

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se trata de una especie muy voraz, capaz de depredar sobre todo tipo de organismos marinos, vivos o muertos, como peces, crustáceos, otros equinodermos y especialmente sobre moluscos, separando ligeramente ambas valvas por la presión de sus pies ambulacrales e introduciendo su estomago evaginable.

Tiene bastante facilidad para desprenderse de los brazos cuando es dañada y es capaz de regenerarlos con bastante rapidez, aunque no se han encontrado individuos fisíparos. Aunque en Irlanda ha sido descrita con actividad exclusivamente nocturna (Ebling *et al.* 1966), en el Mediterráneo no es así, no siendo la luz el único factor que controla su patrón de actividad (Dance y Savy 1987).

Es una especie común, típica del infra y circalitoral, la profundidad máxima observada es de 180 m (Mortensen 1927; Tortonese 1965). Suele vivir sobre sustrato rocoso o pedregoso, aunque según Ledoyer (1968) no tiene un hábitat definido. También se la relaciona con fondos relativamente umbríos. A su vez, es una especie tolerable a aguas sucias o semicontaminadas, como la de los puertos.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares del presente estudio se encontraron principalmente en sustrato rocoso, pedregoso y cascajo entre 5 y 20 m de profundidad. También se observaron ejemplares en charcos intermareales. *M. glacialis* está presente en todas las islas del archipiélago excepto en las del norte (Sao Antao, Sao Vicente, Santa Luzia y Sao Nicolao).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie presenta una distribución muy amplia en el Atlántico oriental. Desde Escandinavia, norte y oeste de las islas Británicas hasta el sur de las islas de Cabo Verde, incluyendo las islas Azores, Madeira, Salvajes y Canarias. En el golfo de Guinea se ha encontrado solamente en zonas cercanas a la costa de la isla de

Annobon (Nataf y Cherbonnier 1975) pero, sin embargo, no ha sido encontrada en la zona continental entre el Cabo Verde (Senegal) y la costa oeste de Sudáfrica (sí a partir del norte de East London) (Clark y Courtman-Stock 1976). La forma *rarispina* suele habitar a más profundidad que la forma africana (infralitoral) y es más común en las islas atlánticas del NO de África. También es común en el mar Mediterráneo.

Familia PEDICELLASERIDAE Perrier, 1884

Género ***Hydrasterias*** Sladen, 1889

Hydrasterias sexradiata (Perrier, en Milne-Edwards, 1882)

Pedicellaster sexradiatus Mortensen 1927: 130

Hydrasterias sexradiata Clark y Downey 1992: 410, fig. 62c, d.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Clark y Downey 1992; Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 130.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Batimetricamente se ha citado entre 600 y 4260 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie ha sido citada desde Bahía Biscay hasta el archipiélago de Cabo Verde incluyendo las islas Azores.

2.4.2.2. Clase Ophiuroidea

Se han estudiado un total de 43 ejemplares pertenecientes a 3 especies: *Ophiothrix fragilis* forma *nuda*, *Amphiura* (*Amphiura*) *incana* y *Ophioderma longicaudum*. De ellos, 40 pertenecen a la especie *O. fragilis* forma *nuda*. Dicha especie se puede considerar ubicua en el Archipiélago ya que se ha observado en todas las islas muestreadas, por el contrario, las otras dos especies sólo se han registrado en una isla.

CLASE OPHIUROIDEA Norman, 1865

Orden OPHIURIDA Müller y Troschel, 1840

Familia OPHIOMYXIDAE Ljungman, 1866

15- 216; Clark y Courtman- Stock 1976: 133.

Género ***Ophiomyxa*** Müller y Troschel, 1840

Ophiomyxa pentagona (Lammarck, 1816)

Ophiomyxa pentagona Koehler 1921: 67-68, Fig. 44; Mortensen 1927: 168; Cherbonnier 1956: 13; Tortonese 1965: 217-218, fig. 101; Madsen 1970: 160, Fig. 1; Cherbonnier y Sibuet 1972: 1364; Marques 1980; Galán Novella y López Ibor 1982: 11; 1981: 303; López Ibor *et al.* 1982: 11; Munar 1984: 61; Zavodniz 1997: 375; Entrambasaguas 2003: 144.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Mortensen 1927; Tortonese 1965; Cherbonnier y Sibuet 1972; Marques 1980; López Ibor *et al.* 1982; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 67-68, Fig. 44; Mortensen 1927: 168; Tortonese 1965: 217-218, fig. 101; Madsen 1970: 160, Fig. 1.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 35 y los 235 m de profundidad, aunque Cherbonnier y Sibuet (1972) afirman que puede llegar hasta los 1095 m. En el Mediterráneo es común en la zona infralitoral. Se puede encontrar en todo tipo de sustratos: fangosos, arenosos, rocosos, etc.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se distribuye desde el golfo de Vizcaya hasta Liberia, incluyendo los archipiélagos de Azores y Cabo Verde. Aunque no ha sido citada en el archipiélago Canario, recientemente hemos recolectado individuos de esta especie (datos sin publicar). También se distribuye en el Mediterráneo.

Familia OPHIOTHRICHIDAE Ljungman, 1866

Género ***Ophiothrix*** Müller y Troschel, 1842

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Asterias fragilis Abildgaard 1789.

Ophiothrix fragilis Koehler 1921: 74-77, f. 48-49; 1924: 263; Mortensen 1925: 179, 1927: 174-176, fig. 98, 1936: 261; Chapman 1955: 400; Cherbonnier 1951: 5; 1956: 14; 1962: 16, Pl. VI, fig. B-D; PL. VII, fig. E; Tortonese 1965: 242-248, figs. 113-114; Madsen 1970: 213, fig. 36c; Clark 1974: 467-469; Clark y Courtman-Stock 1976: 144-145; Rodríguez y Ibáñez 1976: 458; Anadón 1977:167; Marques 1980: 103; 1983: 3; Galán-Novella y López Ibor 1981: 305; López Ibor *et al.* 1982: 12; Ocaña *et al.* 1982: 437; Bacallado *et al.* 1984: 150; Alva y Vadon 1989: 834; Pereira 1997: 332 ; Entrambasaguas 2003: 149-152.

Ophiothrix fragilis var. *equinata* Koehler 1921: 75, fig. 48a-f; Mortensen 1927: 174; Cherbonnier 1962: 17; Tortonese 1965: 246; Clark 1974: 467; Holme 1984 (como *O. versicolor*).

Ophiothrix fragilis var. *lusitanica* Koehler 1921: 76, fig. 49d; Mortensen 1925: 179; 1927: 174- 175; Cherbonnier 1962: 17; Tortonese 1965: 246; Clark 1974: 467.

Ophiothrix fragilis var. *pentaphyllum* Koehler 1921:76, fig. 49b; Mortensen 1927: 174; Tortonese 1965: 246; Holme 1984 (como *O. rosulea*).

Ophiothrix fragilis var. *abildgaardi* Koehler 1921:76, fig. 49a; Mortensen 1927: 174; Tortonese 1965: 246.

Ophiothrix fragilis forma *pentaphylla* Clark, 1974: 46; Clark y Courtman-Stock 1976: 144.

Ophiothrix fragilis forma *triglochis* Alva y Vadon 1989: 830; Mortensen 1927: 174; Clark y Courtman-Stock 1976: 144.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Marques 1980; Entrambasaguas 2003: 149.

DIAGNOSIS: Aunque no se han encontrado ejemplares de esta especie en el presente trabajo, se presenta su diagnosis ya que los ejemplares que se describirán a continuación constituyen una infrasubespecie de *O. fragilis*. El disco puede llegar a alcanzar 20 mm de diámetro, mientras que los brazos suelen multiplicar por cinco dicha medida. El disco es redondeado o subpentagonal, cubierto por espinas que pueden ser pequeñas o largas y delgadas. La zona oral del disco posee espinas pequeñas, mientras que la parte proximal está desnuda. Los escudos orales son subtriangulares y más anchos que largos. Las placas dorsales de los brazos están desnudas y tienen forma romboidal o de abanico, con una quilla longitudinal más o menos conspicua y la parte más distal ligeramente elevada. Las placas ventrales son rectangulares con una pequeña depresión proximal. El borde externo es ligeramente cóncavo y poseen una sola escama tentacular de pequeño tamaño. Las placas de los brazos suelen presentar siete espinas, aumentando su longitud, de forma gradual, desde la primera dorsal hasta la quinta o sexta, para comenzar a decrecer a partir de las mismas.

El color varía enormemente desde el marrón al violeta oscuro, pasando por el verde, azul, anaranjado, rosa o blanco. La coloración puede presentarse de forma más o menos uniforme, jaspeada o con franjas y anillos. Por otro lado, los brazos a menudo presentan un patrón de coloración bandeado con las mismas tonalidades que el disco. Según Tortonese (1965), la coloración depende de la profundidad, de las especies de algas presentes y del estadio reproductor en el que se encuentren los individuos. Las coloraciones más vivas las relaciona con estadios reproductores más avanzados.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: *O. fragilis* se alimenta de una gran variedad de organismos (gusanos, crustáceos, pequeños mejillones, otros equinodermos, acidias, foraminíferos, etc.) e incluso de fragmentos de plantas. Aún así, principalmente actúa como suspensívoro, exponiendo los brazos y pies ambulacrales a las corrientes marinas (Warner 1979; Allen 1998). Adicionalmente, puede ser depredador envolviendo a las presas con los brazos, carroñero o incluso alimentarse de las partículas existentes en el sustrato. Estrellas como *Luidia ciliaris* o *L. sarsi* son predadores potenciales de *O. fragilis*. Algunos autores (Warner 1979; Holme 1982, 1984) sugieren que el hábito agregativo y de semienterramiento en el sustrato formando capas de distinta profundidad ("camas") típico de esta especie, le proporciona cierta protección contra la depredación.

O. fragilis puede presentar fase larvaria o desarrollarse de forma directa (Mortensen 1977).

Al igual que casi todas las ofiuras, posee un marcado fototropismo negativo, encontrándose activa de noche y más o menos oculta de día. Principalmente se encuentra en sustratos duros, en grietas, bajo piedras, en conchas vacías y entre serpúlidos, aunque también puede encontrarse en fondos detríticos, fangosos o en praderas de *Posidonia oceanica*. Es una especie muy común propia del infra y circalitoral. En la costa oeste africana suele habitar a más de 20 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por todo el Mediterráneo y Atlántico oriental hasta Sudáfrica. Se ha citado en los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde.

***Ophiothrix fragilis* forma *nuda* Madsen, 1970**

Ophiothrix fragilis forma *nuda*: Madsen 1970: 214, fig. 36d; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 50; Entrambasaguas 2003: 153- 157, Fig.7 .

Ophiothrix lusitanica Barrois 1888: 115.

Ophiothrix quinquemaculata Tortonese 1977: 346.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

O. fragilis ofrece un complejo problema taxonómico, ya que es una especie que presenta una gran plasticidad en sus caracteres y un elevado grado de polimorfismo. Especialmente en la posesión o no de espinas en el disco, la forma de los escudos radiales, el número y la forma de las espinas de los brazos, así como en la longitud relativa de éstos y la coloración. Esto llevó a los taxónomos a describir un gran número de ejemplares, formas y/o variedades. Según Koehler (1921), la distinción de variedades hace más fácil la descripción, siendo aún así, difícil de precisar una línea concreta de demarcación entre las posibles variedades que presenta la especie, ya que se pueden encontrar especímenes intermedios respecto todos o algunos de estos caracteres. En Koehler (1921) se describen detalladamente las cuatro variedades atribuidas a esta especie: var. *echinata* Delle Chiaje, var. *pentaphyllum* (Ljungman), var. *lusitanica* Ljungman y var. *abildgaardi* Koehler. Véase también Tortonese 1965; Madsen 1970; Mortensen 1977; Clark 1974; Clark y Courtman-Stock 1976 y Alba y Vadon 1989. De ellos, sólo Madsen (1970: 214) presenta la descripción de un ejemplar recolectado en las islas de Cabo Verde (concretamente en la isla de San Vicente) bajo la denominación de *O. fragilis* forma *nuda*. Dicho espécimen carecía de espinas o espinitas en el disco y posee las áreas interradales ventrales exentas de placas. El resto de caracteres, como el esqueleto oral, la forma de las placas dorsales y ventrales de los brazos eran típicos de *O. fragilis*.

Los ejemplares estudiados en este trabajo se adecuan a la diagnosis expuesta por Madsen (1970) para *O. fragilis* forma *nuda*. De acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica y dado que la descripción de dicha forma *nuda* fue realizada por Madsen en 1970, los ejemplares han sido considerados como una infrasubespecie de *Ophiothrix fragilis*.

MATERIAL ESTUDIADO: **Of1, Of2 y Of3** (C.V.96 Mindelo, Sao Vicente) Método de recolección: draga, Sustrato: cascajo, profundidad: 37 m; **Of4 y Of6** (C.V.97 Bajo de Joao Valente); **Of9 y Of16** (C.V.97 Brava) Profundidad: charco intermareal; **Of10** (C.V.96 Punta Preta, Sao Antao) Sustrato: roca, profundidad: 50 m; **Of11** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Método de captura: draga, sustrato: cascajo; **Of12, Of13, Of14 y Of15** (C.V.96 San Pedro, Sao Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 45-50 m; **Of17** (C.V.98 Santa María, Sal) Sustrato: rocas (bajo piedras); **Of18** (C.V.98) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-12 m; **Of19** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Of20** (C.V.98 Punta de Ferreiros,

Brava) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 15 m; **Of21** (C.V.98 Porto Velho, Sao Nicolao); **Of22** (C.V.98 Sta. María, Sal) Sustrato: bajo piedras; **Of5**, **Of23** y **Of24**(C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 10 m; **Of25** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-15 m; **Of26** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-15 m; **Of27** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 10 m; **Of28** (C.V.98 Praia, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 11 m; **Of29** (C.V.98 islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 12 m; **Of30** (C.V.98 islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 12 m; **Of31** (C.V.98 islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 12 m; **Of32** (C.V.98 Praia, Santiago) Sedimento: bajo piedras; **Of33** (C.V.98 Faja de Agua, Brava) Sustrato: rocas, profundidad: 12 m; **Of34** (C.V.98 pta. de Mosteiros, Fogo) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Of35** (C.V.98 Praia, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 11 m; **Of36** (C.V.85 Sta. María, Sal); **Of37** (C.V.85 Calhao, Sao Vicente); **Of38** (C.V.85 Puerto Sal Rei, Boa Vista); **Of39** (C.V.85 Islote de Passaros, Sao Vicente); **Of40** (C.V.85 Macarios, Sao Vicente); **Of41** y **Of42** (C.V.85 Santa Luzia).

De los 40 ejemplares estudiados, el diámetro de disco mayor es aproximadamente de 15 mm (**Of40**), siendo el menor alrededor de 4 mm en los ejemplares **Of15**, **Of27** y **Of34**. Los escudos radiales son triangulares y separados, en la mayoría de los casos, por 4-5 escamas más alargadas y dispuestas más o menos en fila. En su parte más distal están ligeramente elevados, con apariencia de nudo y en algunos individuos dicho nudo carece de pigmentación. Los escudos orales son marcadamente romboidales, mientras que el resto de los caracteres bucales se ajustan a los dados para la especie.

Las placas dorsales de los brazos tienen forma romboidal o de abanico. Las ventrales pueden ser cuadrangulares o rectangulares, siendo de difícil precisión el límite entre ambas morfologías. La mayor parte de los ejemplares poseen 7 espinas en los brazos, aunque pueden variar desde 6-10, según el tamaño del mismo y la cercanía al disco. Así, conforme nos alejamos de éste, el número disminuye. Todas las espinas están marcadamente dentadas. Algunos ejemplares poseen la primera espina ventral de la zona distal del brazo con forma de gancho.

Los colores predominantes son el morado y rosa, manifestándose en todas sus gamas. El disco y las placas de la zona ventral suelen ser de color claro e, incluso, blanco. Dicha coloración del disco puede ser homogénea o presentar pequeñas manchas irregulares de color marrón oscuro. Los brazos pueden presentar bandas moradas, rosas o grises de color más intenso que el disco.

De todos los ejemplares estudiados, tres presentan algún carácter distinto. **Of1** y **Of5** (dd= 4,1 y 4,5 mm, respectivamente), poseen pequeños tocones de dos y tres puntas (éstas pueden ser de igual o distinta longitud), de número muy reducido y en el borde del disco,

sin incluir los escudos radiales. El resto de caracteres son idénticos a los descritos para *O. fragilis* forma *nuda*. Ninguna de las infrasubespecie de *Ophiotrrix fragilis* se ajustan a dichos ejemplares. La forma *pentaphylla* (Ljungman) posee los escudos radiales desnudos (a diferencia de la forma *echinata* Delle Chiajei), pero además de tocones, presenta espinitas sobre las escamas del disco. Por otro lado, la variedad *lusitania* Ljungman, posee tocones de cuatro y cinco puntas. *O. fragilis* forma *triglochis* sólo posee tocones bi, tri y/o multífidos (el número de puntas varía según autores), pero estos también se distribuyen sobre los escudos radiales aunque en menor densidad, además, esta forma está restringida a las costas de Sudáfrica y al océano Índico. Por su parte, el ejemplar **Of24** (dd= 4,2 mm) podría ser *O. fragilis* forma *triglochis*, pero los aproximadamente 10 tocones que presentan tienen más de 4 puntas y no sólo se distribuyen por la periferia del disco sino también por la zona central. Al igual que los ejemplares anteriores, no posee espinas en el disco y los tocones no ocupan los escudos radiales.

La coloración de los ejemplares anteriormente mencionados se ha perdido por la conservación, tan sólo en **Of5** encontramos manchas oscuras en el disco y un bandeo morado y gris ligeramente distinguible en los brazos. El ejemplar **Of1** presenta un disco completamente decolorado y el bandeo es casi imperceptible.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: No existe información concreta sobre la infrasubespecie *Ophiotrrix fragilis* forma *nuda*.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados fueron recolectados en charcos intermareales (0-1 m) y desde los 5 hasta los 50 m de profundidad principalmente bajo piedras, cascajo o en grietas. Esta subespecie puede considerarse ubícua en el archipiélago ya que ha sido encontrada en todas las islas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Hasta ahora esta infrasubespecie sólo se ha encontrado y descrito en las islas de Cabo Verde. La expedición “Atlantide” la recolectó en San Vicente.

Ophiotrrix lutkeni Thomson, 1873

Ophiotrrix lutkeni Koehler 1921: 71-72; Mortensen 1927: 176; Galán Novella y López Ibor 1981: 305; Marques 1987: 126; Pereira 1997: 332; Høisaeter 1989: 94; Entrambasaguas 2003: 157.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 71-72, Fig. 46; Mortensen 1927: 176, fig. 99; Høisaeter 1989: 94.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Presenta un rango de distribución batimétrico amplio, entre los 50 y los 500 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Ha sido citada en localidades puntuales desde las islas Británicas hasta el archipiélago de Cabo Verde, incluyendo Azores y Canarias.

Familia OPHIACTIDAE Matsumoto, 1915

Género *Ophiactis* Lütken, 1856

Ophiactis savignyi (Müller y Troschel, 1842)

Ophiactis savignyi Mortensen 1936: 264; Caso 1951: 287-292; Tortonese 1965: 237, 239; Zoppi de Roa 1967: 288; Madsen 1970: 207-208; Clark, A.M. 1976; Clark y Courtman-Stock 1976: 164; Tortonese 1977: 346; Pawson 1978: 11; Price 1981: 7; Bacallado *et al.* 1984; Gallo 1988: 385; Alva y Vadon 1989: 839; Abreu Pérez 1990; Hendler *et al.* 1995: 148-151; Jesus y Abreu 1998: 62; Falcao y Ramos 2000: 545, 547, 549, 551; Fujita y Liao 2001: 97; Entrambasaguas 2003: 169.

Ophiactis savignyi: Abreu Pérez 1983: 5-6.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1936: 264; Caso 1951: 287-292, figs 37, 38, 39; Zoppi de Roa 1967: 288; Madsen 1970: 207-208, fig. 33; Abreu Pérez 1983: 5-6; Gallo 1988: 385; Alva y Vadon 1989: 839; Clark y Courtman-Stock 1976: 164; Tortonese 1977: 346; Pawson 1978: 11; Price 1981: 7; Abreu Pérez 1983: 5-6; Gallo 1988: 385; Hendler *et al.* 1995:148-151.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los censos realizados para este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Generalmente se encuentra a poca profundidad (típica del infralitoral), aunque se ha registrado hasta los 75 m (en Madeira se ha registrado entre 20 y 75 m). Es una especie detritívora, aunque también se alimenta suspensívoramente. Suele habitar en lugares resguardados, como grietas u oquedades presentes en esponjas, fragmentos de coral o algas coralígenas. También vive en zonas de manglares, en praderas de fanerógamas marinas y en áreas fangosas. Forma parte de las comunidades de *fouling* sobre diversos organismos marinos y barcos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se la considera una especie de distribución circuntropical citada en los océanos Indopacífico, Pacífico oriental y Atlántico. En el Atlántico oriental se ha registrado en zonas muy concretas, como los archipiélagos de Madeira, Canarias y Cabo Verde, islas de Ascensión, Santa Helena y Annobon. También se ha registrado en la costa

índica de Sudáfrica. Se distribuye en la parte oriental del Mediterráneo, aunque Tortonese (1965) afirma su inexistencia en las costas italianas.

Ophiactis lymani Ljungman, 1871

Ophiactis lymani Mortensen 1927: 199, 200; Cherbonnier 1962: 14; Madsen 1970: 208-210, fig. 34; Clark y Courtman-Stock, 1976: 164; Pawson 1978: 11; Marques 1980: 101-102; Galán Novella y López Ibor 1981: 301; Alva y Vadon 1989: 838-839; Jesus y Abreu 1998: 62; Entrambasaguas 2003: 170.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Madsen 1970; Pawson 1978; Marques 1980; Jesus y Abreu 1998; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Cherbonnier 1962: 14; Clark y Courtman-Stock, 1976:164; Pawson 1978: 11; Alva y Vadon 1989: 838-839, figs 5a, b.

MATERIAL ESTUDIADO: En el presente estudio no se han encontrado individuos de esta especie.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Es una especie típica del infralitoral hasta los 110 m de profundidad. Puede encontrarse en praderas de fanerógamas marinas o escondida en sustratos duros.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se encuentra en ambos lados del Atlántico. En la zona oriental se extiende desde el golfo de Cádiz hasta Angola, incluyendo las islas de Madeira y Cabo Verde. También ha sido citada en Santa Helena. En la parte oriental se ha registrado en las islas Vírgenes, Bahamas y Brasil.

Ophiactis virens (Sars, 1857)

Ophiactis virens Koehler 1921: 84-85; Mortensen 1927: 199, 200; Tortonese 1965: 238-239; Madsen 1970: 210; Marques 1980: 102; 1983: 3, 1987: 126; Galán Novella y López-Ibor 1981: 305; Bacallado *et al.* 1984; Pereira 1997: 332; Jesus y Abreu 1998: 62; Entrambasaguas 2003: 171.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Tortonese 1965; Marques 1980; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 84-85, Fig. 56a, b; Mortensen 1927: 200; Tortonese, 1965: 238-239, Fig. 110; Madsen 1970: 210; Marques, 1980: 102; 1983: 3.

MATERIAL ESTUDIADO: No ha sido encontrada en este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 0 y los 90 m de profundidad. Especie fisipara (Koehler 1921; Tortonese 1965).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie se distribuye por todo el Mar Mediterráneo. En el Atlántico oriental se ha encontrado en zonas puntuales de la costa occidental de África y en los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde. La cita más septentrional de la especie es el golfo de Gascoña (Marques 1980).

Género ***Hystampica*** A.M. Clark, 1970

Hystampica duplicata (Lyman, 1875)

Hystampica duplicata Hansson 2001.

Hystampica duplicata Madsen 1970: 156.

Amphiactis duplicata Mortensen 1927: 198.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Hansson 2001.

DIAGNOSIS: No se ha encontrado información relativa a la diagnosis de esta especie.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 628 y 2178 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se ha citado en Bahía Biscay, Azores e islas de Cabo Verde. También se ha encontrado en las Antillas e Indopacífico.

Familia AMPHIURIDAE Ljungman, 1867

Género ***Amphipholis*** Ljungman, 1867

Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1829)

Amphipholis squamata Koehler 1921: 82; Mortensen 1927: 221; 1936: 292-293; Nobre 1938: 86, Tav. 41; Cherbonnier 1951: 6, 1958: 30; Chapman 1955: 400; Tortonese 1965: 231-234, Fig. 107; Zoppi de Roa 1967: 286; Madsen 1970: 202-203, Fig. 30; Marques 1980: 100; López-Ibor *et al.* 1982: 12; Bacallado *et al.* 1984; Pina 1985: 121-122; Pereira 1997: 332; Zavodniz 1997: 375; Jesus y Abreu 1998: 62; Dupont y Mallefet 1999; Falcao y Ramos 2000: 545, 547, 551.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 82; Mortensen 1927: 221; 1936: 292-293; Nobre 1938: 86, Tav. 41.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie de gran plasticidad ambiental presente en una gran variedad de hábitats (sustrato blando, *Posidonia oceanica*, etc.). Soporta amplios rangos de salinidad, de hecho, *A. squamata* se ha encontrado en la laguna costera del Mar Menor (Murcia, España) con salinidades entre 42 y 45‰ (Pina 1985).

Especie hermafrodita que cuida su prole. Existen numerosos trabajos sobre la variedad morfológica y cromática de esta especie, así como sobre su capacidad de bioluminiscencia (entre otros, Deheyn *et al.* 2000; Dupont y Mallefet 2000).

Batimetricamente se distribuye desde el infralitoral hasta 740 m, aunque se ha encontrado a 1300 m (Dupont y Mallefet 1999).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie cosmopolita (no habita en las regiones polares) presente en el todo el Atlántico oriental (desde Islandia hasta el norte de Sudáfrica) incluyendo los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde. También se ha citado en Brasil y en el Mediterráneo.

Género ***Amphiura*** Forbes, 1842

Amphiura incana Lyman, 1879

Amphiura incana Mortensen 1936: 286-287; Madsen 1970: 173-177, Figs. 8-10; Lyman 1982: 128, pl. 33, figs. 5-7; Clark y Courtman-Stock 1976: 156; Guille *et al.* 1983; Jesus y Abreu 1998: 62, 64.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1936; Madsen 1970; Guille *et al.* 1983; Entrambasaguas 2003: 159.

DIAGNOSIS: Disco cubierto en ambas partes por escamas conspicuas. La morfología de los escudos orales es muy variable: desde rómbicos hasta casi circulares y generalmente hundidos en la parte central. Presentan una longitud más o menos similar a la anchura. Los escudos adorales están separados, solamente en contacto en la zona interradianal. Poseen una sola papila oral distal, pequeña y muy ancha excepto en los especímenes pequeños. Las placas dorsales de los brazos son ovales, mientras que las ventrales son pentagonales, con el extremo distal algo cóncavo. Los brazos poseen desde cinco hasta ocho espinas cortas (de menor longitud que el segmento), gruesas, desafiladas y algo aplanadas. Las dos escamas tentaculares que tienen son de pequeño tamaño y se disponen formando un ángulo obtuso.

En general, los individuos de esta especie son de pequeño tamaño, de color grisáceo en el disco y con los brazos rosas, naranjas o rojos.

En Guille *et al.* (1983) se realiza un estudio comparativo sobre la morfología, biología, ecología y distribución de esta especie.

MATERIAL ESTUDIADO: Of7 y Of8 (C.V.96 E53, posiblemente recolectadas en Santiago, localidad desconocida). Las medidas del diámetro del disco en ambos ejemplares son: **Of7**: dd= 4 mm y en **Of8**: dd= 4,5 mm.

La morfología del disco es pentagonal con escamas conspicuas. Las del borde dorsal y ventral se disponen de forma más apretada. Dorsalmente el disco cubre la parte más proximal de los brazos. Los escudos radiales son alargados (de 3-4 veces más largos que anchos) y están parcialmente ocultos por las escamas y separados por una fila de escamas de mayor tamaño y de morfología más alargada. En ambos ejemplares, debido a su pequeño tamaño, ha sido difícil observar la papila oral, el escudo oral tiene forma ovalada.

Ambos especímenes poseen cinco espinas por segmento en los brazos, éstas son erectas, aplanadas, espiniformes y con la punta roma. La primera ventral es de menor tamaño, más delgada y ligeramente cónica. Las placas dorsales son ovaladas, aunque algunas (mayoritariamente las cercanas al disco) pueden ser más redondeadas (Lyman 1879). Las ventrales están bien definidas y son pentagonales, con el extremo distal ligeramente cóncavo e imbricado.

El color de los ejemplares es blanco, tanto en la cara dorsal como en la ventral y no se observa el color grisáceo del disco ni el color rosa, naranja o rojo de los brazos descrito en la diagnosis. Posiblemente, la pérdida de color se debe a la conservación en alcohol.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Presenta alimentación sedimentívora tanto en la capa superficial como enterradas en el sustrato. El alimento consiste principalmente en detritus, pero también son capaces de capturar pequeños organismos, como gusanos, moluscos e, incluso, equinodermos. Se cree que posee cierta capacidad de selección tanto para el detritus como para los organismos vivos.

Conviven en un número muy elevado de individuos, generalmente en fondos de fango enterradas bajo unos centímetros de sedimento, excepto, los extremos distales de los brazos. Según Clark y Courtman-Stock (1976) también pueden habitar en rocas o arena. Batimétricamente se distribuye entre los 10 y 110 m de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: No existe información sobre el hábitat y rango batimétrico donde se recolectó a esta especie. *A. incana* sólo se ha registrado en la isla de Santiago.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Ha sido registrada en localidades distribuidas a lo largo de todo el Atlántico oriental, desde el sur de Irlanda hasta los alrededores del cabo de Buena Esperanza (Sudáfrica) donde es una especie común. También en el Canal de la Mancha, sur de Portugal, Marruecos, Madeira, islas de Cabo Verde y en zonas concretas del golfo de Guinea, como la isla de Annobon. Se ha localizado en las costas del mediterráneo occidental aunque su presencia es poco común (Madsen 1970; Tortonese 1977).

Amphiura (Amphiura) filiformis (Müller, 1776)

Amphiura filiformis Koehler 1921: 81; Mortensen 1925: 181, 1927: 214; Tortonese 1965: 229-230; Madsen 1970: 179-181; Galán Novella y López Ibor 1981: 301; Jesus y Domingos 1998: 62.

Amphiura (Icalia) filiformis Zavodniz 1997: 375.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 81, Fig. 52; Mortensen 1925: 181, 1927: 214, Fig. 120, 3-5; Tortonese 1965: 229- 230, Figs. 99A, 106; Madsen 1970: 179-181.

MATERIAL ESTUDIADO: No ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Vive enterrada superficialmente en arenas fangosas, aunque en el Mediterráneo se ha encontrado en arena con restos de foraminíferos y en sustrato de grava y cantos. Batimetricamente se distribuye entre 5-1200 m, aunque normalmente se encuentra a profundidades mayores de 15 m. En las costas occidentales africanas no se ha encontrado por encima de los 40 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por todo el mar Mediterráneo. Presente en la parte oriental del Atlántico, desde Islandia hasta Angola incluyendo las islas de Madeira y Cabo Verde.

Amphiura (Amphiura) grandisquama Lyman, 1869

Amphiura grandisquama Mortensen 1927: 209-211, 1936: 269; Madsen 1970: 177-178, Fig. 12; Abreu Pérez 1990: 5; Fujita *et al.* 1997: 261; Jesus y Abreu 1998: 62.

Amphiura grandisquama guineensis Mortensen 1936: 269.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 209-211; Madsen 1970: 177-178.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en zonas batiales entre los 200 y 1635 m de profundidad. En determinadas zonas se ha registrado a profundidades menores, como en el golfo de Guinea (alrededor de 20 m) o en Japón (a partir de 110 m).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha registrado en los océanos Índico, Pacífico y en la parte oriental del Atlántico, hasta el golfo de Guinea incluyendo los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde, y la isla de Santa Helena.

Amphiura (Amphiura) chiajei Forbes, 1843

Amphiura chiajei Koehler 1921: 78; Mortensen 1927: 212-213; 1936: 287; Cherbonnier 1956: 13; Madsen 1970: 167-168; Bacallado *et al.* 1984; Jesus y Abreu 1998: 62.

Amphiura (Amphiura) chiajei Zavodniz 1997: 375.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970: 168.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 212-213, Figs. 117, 120, 1, 2; 1936: 287; Madsen 1970: 167-168, Figs. 4, 5a.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido estudiada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Vive parcialmente enterrada en fango y arenas fangosas, aunque en el Mediterráneo se ha citado sobre arena tanto fina como gruesa y en praderas de *Posidonia oceanica*. Batimétricamente se distribuye entre 10-1200m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en las costas europeas del Atlántico oriental desde Noruega hasta las costas africanas, incluyendo las islas Azores, Canarias y Cabo Verde. También en el Mediterráneo.

Amphiura otteri Ljungman, 1872

Amphiura otteri Mortensen 1927: 209, 210.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 210.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se ha citado entre 210 y 3200 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie de distribución Atlántica. En la parte oriental se ha citado en Bahía Biscay y Portugal, así como en las islas Azores y de Cabo Verde. En la parte occidental se ha encontrado en las Antillas y en Cabo Cod.

Dougaloplus libera (Koehler)

Dougaloplus libera A.M. Clark 1970: 33; Madsen 1970: 206; Entrambasaguas 2003: 163.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: A.M. Clark, 1970: 33; Madsen 1970: 206.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: No se ha encontrado información relativa a la biología y ecología de esta especie.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie sólo se ha encontrado en la isla de San Vicente del archipiélago de Cabo Verde.

Género ***Ophiostigma*** Lütken, 1856

Ophiostigma abnorme (Lyman, 1878)

Ophiostigma abnorme Mortensen 1936: 293-294; Madsen 1970: 200-202; Pawson 1978: 11; Entrambasaguas 2003: 164.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1936: 293-294; Madsen 1970: 200-201, fig. 29; Pawson 1978: 11.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie del infra y circalitoral, entre 16 y 80 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie anfiatlántica. En la parte oriental se ha citado desde Cabo Verde hasta el golfo de Guinea (isla de Sao Thomé) y en la isla de Ascensión. En la zona occidental en el golfo de México.

Orden Laemophiurina

Familia OPHIACANTHIDAE Perrier, 1891

Género ***Ophiacanta*** Müller y Troschel, 1842

Ophiacanta bidentata (Retzius, 1805)

Ophiacantha bidentata Mortensen 1927: 196.

Ophiacanta bidentata Madsen 1970: 156; Marques 1983: 126; Jesus y Abreu 1998: 62; Entrambasaguas 2003: 145.

Ophiacanta biidentata Abreu Pérez 1990: 8;

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 196, Fig. 105, 1, 2; Madsen 1946: 8.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Presenta un rango batimétrico sumamente amplio que oscila entre los 10 y los 4500 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en aguas británicas e irlandesas, presenta distribución circumpolar, también en los archipiélagos de Azores, Madeira y Cabo Verde y en las costas orientales de América hasta 33° N. También está presente en el océano Pacífico.

Ophiacanta valenciennesi Lyman, 1878

Ophiacanta valenciennesi Mortensen 1927: 189; Madsen 1970: 156; Marques 1980: 101; Galán Novella y López-Ibor 1981: 305; Entrambasaguas 2003: 146.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Madsen 1970; Marques 1980; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 189.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango batimétrico oscila en los archipiélagos del Atlántico entre los 640 y los 1440 m, mientras que en el Pacífico es mayor, entre 200 y 1900 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie cosmopolita. En el Atlántico oriental se ha observado en las costas occidentales africanas, Azores e islas de Cabo Verde. También se ha registrado en Malasia (Pacífico).

Género ***Ophiopsila*** Forbes, 1843

Ophiopsila guineensis Koehler, 1914

Ophiopsila guineensis Mortensen 1925: 185; Mortensen 1936: 260; Madsen 1970: 223-225, fig. 41; Tortonese 1977: 346; Marques 1987: 126, 127; Jesus y Abreu 1998: 62; Entrambasaguas 2003: 147.
Ophiopsila aff. *guineensis* Zavidnik 1997: 376.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1925: 185, 1936: 260; Madsen 1970: 223-225, fig. 41.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en arena fina con restos calcáreos. Se ha encontrado entre los 18 y 110 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por el Atlántico oriental (sur de Portugal oeste de África hasta la isla de Annobon (Golfo de Guinea) y los archipiélagos de Madeira, Canarias y Cabo Verde). También está presente en el Mediterráneo.

Familia OPHIOCOMIDAE Ljungman, 1867

Género ***Ophiocoma*** Agassiz, 1836

Ophiocoma pumila Lütken, 1859

Ophiocoma pumila Zoppi de Roa 1967: 292; Madsen 1970: 220; Hendler 1984; Gallo 1988: 389; Abreu Pérez 1990; Hendler *et al.* 1995: 114-116; Falcao y Ramos 2000: 546, 549, 551; Entrambasaguas 2003: 147.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Zoppi de Roa 1967: 292; Madsen 1970: 220, Fig. 39; Gallo 1988: 389, 1988; Hendler *et al.* 1995: 114-116, Fig. 45.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido observada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: En el Atlántico oriental ha sido observada desde la zona intermareal hasta los 10 m de profundidad, aunque en la parte occidental se han encontrado ejemplares hasta los 375 m de profundidad. En el Caribe es una de las especies de ofiuras más frecuentes. Los individuos adultos habitan en grietas, bajo corales o cascajos y bajo rocas sobre arenas o cascajo, por el contrario, los juveniles suelen adherirse con los brazos a las ramas de los corales.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Presenta una distribución anfiatlántica. En la parte occidental se distribuye desde Florida hasta Brasil incluyendo todas las islas del mar

Caribe. En el Atlántico oriental se ha citado en el golfo de Guinea y en los archipiélagos de Azores y Cabo Verde.

Familia OPHIURIDAE Lyman, 1865

Género **Homophiura** Paterson, 1985

Homophiura tessellata (Verrill, 1894)

Homalophiura tessellata Mortensen 1927: 231-232; Cherbonnier y Sibuet 1973: 1376-1377; Entrambasaguas 2003: 168.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 232-231; Cherbonnier y Sibuet 1973: 1376-1377.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se trata de una especie batial y abisal que habita entre los 458 y los 3720 m de profundidad, generalmente a temperaturas inferiores a 6°C.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie común en el Atlántico norte. Se han recogido ejemplares en las costas norteamericanas, Islandia, Dinamarca y desde Bahía Biscay hasta el archipiélago de Cabo Verde, lo que hace suponer que posee una distribución anfiatlántica amplia.

Género **Ophiura** Lamarck, 1801

Ophiura (Dictenophiura H.L. Clark, 1923) **carnea** Lütken, 1858 ex Sars

Ophiura carnea Mortensen 1927: 234, 243; Galán Novella y López-Ibor 1981: 306; Entrambasaguas 2003: 172.

Ophiura (Dictenophiura) carnea Madsen 1946: 13-14;

Ophiura (Dictenophiura) carnea skoogi (Koehler): Madsen 1970: 233-234.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Madsen 1970, Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 234, 243, Fig. 131, 3-4; Madsen 1970: 233-234, Fig. 46.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango batimétrico incluye desde la zona infralitoral hasta la batial, entre los 40 y los 1260 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye desde el noreste Atlántico (islas Faroes) hasta Senegal incluidas las islas Azores y de Cabo Verde. También se ha recogido de forma dispersa por el Mediterráneo.

Ophiura grubei Heller, 1863

Ophiura grubei Mortensen 1925: 182, 1927: 234, 235, 236, 245; Madsen 1970: 231-232; Jesus y Abreu 1998: 63.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927; Madsen 1970: 231-232, Fig. 45.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: En términos generales, habita entre 10 y 350 m de profundidad sobre fondos blandos y arenosos, aunque dependiendo de la zona se ha registrado a profundidades diferentes. Así, en las Islas Canarias se ha registrado a partir de 35 m de profundidad (Madsen 1970) mientras que en Marruecos entre 10 y 20 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en zonas dispersas del Mediterráneo y Atlántico oriental hasta Angola, incluyendo las islas de Madeira y Cabo Verde.

Familia OPHIONEREIDAE (= OPHIOCHITONIDAE) (Matsumoto, 1915)

Género ***Ophionereis*** Lütken, 1859

Ophionereis reticulata (Say, 1825)

Ophionereis reticulata Mortensen 1927: 224; Zoppi de Roa 1967: 284; Madsen 1970: 225; Gallo 1988: 385-386; Abreu Pérez 1990: 7; Falcao y Ramos 2000: 547, 551.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927: 224; Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 224; Gallo 1988: 385-386.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita principalmente sobre sustrato arenoso y bajo rocas. El rango batimétrico de esta especie es de 225 a 500 m de profundidad, aunque en el Caribe colombiano se ha citado entre 6-8 m de profundidad (Gallo 1988).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Atlántico, en la zona occidental en el Caribe (Florida, Antillas, Caribe colombiano, Bermudas), en la parte oriental se ha citado solo en los archipiélagos de Azores y Cabo Verde.

Familia OPHIODERMATIDAE Ljungman, 1867

Género *Ophiarachnella* Ljungman, 1872

Ophiarachnella africana Koehler, 1914

Ophiarachnella africana Madsen 1970: 230; Entrambasaguas 2003: 165.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Madsen 1970: 230.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: No existe información concisa sobre su biología y ecología, Madsen (1970) sugiere que habita hasta los 60-100 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie sólo ha sido citada en una localidad de Camerún y en las islas de Cabo Verde.

Ophiarachnella semicineta (Studer, 18??)

Ophiarachnella semicineta Mortensen 1927: 227; Madsen 1970: 229; Entrambasaguas 2003: 165.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Madsen 1970; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Madsen 1970: 229.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 68 y 105 m de profundidad, no hemos encontrado más información sobre su biología y ecología.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Hasta el momento, esta especie sólo ha sido citada en el archipiélago de Cabo Verde

Género ***Ophioderma*** Mueller y Troschel, 1840

***Ophioderma longicaudum* (Retzius, 1805)**

Ophioderma longicauda Koehler 1921: 87-88, fig. 58; Mortensen 1927: 226; Cherbonnier 1956: 11-12; Rodríguez y Ibáñez 1976: 459; Bacallado *et al.* 1984: 150.

Ophioderma longicauda, var. *guineense* Mortensen 1936: 301.

Ophioderma longicaudum Tortonese 1965: 259-261, Figs, 118, 119; Madsen 1970: 226-228, fig. 43; Cavaliere 1971: 240; Galán Novella y López Ibor 1981: 302; López Ibor *et al.* 1982: 12, Ocaña *et al.* 1982: 437; Bacallado *et al.* 1984; Zavodniz 1997: 376; Entrambasaguas 2003: 166-168.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie robusta con disco subpentagonal que puede alcanzar hasta 20 cm de diámetro con los brazos extendidos (hasta 3 cm de diámetro de disco). Los brazos pueden medir hasta 6 veces el diámetro del disco. La apariencia externa de esta especie cambia según la edad. Los especímenes pequeños (menos de 9 mm de diámetro del disco) presentan la cara dorsal del disco completamente cubierta de gránulos, mientras que los ejemplares mayores suelen tener zonas desnudas en algunos o todos los escudos radiales. Aún así, se han estudiado ejemplares de unos 15-20 mm de diámetro con la zona dorsal del disco completamente cubierta de gránulos, que son finos y esféricos. La parte ventral también está completamente cubierta de gránulos en los ejemplares más pequeños, pero a partir de 7-8 mm de diámetro los escudos orales están desnudos. En dicha parte aboral y en la base de los brazos presenta una hendidura profunda en la que se introduce la placa dorsal del primer artículo braquial.

Al igual que el resto de especies del género, *O. longicaudum* tiene hendiduras respiratorias dobles, presentando por tanto, cuatro en cada área interrredial, estando dos muy próximas al escudo oral y las otras dos en el límite del disco. Posee dientes cónicos y agudos de 7 a 9 papilas orales. Las placas dorsales de los brazos son grandes y presentan forma rectangular y, a menudo, están divididas (no siempre en los ejemplares de menor tamaño). Las placas ventrales, en la mayoría de los casos, son cuadrangulares, con el margen distal ligeramente convexo. El número de espinas varía entre 6 y 7 en los especímenes pequeños (6 mm diámetro), y hasta 10 a 12 en los mayores. Dichas espinas se disponen muy juntas, la primera inferior es de mayor tamaño que el resto.

La coloración es muy variable (marrón, verdosa, gris), siendo más oscura en la zona dorsal que en la ventral. Algunos individuos pueden ser rosados (Tortonese 1965). La zona dorsal del disco puede estar uniformemente coloreada o presentar pequeñas manchas irregulares blanquecinas. Los brazos suelen ser bandeados

MATERIAL ESTUDIADO: Of43 (C.V.85 Islote de Passaros, Sao Vicente).

- *Medidas: Of43:* dd= 12 mm.

Toda la superficie aboral está recubierta de gránulos finos. La parte oral también está totalmente recubierta de gránulos excepto los escudos orales. La zona aboral del disco es de color pardo con algunas manchas de color blanquecino dispuestas irregularmente. La zona oral (tanto el disco como los brazos) es rosa. Los brazos están bandeados, alternándose una banda fina de color rosa con bandas más gruesas de tonalidades marrones. El resto de caracteres del ejemplar estudiado se ajustan a la diagnosis dada para la especie.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se trata de una especie carnívora, con un marcado fototropismo negativo, siendo durante la noche cuando desarrolla la mayor actividad. Especie común típica del infra y circalitoral (0-100 m), donde suele aparecer bajo piedras o entre grietas, también se ha citado en fondos detríticos (Rodríguez e Ibáñez 1976). En el Mediterráneo también se ha visto en praderas de *Posidonia oceanica* y fondos detríticos.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: En el presente trabajo sólo se ha registrado al noroeste del archipiélago, en la Isla de Sao Vicente y en el islote de Passaros.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se considera una especie circumtropical, siendo muy común en el Mediterráneo. Se ha citado en el Atlántico oriental, en las costas de Francia, España, Portugal hasta el golfo de Guinea. También se ha citado en Azores, Madeira, islas Salvajes, Canarias y Ascensión.

2.4.2.3. Clase Echinoidea

En el presente trabajo se han estudiado un total de 193 ejemplares pertenecientes a 8 especies de la clase Echinoidea (7 Familias y 8 géneros). La mayor parte de los ejemplares estudiados (mayoritariamente individuos muertos) pertenecen a la especie *Rotula orbiculus* (63), seguida de *Eucidaris tribuloides* (50) y *Spharechinus granularis* (44).

La presencia de *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* en el Archipiélago es muy escasa ya que sólo han aparecido en una de las 10 islas muestreadas (Tabla 2.8). Por el contrario, *Eucidaris tribuloides* está ampliamente distribuida en el Archipiélago ya que se ha registrado en 9 islas seguida de *Diadema antillarum* y *Arbaciella elegans*. Las especies estudiadas se encontraron predominantemente en sustrato duro (roca y piedras), así como en sustratos

heterogéneos con presencia de bloques rocosos y arena. El rango batimétrico de las mismas oscila desde el intermareal (charcos) hasta 45 (50) m de profundidad donde se encontraron ejemplares de *Eucidaris tribuloides*.

Tabla 2.8. Frecuencia de aparición en el Archipiélago, tipo de sustrato y rango de profundidad de las especies encontradas (-: información desconocida).

Especie	Frecuencia	Sustrato	Profundidad (m)
<i>A.lixula</i>	0,1	-	-
<i>P.lividus</i>	0,1	roca	charcos intermareales
<i>S.granularis</i>	0,4	-	-
<i>R.orbicularis</i>	0,4	-	-
<i>E.lucunter</i>	0,5	roca-arena;roca	charcos intermareales 0-10
<i>A.elegans</i>	0,7	roca-arena;roca,piedras	1-17
<i>D.antillarum</i>	0,8	roca; roca con arena	charcos intermareales 1-19
<i>E.tribuloides</i>	0,9	cascajo;roca-arena;piedras	charcos intermareales 5-45 (50)

CLASE ECHINOIDEA Bronn, 1860

Orden CIDAROIDA Claus, 1880

Familia CIDARIDAE Gray, 1825

Género *Eucidaris* Pomel, 1883

Eucidaris tribuloides (Lamarck, 1816)

Eucidaris clavata Pawson 1978: 12, fig. 6.

Eucidaris tribuloides H.L. Clark 1925: 21; Mortensen 1936: 213-214, plate I, figs. 13-15; Caso 1948: 206-210, figs. 14-15; Zoppi de Roa 1967: 298; A.M. Clark 1976; Caycedo 1979: 44; Gallo 1988: 100; Hendler *et al.* 1995: 206-208, fig. 110; Falcao y Ramos 2000: 547; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 50-51; Entrambasaguas 2003: 179-185, Fig. 8.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Caso 1948; Hendler *et al.* 1995; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie fácilmente reconocible por su pequeño número de espinas sólidas, gruesas, cilíndricas y dispuestas en 10 series verticales. Las espinas secundarias son cortas y aplastadas lateralmente. Posee un caparazón grueso y globular, con las regiones actinal y abactinal aplastadas, que puede alcanzar un tamaño máximo de 130 mm (incluidas las espinas). El color del caparazón varía desde el marrón claro hasta el marrón rojizo. Las espinas primarias presentan bandas blanquecinas y marrones rosáceas (Hendler *et al.* 1995) aunque a simple vista la coloración depende de las especies animales y vegetales que

sustentan. Por el contrario, Caso (1948) asigna el patrón de coloración bandeado exclusivamente a juveniles.

El área interambulacral es ligeramente más ancha y con la sutura cubierta de espinitas. Presenta un sistema abactinal grande, con un diámetro que puede alcanzar casi la mitad del diámetro mayor del caparazón. Los pies ambulacrales aborales (con una alta capacidad de extensión) tienen una base muy ancha y el extremo es más o menos puntiagudo, a diferencia de los orales que tienen un disco terminal muy desarrollado.

Poseen dos tipos de pedicelarios, globíferos de distinto tamaño y sin diente terminal, y tridentados que pueden ser escasos.

MATERIAL ESTUDIADO: Eq12a y b (C.V.96 Mindelo, Sao Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 18 m; **Eq14, Eq15 y Eq16** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: roca y arena, profundidad: 10 m; **Eq17 y Eq18** (C.V.97 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 45-50 m; **Eq20a y Eq20b** (C.V.97 Praia, Santiago) Método de recolección: draga, profundidad: 20 m; **Eq25** (C.V.96 Bahía de Santa María, Sal) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 17,55 m; **Eq26** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 33 m; **Eq27a, b, c y d** (C.V.97 E22, isla y localidad desconocidas) Sustrato: rocas, profundidad: 15 m; **Eq32, Eq33, Eq34** (C.V.96 E1 San Vicente (norte)) Método de recolección: draga, sustrato: cascajo, profundidad: 45 m; **Eq35a, b, c y d** (C.V.98 Punta de Ferreiro, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Eq36a, b y c** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: rocas y arena, profundidad: 10 m; **Eq37a, b, c, d y e** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: rocas, profundidad: 12 m; **Eq38a, b, c, d y e** (C.V.98 Pta. de Mosteiros, Fogo) Sustrato: roca, profundidad: 15 m; **Eq98-Eq102** (C.V.85 Tarrafal, Santiago); **Eq106** (C.V.85 Las Matiotas, San Vicente); **Eq107** (C.V.85 Islote de Passaros, Sao Vicente); **Eq108-Eq115** (C.V.85 Fiura, Sal).

- *Medidas:* Tabla 2.9.

Tal y como indica la diagnosis, las espinas se disponen en 10 bandas en el plano oroaboral y no son mayores que el diámetro del caparazón. Tras el análisis de los ejemplares se ha observado una gran variabilidad morfológica entre los individuos pequeños y los grandes. Los de pequeño tamaño presentan espinas robustas, de extremo romo y con un bandeado muy marcado que alterna los colores rosa y blanquecino. En las bandas claras se aprecian pequeñas espinitas (a modo de crestas) que dan un tacto y apariencia rugosa a la espina. Por el contrario, en los ejemplares de mayor tamaño los extremos se afilan más pero no llegan a ser puntiagudos, presentan colores más apagados como rosa suave, verdosos o marrones y no se aprecian bandas, aunque casi todas las espinas poseen una gran concentración de épifitos. Sobre la base de la diagnosis de la especie y la descripción de

nuestros ejemplares, coincidimos con la hipótesis de Caso (1948) de al asignar el bandeado de las espinas, hasta ahora atribuido sólo a *S. affinis*, a juveniles de *E. tribuloides*. De esta forma, conforme aumenta el tamaño del ejemplar se va homogeneizando la coloración hacia el rosado y verdoso.

El color de las espinas secundarias y estrobiculares es verde oliva y éstas son aplanadas lateralmente a modo de espátula. Las espinas orales primarias rodean al peristoma, son de menor tamaño y algo más cónicas que el resto y presentan dos patrones de coloración: a bandas o de color rosa homogéneo. Cubriendo al peristoma se disponen espinitas de forma apretada, de color verdoso y algo aplanadas. El periprocto se encuentra cubierto por este mismo tipo de espinitas, siendo las del centro de mayor longitud. La zona abactinal es grande y de forma pentagonal, con placas anales y oculares anchas al igual que el madreporito. Las placas genitales tienen forma casi rectangular. El actinostoma es ligeramente mayor que el sistema abactinal, lo que según Clark (1925), es un carácter definitorio del género *Eucidaris*.

Tabla 2.9. Medidas de algunos de los ejemplares estudiados de *E. tribuloides* (cm): l.espina: longitud de la espina mayor; h.d: diámetro mayor del caparazón; l.esp/h. d: relación entre las dos medidas anteriores; D.abact: diámetro del sistema abactinal; D.actinost: diámetro del actinostoma.

Ejemplar	l.espina	h. d	l.esp/h.d	D.abact	D.actinost
Eq12a	2	4	0,5	2	2
Eq12b	3,5	4	0,88	1,98	1,95
Eq14	0,9	0,98	0,92	0,51	0,52
Eq15	1,1	0,63	1,75	0,33	0,4
Eq16	1,93	1,65	1,17	0,7	0,82
Eq17	0,94	1,12	0,84	0,53	0,5
Eq18	0,73	0,98	0,74	0,35	0,45
Eq20a	0,85	0,88	0,97	0,53	0,59
Eq20b	1,32	1,32	0,99	0,55	0,43
Eq25	1,5	1,37	1,09	0,53	0,6
Eq26	3,25	2,83	1,15	1,13	1,18
Eq27a	4,6	4,23	1,09	1,5	1,99
Eq27b	4	3,13	1,28	1,14	1,5
Eq27c	3,66	2,25	1,63	0,79	1,09
Eq27d	2,58	1,63	1,58	0,67	0,8
Eq32	5,05	4,53	1,11	1,75	1,7
Eq33	4,95	3,97	1,25	1,46	1,5
Eq34	4,73	3,89	1,21	1,68	1,6
Eq35a	3,2	2,14	1,5	0,85	0,98
Eq35b	3,48	2,74	1,27	1,08	1,31
Eq35c	3,5	2,52	1,39	0,9	1,3
Eq35d	1,54	1,33	1,16	0,55	0,7
Eq36a	4,18	3,2	1,30	1,24	1,5
Eq36b	3,49	3,11	1,12	1,14	1,6
Eq36c	1	0,79	1,27	0,35	0,4
Eq38a	1,97	1,65	1,19	0,64	0,9
Eq38b	1,12	1,08	1,04	0,44	0,58
Eq38c	1,46	1,28	1,15	0,52	0,65
Eq38d	3,87	2,59	1,49	0,92	1,2
Eq38e	3,5	2,76	1,27	1	1,33

Los pedicelarios globíferos grandes no poseen diente terminal y tienen un ensanchamiento apical a modo de hocico de cerdo, al contrario que los de menor tamaño. No se han observado pedicelarios tridentados en ninguno de los ejemplares aunque sí pedicelarios globíferos de pequeño tamaño con diente terminal. Por su parte, los pies ambulacrales de la zona oral son blanquecinos y con el disco grande y algo dentado.

Los ejemplares se ajustan a la diagnosis de *Eucidaris tribuloides*, por su tamaño, longitud, forma, rugosidad, coloración, tamaño y disposición de las espinas, así como por la relación de tamaño entre la zona abactinal y el actinostoma, por la existencia de espinitas en las suturas interambulacrales y por la presencia de pedicelarios globíferos grandes sin diente terminal. La identificación de los ejemplares estudiados también se apoya en sus rangos de distribución geográfica y batimétrica. El conjunto de estos caracteres marca la diferenciación entre *E. tribuloides* y *S. affinis*, además hay autores que afirman que presentan diferencias geográficas claras ya que *Stylocidaris affinis* solo habita en el mar Mediterráneo (Reguis y Thomassin 1982), mientras que *Eucidaris tribuloides* lo hace en el Caribe. Por el contrario, Tortonese (1965) también cita a *S. affinis* en el Atlántico oriental. Por otro lado, Cherbonnier (1956) indica que estas dos especies no comparten el mismo rango batimétrico, estando *S. affinis* a mayor profundidad que *E. tribuloides*.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en grietas, fondos de fanerógamas (bastante distinguible ya que no tiende a cubrirse con plantas o conchas), bajo rocas o sobre cascajos en zonas arrecifales, desde los 0 hasta los 800 m de profundidad, pero es más común en profundidades inferiores a los 50 m. Especie eminentemente omnívora, que se alimenta de algas, briozoos (Mortensen 1927), fragmentos de coral, gasterópodos, otros erizos, esponjas y fanerógamas como *Thalassia* (Hendler *et al.* 1995). Según McPherson (1968), *E. tribuloides*, como el resto de las especies del orden, tiene actividad trófica nocturna.

Entre 1984 y 1985 se produjo una mortalidad masiva en la costa noroccidental de Puerto Rico, cuyas causas son aún desconocidas, llegando a dicha costa entre 6.000 y 8.000 ejemplares muertos (Hendler *et al.* 1995).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Se ha constatado su presencia en todas las islas del archipiélago excepto en Santa Luzia. Los ejemplares estudiados se observaron mayoritariamente sobre sustrato rocoso, también en piedras, cascajo y en roca con presencia de arena entre 5 y 45 m (50) de profundidad. También se observaron individuos en charcos intermareales.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico occidental se distribuye desde Carolina del Sur hasta Brasil. En el oriental se encuentra en los archipiélagos de Azores y Cabo Verde, y en el golfo de Guinea, así como las islas de Santa Helena y Ascensión. El presente trabajo no ha encontrado ejemplares de esta especie en las islas Azores.

Género **Cidaris** Leske, 1778

Cidaris cidaris (Linneo, 1758)

Doriocidaris papillata Koehler 1921: 109, 1927: 16.

Cidaris cidaris H.L. Clark 1925: 18; Mortensen 1927: 272-273; Nobre 1931; Cherbonnier 1956: 15; Tortonese 1965: 303-304; Marques 1980: 104; Galán Novella y López Ibor 1981: 298; Bacallado *et al.* 1984: 150; Cage *et al.* 1985: 176-179; Høisaeter 1989: 96; Zavodniz 1997: 376; Entrambasaguas 2003: 185.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Tortonese 1965; Marques 1980; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 109, figs 69-71, 1927: 16, Tav. XII, Fig. 19, XVIII, Fig. 15.; Clark 1925: 18; Mortensen 1927: 272-273, figs 151, 152; Cherbonnier 1956: 15; Tortonese 1965: 303-304, figs 139, 140; Cage *et al.* 1985: 176-179; Høisaeter 1989: 96.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita sobre fondos de diversa naturaleza, a profundidades que oscilan entre los 50 y 2000 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico oriental, desde Noruega hasta el archipiélago de Cabo Verde, incluyendo también los archipiélagos de Azores y Canarias.

Género **Stereocidaris** Pomel, 1883

Stereocidaris ingolfiana Mortensen, 1903

Stereocidaris ingolfiana Mortensen 1927: 270; Serafy y Fell 1985: 4, 9, 20.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001.

DIAGNOSIS: Serafy y Fell 1985: 9, Fig. 13.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 300 1745 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye en el océano Atlántico, desde Islandia e Islas Faroes hasta Portugal, incluyendo también las islas de Cabo Verde. En el Atlántico occidental se ha citado en localidades del mar Caribe.

Género ***Stylocidaris*** Mortensen, 1909

Stylocidaris affinis (Phillipi, 1845)

Stylocidaris affinis Koehler 1921: 110-111; Clark 1925: 23; Cherbonnier 1956: 16; Tortonese 1965: 305-307; Bacallado *et al.* 1984: 150; Gallo 1988: 101; Brosseau y Eléaume 2001; Entrambasaguas 2003: 186.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Tortonese 1965; Gallo 1988; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 110-11, figs. 72-73; Clark 1925: 23; Cherbonnier 1956: 16; Tortonese 1965: 305-307, figs. 137, 141.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre los 30 y los 1000 m de profundidad en fondos coralinos y fangosos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se encuentra por todo el Mediterráneo y Atlántico oriental, desde cerca de las Azores hasta Cabo Verde. También se ha citado incluyendo Azores. En la parte occidental se ha citado en Bermudas, golfo de México y Antillas.

Género ***Phormosoma*** Wyville Thomson, 1874

Phormosoma placenta Wyville Thomson, 1874

Phormosoma placenta Koehler 1927; Marques 1980: 105; Serafy y Fell 1985: 4, 10, 20.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Marques 1980.

DIAGNOSIS: Serafy y Fell 1985: 10, Figs. 15 a, b, c.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 275 y 2500 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie ampliamente distribuida en la zona nororiental atlántica. Se ha citado desde Islandia hasta el golfo de Guinea, incluyendo los archipiélagos de Azores y Cabo Verde. En la parte occidental se ha citado en las Antillas.

Género **Sperosoma** Koehler, 1897

Sperosoma grimaldii Koehler, 1897

Sperosoma grimaldii H.L.Clark 1925: 64-65; Mortensen 1927: 286-288; Cherbonnier 1969; Marques 1980: 104; Cage *et al.* 1985: 181; Entrambasaguas 2003: 193.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde : Mortensen 1927; Marques 1980; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Clark 1925: 64-65; Mortensen 1927: 287-288, Fig. 163; Cherbonnier 1969; Cage *et al.* 1985: 181.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita en sustratos fangosos (Cage *et al.* 1985). Batimétricamente se distribuye desde los 300 hasta los 2300 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie común en la costa norte de Europa. Ha sido citada de forma dispersa desde Islandia hasta el archipiélago de Cabo Verde, incluido el archipiélago de Azores. En el Atlántico occidental se ha encontrado en las Antillas.

Orden DIADEMATOIDA Duncan, 1889

Familia DIADEMATIDAE Peters, 1855

Género **Diadema** Gray, 1825

Diadema antillarum (Philippi, 1845)

Diadema antillarum: H.L. Clark 1925: 42; Mortensen 1927: 277; Zoppi de Roa 1967: 298-299; A.M.Clark 1976; Caycedo 1979: 42; Bacallado *et al.* 1984: 150; Gallo 1988: 101-102; Hendler *et al.* 1995: 210-213, Fig. 112; Alves y Sousa 2000: 547; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 51; Entrambasaguas 2003: 189-193, Fig. 9; Garrido 2003.

Centrechinus antillarum Clark 1919, 1933.

Diadema antillarum ascensionis Mortensen 1936: 216; Pawson 1978:17.

Diadema aff. antillarum Hernandez 2006.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Gallo 1988; Hendler *et al.* 1995; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003; Hernandez 2006.

DIAGNOSIS: Caparazón delgado, bajo (normalmente con una altura menor del 50% de la anchura), aplanado y frágil. El sistema apical y las áreas centrales de las grandes zonas interambulacrales están deprimidas, mientras que las estrechas zonas ambulacrales se encuentran ligeramente hinchadas con los pares de poros dispuestos en dos series más o

menos rectas en cada área. Los tubérculos son crenulados y perforados. El sistema abactinal presenta un tamaño menor que la mitad del diámetro del peristoma, en el que se observan hendiduras branquiales estrechas y profundas.

Esta especie posee espinas largas, delgadas, huecas, frágiles y generalmente negras, equipadas con numerosas espirales de espinitas aplanadas. El tamaño de las espinas puede variar mucho según las poblaciones (Pawson 1978). Las espinas son mayores que el diámetro del caparazón, que junto con las espinas en individuos completamente maduros puede exceder los 500 mm.

El color típico del caparazón y las espinas es negro, pero existen algunos individuos con espinas grises o blancas. Los juveniles siempre tienen las espinas bandeadas de blanco y negro, induciendo a la confusión con la especie *Centrostephanus longispinus* (Philippi). El género *Centrostephanus* es casi exactamente igual a *Diadema*, sólo se diferencian porque éste último no posee espinas ni pedicelarios en las placas bucales y porque los individuos (tanto juveniles como adultos) de *Centrostephanus* presentan un claro bandeo en las espinas (Pawson y Miller 1983).

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq1** (C.V.97 isla y localidad desconocidas) Sustrato: roca, profundidad: 15 m; **Eq40a** y **b** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: 1 m (charco intermareal).

- *Medidas:* Las medidas tomadas para esta especie son el diámetro (h.d) y altura (h) del caparazón, y longitud de la espina mayor (l.esp): **Eq1:** h.d= 13 mm; h= 6 mm; l.esp= 26,85 mm. Individuo de pequeño tamaño y blanquecino, tan sólo las puntas poseen un color lila muy apagado; **Eq40a:** h.d= 21 mm; h= 11 mm; l.esp= 51 mm; **Eq40b:** h.d= 20 mm; h= 9 mm; l.esp= 44 mm.

Los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis de la especie. El sistema apical comprende alrededor del 25-30% del diámetro mayor del caparazón, el borde del periprocto es pentagonal, situándose en cada vértice las placas genitales. Todos los ejemplares poseen branquias conspicuas en el borde peristomial.

Los tubérculos primarios de las áreas interambulacrales están alineados. Cada placa ambulacral posee tres poros, que en conjunto se disponen de forma alineada más o menos. Las espinas aborales y del ámbito sobrepasan la longitud del diámetro mayor del caparazón (dispuestas perpendiculares al sustrato), las actinales son considerablemente menores.

El color del caparazón es blanquecino, no negro como indica la diagnosis, quizás como respuesta a la intensidad lumínica (Millot y Coleman en Hendler *et al.* 1995). En dos, de los tres ejemplares examinados, las espinas son de color negro, en cambio, en el menor (**Eq1**)

son grisáceas, apreciándose un ligero bandeado. Las espinas secundarias son de un tamaño mucho menor que las primarias y cónicas.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se alimenta ramoneando sobre el sustrato alimentándose de algas y pequeños invertebrados, generando "desiertos" submarinos denominados blanquizales, debido al color blanquecino que adquieren las rocas al estar cubiertas tan sólo por algas calcáreas incrustantes. *D. antillarum* también se alimenta de formaciones coralígenas jóvenes (Rylaarsdam 1983) y de zoántidios (Karlson 1983). El hábito ramoneador también favorece el asentamiento de larvas de corales. Por el contrario, en ausencia de poblaciones de *D. antillarum* los céspedes algales proliferan eliminando el sustrato favorable para el posible crecimiento coralino (Ogden *et al.* 1973; Sammarco *et al.* 1974; Carpenter 1981, 1986; Sammarco 1982; Hay y Taylor 1985).

En términos generales, *D. antillarum* habita en grietas o sitios oscuros durante el día y es por la noche cuando abandona el refugio para alimentarse aunque sí es posible observar grupos de individuos expuestos a la luz todo el día. Normalmente viven en zonas arrecifales, también en praderas de fanerógamas marinas, manglares, arena o fondos rocosos y en charcos intermareales. Prefiere aguas tranquilas e intenta evitar zonas con hidrodinamismo. Se encuentra entre los 0 y 400 m de profundidad, aunque rara vez se han registrado ejemplares a más de 50 m de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Se ha registrado prácticamente en todas las islas del archipiélago (excepto en Sao Vicente y Santa Luzía). Se ha observado en sustrato rocoso (en algunas ocasiones con presencia de arena) desde el intermareal (charcos) hasta 19 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico occidental se ha encontrado desde el golfo de México hasta las Bermudas y desde el sureste de Florida hasta Río de Janeiro. En la parte oriental se ha citado en Azores (Gallo 1980), Madeira, Salvajes, Canarias, islas de Cabo Verde, isla de Annobón y golfo de Guinea.

Orden ARBACIOIDA Gregory, 1900

Familia ARBACIIDAE Gray, 1835

Género *Arbaciella* Mortensen, 1910

Arbaciella elegans Mortensen, 1910

Arbaciella elegans Mortensen 1925: 186, 1927: 290, 1935: 581; Tortonese 1965: 318, fig. 49; 1977: 349; Galán Novella y López Ibor 1981: 294; Marques 1983: 5; Salas y Hergueta 1994; Pereira 1997: 334; Jesus y Abreu 1998: 63; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 52; Entrambasaguas 2003: 185-197.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Los ejemplares de esta especie son de pequeño tamaño (rara vez suelen superar 10-15 mm) y color negro o marrón. El cuerpo es hemisférico, de poca altura y algo aplanado en la zona oral. El carácter más peculiar es la posesión de tubérculos y espinas primarias sólo desde el ámbito hacia la zona oral, siendo éstas aplanadas y, en algunas ocasiones, con forma de hoja. A su vez, al igual que las especies del género *Arbacia*, esta especie presenta cuatro grandes placas triangulares e iguales en el periprocto.

Las áreas poríferas se ensanchan ligeramente cerca del peristoma. Siempre presentan pedicelarios oficéfalos, mientras que los tridáctilos pueden o no estar presentes.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq2** (C.V.96 Islote de Zinho, Santa Luzia) Sustrato: arena y roca, Profundidad: 0-16 m; **Eq7** (C.V. 97 Islote de Branco) Sustrato: arena y roca, Profundidad; 17 m; **Eq8** (C.V. 97 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: arena y roca, Profundidad; 10m; **Eq10** (C.V. 96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: roca, Profundidad; 10m; **Eq11** (C.V. 96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente); **Eq39a, b, c, d, e** (C.V. 98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: arena y roca, Profundidad; 10 m **Eq44** (C.V. 98 Brava) Sustrato: piedras, Profundidad: 15m; **Eq45** (C.V. 98 Santa María, Sal) Sustrato: bajo piedras; **Eq80** (C.V.85 Rigona, Sal).

- *Medidas:* Las medidas incluyen el diámetro mayor del caparazón y la altura de la misma: **Eq2:** h.d= 8 mm; h= 3 mm; **Eq7:** h= 4 mm; **Eq8:** h.d= 9 mm; h= 4.5 mm; **Eq9:** h.d= 8 mm; h= 4 mm; **Eq10:** h.d= 9 mm; h= 4 mm; **Eq11:** h.d= 12 mm; h= 5 mm; **Eq39a:** h.d= 7 mm; h= 6 mm; **Eq39b:** h.d= 6 mm; h= 5 mm; **Eq39c:** h.d= 14 mm; h= 6,5 mm; **Eq39d:** h.d= 5 mm; h= 4,5 mm; **Eq44:** h.d= 8 mm; h= 4 mm; **Eq45:** h.d= 9,3 mm; h= 3,2 mm; **Eq80:** h.d= 11 mm, h=0,5 mm.

El color de los ejemplares estudiados varía desde el naranja, rosa-violeta (con las zonas interambulacrales verdosas) hasta negro. Parece ser que van adquiriendo tonalidades más oscuras a medida que se incrementa la talla (Salas y Hergueta 1994). La coloración rosada en ejemplares de esta especie se ha citado previamente para individuos recolectados en las costas africanas (Koehler 1914). Las espinas son aplanadas, con igual morfología a la mostrada por Salas y Hergueta 1994. En cambio, no presentan una forma tan espatulada tal y como se puede observar en Tortonese (1965). Algunas espinas presentan una coloración a bandas (muy poco evidentes) de igual tono que el caparazón.

El caparazón es ligeramente aplanado en la zona oral. En los ejemplares de mayor tamaño dicho carácter es más evidente. Las placas oculares son todas externas, y el periprocto está compuesto por cuatro placas iguales bien definidas. Todo el sistema apical y las zonas ambulacrales poseen una coloración ligeramente más oscura. El peristoma presenta un gran diámetro y contiene abundantes pedicelarios y pies ambulacrales. Estos son translúcidos y con la ventosa terminal bastante desarrollada. Los pedicelarios tridáctilos son las formas más abundantes, los oficéfalos por el contrario, son muy escasos.

Existe poca información relativa a las características de esta especie, tan sólo se han encontrado descripciones algo más detalladas en Tortonese (1965, 1977) y Salas y Hergueta (1994). Los ejemplares estudiados se han determinado como *A. aleganas* ya que presentan los caracteres más significativos de dicha especie (disposición y forma de las espinas y tubérculos y pequeño tamaño) y por el hecho de no haber encontrado individuos adultos de *Arbacia lixula* (excepto un ejemplar en la isla de Sal). Aún así cabe la posibilidad de que dichos ejemplares sean juveniles de dicha especie ya que *Arbaciella elegans* es una especie controvertida y poco estudiada.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie críptica propia de la franja infralitoral (puede encontrarse hasta 70 m), asociada a fondos rocosos y de *Posidonia oceanica* (Tortonese 1977; Salas y Hergueta 1994), también en concreciones de *Mesophillum lichenoides*. Marques (1983) asocia la presencia de esta especie a fondos con bloques rocosos de tamaño variable y arena. En ciertas zonas se ha sugerido la migración de los ejemplares a hábitats diferentes (Salas y Hergueta 1994).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Se ha encontrado en la mayor parte de las islas del archipiélago (excepto en Sao Antao, Santiago y Fogo) sobre sustrato rocoso o sobre roca con presencia de arena y, en algunas ocasiones, bajo piedras entre 0 y 17 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se encuentra por todo el Mediterráneo y la costa occidental de África hasta el Congo y Angola (Tortonese 1965), también se ha encontrado en los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes y Cabo Verde.

Género ***Arbacia*** Gray, 1835

Arbacia lixula (Linneo, 1758)

Arbacia aequituberculata Koehler 1921: 113-114, fig. 75; 1927: 38, tav. XIV, fig. 7, XXII FIG. 13-17; Chapman 1955: 399.

Arbacia pustulosa Barrois 1887: 10

Arbacia aequituberculata Nobre 1930: 69.

Arbacia lixula Cherbonnier 1956: 16; Tortonese 1965: 313-317, figs. 127, 146, 147, 148; Cavaliere 1971: 240; Ibor *et al.* 1972: 13; Rodríguez y Ibáñez 1976: 459; Galán Novella y López Ibor 1981: 294; López-Ibor *et al.* 1982: 13; Ocaña *et al.* 1982: 438; Marques 1983: 4-5; Bacallado *et al.* 1984: 151; Pereira 1997: 333; Zavodniz 1997: 377; Entrambasaguas 2003: 198- 199.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie de caparazón deprimido, de tamaño mediano que puede alcanzar los 6 cm de diámetro. Periprocto es ovalado con cuatro grandes placas triangulares e iguales. El peristoma posee bastante tamaño con incisiones peristomales grandes pero poco profundas y la peristomial desnuda. Presentan espinas y tubérculos primarios por todo el caparazón. Las espinas primarias son robustas y agudas, y su longitud puede alcanzar la mitad del diámetro del cuerpo. Las áreas ambulacrales, a diferencia de las interambulacrales, son estrechas. Las placas ambulacrales son compuestas, con tres pares de poros.

Por su parte, los tubérculos primarios son numerosos y se disponen en varias filas en las zonas interambulacrales y en sólo dos filas en las ambulacrales. Los pedicelos carecen de ventosa y terminan en punta.

Presentan pedicelarios oficéfalos de diferente tamaño y tridáctilos pequeños. Las espinas son de color negro, aunque a veces las del lado oral son algo marrones. El color del caparazón varía en función de la edad.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq140** (C.V.85 Mordeira, Sal) Sustrato: roca y arena.

- **Medidas:** **Eq140:** h.d= 23 mm, h= 12 mm.

El ejemplar estudiado se ajusta completamente a la diagnosis dada por la especie.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se alimenta ramoneando sobre las algas calcáreas, ingiriendo también otro tipo de algas y diatomeas. Habita en sustratos rocosos de inclinación variable, entre los 0 y los 40 m, aunque suele encontrarse en los primeros metros de profundidad. Es una especie que resiste bien el hidrodinamismo y la insolación. En el Mediterráneo habita en sustratos sin algas o con algas coralinas y/o incrustantes

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: El único ejemplar recolectado y observado se encontró sobre sustrato rocoso con presencia de arena en Sal.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Mediterráneo es la única especie presente del género *Arbacia*. También se distribuye por las costas noroccidentales de África y en todos los archipiélagos macaronésicos (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde).

Orden TEMNOPLEUROIDA Mortensen, 1942

Familia TOXOPNEUSTIDAE Troschel,

Género *Lytechinus* Agassiz, 1863

Lytechinus variegatus pallida Clark, 1925

Lytechinus variegatus pallida Clark 1925: 121; Entrambasaguas 2003: 201.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark 1925; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Clark (1925: 121) es la única referencia encontrada para la subespecie, mientras que en Hendler *et al.* (1995: 216-218) puede encontrarse una descripción completa de la especie *L. variegatus*.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: No existe información concreta sobre la biología y ecología de esta subespecie. Los ejemplares estudiados por Clark (1925) fueron recogidos aproximadamente a 5 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: La subespecie sólo ha sido citada por Clark (1925) en el archipiélago de Cabo Verde, en la localidad de Porto Praya (Santiago). Dicha identificación está puesta en duda por otros autores (Hendler *et al.* 1995) por lo que su presencia en el archipiélago puede considerarse dudosa.

Género *Sphaerechinus* Desor, 1856

Sphaerechinus granularis (Lamarck, 1816)

Sphaerechinus granularis Barrois 1888: 11; Koehler 1921: 124-126, figs 85, 86; Clark 1925: 140; Mortensen 1927: 309-312, figs 178-180; Nobre 1930: 118, tab. X, fig. 3; Chapman 1955: 399; Cherbonnier 1951: 9, 1956: 17; Tortonese 1965: 323-327, figs. 151-154; Cavalieri 1971: 241; Ibor *et al.* 1982: 13; Rodríguez y Ibáñez 1976: 459; Galán Novella y López Ibor 1981: 298; López Ibor *et al.* 1982: 13; Ocaña *et al.* 1982: 438; Marques 1983: 5; Bacallado *et al.* 1984: 151; Pereira 1997: 334; Zavodniz 1997: 377; Jesus y Abreu 1998: 63; Entrambasaguas 2003: 202-203.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927: 312; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Cuerpo hemisférico y bajo pero no aplanado, con cierta tendencia a la pentagonalidad. La hendidura peristomial es profunda y la membrana peristomial presenta algunas placas dispersas. Los tubérculos primarios se disponen en series transversales en cada placa, especialmente en el ámbito. Cada placa tiene de 4 a 5 pares de poros, excepcionalmente 6-7 y dos tubérculos primarios. Los pedicelarios globíferos presentan

valvas pequeñas con un diente apical y un ensanchamiento en el extremo distal del pedúnculo, mientras que los tridentados tienen las valvas en forma de hoja.

Las espinas son cortas y carece de espinas en las placas bucales. El color de las espinas es, normalmente, violeta con la punta blanca, a su vez, el caparazón también es violeta, aunque también pueden presentar una coloración homogénea violeta o marrón.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq74-Eq77** (C.V.85 Rigona, Sal); **Eq78** y **Eq79** (C.V.85 Las Matiotas, San Vicente); **Eq81** y **Eq82** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Eq104** (C.V.85 puerto Sal Rei, Boa Vista); **Eq 105-Eq137** (C.V.85 Las Matiotas, Sao Vicente); **Eq141** y **Eq142** (C.V.85 Bahía Francisca, Santa Luzia).

- *Medidas:* Todos los ejemplares estudiados son de pequeño tamaño, siendo el diámetro del caparazón (h.d.) de mayor tamaño de 22 mm y la altura (h) mayor de 1,2 mm. Por el contrario, las medidas menores estimadas son: h.d.= 0,8 mm y h= 0,5 mm.

Los ejemplares estudiados se ajustan a la diagnosis propia de la especie. El número de pares de poros por placa es 4. En todos los ejemplares examinados el número de pedicelarios tridáctilos es mucho mayor que el de globíferos. Ambos presentan la morfología propia de la especie.

Tanto el color del caparazón como de las espinas varía entre el verdoso y violeta. Los ejemplares más pequeños son más blanquecinos y con cierto bandeo violeta y blanco en las espinas, en los adultos el color violeta predomina a lo largo de toda la espina.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie típica del infralitoral, aunque habita entre los 3 y 100 m de profundidad (Tortonese 1965). Se encuentra en sustratos arenosos y rocosos, aunque parece preferir los primeros. También puede encontrarse sobre fondos arenosos con cierta proporción de fango, coralígenos y/o en praderas de *Posidonia oceanica*. Se alimenta de vegetales y detritus.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Todos los ejemplares estudiados fueron recolectados durante la campaña del 85 en las islas Sao Vicente, Santa Luzia, Sal y Boa Vista. No hay información concisa sobre el sustrato y rangos batimétricos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mediterráneo y Atlántico oriental, desde el canal de La Mancha hasta el golfo de Guinea, incluyendo las costas portuguesas y los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde.

Orden ECHINOIDA Claus, 1876

Familia ECHINIDAE Gray, 1825

Género **Paracentrotus** Mortensen, 1903

Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816)

Echinus lividus Lamarck 1816: 50.

Strongylocentrotus lividus Barrois 1888 : 10

Paracentrotus lividus Koehler 1921: 123-124, fig. 84; Clark 1925: 132; Mortensen 1925: 179; 1927: 306-309, figs. 175-177; Chapman 1955: 399; Cherbonnier 1951: 9; 1956: 18; Tortonese 1965: 337-341, figs. 160-162; Cavaliere 1971: 241; Rodríguez y Ibáñez 1976: 460; Galán-Novella y López-Ibor 1981: 299; López Ibor *et al.* 1982: 14; Ocaña *et al.* 1982: 439; MonteiroMarques 1983: 5-6; Bacallado *et al.* 1984: 151, Pereira 1997: 334; Zavodniz 1997: 377; Jesus y Abreu 1998 : 63; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 52; Entrambasaguas 2003: 204- 208.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: La especie presenta un caparazón bajo, redondeado, que no suele alcanzar gran tamaño (el ámbito rara vez excede los 70 mm). Normalmente tienen 5 pares de poros por placa ambulacral, aunque excepcionalmente pueden poseer 4 ó 6. Los tubérculos primarios (uno por placa ambulacral) forman series regulares longitudinales más o menos conspicuas. Los secundarios son menores y no muy numerosos. Las espinas primarias son moderadamente largas y delgadas. Todas las placas oculares son externas aunque en muy raras ocasiones el primero (1) está inserto. Sobre la membrana bucal se encuentran placas dispersas.

Los pedicelarios globíferos tienen una especie de ensanchamiento en la base y presentan un diente lateral bajo el terminal. Por su parte, los tridentados tienen valvas estrechas y el borde claramente aserrado. Presenta una coloración variada, las espinas pueden ser violeta oscuro, marrón o verde oliva, nunca son negras, aunque es fácil que lo parezcan. El caparazón es verdoso.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq41c** y **d** (C.V.98 Punta Temerosa, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: charco intermareal; **Eq42** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: 1 m (charco intermareal).

- **Medidas:** **Eq41c:** h.d= 21,5 mm; **Eq41d:** h.d=25 mm; **Eq42:** h.d=17,95 mm.

A simple vista los ejemplares estudiados son fáciles de confundir con *Echinometra lucunter* (pág. 65), pues ambos poseen el sistema abactinal sumamente parecido y espinas de la misma morfología y color.

Los ejemplares de *P. lividus* tienen el caparazón redondeado y ligeramente deprimido, y las placas ambulacrales presentan 5 pares de poros alineados oblicuamente. El periprocto está cubierto por numerosas placas irregulares pequeñas y todas las placas oculares son externas. El madreporito no es significativamente conspicuo. El peristoma es pequeño, más o menos pentagonal, con incisiones peristomiales tenues, la membrana peristomal posee pocas placas. Presenta pedicelarios globíferos con un sólo diente lateral bajo el apical terminal, las ventosas de los pies ambulacrales muy dentadas y branquias bastante evidentes.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie considerada eminentemente herbívora (Lawrence 1975; Nedelec 1982; Verlaque y Nedelec 1983) y con gran influencia en el control la dinámica de las comunidades algales (Kitching y Ebling 1961; Hixon y Brostoff 1985).

Es una especie dominante en aguas infralitorales (entre los 0 y los 30 m en aguas frías, y hasta los 80 m en el Mediterráneo y Atlántico oriental), en ambientes iluminados o ligeramente umbríos, con moderado a fuerte hidrodinamismo. En ambientes iluminados son capaces de camuflarse con piedras, conchas, residuos o restos de algas. También es capaz de tolerar aguas medianamente contaminadas. Suele habitar en sustrato rocoso (pueden habitar en agujeros de roca taladrados por los mismos individuos), también en arena (Ocaña *et al.* 1982), praderas de *Posidonia oceanica* y sobre sustrato detrítico y coralígeno a varias decenas de metros de profundidad (Rodríguez e Ibáñez 1975).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Es una especie muy poco común en el archipiélago de Cabo Verde, de hecho, sólo se ha encontrado en la isla de Santiago en charcos intermareales rocosos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por casi todo el Atlántico oriental, desde el Canal de la Mancha, Mediterráneo, costa de Marruecos, Azores, Madeira, islas Salvajes y Canarias hasta el archipiélago de Cabo Verde.

Género ***Echinus*** Linneo, 1758

Echinus Koehler 1921: 116; Clark 1925: 108; Mortensen 1927: 296; Tortonese 1965: 327.

Echinus melo Lammarck, 1816

Echinus melo Koehler 1921: 118-119; Clark 1925: 115; Mortensen 1927: 302-303; Cherbonnier 1958: 43; Tortonese 1965: 332-333, fig. 157 B; Rodríguez y Ibáñez 1976: 460; Anadón 1977: 167; Marques 1980: 105; Galán Novella y López Ibor 1981: 298; Ocaña *et al.* 1982: 438; Pereira 1997: 334; Entrambasaguas 2003: 203.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Tortonese 1965; Marques 1980; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 118-119, fig. 79; Clark 1925: 115; Mortensen 1927: 302-303, Fig. 171; Cherbonnier 1958: 43; Tortonese 1965: 332-333, Fig. 157 B; Rodriguez y Ibáñez 1976: 460; Ocaña *et al.* 1982: 438.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango batimétrico comprende desde 25 hasta 1100 m. En la bibliografía consultada no existe uniformidad de criterio sobre el sustrato donde habita, pero se cree que prefiere fondos rocosos, también habita en fondos arenosos y fangosos ligeramente umbríos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se encuentra en todo el mar Mediterráneo y en la zona oriental del Atlántico, donde se ha citado en Irlanda, Portugal e islas Azores y Cabo Verde.

Género *Psammechinus* Agassiz, 1846

Psammechinus microtuberculatus (Blainville, 1825)

Echinus microtuberculatus Barrois 1888: 109.

Psammechinus microtuberculatus Koehler 1921: 122-123; Clark 1925: 106; Marques 1930: 5; Cherbonnier 1956: 18; Tortonese 1965: 333-335; López-Ibor *et al.* 1982: 13; Rodriguez y Ibáñez 1976: 460; Ocaña *et al.* 1982: 438; Marques 1983: 5; Pereira 1997: 334; Zavodniz 1997: 377; Jesus y Abreu 1998: 63 ; Entrambasaguas 2003: 209.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Barrois 1888; Koehler 1921: 122-123; Tortonese 1965: 335; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 122-123, Fig. 83; Clark 1925: 106; Cherbonnier 1956: 18; Tortonese 1965: 333-335; Ibor *et al.* 1972: 13; Rodriguez y Ibáñez 1976: 460; Ocaña *et al.* 1982: 438; Marques 1983: 5.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 4 y 100 m en fondos arenosos cerca de praderas de fanerógamas marinas, o en fondos detríticos, coralígenos o incluso, fangosos. Suele cubrirse con piedras, conchas o restos de algas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por todo el mar Mediterráneo, en el Atlántico oriental se ha citado en las costas de Portugal, y los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde.

Familia ECHINOMETRIDAE Gray

Género *Echinometra* Gray, 1825

Echinometra lucunter (Linneo, 1758)

Echinometra lucunter Clark 1925: 143; Mortensen 1936: 224; Caso 1948: 199-202, figs. 11-12; Zoppi de Roa 1967: 299-300; Fell 1974; Abbott *et al.* 1974; Clark, A. M. 1976; Pawson 1978; Caycedo 1979: 43; Gallo 1988: 104; Falcao y Ramos 2000: 547.

Echinometra lucunter lucunter Hendler *et al.* 1995: 222-225, Fig. 117, 134F; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 53; Entrambasaguas 2003: 210-214.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Clark 1925: 143; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Caparazón redondeado, pentagonal u oval (el eje mayor pasa por el ambulacro I y el interambulacro 3), y de tamaño variable. El caparazón de los ejemplares adultos puede alcanzar los 150 mm de diámetro pero, por norma general, no suelen sobrepasar la mitad de dicha longitud. Éste es delgado y alargado, pero a medida que aumenta la edad del individuo se va volviendo más giboso. La placa madreporica es mucho mayor que las placas genitales siendo muy evidente a simple vista.

El periprocto presenta placas irregulares en el que no se distingue la placa suranal. El peristoma posee plaquitas dispersas y en su límite se encuentran hendiduras branquiales delgadas. Presenta placas ambulacrales compuestas, oligo o polipóricas, disponiéndose los poros en arcos oblicuos. Los tubérculos primarios son evidentes y están bien definidos, siendo los de las zonas interambulacrales más grandes que los de las ambulacrales. Las espinas primarias, generalmente, son fuertes, macizas (al menos basalmente), uniformes y no muy largas. Las placas por encima del ámbito tienen 6 pares de poros en cada arco.

Poseen pedicelarios de tres clases: globíferos (en manojos o aislados sobre las espinas secundarias) con un sólo diente lateral desapareado bajo el terminal, tridáctilos (menos abundantes que los anteriores) y trifoliados (dispuestos por fuera del anillo principal de pedicelarios gemiformes y sobre las espinas del caparazón). Las valvas de los pedicelarios tridáctilos son angostas en sus extremos y están en contacto en la mayor parte de su longitud.

El tamaño y color del caparazón es muy variable, aunque predomina el café rojizo, también se pueden encontrar de color café oscuro, púrpuras o verdes.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq3** y **Eq4** (C.V.96 E13, Islote de Branco); **Eq5**, **Eq6a** y **b** (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Sustrato: roca y arena, profundidad: 10 m; **Eq41a**, **b**, **c** y **d** (C.V.98 Pta. Temerosa, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: charco intermareal; **Eq42a** y **b** (C.V.98 Punta Temerosa, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: charco intermareal; **Eq64** (C.V.85 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas; **Eq96** y **Eq97** (C.V.85 Islote de Sal Rei, Boa Vista).

- *Medidas:* Las medidas efectuadas son h.d1 (longitud a simple vista menor) y h.d2 (longitud mayor). Para efectuarlas, hemos medido la zona ambital sin incluir los tubérculos primarios, **Eq3:** h.d1=31,8 mm, h.d2=34 mm; **Eq4:** h.d1=24 mm, h.d2=26,85 mm; **Eq5:** h.d1=47 mm, h.d2=53 mm; **Eq6:** h.d1=29 mm, h.d2=31,5 mm; **Eq41a:** h.d1=22 mm, h.d2=32,95 mm; **Eq41b:** h.d1=21 mm, h.d2=30 mm; **Eq64:** h.d1=4 mm, h.d2: 7 mm. La relación entre ambas medidas tiene valores comprendidos entre 2,2 y 10,95, siendo estos más elevados que para *Paracentrotus lividus*. A medida que aumenta el tamaño del individuo aumenta la relación entre ambas longitudes orbitales.

La mayor parte de los ejemplares estudiados presentan una forma ovoide (esta morfología se aprecia con mucha más nitidez al extraer las espinas de la testa y en los ejemplares adultos), aunque algunos son casi circulares. Presentan una zona abactinal conspicua, en la que las placas periproctales tienen espinas pequeñas. La placa madreporica, mucho mayor que el resto de las genitales, es abultada y en algunos ejemplares de color más oscuro. En los juveniles dicha placa es más evidente que el resto pero no tan abultada como en los individuos adultos. El actinostoma es grande y algo pentagonal, enmarcado por hendiduras branquiales muy pequeñas. Presentan numerosas agrupaciones de pedicelarios alrededor de la boca.

Los tubérculos son muy evidentes, sobretodo en la zona ambital y suprambital. Los de las zonas interambulacrales son de mayor tamaño que los ambulacrales. Los ejemplares examinados poseen seis pares de poros por placa, dispuestos en arco, aunque por debajo del ámbito algunos ejemplares poseen cinco, formando series oblicuas más o menos paralelas. En algunas placas de dos de los caparazones estudiados, el número de poros ascendía a siete por encima del ámbito (Caso 1948). Las espinas primarias son cónicas y robustas, de menor longitud que el diámetro de la testa. En los juveniles son iguales o ligeramente mayores.

Los pedicelarios globíferos portan un diente terminal y bajo él uno lateral impar de menor tamaño, tal como indica la diagnosis de la especie. Los pies ambulacrales de la zona oral poseen una ventosa bastante desarrollada y con el borde liso.

El color de las espinas es negruzco, aunque en los ejemplares conservados en alcohol son verde oliva con los extremos morados. Las de la zona oral son más claras. La coloración del caparazón es muy variable, desde blanca, violeta pálido o marrón anaranjada.

Pawson (1978) diferenció la subespecie *Echinometra lucunter polypora* para las islas de Ascensión y Santa Helena, y la subespecie *E. lucunter lucunter* para el archipiélago de Cabo Verde. Sin embargo, McCartney *et al.* (2000) opinan que *E. lucunter polypora* corresponde a todo el Atlántico mientras que *E. lucunter lucunter* corresponde a las poblaciones del Caribe. Debido a esto, hemos optado por trabajar a nivel de especie y no de subespecie en este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGIA: Se trata de una especie herbívora que se alimenta mayoritariamente por la noche. Habita sobre sustrato rocoso y generalmente en huecos horadados por ellos mismos con los dientes o las espinas. Generalmente se alejan poco de dicho hueco pero si lo hacen suelen volver al mismo (Abbott *et al.* 1974).

Normalmente viven en aguas superficiales poco profundas, entre los 0 y 3 m de profundidad (Lewis y Storey 1984) ya que generalmente prefieren zonas de alto hidrodinamismo (Caycedo 1979). En ocasiones se han registrado hasta los 45 m (Alain en Gallo 1988).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Es una especie muy abundante en el archipiélago, en la isla de Santiago se han censado hasta 570 indiv.m⁻². Los ejemplares estudiados fueron recolectados principalmente en charcos intermareales, aunque también se recolectaron ejemplares hasta 10 m de profundidad, sobre sustrato rocoso con cierto porcentaje de arena. *E. lucunter* se ha observado en todas las islas menos Sao Nicolao, Sal, Maio, Fogo y Brava.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Es una especie propia del Atlántico tropical. En la zona occidental se ha citado desde Bermuda hasta Brasil, y en la oriental en toda la costa oeste de África, islas de Cabo Verde, hasta las islas Ascensión y Santa Elena.

Según McCartney *et al.* (2000), no parece existir intercambio genético entre las poblaciones del Caribe y resto del Atlántico.

Orden SPATANGOIDA Claus, 1876

Familia HEMIASTERIDAE H. L. Clark, 1917

Género *Hemiaster* Agassiz y Desor

Hemiaster expergitus Loven, 1874

Hemiaster expergitus Mortensen 1927: 323-324, fig. 186; Tortonese 1965: 351; Serafy y Fell 1985: 17; Entrambasaguas 2003: 217.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927: 324; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 323-324, fig. 186; Tortonese 1965: 351.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita enterrada en fondos blandos o fangosos entre los 470-3200 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha registrado en Islandia, costas occidentales de Irlanda, Noruega y Azores, hasta el archipiélago de Cabo Verde. También en el Atlántico occidental y Pacífico.

Familia BRISSIDAE Gray, 1855

Género *Brissus* Gray, 1825

Brissus unicolor (Leske, 1778)

Brissus unicolor Koehler 1921: 133-134; Clark 1925: 218; Cherbonnier 1956: 16; Tortonese 1965: 375-378; Zoppi de Roa 1967: 307; Pawson 1978: 24; Galán Novella y López Ibor 1981: 295; López Ibor *et al.* 1982: 14; Ocaña *et al.* 1982: 439; Bacallado *et al.* 1984: 151; Gallo 1988: 108; Pereira 1997: 335; Jesus y Abreu 1998: 64; Entrambasaguas 2003: 214-215.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Koehler 1921; Tortonese 1965; Gallo 1988; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Koehler 1921: 133-134, fig. 92; Clark 1925: 218; Cherbonnier 1956: 16; Tortonese 1965: 375-378; Zoppi de Roa 1967: 307; Ibor *et al.* 1972: 14; Pawson 1978: 24; López Ibor *et al.* 1982: 14; Gallo 1988: 108.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se alimenta de briozoos, pequeños gasterópodos y foraminíferos. Es una especie de amplia distribución geográfica. Habita entre los 0 y los 240 m, aunque es

más común en los fondos más someros (infralitoral). Suele vivir enterrada en fondos arenosos, angosos o detríticos, también se puede observar bajo rocas.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde el estrecho de Gibraltar hasta el archipiélago de Cabo Verde, incluyendo las islas Azores, Madeira y Santa Helena. En la zona occidental del Atlántico se ha citado en Bermudas, Florida, Cuba, Jamaica, Bahamas, golfo de México, Antillas y Guayanas hasta Brasil. También por todo el mar Mediterráneo.

Orden CLYPEASTEROIDA Agassiz, 1872

Familia ROTULIDAE Gray, 1855

Género **Rotula** Klein, 1734

Rotula orbiculus (Linneo, 1758)

Rotula orbiculus Clark 1925: 175; Mortensen 1948: 459; Cherbonnier 1959: 49, pl. VII, fig. K; 1963: 187; Entrambasaguas 2003: 217-220.

Echinocyamus crenulatus Clark 1925:165.

Heliophora orbiculus Pawson 1978: 23; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 53-54.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pawson 1978; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie de poco tamaño 6-7 cm (Clark 1925, Mortensen 1948). Carece de poros que se continúen con el poro exterior de los ambulacros petaloideos, siendo el poro exterior el que alcanza mayor tamaño y con una morfología algo alargada. Presenta digitaciones largas, delgadas e incluso algo curvas. Clark (1925) afirma que *R. orbiculus* presenta un número variable de digitaciones en función del tamaño de los ejemplares, pero casi siempre en número par, manteniendo así, una simetría bilateral.

Las espinas primarias aborales son largas y delgadas. En el disco de los pies ambulacrales existen tres espículas más o menos ramificadas que se unen formando un anillo. Presenta pedicelarios bivalvos pero en escaso número, también pueden existir pedicelarios globíferos (Koehler en Mortensen 1948).

El color de las espinas y del caparazón de los ejemplares vivos es verdoso, pero conservado en alcohol se vuelve blanco.

MATERIAL ESTUDIADO: **Eq43a y b** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 10 m; **Eq44-63** (C.V.85 islote de Sal Rei, Boa Vista); **Eq67-Eq73** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Eq83-Eq95** (C.V.85 islote de Sal Rei, Boa Vista); **Eq103** (C.V.85 Praia, Santiago); **Eq116-Eq135** (C.V.85 islote de Sal Rei, Boa Vista).

- *Medidas:* El ancho considerado es desde la base del comienzo de las digitaciones. La longitud queda expresada por la longitud de la digitación de mayor tamaño, generalmente correspondiente al plano medio del caparazón de (Tabla 2.10).

Tabla 2.10. Relación de las medidas de algunos ejemplares estudiados (cm): N°Dig.: número de digitaciones; A: anchura; L: longitud; L.Dig.: longitud digitaciones (*ejemplares con las digitaciones empleadas en la medida rotas o en formación).

Ejemplar	N° Dig.	A	L	L.Dig.	Ejemplar	N° Dig.	A	L
43a	12	2,7	3,4	0,8	55	10	3	2,2*
43b	10	2,3	2,9	0,6	56	12	5	4,6*
44	10	4,7	4,8	0,9	57	12	4,8	4,7
45	10	3,3	3,4	0,7	58	12	4,7	4,7
46	10	4,2	4,2	0,8	59	10	4,9	5,1
47	12	5,6	5,7	1,2	60	12	5,8	5,7
48	10	4,7	4,8	0,9	61	10	4,8	4,8
49	12	5,6	5,7	1,5	62	11	4,1	4
50	10	5,1	5,3	1	55	10	3	2,2*
51	12	5,1	5,4	1,2	56	12	5	4,6*
52	11	4,9	5,1	1,6	57	12	4,8	4,7
53	12	4,6	5,2*	1,1	58	12	4,7	4,7
54	14	5,6	5*	1,5				

El caparazón está compuesto por 10 filas dobles de placas, cinco columnas interambulacrales y cinco ambulacrales. Éstas están perforadas por una doble fila de poros que a mitad de la longitud de la fila ambulacral se vuelve simple. El área petaloide es conspicua, en la que las cinco ramas petaloides son de longitud similar. El poro exterior es ligeramente mayor que el interior y ambos están dispuestos más o menos a la misma altura de la placa. En el ápice del caparazón, de donde parten las filas ambulacrales, se encuentran cuatro poros genitales alternándose con los oculares, que son de menor tamaño. En el centro del polo aboral, es evidente una elevación a modo de cono.

El número de digitaciones oscila entre 10 y 14, el tamaño del ejemplar no parece estar relacionado con el número de digitaciones. Son delgadas, huecas y bien definidas. En varios ejemplares están partidas, con signos de regeneración. Las membranas peristomiales y periproctales están "camufladas" por espinitas que se disponen de forma radial sobre la boca y el ano. Al observar el borde peristomial despojado de espinas, presenta forma pentagonal y está rodeado por una fila de pequeños tubérculos o poros bucales de mayor

tamaño que el resto. El ano es más o menos circular y tiene casi la mitad de diámetro que el peristoma.

Los ejemplares recolectados vivos presentan pequeñas espinas verdosas en ambas caras del caparazón. Los ejemplares muertos presentan el caparazón desnudo. El color del caparazón es blancuzco.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se trata de una especie litoral. La expedición “Atlantide” recogió ejemplares a unos 25-35 m de profundidad. Se cree que es una especie con una distribución muy restringida limitada por la temperatura del agua, habiéndose encontrado siempre en aguas cálidas y templadas, sin alcanzar altas latitudes.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO:

Solo se tiene información del hábitat y profundidad de los ejemplares recolectados en la campaña de 1998. Dichos individuos se encontraron entre arena y piedras a 10 m de profundidad. *R. orbiculus* se ha encontrado en las islas orientales del archipiélago (Sal, Boa Vista, Maio y Santiago).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha citado en el Atlántico oriental, en toda la costa oeste de África, desde Senegal hasta Angola, así como las islas de Cabo Verde y Ascensión.

2.4.2.4. Clase *Holothuroidea*

Se han estudiado un total de 59 individuos pertenecientes a 7 especies (3 Familias, 3 géneros y 4 Subgéneros). El conjunto de dichas especies constituyen primeras citas para el archipiélago (Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003). La mayor parte de los ejemplares estudiados pertenecen a la especie *Isostichopus badionotus* (17) y a *Holothuria (Holothuria) dakarensis* y *Euapta lappa* con 12 ejemplares totales estudiados.

La mayoría de las especies estudiadas presentan una frecuencia de aparición alta (60-70%) (Tabla 2.11). Por el contrario, sólo se encontró un ejemplar de la especie *H. (V.) lentiginosa enodis* y en una sola isla de las 10 muestreadas.

Tabla 2.11. Frecuencia de aparición en el Archipiélago, tipo de sustrato y rango de profundidad de las holoturias encontradas.

Especie	Frecuencia	Sustrato	Profundidad
<i>H. (V.) lentiginosa enodis</i>	0,1	cascajo	25
<i>H. (S.) surinamensis</i>	0,2	-	-
<i>H. (V.) lentiginosa lentiginosa</i>	0,2	arena; roca-arena	8-20
<i>H. (H.) dakarensis</i>	0,4	piedras; roca-arena fangosa	7-12
<i>I. badionotus</i>	0,7	piedras;piedras-arena;roca, roca-arena fangosa	charco intermareal 8-18
<i>H. (P.) sanctori</i>	0,7	roca; piedras	10-18 charco
<i>E. lappa</i>	0,7	arena-roca;piedras;roca	intermareal 7-22

Las especies estudiadas se encontraron tanto en sustrato duro (roca, piedras, cascajo) como blando (arena, arena fangosa), así como en hábitats herogéneos con presencia de bloques rocosos y cierto porcentaje de arena. El rango batimétrico de dichas especies oscila desde el intermareal (charcos) hasta 25 m de profundidad para *H. (V.) lentiginosa enodis*.

CLASE HOLOTHUROIDEA Brin, 1860

SUBCLASE ASPIDOCHIROTACEA Grube, 1840

Orden ASPIDOCHIROTIDA Grube, 1840

Familia SYNALLACTIDAE Ludwig, 1894

Género *Mesothuria* Ludwig, 1894

***Mesothuria rugosa* Hérouard, 1912**

Mesothuria rugosa Mortensen 1927: 379; Entrambasaguas 2003: 204.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 379.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita a profundidades cercanas a los 3890 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Mortensen (1927) cita a la especie únicamente en el archipiélago de Cabo Verde.

Mesothuria lactea (Théel, 1886)

Mesothuria lactea Mortensen 1927: 382-383, fig. 226; Nobre 1931: 150; Cage *et al.* 1985: 196; Entrambasaguas 2003: 225.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 382-383, fig. 226; Nobre 1931: 150; Cage *et al.* 1985: 196.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango de distribución batimétrico oscila entre los 641 y los 2100 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se ha citado desde el golfo de Vizcaya hasta las islas de Cabo Verde, incluyendo el archipiélago de Azores. También ha sido registrada en el Indopacífico.

Género ***Bathyplores*** Oestergren, 1896

Bathyplores pourtalesii Théel, 1886

Bathyplores pourtalesii Mortensen 1927: 383, 384; Deichmann 1954: 386; Bacallado *et al.* 1984: 149; Pérez-Ruzafa 1984: 103-104, fig. 17; Pérez-Ruzafa *et al.* 1992: 145; Entrambasaguas 2003: 226.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Pérez-Ruzafa 1984; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 383, 384; Deichmann 1954: 386; Bacallado *et al.* 1984: 149; Pérez-Ruzafa 1984: 103-104, fig. 17.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie de distribución batial, entre los 134 y 1477 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Citada en ambos lados del Atlántico. En la zona occidental se ha citado en las pequeñas Antillas, Honduras Británicas y costa norte de Cuba. En el oriental sólo se ha registrado frente a los archipiélagos de Canarias y Cabo Verde.

Bathyplores natans (Sars, 1868)

Bathyplores natans Mortensen 1927: 384-385; Deichmann 1954: 386; Hoz y García 1989: 3; Höisaeter 1989: 99; Entrambasaguas 2003: 226.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 384-385; Deichmann 1954: 386; Hoz y García 1989: 3; Höisaeter 1989: 99.

MATERIAL ESTUDIADO: *B. natans* no ha sido encontrada en los muestreos realizados para el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Se trata de una especie ovípara, se cree que el macho protege la puesta llevándola entre sus tentáculos.

Se distribuye entre los 200-1600 m de profundidad. Habita sobre fondos fangosos y se alimenta principalmente de detritus.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Es una especie cosmopolita presente en casi todos los mares y océanos. En el Atlántico oriental se distribuye desde Irlanda hasta Cabo Verde. También en el mar Caribe y en Japón.

Familia STICHOPODIDAE Haeckel, 1896

Género ***Stichopus*** Brandt, 1835

Isostichopus badionotus Deichmann, 1958

Stichopus badionotus (Selenka, 1867) Machado 1960: 4, Fig. 4; Cherbonnier 1959: 440, Figs. 10 a-m-11a- g; 1975: Pl. I, A-C, fig. 1, A-G, FIG. 2, H-Q; H.L.Clark 1922: 55, pl. 2, fig. 11-18; Deichman 1930: 80, pl. 5, fig. 30-36; 1954: 388, fig. 66: 1- 8; 1957: 4-5, Figs 1- 4; Clark, 1939: 455

Stichopus macroparentheses Clark, 1922: 61, Pl. 4, figs. 1-7

Isostichopus badionotus Deichman 1958: 279-280; 1963: 106; Tikasingh 1963: 84, figs. 23-25; Pawson 1976: 373-374, 1978: 27-28; Caycedo 1978: 159, Lám. 1, cuadro 1, figs. 1-4; 1979: 40; Miller y Pawson 1984: 54, figs. 44-45; Pérez-Ruzafa y Marcos 1987; Hendler *et al.* 1995: 280-282, figs. 156, 187G, H, I; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 54; Entrambasaguas 2003: 228-235, Fig. 10.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie que puede alcanzar gran tamaño, hasta 45- 50 cm o más (Tikasingh 1963). La zona ventral es aplanada y posee tres bandas bien diferenciadas de pies ambulacrales dispuestos de forma muy apretada. Según Tikasingh (1963), en ejemplares maduros la fila del centro tiende a escindirse en dos, por el contrario, Clark (1922) afirma que esta doble fila central se encuentra en los ejemplares muy jóvenes, llegando a formarse una especie de suela continua conforme el individuo crece. También se pueden encontrar pedicelos en la superficie dorsal de forma dispersa en los ejemplares jóvenes, y más apretados conforme aumenta el tamaño del ejemplar, pero nunca llegan a formar series definidas (Clark 1922). La pared del cuerpo es gruesa y rígida. La boca se sitúa en la parte ventral, rodeada por unos 20 tentáculos largos, peltados y con gruesos pedúnculos.

Presenta una gran variabilidad de coloración (Clark 1922; Deichmann 1954; Tikasingh 1963): naranja, amarillo, rojo, marrón o morado. Generalmente, las motas dorsales y laterales son más oscuras que el resto del cuerpo. Sin embargo, también pueden presentar el patrón inverso de coloración expuesto, o incluso individuos uniformemente pigmentados. Los individuos muy jóvenes (<1 cm) carecen de pigmentación.

Siempre presentan torres y bastones en forma de C. Las primeras son pequeñas y numerosas, con una pequeña base de unos 40-60 μm de diámetro, circundada por unos 10-12 agujeros periféricos y 4 centrales. La espira es larga (25-45 μm de altura) y está formada por cuatro pilares que acaban en una corona que posee 20-24 pequeñas espinas alrededor de un agujero central. Clark (1922) encuentra un número menor, entre 12-16 espinitas apicales. Adultos y juveniles presentan morfologías diferentes (Clark 1922). Los cuerpos en C se encuentran dispersos y son de forma (Cherbonnier 1959: 443) y tamaño variable (50-70 μm). Mayoritariamente son más grandes que el diámetro de la base de las torres. Tikasingh (1963) atribuye esto a los individuos jóvenes. Este tipo de escleritos ha causado gran confusión en los diferentes especialistas de esta especie, unos como Selenka (1867) pensaban que no aparecían, otros como Clark (1922) afirman que forman parte de todos los ejemplares que estudiaron, incluidos los cotipos de Selenka (1867). Las espículas del tegumento ventral son torres con el borde de las bases onduladas, también con cuatro pilares coronados de pequeñas espinas y dejando un agujero en el centro (Cherbonnier 1975). Los tentáculos poseen bastones no perforados, con los bordes muy dentados. Los podias ventrales poseen grandes placas perforadas y pseudobotones de bastante longitud, con los bordes dentados. En la senescencia del individuo, las torres sufren cambios morfológicos debido a una reabsorción progresiva de las mismas.

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1027** (C.V.98 Sal Rei, Boa vista) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-12 m; **Ho1028** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: piedras y arena, profundidad: 10 m; **Ho1029** (C.V. 98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1030** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1031** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 1 m (charco intermareal); **Ho1032** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: roca (en grieta), profundidad: 8 m; **Ho1033** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: piedras; **Ho1034** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1035** y **Ho1036** (C.V.98 Islote de Sal Rei, Boa Vista) Sustrato: rocas, profundidad: 8-12 m; **Ho1037** (C.V.98 Porto Velho, Sao Nicolao) Profundidad: 8-11 m; **Ho1038** (C.V.98 Punta del Sol, Boa Vista) Sustrato: rocas y arena fangosa, profundidad: 9-12 m; **Ho1039** (C.V.98 Murdeira, Sal) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 1 m; **Ho1006** y **Ho1007** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Ho1008** (C.V.85 Fontona, Sal); **Ho1009** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista).

Todos los ejemplares estudiados poseen un cuerpo macizo y robusto, la longitud máxima se ha registrado en el ejemplar **Ho1037**, 154 mm. La longitud mínima es de 19 mm en el

ejemplar **Ho1028**. La anchura máxima es 71 mm (**Ho1036**) y la mínima también en el ejemplar **Ho1028**, es de 9 mm.

En los ejemplares conservados no se aprecia el abombamiento dorsal ya que todos están aplastados debido a la recolección y transporte. De igual modo, casi todos los individuos han eviscerado prácticamente la totalidad de sus órganos internos. Los tentáculos son bastante grandes, sobre todo la corona peltada. Presentan un color amarillento, algo más claro que el de las papilas. Todos los ejemplares tienen 20 tentáculos excepto **Ho1033** (21) y **Ho1028** (aproximadamente 14, sumamente pequeños y blanquecinos).

Las papilas, distribuidas irregularmente por toda la superficie dorsal, están casi todas aplastadas en los ejemplares estudiados, excepto en **Ho1028**, en el que poseen apariencia de pequeñas verrugas bastante regulares. Se observa una mayor densidad de papilas en las zonas laterales, así como un tamaño mayor y menor tendencia al aplastamiento. En general, también los ejemplares de mayor tamaño portan un número mayor de papilas. La presencia de verrugas o papilas laterales no es constante y, de hecho, Clark (1922) explica que las papilas son especialmente sensibles a contraerse, e incluso desaparecer durante la conservación del ejemplar en alcohol. Según este autor, el número y prominencia de las papilas varía con la edad, aumentando con la madurez y puede que disminuyendo con la senescencia. En este aspecto, nuestro estudio no concuerda con dicha afirmación, ya que el ejemplar de menor tamaño, **Ho1028**, presenta un número elevado de papilas conspicuas.

No se han encontrado pedicelos en la zona dorsal. Los pies ambulacrales (amarillentos) de la zona ventral se presentan en bandas. En términos generales, a medida que aumenta el tamaño del ejemplar dichas bandas se hacen más anchas llegando a formar una suela casi continua tal (Clark 1922). A su vez, **Ho1028** y **Ho1038** (los ejemplares de menor tamaño) presentan una densidad bastante menor que en el resto, además es la fila central la menos “poblada” de pies ambulacrales.

El anillo calcáreo es masivo, con las placas interradales pequeñas y triangulares y las radiales altas y provistas posteriormente de dos apófisis cortas. Presentan una sola vesícula de Poli de color blanquecino (en algunos ejemplares existen pequeñas motas marrones en su parte apical), de longitud mucho mayor que las ampulas tentaculares. Por su parte, los músculos longitudinales son dobles y de color amarillento. No hemos podido confirmar el buen desarrollo de la *rete mirabile* propio de esta especie ni las gónadas, evisceradas en casi todos los ejemplares examinados. Todos los ejemplares presentan el ano sin dientes y una cloaca pequeña. Todos los ejemplares, menos los dos menores (**Ho1028** y **Ho1038**) tienen 20 tentáculos bucales (Clark 1922).

La coloración presenta cierta gradación conforme aumenta el tamaño de los ejemplares. Los ejemplares de menor tamaño: **Ho1028** posee una coloración blanquecina casi translúcida y **Ho1038** es de color marrón muy claro con las papilas blanquecinas. El resto son de color marrón más oscuro con las papilas (más o menos aplanadas) de color amarillento aunque algunas son blanquecinas, quizás por la conservación en alcohol. Se han observado ejemplares con partes del cuerpo sin las capas más superficiales de la pared del cuerpo.

La espiculación consiste en torres y cuerpos en C, aunque estos últimos no se han encontrado en todos los ejemplares examinados. Estos escleritos son poco abundantes y están asociados a la base de las papilas dorsales. Clark (1922) también asoció su presencia a la base de los pedicelos. En los ejemplares **Ho1027** y **Ho1039** solamente se ha observado un corpúsculo en forma de C, en **Ho1006** tres, en **Ho1034** se observaron unos 12 en la primera preparación y ninguno en la segunda. Esta variabilidad coincide con lo observado por Clark (1922). En la literatura consultada, autores como Cherbonnier (1975) afirman que la presencia de cuerpos en C es rara y está asociada a la base de las papilas, otros como Selenka (en Clark 1922) afirmó que *I. badionotus* carece por completo de ellas, mientras que Clark (1922) y Deichman (1954) confirman su existencia pero precisan la dificultad de encontrarlas, siendo necesario gran cuidado y un número elevado de preparaciones. Por su parte, las torres se ajustan a la descripción dada para la especie. El ejemplar juvenil **Ho1028** posee unas torres de morfología diferente: la base es más o menos igual a la del adulto, excepto en que los cuatro agujeros centrales son más ovalados y parecen de mayor tamaño. Por el contrario, la espira es totalmente distinta, siendo alargada y con una corona de espinas muy apretada (y ligeramente puntiaguda). En los adultos la espira es más baja y rechoncha, con la parte apical ensanchada respecto de la base, adquiriendo casi el mismo diámetro que el disco. Comparando la morfología de las torres de los ejemplares estudiados, se observa una graduación en el acortamiento y ensanchamiento de la espira conforme aumenta el tamaño del ejemplar. En algunos especímenes, se ha observado tan sólo la espira de las torres. Esta característica ya ha sido mencionada como un símbolo de senescencia (Clark 1922: 58).

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: La actividad alimenticia comienza por la tarde y alcanza un pico máximo antes de la media noche.

Los juveniles habitan bajo piedras, entre los corales, grietas, esponjas, tubos de poliquetos o ascidias (Clark 1922; Miller y Pawson 1984). Los individuos con tallas comprendidas entre los 150-200 mm de longitud habitan en espacios abiertos a poca profundidad, ya sea de forma aislada o mostrando hábitos gregarios. Los adultos viven completamente expuestos sobre fondos de fango, arena o rocas. En el mar Caribe también suelen encontrarse en

praderas de *Thalassia* y *Syringodium*, y en fondos arenosos con algas. Batimétricamente se distribuye desde unos pocos metros (menos de 3 m) hasta los 65 metros.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los individuos recolectados se han observado en diversos tipos de sustrato: roca, piedras y arena con presencia de bloques rocosos entre 1 y 18 m. También en charcos intermareales. Los individuos de tallas mayores se han registrado tanto en ambientes expuestos como protegidos en grietas o bajo piedras. Se puede considerar como una especie frecuente en el archipiélago ya que se ha registrado en todas las islas menos en Sao Antao y Santa Luzia.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Especie muy común en el Atlántico occidental desde Carolina del Sur hasta Brasil, incluyendo numerosas islas del Caribe. Cherbonnier (1975) confirmó la existencia de esta especie en el Atlántico oriental, describiendo ejemplares de las islas de Sao Tomé (golfo de Guinea) y Ascensión (Pawson 1978).

Familia HOLOTHURIIDAE Ludwig, 1894

Género *Holothuria* Linnaeus, 1767

Holothuria (Semperothuria) surinamensis Ludwig, 1875

Holothuria surinamensis Deichmann 1938: 131; 1954: 393.

Semperothuria surinamensis Deichmann 1958: 302-303; 1963: 109.

Holothuria (Semperothuria) surinamensis Rowe 1969: 135-136, fig. 6; Caycedo 1978: 179, Lám. IX, cuadro 11, figs. 1-5; 1979: 41; Miller y Pawson 1984: 57, figs. 46-47; Hendler *et al.* 1995: 294-296, figs. 166, 185D, E, F; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 55; Entrambasaguas 2003: 237-241.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie de talla media que puede llegar a alcanzar los 20 cm de longitud. El cuerpo se va afilando hacia el extremo anterior, en cambio el extremo posterior es redondeado. La pared del cuerpo es delgada y flexible, con una textura bastante rugosa. Dorsalmente posee algunas papilas pequeñas y puntiagudas. En la parte ventral se encuentran los pies ambulacrales, cilíndricos y distribuidos a lo largo de los radios. Algunos autores como Hendler *et al.* (1995) afirman que los podios son numerosos, mientras que otros como Caycedo (1978) opinan que su densidad no es muy elevada.

La boca se encuentra rodeada por 10-20 (17-20, según Caycedo 1978) tentáculos peltados, iguales y de pequeño tamaño. El número variable de tentáculos es debido a la regeneración que se produce de la parte anterior tras la reproducción asexual por fisión (Crozier 1915). Alrededor de los tentáculos existe un collar de pies ambulacrales.

Presenta una gran variedad de patrones de coloración: marrón amarillento, rojizo, marrón-violeta, chocolate, verde oliva, o incluso negro. Generalmente, posee una doble serie de manchas oscuras a lo largo de todo el dorso, con una papila en el centro de cada una. La superficie ventral es uniformemente marrón y más pálida que la dorsal.

Generalmente, los escleritos mayoritarios son torres, en la mayoría de las cuales el disco está reducido a una simple X. También pueden presentar el disco típico con una gran perforación central, de 0 a 8 periféricas y 9-15 dientes marginales. La existencia o no de base en las torres puede estar asociada a la edad del individuo, estando presente en individuos juveniles y ausente en los adultos (Caycedo 1978). La espira está compuesta por cuatro largos pilares, portando cada uno pequeños dientes en su extremo, a veces desde la mitad de los pilares. Esta especie carece de botones, de placas perforadas o de rosetas.

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1024** (C.V.97 Tarrafal, Santiago); **Ho1025** (C.V.97 Tarrafal, Santiago); **Ho1010** y **Ho1011** (C.V.85 Salamanca, Sao Vicente).

- *Medidas:* La longitud del ejemplar mayor (**Ho1011**) es, aproximadamente, de 124 mm y su anchura es 20 mm. El ejemplar de menor tamaño (**Ho1025**) mide 32 mm de largo y 12 mm de ancho.

El cuerpo de los ejemplares es algo afilado hacia el extremo anal y redondeado hacia el extremo anterior. La boca se sitúa en posición ventral rodeada por 17 (**Ho1010** y **Ho1011**) y 20 (**Ho1024** y **Ho1025**) tentáculos peltados de color verdoso. Alrededor de la abertura bucal se observa un collar de puntos negros correspondientes a los pies ambulacrales. El tegumento no es muy grueso.

Los pies ambulacrales (de color amarillento) se distribuyen más o menos alineados en tres filas en todos los ejemplares. **Ho1025** presenta 5 bandas poco densas y **Ho1011** una suela más o menos continua pero con alta densidad de pies ambulacrales. Internamente poseen un anillo calcáreo estrecho, con ampollas tentaculares y una vesícula de Poli de tamaño considerable. Las bandas musculares son dobles, gruesas y de color amarillento. Poseen un aparato respiratorio conspicuo en el lado derecho. El penacho gonadal se ha observado solamente en **Ho1010** y **Ho1011**.

Los ejemplares de menor tamaño (**Ho1024** y **Ho1025**) son de color marrón grisáceo en la zona dorsal, con pequeñas motas distribuidas irregularmente (no en dos filas como indica la diagnosis) por la superficie dorsal. Del centro de cada mancha sale una pequeña papila algo puntiaguda y de color claro. Los ejemplares **Ho1010** y **Ho1011** son de color marrón oscuro y sí presentan una doble fila de puntos negros a lo largo de toda la superficie dorsal. **Ho1024** parece haberse reproducido asexualmente por fisión y regenerado, ya que tiene

una coloración diferente en los extremos anterior y posterior (Crozier 1917).

Se han observado torres con el disco con forma de cruz de Malta, aproximadamente con unas 8 espinas periféricas. Poseen 4 pilares largos que acaban en la parte apical en forma de cúpula, en ocasiones con una espina en el tramo medio y otras en el ápice, otros pilares sólo llevan espinas en el extremo apical. Los ejemplares **Ho1024**, **Ho1010** y **Ho1011** también poseen bastones curvos, más o menos largos y con los márgenes dentados.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Durante el día, los individuos se esconden entre las ramas del coral, bajo rocas o cascajos, arena, entre las matas de fanerógamas o bajo una fina capa de sedimento blando. Generalmente habitan cerca de la orilla o en zonas tranquilas y poco profundas, como lagunas o bahías. En el Caribe se ha citado a profundidades mayores, hasta 42 m, donde se ha encontrado asociada al coral *Oculina varicosa*.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: La presencia de esta especie en el archipiélago es escasa habiéndose registrado pocos individuos y sólo en islas de Santiago y San Vicente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el mar Caribe se distribuye en Bermudas, Jamaica, Cuba, Puerto Rico, este y oeste del golfo de México, Colombia, Venezuela y Surinam. El límite septentrional lo tiene en Florida y hacia el sur en Brasil.

Subgénero ***Holothuria (Platyperona)*** Rowe, 1969

Holothuria (Platyperona) sanctori Delle Chiaje, 1823

Holothuria sanctori Barrois 1887: 112; Koehler 1895: 13, fig. 15; 1921: 171-173, fig. 127-128; 1927: pl. XVI, fig. 21; Mortensen 1927: 393; Panning 1939: 530fig. 4; Chapman 1951: 398; Cherbonnier 1958: 54; Tortonese 1965: 61-62, fig. 21A-22; Gustato y Villari 1977: 292, fig. 4; Ocaña *et al.* 1982: 441; Marques 1983: 4; Munar 1983: 62, fig. 25; Pereira 1997: 333.

Holothuria (Platyperona) cf. parvula Pérez-Ruzafa 1984, 114-120, fig. 23-25.

Holothuria (Platyperona) sanctori Rowe 1969: 145; Pawson 1978: 27; Koukuras y Sinis 1981: 276; López Ibor *et al.* 1982: 8; Bacallado *et al.* 1984: 149; Pérez-Ruzafa 1984: 121-131, Figs. 27, 28, 29, 30; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 55; Entrambasaguas 2003: 241-245, Fig. 11.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie con tegumento grueso y coriáceo de cuerpo alargado, más o menos cilíndrico, aplanado ventralmente y con una suela de pedicelos bien diferenciada. Puede llegar a alcanzar los 15-20 cm de longitud y unos 5 cm de ancho. De las tres especies incluidas dentro del subgénero *Platyperona*, *H. (P) sanctori* es la que mayor longitud alcanza.

En la zona dorsal presentan numerosos tubérculos cónicos que llevan papilas muy desarrolladas con un extremo delgado y agudo, y pedicelos dispuestos entre ellas. Éstas se encuentran distribuidas de forma desordenada, aunque algunos autores como Koehler (1895: 13) afirman que las papilas dorsales aparecen en series. El límite entre las zonas dorsal y ventral está muy bien definido, siendo los tubérculos marginales idénticos a los dorsales. Pueden poseer una gran vesícula de Poli o dos, en este último caso, una de ellas es más pequeña que la otra. Esta especie posee abundantes túbulos de Cuvier.

Presenta una coloración variable, desde marrón oscuro con anillos marrón claro o blanquecinos alrededor de las papilas dorsales, hasta marrón claro con los anillos marrón oscuro. El número de dichas manchas es variable, pudiendo llegar a presentar cada papila una mancha.

Los escleritos están constituidos por torres y grandes placas, distribuidas tanto en la zona ventral como en la dorsal. Las torres tienen la base con bordes lisos, aunque ligeramente ondulados, portando de 8-12 agujeros periféricos principales y otros secundarios de menor tamaño. Según Panning (1939) el diámetro de la base de las torres oscila entre 0,072-0,076 mm, la altura entre 0,052-0,06 mm y la corona unos 0,028-0,04 mm. Las placas se disponen en una capa por debajo de las torres. Éstas pueden ser grandes y finas con 4-8 pares de agujeros, miden entre 0,126-0,144 mm de largo por 0,063-0,072 mm de ancho. Lo más característico de estos escleritos es la existencia de una prominencia o barra en la parte central más o menos regular. Las placas de las papilas dorsales son más alargadas y están más perforadas, el tamaño de las mismas oscila entre 0,2-0,25 mm (Koehler 1969: 172). Las papilas también presentan placas gruesas de apoyo, barras con ensanchamientos centrales y finales, y bastones arqueados con ensanchamientos perforados. Los corpúsculos turriformes de los tentáculos presentan el disco algo irregular.

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1023** (C.V.97 Brava, localidad desconocida); **Ho1020** (C.V.96 Bahía de San Pedro, San Vicente) Sustrato: roca, profundidad: 10 m; **Ho1040** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1041** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1042** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1043, Ho1044 y Ho1045** (C.V.98 Tarrafal, Santiago).

- *Medidas:* La longitud mayor es de 132 mm en **Ho1042**, con una anchura de 38 mm. El ejemplar menor es **Ho1020** con una longitud y anchura de 15mm y 9 mm, respectivamente.
- Los ejemplares estudiados presentan un cuerpo alargado, con cierta tendencia a presentar el extremo anal más apuntado. Por norma general, el tegumento es grueso (con cierto grado de plegamiento). Las papilas se distribuyen en la zona dorsal irregularmente sin formar series definidas. Lateralmente no se diferencian tubérculos o papilas de mayor tamaño,

siendo iguales a las situadas en la cara dorsal. En la zona ventral los pedicelos se distribuyen densamente a modo de suela, sólo en **Ho1020** (el ejemplar estudiado de menor tamaño) se encuentran en tres filas más o menos definidas.

Los tentáculos bucales son peltados y su número oscila entre 13-20 (en la gran mayoría de los casos son 20), los ejemplares de mayor tamaño son los que poseen mayor número de ellos. El color de dichos tentáculos es similar al del tegumento. No se han observado papilas alrededor de la base tentacular. Internamente poseen un anillo calcáreo bien definido, con ampollas tentaculares y una vesícula de Poli bien desarrollada de color violáceo o amarillento con motas irregulares color vino. Las bandas musculares son dobles, anchas, aplanadas y de color marrón-amarillento. En casi todos los ejemplares se han observado las gónadas, túbulos de Cuvier y órganos respiratorios. La gran mayoría presentaban el digestivo lleno con un contenido intestinal compuesto por arena o fango.

El color de todos los ejemplares es marrón oscuro. **Ho1020** presenta una coloración blanquecina con motitas marrones en el centro de cada papila. Todos poseen las papilas de color oscuro, más o menos de la misma tonalidad que el resto del tegumento. También, por norma general, presentan manchas más o menos circulares de color blanco alrededor de las papilas, la proporción de éstas varía en los distintos ejemplares.

La base de las torres de la gran mayoría de los individuos estudiados tiene 8 agujeros periféricos principales, sin contar los pequeños que se intercalan. A su vez, el resto de las estructuras de las torres, al igual que las placas, se ajustan a la diagnosis dada para la especie.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Especie típica del litoral desde la zona mediolitoral inferior hasta más de 20 m de profundidad. Habita en sustratos rocosos, en oquedades o grietas también entre rizomas de *Posidonia oceanica* y arena. Utilizan los túbulos de Cuvier como elemento defensivo y disuasorio cuando son molestados.

Posee actividad nocturna, refugiándose entre rocas por el día y desplazándose a fondos de arena para alimentarse al caer la noche (Pérez-Ruzafa 1984).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares recolectados en este trabajo se observaron sobre sustrato duro (roca, piedras) entre 10 y 18 m de profundidad. Se ha observado en casi todas las islas del archipiélago excepto en Santa Luzia, Sao Nicolao y Fogo.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental, ha sido citada en el golfo de

Vizcaya y costas de Portugal, también en las islas Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, así como en la isla de Santa Helena. Es una especie muy común en el Mediterráneo.

Subgénero ***Holothuria (Vaneyothuria)*** Deichmann, 1958

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa von Marenzeller, 1893

Holothuria lentiginosa Panning 1939: 82, fig. 68; 1939: 532, figs. 5-6; Deichmann 1940; 1954: 39; Cherbonnier 1958: 371; 1965: 13; Rowe 1969:152; Pereira 1997: 333.

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa Miller y Pawson 1979: 912; Bacallado *et al.* 1984:150; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 56; Entrambasaguas 2003: 246-250.

DIAGNOSIS: El cuerpo puede alcanzar gran longitud, hasta 50 cm (Miller y Pawson 1978). Es más o menos cilíndrico y con la parte ventral aplanada, siendo el tegumento espeso y ligeramente rugoso. Los ejemplares conservados en alcohol tienden a contraerse mostrándose muy plegados. Poseen 20 tentáculos bucales ventrales de color amarillento con pintas de color rojo vino. Las papilas dorsales están distribuidas de forma bastante dispersa. El extremo de los apéndices es más oscuro, a menudo con un área clara alrededor de la base de las papilas. Los pedicelos son pequeños, cilíndricos, normalmente de color marrón con rojo oscuro y en muchos casos rodeados en la base por un ancho círculo rojizo. No existe una uniformidad de criterios en la descripción y disposición de los pedicelos en el subgénero *Vaneyothuria*. Según Rowe (1969) se distribuyen a modo de suela o bien formando tres bandas diferenciadas, mientras que Cherbonnier (1965) afirma que se distribuyen de forma irregular o en 10-14 hileras. La corona calcárea es masiva, con las placas interradales triangulares y el borde posterior ondulado. Las ampollas tentaculares son cortas y anchas. El número de vesículas de Poli (1-5) varía según los individuos, al igual que el número y reparto de los canales hidróforos (10-16). Carece de túbulos de Cuvier y posee una cloaca de gran diámetro, con un ano terminal con 5 a 6 pies dispuestos en semicírculo en cada radio.

El color que presentan en vivo es marrón claro, de un tono más pálido en la zona ventral. El dorso también puede ser de color poso de vino claro, rojo o, incluso, negruzco rojizo con pintas blancas. A menudo, presentan pequeñas pintas color vino que en la parte ventral, pueden formar una banda mediana que puede recubrir más de la mitad del *trivium*. También se han observado ejemplares con el vientre de color vino uniforme con violeta claro (Cherbonnier 1965).

La espiculación está formada por torres y botones. Las torres son delicadas, de diferentes tamaños y altura moderada, con un disco que puede ser espinoso o más o menos liso. La

aguja acaba en pequeños dientes que desde arriba dan una apariencia de cruz de Malta. Los botones son estrechos, a menudo retorcidos e incompletos, lisos, con 2-5 pares de perforaciones y en extrañas ocasiones, con protuberancias.

H. (Vaneyothuria) lentiginosa presenta dos subespecies: *H. (V.) lentiginosa lentiginosa* Marenzeller, 1893 y *H. (V.) lentiginosa enodis* Miller y Pawson, 1978. Los ejemplares estudiados en el presente trabajo se ajustan a las diagnósicas dadas para dichas dos subespecies, cuya descripción se presenta a continuación.

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa lentiginosa von Marenzeller, 1893

Holothuria lentiginosa Herouard 1929: 53-63; Panning 1939: 532, fig. 5-6; Cherbonnier 1950: 107, fig. 3c; 1958: 371; 1965: 13, lam. II, fig. K-S.

Vaneyothuria lentiginosa Deichmann 1958: 307 (en parte).

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa Rowe 1969: 151; Miller y Pawson 1978: 913, fig. 4C-D; Pérez-Ruzafa y López Ibor 1986.

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa lentiginosa Miller y Pawson 1979: 913, Fig. 4C-D; Pérez-Ruzafa 1984: 147-152, Fig. 38; Pérez-Ruzafa y López Ibor 1986: 105-109, figs. 1-2; Entrambasaguas 2003: 250-252, Fig. 12.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Cuerpo alargado, de piel dura y gruesa cuando está contraída. Su longitud oscila entre los 12 cm y su anchura ronda los 4 cm de diámetro, aunque se han encontrado ejemplares de hasta 46 cm de longitud (Herouard 1929) y 7-8 cm de anchura (Pérez-Ruzafa 1984). Por norma general, el margen lateral del cuerpo presenta 10-18 papilas conspicuas y retráctiles. En el dorso, las papilas se distribuyen en 14-16 hileras longitudinales de forma bastante dispersa (Cherbonnier 1965). Los pedicelos son pequeños y se disponen en 10 ó 14 filas longitudinales, también más o menos dispersas. Poseen 20 tentáculos bucales amarillentos moteados de rojo vino y una corona calcárea masiva, con placas interradales triangulares con el borde posterior ondulado. Las ampollas tentaculares son cortas y gruesas y, en la mayoría de los casos, presentan una vesícula de Poli (puede tener 3) y tres canales pétreos (puede llegar a tener 10).

Esta subespecie posee una gran variabilidad en el patrón de coloración (Miller y Pawson 1978: 913). El dorso suele ser marrón claro a rojizo claro. A veces, se encuentran pequeñas manchas marrón oscuro e incluso se han descrito individuos verdoso-amarillentos (Pawson y Miller 1979). El vientre es blanquecino con la parte central marrón, también pueden tener color “poso de vino” uniforme o moteado. Los flancos son amarillo-verdoso o marrón. Las papilas son blanquecinas o con el cono rojizo y el extremo blanquecino rodeadas de rojo negruzco oscuro y los pedicelos presentan un anillo ancho de color rojo negruzco en su base.

Los escleritos consisten en torres y botones. Los discos basales de las torres tienen de 50 a 100 μm de diámetro y están conspicuamente dentados. En casos excepcionales pueden tener el disco basal liso. Los botones miden de 45-60 μm de longitud y presentan un elevado grado de torsión, con las perforaciones incompletas u obliteradas. Los tentáculos poseen un elevado número de bastones pequeños de unos 15 μm de longitud, incluso algunos menores, con espinas toscas. Los pies ventrales contienen bastones de 16 a 19 μm de longitud, perforados en el centro y en los extremos.

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1026** (C.V.97 Punta Geneanes, Santiago); **Ho1046** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: arena, profundidad: 15 m; **Ho1047** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: arena, profundidad: 10 m; **Ho1048** (C.V.98 Sao Antao) Sustrato: rocas y arena, profundidad: 20 m; **Ho1049** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: rocas y arena, profundidad: 8 m.

El cuerpo de los individuos estudiados presenta los extremos muy redondeados y la parte ventral aplanada. La longitud oscila entre los 14 y los 30 cm, dichas medidas han de considerarse mínimas debido al plegamiento que presentan los ejemplares (Millar y Pawson 1979). El tegumento es espeso y ligeramente rugoso. En general, las papilas y pedicelos se encuentran replegados. Los pedicelos forman una suela ventral con 10-14 bandas más o menos regulares con apariencia de suela continua.

La boca se sitúa ventralmente y, en términos generales, está rodeada por 20 tentáculos bucales (excepto **Ho1046** y **Ho1049**). Estos son de pequeño tamaño y de color vino claro. El anillo calcáreo es robusto y bien definido, con ampollas tentaculares largas, estrechas y rojizas, y una vesícula de Poli por individuo (en el ejemplar **Ho1026** se encontraron dos de diferente longitud). También se han observado las gónadas, los árboles respiratorios muy desarrollados y bandas musculares dobles y finas pero de gran anchura. Todos los ejemplares poseen el intestino lleno de sedimento, con partículas de distinto diámetro. El ano tiene disposición ligeramente ventral. Es de bastante tamaño y está rodeado por una especie de pliegues que contienen de 3 a 5 pedicelos de color vino. El interior del mismo está rodeado por una mancha circular negra. Se encontró un ejemplar del pez *Carapus acus* en los ejemplares **Ho1026** y **Ho1046**.

El color de todos los ejemplares es marrón en la zona dorsal y blancuzco en la ventral. En la zona dorsal presentan abundantes papilas de color blanquecino, mientras que en la ventral los pedicelos (o su extremo) son marrones.

En términos generales, presentan en la zona dorsal botones y torres. Las torres poseen el disco basal dentado y espinoso con unos 11 agujeros periféricos (no se han observado

ejemplares con los bordes del disco liso). Los botones son irregulares y la mayoría de ellos están torsionados e incompletos, algunos presentan prominencias redondeadas. Frecuentemente, las perforaciones están también incompletas u obliteradas y presentan forma alargada.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita entre 100- 250 m de profundidad. Según Cherbonnier (1965) es común encontrar en el interior de los ejemplares al pez *Fieraster imberbis* (Linneo) (= *Carapus acus* (Brünnich)).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados se recolectaron sobre sustrato arenoso o en arena con presencia de bloques rocosos entre 8 y 20 m de profundidad. Se han observado en tres islas, Santiago, Maio y Sao Antao.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se encuentra desde Azores, Marruecos, área Congo-Angoleña hasta Sierra Leona. La captura de un ejemplar en el mar de Alborán (Mediterráneo occidental) (Pérez-Ruzafa y López Ibor (1986) hace pensar que también se distribuye por dicha zona del Mediterráneo y quizás en otras áreas más orientales. En 1954, Deichmann la citó en la costa norte de Cuba, pero en realidad, se trataba de la variedad *Holothuria (V.) lentiginosa enodis* (Miller y Pawson 1979).

Batimétricamente se distribuye entre los 100-250 metros, aunque también se han recolectado ejemplares a profundidades menores, 75 m (Pérez-Ruzafa y López Ibor 1986).

***Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa enodis* Miller y Pawson, 1978**

Holothuria lentiginosa Deichmann 1940: 196, pl. 33, figs. 1-7; 1954: 391

Vaneyothuria lentiginosa Deichmann 1958: 307 (en parte)

Holothuria lentiginosa enodis Pawson *et al.* 1982.

Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa enodis Miller y Pawson 1979: 914, figs. 1-3, 4 A-B; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 57; Entrambasaguas 2003: 252-254.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: La diferencia principal de esta subespecie de la anterior radica en la espiculación y en el patrón de coloración. Las torres de esta subespecie presentan un disco ligeramente dentado de 40-100 μm de diámetro. Los botones pueden alcanzar más longitud (40-105 μm), son irregulares y, a menudo, incompletos, pero rara vez torsionados. En los tentáculos se encuentran bastones (generalmente con más de 200 μm de largo) con espinas diminutas principalmente en los extremos.

Dorsalmente puede ser desde marrón claro hasta muy oscuro, con dos líneas longitudinales de 5-10 pares de motas marrón oscuro de, aproximadamente, 7-10 mm de diámetro. Dichas filas de motas dorsales, así como la coloración general, se pierden progresivamente cuando el ejemplar está conservado en alcohol, adquiriendo una tonalidad blanquecina con algunos trazos de marrón (Miller y Pawson 1979). Ventralmente puede ser desde blanco hasta color café claro.

El resto de caracteres son similares a la subespecie anterior. *H. (V.) lentiginosa enodis* presenta longitudes entre los 15-30 cm, siendo el cuerpo de 4 a 8 veces más largo que ancho. La boca presenta una posición subterminal rodeada de 35-50 papilas y por 20 (rara vez 19) tentáculos bucales. La pared del cuerpo es muy gruesa y extremadamente rígida cuando se contrae. Los pedicelos se disponen por toda la superficie del cuerpo, presentando en la zona dorsal una forma más puntiaguda que en la ventral. Normalmente están contraídos, pero pueden llegar a alcanzar una longitud de 5-7 mm. El anillo calcáreo no posee una consistencia muy sólida y sus piezas radiales son más anchas que las interradales, cada una con una pequeña muesca en su parte anterior. Las interradales son ligeramente afiladas anteriormente. Presentan una vesícula de Poli de aspecto bulboso. Las ampollas tentaculares son conspicuas y de aproximadamente 10 mm de largo.

MATERIAL ESTUDIADO: Ho1021 (C.V.96 Bahía de San Pedro, Sao Vicente) Método de captura: draga, Sustrato: cascajo, profundidad: 25 m.

- *Medidas:* El ejemplar estudiado es de gran tamaño, pero debido al alto grado de plegamiento (conservado en un bote pequeño para el tamaño del ejemplar) no se ha podido establecer su longitud exacta. La mínima medida es 141 mm (la real es, probablemente, más del doble) y la anchura aproximada de 80 mm. Presenta un por lo que no se puede estimar su longitud exacta, la longitud mínima es.

El ejemplar **Ho1021** presenta un tegumento sumamente grueso (aproximadamente 8 mm), coriáceo y replegado. Al igual que la subespecie anterior, los ejemplares conservados en alcohol tienden a contraerse mostrándose muy plegados (Miller y Pawson 1979). El color del ejemplar estudiado es blanquecino. Dicha coloración puede deberse a la conservación en alcohol (Deichman 1940; Miller y Pawson 1979). En la zona dorsolateral se pueden apreciar dos filas con 5 pares de motas negras circulares. A lo largo de la zona medioventral presenta una banda de color marrón claro. El patrón de coloración observado se ajusta al patrón dado para *H (V.) lentiginosa enodis*. La parte ventral es sumamente plana y con las papilas y pedicelos muy retraídos. Se observó el anillo calcáreo, robusto y bien definido, con ampollas tentaculares largas y evidentes. También se observó una vesícula de Poli.

Presenta torres y botones en el tegumento dorsal. Las torres tienen el disco basal más o menos liso y la espira de la torre acaba en forma de cruz de Malta. El número de perforaciones periféricas es similar al de los especímenes estudiados de la subespecie anterior. Los botones no están torsionados, el número de perforaciones de los mismos oscila entre 3 y 5. Dichas perforaciones también son alargadas y, en algunos casos, incompletas. A su vez, no se han encontrado botones con las prominencias redondeadas observadas en los ejemplares de *H. (V.) lentiginosa lentiginosa*.

El ejemplar analizado presenta el intestino lleno de sedimento, con partículas de diámetro muy variado.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Esta subespecie se ha citado sobre arena fangosa y en arrecifes del coral *Oculina varicosa* rodeado por arena fangosa. Habita entre 69-450 m de profundidad.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: El ejemplar estudiado se recolectó sobre cascajo a 25 m de profundidad en la isla de Sao Vicente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Hasta la fecha, la subespecie *Holothuria (V.) lentiginosa enodis* se ha citado únicamente en el Atlántico occidental, en Cuba y Florida (Miller y Pawson 1978), aunque estos autores afirman su distribución anfiatlántica. Pérez-Ruzafa *et al.* 1999 y Entrambasaguas 2003 constituyen las primeras citas de esta especie para las costas orientales del océano Atlántico en el archipiélago de Cabo Verde.

Subgénero **H. (*Holothuria*)** Linnaeus, 1767

Holothuria (Holothuria) dakarensis Panning, 1939

Holothuria stellati dakarensis Panning 1939: 538, fig. 10-11.

Holothuria dakarensis Cherbonnier 1950: 102-108, fig. 1-2; 1965: 14.

Holothuria (Holothuria) dakarensis Rowe 1969: 153-154; Pawson y Shirley 1977: 915-920; Bacallado *et al.* 1984: 150; Miller y Pawson 1984: 51; Pérez-Ruzafa 1984: 169-183, Figs. 47, 48, 49, 50, 51; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 57; Entrambasaguas 2003: 255-260.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Especie de tegumento delgado con densidades muy altas de pedicelos ventrales dispuestos en cuatro hileras (Miller y Pawson 1984).

La corona calcárea está bien calcificada, con poca altura y compuesta por 10 piezas. Las interradales son triangulares, las radiales muy anchas, rectangulares y con escotaduras anteriores muy visibles. Las vesículas tentaculares son cortas, filiformes y violáceas. Poseen

un canal pétreo en la parte derecha del cuerpo y una vesícula de Poli. Los músculos longitudinales de *Holothuria (H.) dakarensis* son anchos y con los bordes libres. La boca es terminal rodeada de 19-20 tentáculos de color amarillo verdoso, de diferentes longitudes y dispuestos sin orden aparente. El ano, también terminal, está rodeado de una corona de papilas muy pequeñas (Cherbonnier 1950). Especie con alta variabilidad en el patrón de coloración. Puede tener las zonas dorsal y ventral de color marrón-violáceo oscuro o claro con motas, también de distinta intensidad, marrón o marrón-violeta oscuro en el dorso. Dichas motas pueden presentarse alienadas en dos filas (Miller y Pawson 1984). En general, ambas superficies se distinguen perfectamente en base a su coloración.

Las espículas consisten en torres, placas y bastones. Las torres están conformadas por una base, cuatro pilares, un travesaño horizontal (en la mayoría de los casos) y una corona circular con numerosas espinas de bastante longitud. Esencialmente, las torres del dorso y del vientre son iguales, aunque en algunas ocasiones las del dorso tienen la base más pequeña, incluso en algunos ejemplares se han encontrado bases reducidas a un anillo espinoso (Panning 1939). En los ejemplares de menor tamaño, las torres son especialmente numerosas, más bajas y con los tramos inferiores de los pilares más anchos. Los superiores, entre el travesaño y la corona, son paralelos. A su vez, los ejemplares más pequeños pueden presentar el borde del disco liso (Pérez-Ruzafa 1984). En los individuos de mayor longitud, los tramos inferiores se extienden a lo ancho y los superiores otra vez son paralelos y más desarrollados, de modo que la distancia entre el travesaño y la corona es significativamente grande. Las torres de los pedicelos y de las papilas son mayores que las del tegumento con un disco basal más o menos completo. Las medidas para las torres varían según los autores Panning (1939), Rowe (1969) o Pawson y Shirley (1977). Las placas del tegumento (tanto del dorso como del vientre) son escasas, quedando grandes espacios de tegumento libre. Éstas son parecidas a las placas dorsales de *H. (H.) mammata*, es decir, con forma oval y generalmente con 5 ó 6 pares de agujeros, en raras ocasiones sólo 3. La barra central y los bordes laterales son espinosos. Vistas desde arriba, las espinas forman como quillas colocadas transversalmente, mientras que los bordes se presentan angulosos. En los pies ventrales y dorsales pueden encontrarse bastones sólidos y placas anchas de mayor tamaño, de unos 0,279-0,378 mm de largo y 0,054- 0,098 mm de ancho, mostrando una orla delgada con una línea de agujeros. Las papilas dorsales contienen bastones de 0,171 a 0,262 mm de largo y de aspecto nudoso y/o con ramificaciones.

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1050, Ho1051, Ho1052 y Ho1053** (C.V.98 Villa de Maio, Maio) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 10 m; **Ho1054 y Ho1055** (C.V.98 Punta del Sol, Boa Vista) Sustrato: rocas y arena fangosa, profundidad: 9-12 m; **Ho1012, Ho1013 y 1014** (C.V.85 Murdeira, Sal); **Ho1015** (C.V.85 Palmeira, Sal); **Ho1016** (C.V.85 Sal Rei, Boa Vista); **Ho1017** (C.V.85 Fiura, Sal).

- *Medidas*: El ejemplar mayor tiene una longitud de 133 mm (**Ho1050**) y el menor de 32 mm y una anchura de 14 mm (**Ho1017**).

Los ejemplares estudiados poseen un tegumento fino con papilas dorsales aplanadas, aunque lateralmente se hacen algo más visibles. Los pedicelos se disponen por toda la superficie del cuerpo. En la parte ventral, los pies ambulacrales blancos, circulares y de bastante longitud se disponen en filas poco evidentes y la gran mayoría de ellos aparecen extendidos. No se observan papilas alrededor de los tentáculos bucales ni del ano. La boca de los ejemplares estudiados es de pequeño tamaño y está rodeada de 20 tentáculos peltados de muy pequeño tamaño de la misma longitud) y color vino claro. Internamente se observa un anillo calcáreo pequeño, con ampollas tentaculares alargadas y translúcidas. Las bandas musculares son muy finas. Los árboles respiratorios están bien desarrollados y no presentan órgano de Cuvier. Los individuos presentan de 1 a 3 vesículas de Poli de color más oscuro. Otros autores como Pérez-Ruzafa (1984) también citan más de una vesícula de Poli en los ejemplares de esta especie. Los intestinos de los ejemplares se encontraban repletos de sedimento, incluyendo partículas de hasta 2-5 mm.

El color es marrón rojizo con dos filas de puntos negros (7-9 pares) longitudinales en la parte dorsal. Ventralmente son más claros y con una coloración más oscura en la zona medio radial.

La morfología de las torres de los especímenes estudiados se ajusta a la diagnosis de la especie. Se observaron torres con bases de distintas formas, desde las más reducidas con forma de cruz hasta aquellas más o menos redondeadas con cuatro agujeros centrales algo triangulares y unos 9-11 periféricos de diferente tamaño. Tal como se indica en la diagnosis, en los ejemplares de mayor tamaño el disco es espinoso en todos los casos y la espira es alargada, dando un aspecto estilizado a la torre. En cambio, en los de menor longitud existen también torres con la espira más baja y el borde del disco liso. Las medidas del diámetro de la base (60-110 μm) y la altura de la espira (60-80 μm) de las torres de nuestros ejemplares coinciden, de forma aproximada, con los rangos dados por Panning (1939): dd: 60-108 μm ; h: 60-80 μm y Rowe (1969): dd: 65-105 μm ; h: 70-85 μm . Los botones, de extremos redondeados, no son tan escasos como especifica la diagnosis. Aparecen con diferentes formas: ovales, alargados, de aspecto irregular (debido al proceso de formación) e incluso con aspecto de placa perforada, pero siempre con los bordes muy dentados. En los ejemplares de menor tamaño dichos bordes están menos dentados y los agujeros menos obliterados. En la línea medio longitudinal se aprecia una línea refringente que recuerda a una cresta, asimismo, también presentan pequeñas protuberancias por toda la superficie, adquiriendo un aspecto más rugoso e irregular. Tienen un número muy variable de pares de perforaciones, desde tres (en los ejemplares de menor tamaño y en pocas ocasiones) hasta

doce. En la mayoría de los casos, dichos pares de agujeros no poseen el mismo diámetro y, a menudo, en uno de los extremos queda uno desapareado de menor tamaño.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Habita la zona intermareal e infralitoral, hasta unos 17 metros de profundidad. Se ha encontrado en superficies rocosas escalonadas y abruptas cerca de fondos de arena y en cascajos de coral. También se han observado individuos parcialmente enterrados en el sedimento, en grietas, en arena o bajo rocas.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Los ejemplares estudiados se observaron sobre arena y sobre sustrato rocoso con presencia de arena fangosa entre 7 y 12 m de profundidad. Se han encontrado en las islas más orientales (Sal, Boa Vista y Maio) y en Sao Antao.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: En el Atlántico oriental se ha citado en los archipiélagos de Azores, Canarias y Cabo Verde, así como en las costas de Senegal y Angola. En el Atlántico occidental se ha encontrado en dos localidades del golfo de México.

Orden ELASIPODIDA Théel, 1882

Familia ELPIDIIDAE Théel, 1882

Género *Ellipinion* Hérouard, 1926

Ellipinion delagei (Hérouard, 1896)

Ellipinion delagei Mortensen 1927: 368, Entrambasaguas 2003: 261.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 368.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su rango de distribución batimétrico oscila entre los 1165 y los 2478 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se distribuye por el noreste Atlántico, también ha sido citada en los archipiélagos de Azores y Cabo Verde.

Familia PSYCHROPOTIDAE Théel, 1882

Género *Benthodytes* Théel, 1882

Benthodytes janthina Marenzeller, 1893

Benthodytes janthina Mortensen 1927: 373, 374; Entrambasaguas 2003: 261.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 373, 374.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente estudio.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: El rango batimétrico asignado a esta especie oscila entre los 2252 y los 4700 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Esta especie sólo se ha registrado en el Atlántico oriental, concretamente en el golfo de Vizcaya y costa atlántica de Marruecos y archipiélagos de Azores y Cabo Verde.

Familia LAETMOGONIDAE Ekman, 1926

Género ***Benthogone*** Koehler, 1895

Benthogone rosea Koehler, 1896

Benthogone rosea Mortensen 1927: 363-364; Entrambasaguas 2003: 261.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 363-364.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en el presente trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Su distribución batimétrica oscila entre los 1000-2320 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se ha registrado en la costa occidental africana incluyendo también las islas Británicas y Azores, teniendo su límite geográfico meridional en Cabo Verde.

SUBCLASE APODACEA Brandt, 1835

Orden Molpadida Haeckel, 1896

Familia MOLPADIIDAE Müller, 1850

Género ***Molpadia*** (Cuvier, 1817)

Molpadia loricata (R. Perrier, 1898)

Molpadia loricata Mortensen 1927: 422, 423; Nobre 1931: 154-155; Entrambasaguas 2003: 262.

Citas en el archipiélago de Cabo Verde: Mortensen 1927; Nobre 1931; Hansson 2001; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Mortensen 1927: 422, 423; Nobre 1931: 154-155. Existe más información sobre esta especie en el volumen de la expedición Talisman página 535, Pl. XXII. 23-28.

MATERIAL ESTUDIADO: Esta especie no ha sido encontrada en este trabajo.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: Mortensen (1927) sólo menciona el rango de profundidad en los que ha sido recogida esta especie, 1090- 2324 m.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Desde Portugal hasta el archipiélago de Cabo Verde.

Orden APODIDA Brandt, 1835

Familia SYNAPTIDAE Oestergren, 1898

Género ***Euapta*** Oestergren, 1898

Euapta lappa (Müller, 1850)

Euapta lappa Caso 1954: 436, Lam. XI, fig. 1-13; Deichmann 1954: 407; 1957: 17; 1963: 112; Clark 1976; Pawson 1976: 374-375, Fig. 2B, 1978: 28; Caycedo 1979: 41; Bacallado *et al.* 1984; Miller y Pawson 1984: 69; Pérez-Ruzafa *et al.* 1984: 282, fig. 2h; Bacallado *et al.* 1984: 150; Hendler *et al.* 1995: 304-306, figs. 173, 188 K, L, M, N; Pérez-Ruzafa 1984: 240-249, Figs. 81, 82, 83; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999: 58, 2002: 289; Entrambasaguas 2003: 265-269, Fig. 13.

Citas para el archipiélago de Cabo Verde: Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003.

DIAGNOSIS: Cuerpo vermiforme, con el extremo anterior ensanchado y el posterior deprimido y estrecho. La talla general del cuerpo en ejemplares conservados oscila entre los 20 y 68 cm, y hasta 3 cm de anchura máxima, mientras que los ejemplares vivos pueden alcanzar el metro de longitud o más. La pared del cuerpo es áspera al tacto y muy fina. Normalmente presentan numerosas verrugas de diversos tamaños, que pueden ser debidas a contracciones musculares causadas por condiciones externas anormales (H.L. Clark 1916).

La boca está rodeada de 14-20 tentáculos pennatiformes de 6 a 8 mm de longitud, de color café terroso o negruzco y con 18-22 pares de digitaciones no unidas en sus bases. Hendler *et al.* (1995) y H.L. Clark (1924) sugieren que el número de dichas digitaciones varía con la

edad, aumentando conforme envejece el individuo. El anillo calcáreo presenta placas de forma cuadrangular o, ligeramente triangular, algo más largas que anchas. El borde posterior de cada placa es cóncavo y el anterior convexo. Las piezas radiales presentan una especie de arco por donde pasan los nervios radiales. En el anillo se encuentran de 8 a 10 vesículas de Poli y un único canal pétreo. La coloración dorsal, por norma general, es gris plateada, aunque en alcohol tiende al color café terroso, irregularmente manchado de negro y blanco. Esto es debido al amontonamiento de gránulos miliares, anclas y placas ancorales. También presenta bandas longitudinales imperfectas de color café más oscuro. En la zona ventral la coloración es más clara. En general, la intensidad del color depende del grado de expansión o contracción de la pared del cuerpo, aumentando con la contracción.

Los escleritos de esta especie están constituidos principalmente por anclas y placas ancorales. Las primeras son de mayor tamaño que las segundas y presentan los brazos lisos con algunas pequeñas rugosidades en el borde externo del vértice. El extremo posterior del mango es ramificado y con pequeñas protuberancias en los bordes. Las placas ancorales tienen el borde liso y ondulado con un agujero central redondo y 6 periféricos, y con denticulos poco puntiagudos en el borde interno. En el extremo posterior de cada placa hay otras dos perforaciones de forma irregular y bordes lisos. A ambos lados de ellas, y partiendo de los márgenes externos de la placa, se encuentra el arco a través del cual pasa el extremo posterior del mango del ancla y en el que se articula. Tanto las anclas como las placas son ligeramente mayores en la superficie dorsal que en la ventral (Caso 1954). Esta especie posee también otro tipo de escleritos característico, tanto en la pared del cuerpo como en los tentáculos, los gránulos miliares. Son pequeños corpúsculos calcáreos, ovalados y de borde liso de 25-30 μm de diámetro. En los tentáculos, aparte de los escleritos anteriormente descritos (aunque en baja proporción), también aparecen abundantes bastones de bordes espinosos y morfología variada: rectos, más o menos curvos, con los extremos simples o ramificados. Su longitud oscila entre los 200-300 μm .

MATERIAL ESTUDIADO: **Ho1022** (C.V.96 Mordeira, Sal) Sustrato: arena y roca, profundidad: 7,4 m; **Ho1056** (C.V.98) Sustrato: bajo piedras, profundidad: 8-12 m; **Ho1057** (C.V.98 Tarrafal, Santiago) Sustrato: bajo roca, profundidad: charco intermareal; **Ho1058, Ho1059, Ho1060 y Ho1061** (C.V.98 Porto Velho, Sao Nicolao) Profundidad: 7-13 m; **Ho1062 y Ho1063** (C.V.98 Faja de agua, Brava) Sustrato: piedras, profundidad: 15 m; **Ho1064** (C.V.98 Punta Temerosa, Santiago) Sustrato: rocas, profundidad: 15 m; **Ho1018** (C.V.85 Salamanca, Sao Vicente); Ho1019 (C.V.85 Fontona, Sal).

- *Medidas:* Las longitudes oscilan desde los 11,5 cm (**Ho1060**) hasta los 46 cm (**Ho1057**).

Los ejemplares examinados poseen forma vermiforme y presentan un tegumento sumamente flexible y delgado, pudiendo verse a simple vista la musculatura longitudinal.

Es patente el alto grado de adherencia de la piel, debido a la disposición de las anclas en el tegumento. La boca está situada en posición terminal. El número de tentáculos bucales oscila entre 14-17, pinnados y amarillentos en la cara externa y más translúcidos en la interna. La morfología de las placas del anillo calcáreo coincide con la diagnosis de la especie. Los ejemplares estudiados poseen un sólo canal pétreo y el número de vesículas de Poli oscila entre 8 y 10. Externamente presentan un color grisáceo claro, tanto en la zona dorsal como en la ventral, con cinco bandas más oscuras que recorren el cuerpo desde el ano hasta la boca. El ejemplar de la campaña de 1996 (**Ho1022**) es completamente blanco. La morfología y número de perforaciones de las placas anclales se ajusta a la diagnosis. Poseen bordes lisos y ondulados con un agujero central redondo alrededor del cual se aprecian otros seis agujeros de menor tamaño y con bordes ondulados próximos al borde de la placa. En el extremo posterior, existen otras dos perforaciones de forma irregular y de bordes lisos. A ambos lados de ellas y partiendo de los bordes externos de la placa, se encuentra el arco a través del cual pasa el extremo posterior del mango del ancla. Las anclas son de mayor tamaño que las placas, presentan brazos lisos, con 9 a 12 rugosidades implantadas en el borde externo al nivel del vértice. El extremo posterior del mango está ramificado y presenta pequeñas protuberancias en los bordes.

El contenido intestinal de nuestros ejemplares contiene abundante materia orgánica (caparazones de moluscos, restos de espículas y fragmentos de algas) con bajas proporciones de sedimento.

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA: *Euapta lappa* es una especie típicamente infralitoral que habita entre rocas y piedras, sobre arena, algas y también sobre corales planos. Es común encontrar agrupaciones de dos o tres (y hasta 4) individuos. Es una especie muy activa con hábitos nocturnos. Podría tratarse de una especie no sólo detritívora, sino también depredadora (Pérez-Ruzafa *et al.* 1992). Es una especie tóxica para muchas especies de peces (Nigrelli y Jakowska 1960).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN DE LA ESPECIE EN EL ARCHIPIÉLAGO: Especie frecuente en el archipiélago, habiéndose observado en todas las islas menos en Santa Luzia y Fogo. A su vez, se ha encontrado en diversos tipos de fondo: arena, roca y piedras entre 7 y 22 m de profundidad. También en charcos intermareales.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: Se trata de una especie típica de la región del golfo de México y Caribe. Ha sido citada en Bahamas, Barbados, Florida, Cuba, Jamaica, sur de Puerto Rico, Tobago, Antigua y Tortugas. En el Atlántico oriental ha sido citada en las Islas Salvajes, Canarias (ocupa las islas más occidentales: Tenerife, Gomera y Hierro), Cabo Verde y Ascensión.

2.5. Discusión

La fauna de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde está constituida por un total de 97 especies una vez incluidas las encontradas en este trabajo. La Clase Asteroidea presentó el mayor número de especies (37), seguida de la Ophiuroidea (27), Echinoidea (18) y la Holothuroidea (15). Aunque los trabajos realizados en los diferentes archipiélagos macaronésicos como Azores, Madeira y Canarias presentan distintas formas de muestreo, la riqueza específica de las islas de Cabo Verde parece ser la mayor (Bacallado *et al.* 1984; Pereira 1997; Jesus y Abreu 1998).

En este trabajo se estudiaron 460 ejemplares pertenecientes a 33 especies, siendo 13 de ellas primeras citas para el archipiélago (Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003). El mayor número de primeras citas pertenece a la clase Holothuroidea (7 especies) seguida de la clase Asteroidea (4) y, por último, a las clases Ophiuroidea y Echinoidea (1 especie). De ellas, las estrellas *Luidia alternata alternata* y *Tosia parva* y las holoturias *H. (V.) surinamensis* y *H. (H.) enodis* constituyen primeras citas para el Atlántico oriental. La técnica de muestreo empleada en este estudio (censos visuales con exploración sistemática de un área de muestreo fija), así como el tipo de sustrato (rocoso) y rango de profundidad (0-20 m) explorados han potenciado la observación de especies nuevas ya que la mayoría de las expediciones previas al archipiélago no realizaron muestreos específicos para observar equinodermos de sustrato rocoso ni inmersiones con equipo autónomo de buceo.

Algunos ejemplares estudiados presentaron caracteres diferentes respecto a la diagnosis original de la especie (ej.: número de poros por área papular en *L. guildingui*; ausencia de pedicelarios en *G. tessellatus*; presencia de diente terminal en algunos pedicelarios globíferos pequeños en *E. tribuloides* o patrones de coloración diferentes en el erizo *A. elegans*). La presencia de caracteres diferentes en ciertas especies y subespecies encontradas en otros sistemas insulares alejados del continente ha sido constatada previamente, pudiendo estar relacionada con factores ambientales concretos o con variaciones genéticas debidas al aislamiento insular (Pawson 1978). En nuestro caso, dichos individuos se consideraron como la misma especie por diversos motivos. El primero atiende a que los caracteres diferentes no se encontraron en todos los ejemplares estudiados, además, en numerosas ocasiones dichos caracteres eran formas intermedias en los distintos

ejemplares y, por último, por que se observó que la presencia o ausencia de determinados caracteres estaban relacionadas con el tamaño de los individuos. En nuestro caso, tal y como han observado otros autores (Clark y Downey 1992), los individuos de menor talla eran los que presentaban diferencias mayores respecto de las diagnósisis específicas. Aún así, sería interesante abordar trabajos concretos para verificar si se trata de especies con una gran plasticidad en sus caracteres; si son variaciones morfológicas debidas a la influencia de factores ambientales concretos o variaciones genéticas relacionadas con el aislamiento insular o, si por el contrario, los ejemplares estudiados son una infrasubespecie o, incluso, una especie distinta.

63 especies citadas previamente en el archipiélago no fueron encontradas en este trabajo debido a que la mayoría habitan a profundidades mayores y/o no son especies típicas de sustratos rocosos (Koehler 1921; Mortensen 1927; Tortonese 1965; Madsen 1970; Clark y Downey 1992; Hendler *et al.* 1995). La mayoría de dichas especies presentan hábitos circalitorales, batiales y abisales (ej.: *Psilaster andromeda andrómeda*, *Plutonaster agassizi agassizi*, *Porcellanaster ceruleus*; *Ophiacantha valenciennesi*, *Histampica duplicata*, *Stereocidarís ingolfiana*, *Sperosoma grimaldi*, *Hemiaster expergitus*; *Mesothuria rugosa*, *Benthodytes janthina*, *Molpadia loricata*, etc.). Otras especies citadas en trabajos anteriores y propias del infralitoral habitan principalmente sobre fondos arenosos y fangosos, como las especies de los géneros *Luidia* y *Astropecten* (Clark y Downey 1992) y también presentan hábitos cripticos (*Ophiacantha bidentata*, *O. guineensis*, *Brissus unicolor* o *Psammechinus microtuberculatus*) (Madsen 1970; Cherbonnier y Sibuet 1972; Guille *et al.* 1983; Gallo 1988; Hendler *et al.* 1995).

En las islas de Cabo Verde no se han registrado especies de la clase Crinoidea ni holoturias del orden Dendrochirotida (Pérez-Ruzafa *et al.* 1999; Entrambasaguas 2003). En otros archipiélagos atlánticos, como Santa Helena o la isla de Ascensión, tampoco se han registrado especies de dichos grupos (Mortensen 1933; Pawson 1978). Pawson (1978) sugirió que la posesión por parte de ambos grupos de una larva vitelaria no planctótrofa (Strathmann 1978; Lacalli 2000) podría limitar su capacidad de dispersión y, por tanto, la colonización de archipiélagos alejados del continente. Sin embargo, esta hipótesis no parece del todo plausible para las islas de Cabo Verde ya que se han encontrado especies con larvas lecitotróficas como las ofiuras *Ophiolepis paucispina* y *Ophioderma longicaudum*, o la holoturia *Bathyploetes natans*, entre otras (McEdward y Miner 2001). A su vez, se han registrado especies de crinoides en otros archipiélagos atlánticos alejados de costa como Azores, Canarias, Salvajes o Madeira (Entrambasaguas obs. pers.; Bacallado *et al.* 1984; Pereira 1997; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999b). También se han encontrado holoturias pertenecientes al orden Dendrochirotida (*Thyone fusus*, *Phillophorus urna*) en Madeira en

sustrato blando entre 20 y 100 m de profundidad (Cunha de Jesus y Domingos 1998) y en Canarias (Pérez-Ruzafa 1984, 1992b).

De esta forma, otros factores podrían condicionar la presencia de esta clase en el archipiélago: i) Debido a que los crinoides se alimentan de materia en suspensión, la disponibilidad de alimento determinada por la concentración de nutrientes y de fitoplacton podría limitar la presencia de los mismos en determinadas islas del Atlántico oriental como Cabo Verde, Ascensión y Santa Helena (Meyer 1973; Birkeland 1989; Menge 1992; Polis y Hurd 1996). Sin embargo, debido a que el conocimiento existente sobre los patrones temporales de producción primaria en las aguas del archipiélago es insuficiente y los resultados encontrados de los diferentes estudios son contradictorios (Stobberup *et al.* 2002; IPIMAR; INDP, 1997 en Tariche Pastor 2002), no podemos analizar con mayor profundidad la influencia de este factor; ii) Las características hidrodinámicas de la zona y su alta estacionalidad (Le Louff and Von Cossel 1998; Ministério do Ambiente, Agricultura y Pescas. 2004; Stobberup *et al.* 2004; Lázaro *et al.* 2005); iii) Al mismo tiempo, las islas podrían constituir el límite de distribución geográfica para estos grupos y, por tanto, puede que más que auténticas ausencias, tanto su abundancia como su frecuencia de aparición sean muy bajas en el archipiélago y el esfuerzo de muestreo haya sido insuficiente para muestrearlas adecuadamente y, por último, iv) Factores paleobiogeográficos, como un posible episodio de extinción masiva (como las glaciaciones en la región del Atlántico norte, Crowley 1981) y posterior incapacidad de recolonizar el archipiélago debido a limitaciones bióticas (como el tipo de larva) o abióticas (disminución de la productividad de las aguas, etc.) (Le Loeuff y von Cosel 1998; Chen y McNamara 2006).

De las especies estudiadas, las estrellas *Ophidiaster ophidianus*, *Echinaster (E.) sepositus sepositus*, la ofiura *Ophiothrix fragilis* forma *nuda* y los erizos *Eucidaris tribuloides* y *Diadema antillarum* se registraron entre el 80 y 90% de las islas muestreadas por lo que están ampliamente distribuidas en el archipiélago. Por el contrario, otras especies fueron registradas en una sola isla: las estrellas *Astropecten* sp. (8 individuos), *A. aranciacus* (2 indiv.) y *O. guildingi* (1 indiv.), los erizos *Arbacia lixula* (1 indiv.) y *Paracentrotus lividus* (3 indiv.), y la holoturia *H. (H.) lentiginosa enodis* (1 indiv.). Todas ellas, excepto *A. aranciacus* y *(H.) lentiginosa enodis*, habían sido citadas previamente en las islas de Cabo Verde (Pawson 1978; Clark y Downey 1992; Pérez-Ruzafa *et al.* 1999). La escasa frecuencia de aparición de algunas de dichas especies puede estar relacionada con sus preferencias por sustratos blandos (*Astropecten* sp., *A. aranciacus*) y por habitar normalmente a profundidades mayores (*H. (H.) lentiginosa enodis*) a las muestreadas por nosotros (Miller y Pawson 1979; Clark y Downey 1992). Por su parte, la distribución tan restringida y la escasa frecuencia de aparición de los erizos *A. lixula* y *P. lividus* puede deberse a la existencia de fenómenos de competencia interespecífica con otros erizos como *D. antillarum*, *E. lucunter* o *E. tribuloides*,

que comparten las mismas preferencias alimenticias y de hábitat y además presentaron una alta frecuencia de aparición en el archipiélago. Diversos trabajos han registrado dicho comportamiento, tanto en estas especies (Shulman 1990; Alves *et al.* 2001) como en otros erizos (Keller 1983). Aún así, otros factores como la existencia de una pesquería intensa sobre *A. lixula* o *P. lividus* (Pfister y Bradbury 1996; Gianguzza *et al.* 2006) y/o que estén sometidas a mayores tasas de depredación (Brito *et al.* 1999 en Hernández 2006) podrían explicar las pautas observadas.

Aún así, también hay que tener en cuenta que puede que no sean auténticas ausencias, si no que se trate de especies con una distribución altamente dispersa o muy escasa por lo que el esfuerzo de muestreo realizado haya sido insuficiente para detectarlas (Chapman 2005).

Otras especies también mostraron diferencias destacables en su localización, como es la distribución restringida a zonas concretas del archipiélago de, por ejemplo, *L. alternata alternata* y *H. (H.) lentiginosa lentiginosa* en las islas más surorientales; *G. tessellatus* en las más noroccidentales o el erizo *Sphaerechinus granularis* en casi la totalidad del arco que forman las islas de la zona nor-nororiental del archipiélago. En otros sistemas insulares también se han descrito distribuciones espaciales complejas (especies presentes en determinadas islas y ausencia en otras) de poblamientos de equinodermos, pero no se han podido relacionar con factores concretos (Ebert 1971; Birkeland 1989; Dumas *et al.* 2006). De igual forma, con los datos existentes en este capítulo no es posible inferir las causas concretas que determinan dichos patrones, pero sí parece que la influencia de algún factor o conjunto de factores no es homogénea en las islas del archipiélago. Además, el mayor número de especies del poblamiento estudiado se encontró en el arco que forman las islas orientales y surorientales (Sal, Boa Vista, Maio y Santiago), aunque también en la isla de Sao Vicente (zona noroccidental). Entre los factores potenciales relacionados con el gradiente de riqueza observado podríamos citar: (1) factores oceanográficos, como temperaturas más adecuadas para el asentamiento, reclutamiento y supervivencia de las especies o mayor variabilidad climática en dichas islas (véase capítulo 4); (2) factores biogeográficos como su mayor cercanía al continente, su mayor antigüedad o la presencia de mayores plataformas continentales (excepto Santiago) que en algunos casos, como en Maio y Boa Vista, comunican distintas islas (Rolán 1991). En general estos factores potenciarían el intercambio y colonización, y la presencia de plataformas submarinas extensas favorecerían la disipación de la energía del oleaje potenciando el asentamiento larvario (Ramírez *et al.* 2005).

Las estrellas *Marthasterias glacialis* y *Coscinasterias tenuispina* también presentaron distribuciones espaciales características en el archipiélago que, además, parecieron estar

correlacionadas negativamente. En las islas noroccidentales (Sao Antao, Sao Vicente, Santa Luzia y Sao Nicolao) no se ha encontrado a *M. glacialis*, por el contrario en la zona noroccidental (Sal y Boa Vista) sólo se ha registrado esta especie y no *C. tenuispina*. En las islas del sur y surorientales (Brava, Maio, Santiago) se han encontrado ejemplares de ambas especies, aunque el número de individuos de las mismas parece estar correlacionado negativamente (*M. glacialis* presentó menos ejemplares en aquellas islas en las que se registró el mayor número de *C. tenuispina* y viceversa, también la mayor parte de los individuos estudiados se encontraron a profundidades mayores que los de *C. tenuispina*). En las islas en las que ambas especies fueron registradas, las observaciones pueden responder a la existencia de fenómenos de competencia por el espacio y/o por el alimento ya que ambas estrellas comparten dietas similares y suelen ocupar el mismo nicho ecológico (Tortonese 1982; Verling *et al.* 2003). La competencia ha podido promover al mismo tiempo un reparto espacial o un reparto de los recursos tróficos entre ambas estrellas (Mcclanahan 1988; Gaymer y Himmelman 2002; Tuya *et al.* 2007; Vanderklift *et al.* 2007). Por su parte, en función de la información disponible en este capítulo, la ausencia de una especie y presencia de la otra en las islas nororientales y noroccidentales puede deberse a la existencia (e intensidad) de algún factor (o conjunto de factores) ambiental (estructura del hábitat, temperatura, etc.) y/o biológico (depredación, alta mortalidad de larvas o reclutas, etc.) extrínseco que esté limitando el asentamiento, reclutamiento y/o reproducción de la especie en cuestión.

**3. Abundancia, distribución espacial
y relaciones con el hábitat de los
equinodermos del archipiélago
de Cabo Verde**

Capítulo 3

Abundancia, distribución espacial y relaciones con el hábitat de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde*

3.1. Introducción

El estudio de las pautas de abundancia y distribución espacial de las comunidades constituye la base para entender la organización natural de las comunidades y los procesos ecológicos que las afectan (Andrew y Mapstone 1987; Turner 1989; Underwood *et al.* 2000). De esta forma, un análisis apropiado de la variabilidad espacial facilitará la identificación del rango de procesos relacionados con las pautas observadas a una escala particular. El número de trabajos que analizan las pautas de distribución de las comunidades bentónicas de sustrato rocoso a distintas escalas espaciales y temporales se está incrementado notablemente (Dayton y Tegner 1984; Archambault y Bourget 1996; Underwood y Chapman 1996; Menconi *et al.* 1999; Chapman y Underwood 2008). Sin embargo, comparados con otras taxocenosis infralitorales existen pocos trabajos específicos sobre la variabilidad espacial de los equinodermos así como sobre la identificación de sus escalas de variabilidad (Alves *et al.* 2001; Hereu *et al.* 2004; Chapman 2005). La mayoría de dichos estudios se han centrado en la clase Echinoidea debido al control directo que ejercen sobre la estructura de las comunidades algales bentónicas (Kitching y Ebling 1961; Ruitton *et al.* 2000) y los efectos indirectos que ocasionan sobre otras comunidades (Wootton 1995). En términos generales, las pautas de abundancia y distribución espacial de las estrellas de mar, ofiuras y holoturias han sido menos estudiadas y casi siempre desde una perspectiva descriptiva (ej.: Franz *et al.* 1981; Holme 1984; Sloan y von Bodungen 1980).

Al igual que para el resto de comunidades bentónicas, la heterogeneidad espacial de las poblaciones de equinodermos pueden ser explicadas por diversas variables y procesos ecológicos que operan a distintas escalas espaciales y temporales (Wiens 1989; Barry y Dayton 1991; Levin 1992). La variabilidad espacial a pequeña escala (horas-días,

* Una versión de este capítulo está publicada en Entrambasaguas, L., Pérez-Ruzafa, A., García Charton, J., Stobart, B. y Bacallado, J.J. (en prensa). Abundance, spatial distribution and habitat relationships of echinoderms in the Cabo Verde Archipelago (eastern Atlantic). Marine and Freshwater Research.

milímetros-cientos de metros) en los poblamientos de equinodermos ha sido mayoritariamente explicada por la influencia de la depredación (Tegner y Dayton 1991; Sala 1997, McClanahan 1998) y por los procesos de asentamiento larvario y reclutamiento (Young y Chia 1982; Ebert 1983; Hereu *et al.* 2004). Sin embargo, existen otros factores de reconocida importancia como el hidrodinamismo (Freeman 2003; Verling *et al.* 2003; Tuya *et al.* 2007), la competencia inter e intraespecífica (Hagen y Mann 1992), enfermedades o epidemias (Hagen 1999), la recolección para el consumo humano (Pfister y Bradbury 1996), etc. Por su parte, a escalas mayores (semanas-años, kilómetros-decenas de kilómetros) otros factores ambientales relacionados con el reclutamiento y la mortalidad, así como factores climáticos u oceanográficos (Drouin *et al.* 1985; Menge 1992; Tyler *et al.* 2000) son preponderantes a la hora de explicar la abundancia y distribución de los equinodermos a escalas geográficas mayores.

Dentro de los posibles factores implicados en la heterogeneidad espacial de las poblaciones de equinodermos a pequeña escala espacial, la estructura física del hábitat está siendo considerado como uno de los más influyentes (Cameron y Schroeter 1980; Andrew 1993; Underwood y Chapman 1996; Benedetti-Cecchi *et al.* 1998; Drolet *et al.* 2004; Chapman 2005; Dumas *et al.* 2007). Está ampliamente reconocido que la complejidad y heterogeneidad del hábitat son factores muy correlacionados con la estructuración de las comunidades bentónicas, ya que aumentan tanto la abundancia como la riqueza específica de las especies asociadas, promoviendo la coexistencia de las mismas (para revisión consultar Bell *et al.* 1991; Kolasa y Pickett 1991; Attrill *et al.* 2000; Downes *et al.* 1998, 2000; Kelaher 2003). La estructura física del hábitat es capaz de modificar factores ambientales importantes para los equinodermos como por ejemplo la intensidad lumínica (Crook *et al.* 1999; Barnes y Crook 2001) o el hidrodinamismo (Russo 1978; Lewis y Storey 1984; Freeman 2003). También se ha observado que el incremento de estructuras físicas puede influir en procesos como el asentamiento, reclutamiento, crecimiento y éxito reproductivo de los equinodermos (Hereu *et al.* 2004) e incluso alterar relaciones tróficas y funcionales como la depredación (Andrew 1993; Hereu *et al.* 2005), la competencia (Barry y Dayton 1991) y la herbivoría (Ruitton *et al.* 2000).

3.2. Objetivos

Este capítulo analiza la variabilidad espacial del poblamiento de equinodermos habitante de los fondos rocosos infralitorales de las islas de Cabo Verde a escalas espaciales diferentes (isla, localidad y réplica) y también a distintos rangos batimétricos, ya que la profundidad es un factor determinante en la estructura y distribución espacial de los poblamientos

bentónicos (Pérès 1982; Underwood *et al.* 1991) en general y de los equinodermos en particular (Cage y Tyler 1982; Bulteel *et al.* 1992; Alves *et al.* 2001; Howell *et al.* 2002). A su vez, examina las relaciones entre la variabilidad encontrada y la complejidad y heterogeneidad del hábitat (*sensu* McCoy y Bell 1991). De esta forma, la hipótesis a probar es que existen diferencias significativas en la estructura y distribución del poblamiento a las distintas escalas espaciales consideradas, y que tanto su abundancia como su riqueza específica están positivamente relacionadas con hábitats estructuralmente complejos.

Tras lo expuesto, los objetivos del presente capítulo son:

1. Examinar las pautas de variabilidad del poblamiento a varias escalas espaciales (10s m a 10^5 m).
2. Identificar la (s) escala (s) a la que ocurre la mayoría de la heterogeneidad espacial.
3. Investigar la relación entre el poblamiento y determinados descriptores de complejidad y heterogeneidad del hábitat, así como con la profundidad.
4. Analizar los posibles procesos ecológicos que pudieran explicar las pautas observadas.

3.3. Material y métodos

3.3.1. Área de estudio y diseño de muestreo

El trabajo de campo fue realizado en octubre de 1998 en la zona infralitoral rocosa del archipiélago de Cabo Verde en el marco del proyecto *Macaronesia 2000* (Fig. 3.1).

Se aplicó un diseño de muestreo jerarquizado multiescalar (Legendre y Legendre 1979; Andrew y Mapstone 1987; Underwood 1990) con el fin de obtener un mayor conocimiento sobre la distribución del poblamiento a distintas escalas espaciales y facilitar la identificación de la escala (s) a la que la mayoría de la heterogeneidad espacial ocurre, ya que este tipo de diseño permite diferenciar los componentes de variación a cada escala espacial e identificar aquellas escalas que más contribuyen a la variación total de los datos. A su vez, esta aproximación facilita la identificación del rango de factores potencialmente causantes de la variabilidad detectada, así como su importancia relativa.

Las escalas espaciales consideradas fueron Isla (separadas por 10^4 - 10^5 m), Localidad (se escogieron al azar dos localidades de sustrato rocoso por isla, separadas entre sí 10^3 m) y Replica (separadas entre sí al menos decenas de metros para mantener la independencia de los datos). Además, se consideraron dos rangos de profundidad (5-9 m y 11-22 m), en cada

rango de profundidad se seleccionaron aleatoriamente tres réplicas. En cada réplica se contó el número de individuos de equinodermos y se midieron descriptores de complejidad y heterogeneidad del hábitat (ver apartado 3.2.2). Cada réplica consistió en un círculo de 5,6 m de radio, dando, aproximadamente, un área total de muestreo de 100 m². Esta unidad muestral (UM) fue seleccionada para maximizar la superficie del área para la detección de equinodermos y para minimizar el tiempo necesario para cuantificar los descriptores del hábitat, asegurando de esta forma, un número adecuado de réplicas para caracterizar el poblamiento de equinodermos en el tiempo de inmersión disponible. Además, se ha estimado que para la mayoría de las especies bentónicas un área de, aproximadamente, 16 m es suficiente para representar un sitio adecuadamente (Underwood 1996).

En el presente estudio se muestrearon ocho islas con un total de 90 unidades de muestreo (Tabla 3.1). Dichas islas fueron incluidas en los análisis descriptivos mientras que seis de ellas fueron incluidas en el análisis de la varianza para obtener un diseño balanceado (para más información ver apdo. 3.3.3. *Análisis de los datos*).

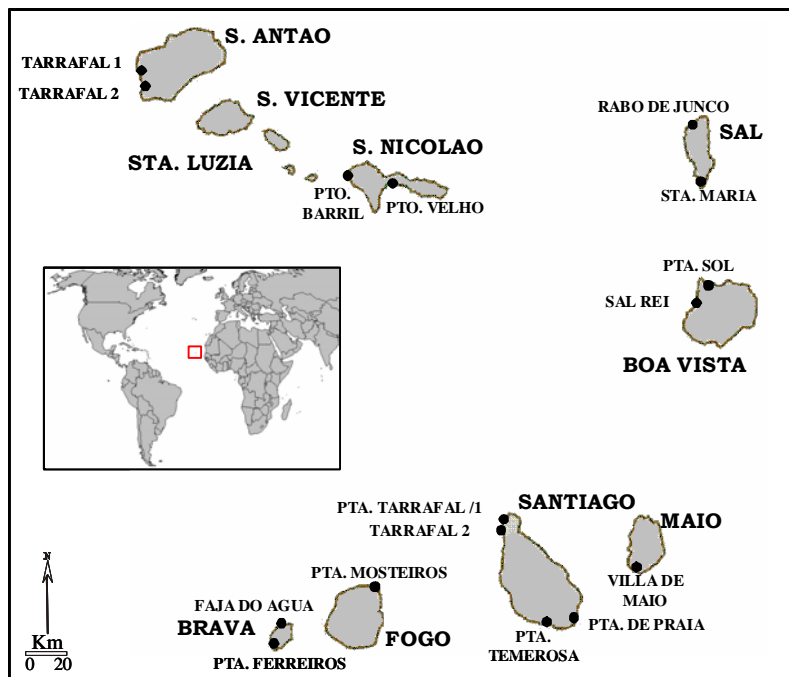


Fig. 3.1. Área de estudio y localidades de muestreo.

Tabla 3.1. Islas y localidades muestreadas (S: intervalo somero; P: intervalo profundo; * islas y localidades incluidas en el análisis de la varianza).

Isla	Localidad	Réplicas	Profundidad	
			S	P
Sal*	Santa María	6	3	3
	Rabo do Junco	6	3	3
Fogo	Punta do Mosteiros	2		2
Brava*	Faja do agua	4	2	2
	Ponta Ferreiros	6	3	3
Santiago*	Ponta Temerosa	6	3	3
	Ponta do Lobo*	6	3	3
	Tarrafal	6	3	3
	Ponta Preta*	5	3	2
	Tarrafal 2	1	1	
Maio	Vilha do Maio	7	2	5
Boa Vista*	Ponta do Sol	5	3	2
	Sal Rei	6	3	3
Sao Antao*	Tarrafal 1	6	3	3
	Tarrafal 2	6	3	3
Sao Nicolao*	Porto do Barril	6	3	3
	Porto Velho	6	3	3
	Nº total de réplicas	90		

3.3.2. Muestreo de las variables biológicas y descriptores del hábitat

Los muestreos se realizaron mediante censos visuales (inmersiones con equipo autónomo de buceo) anotando el número de individuos de cada especie tras una inspección minuciosa del área de muestreo, especialmente las grietas, oquedades y bajo las piedras. La estructura del hábitat fue definida por dos componentes: heterogeneidad y complejidad (McCoy y Bell 1991); la heterogeneidad del hábitat es la variación atribuible a la abundancia relativa de los diferentes elementos estructurales del hábitat rocoso. En nuestro caso es la proporción de los distintos tipos de fondo en la matriz rocosa. La complejidad del hábitat representa la cantidad absoluta por unidad de área de cada tipo de elemento del hábitat (componente vertical), a cada escala espacial de interés (García-Charton y Pérez- Ruzafa 2001). Los descriptores de heterogeneidad fueron estimados visualmente como el porcentaje de cobertura de los distintos tipos de sustrato (cobertura algal, arena y coral) en cada unidad de muestreo. La complejidad del hábitat fue estimada como el número de bloques rocosos de distinto tamaño: piedras (20- 100 cm de diámetro), bloques (1- 2 m de diámetro) y

grandes bloques (> 2 m de diámetro) (García-Charton y Pérez-Ruzafa 2001). La profundidad existente en el centro de cada UM fue también registrada a través de un profundímetro.

3.3.3. Análisis de los datos

Para describir la estructura y composición del poblamiento se ha trabajado con la abundancia total, la riqueza específica y el índice H' de Shannon- Wiener ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$) (Magurran 1989). La frecuencia de aparición de las especies encontradas varió entre el 12,5% y el 100%. Se han considerado como ubicuas aquellas especies censadas en todas las UMs (f=100%) y, aquellas presentes entre el 75 y el 87,55% como frecuentes.

3.3.3.1. Análisis de la variabilidad espacial y pautas de distribución del poblamiento

Las diferencias espaciales de la abundancia total y de las especies, la riqueza específica, la diversidad y los descriptores del hábitat se analizaron a través de un análisis mixto de la varianza (Underwood 1997). La hipótesis nula a probar fue la ausencia de diferencias significativas entre las unidades muestrales a cada escala espacial y estrato de profundidad analizados, excepto aquellas debidas al azar. Se consideraron (1) el factor Isla (I) como aleatorio (6 niveles correspondientes a las 6 islas incluidas en el ANOVA: Fogo y Maio fueron excluidas por tener un número de réplicas menor por limitaciones logísticas, Tabla 3.1); (2) el factor Profundidad (P) como fijo y con dos niveles correspondientes a los dos intervalos de profundidad muestreados; (3) el factor Localidad (L) aleatorio y anidado en la interacción Isla x Profundidad. En total, se incluyeron 72 unidades muestrales en el análisis de la varianza. El modelo a probar respondió a la siguiente fórmula:

$$X_{ijkl} = \mu + I_i + P_j + IP_{ij} + L(IP)_{k(ij)} + \text{Residual}_{ijkl}$$

De forma previa al análisis, se realizó la prueba de Cochran para asegurar la homogeneidad de las varianzas (Underwood 1997). Cuando se detectaron diferencias significativas ($P < 0,05$) los datos fueron transformados sin embargo, en aquellos casos en que las transformaciones no homogeneizaron las varianzas, se realizaron igualmente los análisis de la varianza correspondientes debido a la robustez del ANOVA, especialmente cuando el diseño es balanceado (Underwood 1997).

Al mismo tiempo, para asegurar la consistencia del análisis y evitar problemas con las ausencias se incluyeron aquellas especies con una frecuencia de aparición mayor de 10%,

es decir, presentes al menos en 9 UMS. También para identificar las escalas espaciales en las que la variación fue significativa, se compararon los componentes de variación a escala de réplicas, localidades e islas para cada profundidad por separado. El método utilizado fue el descrito por Fletcher y Underwood (2002).

Posteriormente, cuando se encontraron diferencias significativas para el factor “Isla” se realizó el test de Student-Newman-Keuls (SNK) para comparar de forma más específica las medias de los tratamientos dentro del factor (Underwood 1997). Dicha prueba se basa en la comparación secuencial de los pares de medias de aquellas variables que presentan diferencias significativas.

3.3.3.2. Relación entre el poblamiento y las variables ambientales

Por otro lado, con el objeto de explorar las posibles relaciones entre la variabilidad espacial del poblamiento y los gradientes ambientales que lo estructuran, así como para representarlas en el espacio multidimensional, se efectuó un Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) (ter Braak y Prentice 1988). Las técnicas de ordenación canónicas o análisis indirecto de gradientes representan la distribución de las comunidades en unos ejes de ordenación que pueden ser considerados como variables latentes que optimizan la dispersión e interpretación de los datos de abundancia de las especies en un modelo estadístico (lineal o unimodal) a lo largo de un gradiente ambiental. En el ACC los ejes son combinaciones lineales de las variables ambientales que maximizan la dispersión de las especies, de esta forma, la variación de un poblamiento o comunidad puede extraerse como una relación directa de la variación de dichas variables ambientales.

El ACC se realizó con los datos de abundancia de las especies transformados logarítmicamente ($\ln(x+1)$). Con el fin de determinar la importancia relativa de cada variable ambiental en el análisis, así como para asegurar su significación, se realizó el test de MonteCarlo. Este test está basado en la permutación aleatoria de las observaciones en la matriz de datos ambientales. Se realizaron 999 permutaciones, portest, para lograr un nivel de significación de 0,01%). Posteriormente, se efectuó un nuevo ACC con las variables ambientales seleccionadas por dicho test.

Por otro lado, con el fin de examinar las relaciones entre los parámetros del poblamiento y los descriptores del hábitat (incluidos sus términos cuadráticos y cúbicos para obtener un mejor ajuste) se efectuaron análisis de regresión múltiples dentro del marco de los Modelos Lineales Generalizados (*Generalized Linear Models*, GLMs) (McCullagh y Nelder 1989). La formulación de los modelos depende mayoritariamente de la naturaleza de la variable

dependiente. De esta forma, al ser la abundancia total, la riqueza específica y la diversidad H' cantidades discretas positivas se han empleado regresiones múltiples de tipo lineal. Los parámetros del poblamiento fueron transformados logarítmicamente ($\ln [x+1]$) como método de transformación de datos más conveniente (Sokal y Rohlf 1980). Por su parte, las abundancias de las especies fueron examinadas a través de regresiones logísticas multivariantes, debido a su variabilidad tanto en cantidad como en frecuencia (los valores se transformaron en datos de presencia-ausencia).

La selección de variables fue realizada por procedimientos de incorporación paso a paso – *stepwise forward selection*–, que permiten incorporar las variables ambientales una a una, al tiempo que comprueban su significación estadística. En cada paso del análisis, se selecciona aquella variable que recoja el mayor porcentaje de varianza, es decir, aquella que explica mejor los datos observados y, que además, maximiza el ajuste entre lo observado y estimado por el modelo. Antes de aceptar los modelos y para asegurar la consistencia de los mismos se realizó un análisis de residuales (McCullagh y Nelder 1989). En términos generales, dicho análisis consiste en detectar los casos extremos (*outliers*), es decir, identifica las unidades muestrales que provocan cambios en algunos de los parámetros del modelo al ser incluidas en el mismo. Además se realizó una observación directa sobre la gráfica de residuales estandarizadas (Ferrer 1994).

3.4. Resultados

3.4.1. Composición y estructura del poblamiento

Se han estudiado un total de 19 especies pertenecientes a cuatro de las cinco clases del filo Echinodermata (Tabla 3.2). De ellas, 9 especies pertenecen a la clase Asteroidea, 4 a la Echinoidea, 5 a la Holothuroidea y 1 especie a la Ophiuroidea. No se encontraron especies de la clase Crinoidea.

Las especies de erizos *Diadema antillarum* y *Eucidaris tribuloides* fueron las más abundantes en el archipiélago, seguidas de la ofiura *Ophiothrix fragilis* f. *nuda*, sin embargo, el 37% de las especies estudiadas presentaron abundancias menores a 1 individuo en 100 m². Comparadas con el resto de especies, las de la clase Holothuroidea fueron las que presentaron las abundancias menores. Entre las estrellas, *Ophidiaster ophidianus* y *Coscinasterias tenuispina* fueron las más abundantes, así como las holoturias *Euapta lappa* e *Isostichopues badionotus*. Al mismo tiempo, *D. antillarum* y *E. tribuloides* fueron ubicuas apareciendo en todas las islas (y en todas las localidades excepto en una localidad de

Santiago), mientras que la estrella *O. ophidianus*, la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* y, las holoturias, *I. badionotus* y *E. lappa*, se pueden considerar muy frecuentes (75% <f< 100%). El resto de las especies fueron raras con frecuencias de aparición entre el 12,5% y el 62,5%. *Luidia alternata alternata*, *Narcissia canariensis*, *Oreaster reticulatus* y *Rotula orbiculus* se registraron en una única isla (Tabla 3.2).

3.4.2. Pautas de variabilidad espacial del poblamiento de equinodermos

La abundancia total media de las especies en el archipiélago fue baja, 12,3 individuos.100 m⁻² (± 0,8 ES, error estándar de la media). La abundancia total media varió entre 5,6 indiv.100 m⁻² en Sao Nicolao y 19,3 indiv.100 m⁻² en Brava, siendo dicha diferencia significativa entre las islas del archipiélago (Tabla 3.3; Fig. 3.1a). La mayor parte de la variabilidad de los datos de dicha fuente de variación fue en las unidades muestrales someras (Tabla 3.4). El alto valor registrado en Brava se debe a las altas abundancias medias registradas de los erizos *Diadema antillarum* (10,9 indiv. 100 m⁻²) y *Eucidaris tribuloides* (5,2 indiv. 100 m⁻²). La aplicación del test de Student-Newman-Keuls (SNK) no permitió determinar grupos de islas significativamente diferentes, aunque indicó la existencia de un gradiente creciente en la abundancia total hacia el sureste (Brava) del archipiélago. Adicionalmente, también se detectó una variabilidad significativa en la abundancia total a escala de localidad (Tabla 3.3), atribuible mayoritariamente a la variabilidad existente en las localidades profundas (Tabla 3.4).

La riqueza media del archipiélago fue 3,9 (±0,2 ES) especies.100m⁻². Dicho valor osciló entre 3,1 especies.100 m⁻² en la isla de Sao Antao y 7,0 especies.100 m⁻² en Maio, aunque esta diferencia no fue significativa (Tabla 3.3). Maio presentó el número máximo de especies por localidad (seguida por Santiago) y el valor total de riqueza mayor de todo el archipiélago (16 especies), seguida nuevamente por Santiago (14 especies). Fogo, Sao Antao y Brava fueron las islas con menor número de especies por censo. La riqueza específica varió significativamente con la profundidad, existiendo un número mayor de especies en el intervalo profundo (Tabla 3.3). A su vez, la variabilidad entre localidades y entre los intervalos de profundidad muestreados en cada isla fue alta (Tablas 3.3 y 3.4.).

Solamente 10 de las 19 especies presentaron una frecuencia de aparición suficiente para su inclusión en el ANOVA. Ocho de ellas (excepto *I. badionotus* y *O. ophidianus*) presentaron diferencias significativas en su abundancia media a alguna de las escalas espaciales consideradas y/o entre los intervalos de profundidad (Tabla 3.3). La abundancia de tres especies: *E. tribuloides*, *D. antillarum* y *E. lappa*, fue significativamente diferente entre las islas y, al igual que la abundancia total, sus abundancias fueron mayores en las islas del sur respecto de las del norte (Tabla 3.3; Figs. 3.1 b, c y d).

La profundidad mostró una influencia significativa en dos especies, así *O. fragilis* f. *nuda* fue más abundante en el intervalo profundo mientras que *D. antillarum* en el somero. Por su parte, la mayor parte de las especies analizadas (excepto *E. tribuloides*, *E. lappa* y *O. fragilis* f. *nuda*) presentaron variabilidad significativa a la menor escala espacial considerada, entre las localidades e intervalos de profundidad muestreados (Tabla 3.3). Además, la varianza residual (entre réplicas dentro de cada localidad) fue muy alta (Tabla 3.4).

Tabla 3.2.- Valores medios de abundancia (n° de individuos. 100m²) y riqueza de las especies por intervalos de profundidad y por isla (A.: Abundancia (n° de individuos 100m²); ±ES: ±error típico de la media; S: somero; P: profundo).

Abrev.	SAL			FOGO			BRAVA			SANTIAGO			MAIO		
	A.	±ES	P	A.	±ES	P	A.	±ES	P	A.	±ES	P	A.	±ES	P
ASTEROIDEA															
<i>Luigia alternata altarnata</i>							0,1	±0,1							
<i>Linckia bouvieri</i>							2,6	±2,6					1,8	±1,1	
<i>Linckia guildingi</i>	0,2	±0,2	0,2	±0,2			0,1	±0,1							
<i>Narcissia canariensis</i>													2,2	±1,4	
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	0,5	±0,3	0,7	±0,7	2,5	0,5	0,6	±0,6	0,1	±0,1			0,8	±0,4	1,0 ±1
<i>Oreaster clavatus</i>															
<i>Echinaster sepositus</i>													0,1	±0,1	0,6 ±0,4
<i>Coscinasterias tenuispina</i>					1,6	±0,7	0,4	±0,4					0,1	±0,1	0,8 ±0,5
<i>Marthasterias glacialis</i>	1,0	±0,6	0,7	±0,3	0,2	±0,2	0,4	±0,2	0,3	±0,2			0,6	±0,4	1,0 ±1
OPHIUROIDEA															
<i>Ophiolithrix fragilis f. nuda</i>	2,7	±0,9	2,0	±1	0,2	±0,2	0,2	±1	0,5	±0,4			2,6	±1,3	2,0
ECHINOIDEA															
<i>Euclidaris tribuloides</i>	2,2	±0,7	1,2	±0,5	4,0	±1	4,2	±0,7	6,2	±1,7			5,4	±1,3	5,9 ±1,1
<i>Diadema antillarum</i>	2,2	±1	2,3	±0,7	3,5	±0,5	8,2	±2,1	13,6	±4,5			5,4	±0,6	10,9 ±1,6
<i>Arbaciella elegans</i>			0,2	±0,2											
<i>Rotula orbiculus</i>															
HOLOTHUROIDEA															
<i>Isostichopus badiionotus</i>	0,2	±0,2			0,2	±0,2	0,4	±0,2	0,4	±0,4			0,4	±0,4	0,1 ±0,1
<i>Holothuria (P.) sanctori</i>			0,3	±0,2			0,2	±0,2	0,2	±0,2			0,1	±0,1	0,4 ±0,2
<i>H. (V.) lentiginosa</i>													0,4	±0,2	0,8 ±0,6
<i>H. (H.) dakarensis</i>			0,2	±0,2											
<i>Euapta lappa</i>	0,3	±0,2	0,2	±0,2											
Abund./profundidad	9,2	±1,3	7,8	±0,9	10,0	±2	17,0	±1,04	21,6	±3,5	18,6	±3,5	29,4	±7,3	20,0 ±2,5
Riqueza	3,7	±0,3	3,5	±0,2	5,5	±1,5	3,0	±0,3	2,0	±0,6	5,4	±1,3	3,9	±0,9	4,8 ±0,9
Abund./isla (±es)	8,5		±0,8		10	±2	19,3		±1,9		17,9		±2,1		18,3
															±2,02

Tabla 3.2. - (cont.). Valores medios de abundancia (n° de individuos.100m²) y riqueza de las especies por rangos de profundidad y por isla (A.: Abundancia (n° de individuos 100m²); ±ES: error típico de la media; S: somero; P: profundo).

	BOA VISTA			SAO ANTAO			SAO NICOLAO			ABUNDANCIA TOTAL								
	A.	S	±ES	A.	S	±ES	A.	S	±ES	A.	S	±ES						
ASTEROIDEA																		
<i>Luidia alternata alarrnata</i>		LALT									0,02	±0,02						
<i>Linakia bouvieri</i>		LBOU	0,2	±0,2			0,5	±0,3		0,7	±0,4	0,02	±0,0					
<i>Linakia guildingi</i>		LGUI	0,8	±0,5	0,4	±0,2			0,1	±0,04	0,1	±0,1						
<i>Narcissia canariensis</i>		NCAN							0,3	±0,2								
<i>Ophidiaster ophidianus</i>		OOPH	0,2	±0,2	1,0	±0,3			0,2	±0,2	0,4	±0,1	0,3	±0,1				
<i>Oreaster clavatus</i>		OCLA			0,2	±0,2							0,03	±0,02				
<i>Echinaster sepositus</i>		ESEP					0,7	±0,2	0,2	±0,2	0,2	±0,1	0,1	±0,03				
<i>Coscinasteria tenuispina</i>		CTEN			0,8	±0,4	0,9	±0,5	0,7	±0,2	0,5	±0,1	0,4	±0,1				
<i>Marthasterias glacialis</i>		MGLA	0,8	±0,3	1,0	±0,8					0,4	±0,1	0,3	±0,1				
OPHIUROIDEA																		
<i>Ophiothrix fragilis</i> f. <i>nuda</i>		OFRA	0,5	±0,3	1,0	±0,4	0,1	±0,1	0,7	±0,5	0,8	±0,5	1,4	±0,3	0,7	±0,2		
ECHINOIDEA																		
<i>Eucidaris tribuloides</i>		ETRI	4,0	±1,	3,8	±1,3	3,0	±1,3	5,4	±1,2	1,0	±0,4	1,5	±0,3	3,3	±0,5	4,1	±0,5
<i>Diadema antillarum</i>		DANT	1,7	±0,3	4,4	±1,6	4,4	±1,2	4,0	±1,2	1,2	±0,5	1,7	±0,3	3,6	±0,5	6,2	±1
<i>Arbaciella elegans</i>		AELE	0,2	±0,2							0,2	±0,2			0,2	±0,2	0,1	±0,04
<i>Rotula orbiculus</i>		RORB													0,1	±0,1		
HOLOTHUROIDEA																		
<i>Isostrichopus badiionotus</i>		IBAD	0,3	±0,2	0,4	±0,2			0,2	±0,2	0,3	±0,2	0,2	±0,1	0,2	±0,1	0,2	±0,1
<i>Holothuria (P.) sanctori</i>		HSAN			0,2	±0,2							0,1	±0,04	0,2	±0,1	0,2	±0,1
<i>H. (V.) lentiginosa</i>		HLEN					0,2	±0,2					0,2	±0,1				
<i>H. (H.) dakarensis</i>		HDAK	0,3	±0,2									0,1	±0,04	0,1	±0,04	0,1	±0,04
<i>Euapta lappa</i>		ELAP			0,2	±0,2	0,2	±0,2			1,0	±0,6	0,5	±0,3	0,7	±0,2	0,3	±0,1
Abund./profundidad			8,0	±1,6	12,2	±1,9	10,0	±2,1	10,4	±2	5,8	±1,5	5,3	±0,9	12,5	±1,1	15,0	±2,1
Riqueza			4,7	±0,3	4,4	±0,2	2,8	±0,4	3,4	±0,5	3,3	±0,5	3,3	±0,9	4,1	±0,3	3,6	±0,3
Abund./isla			9,9		±1,3		10,3		±1,4		5,6		±0,8					

Tabla 3.3. Resumen de los resultados del análisis mixto de la varianza (*ns* no significativo; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$). I: Isla; P: Profundidad; L: Localidad [Las variables significativas en el Test de Cochran se indican con +].

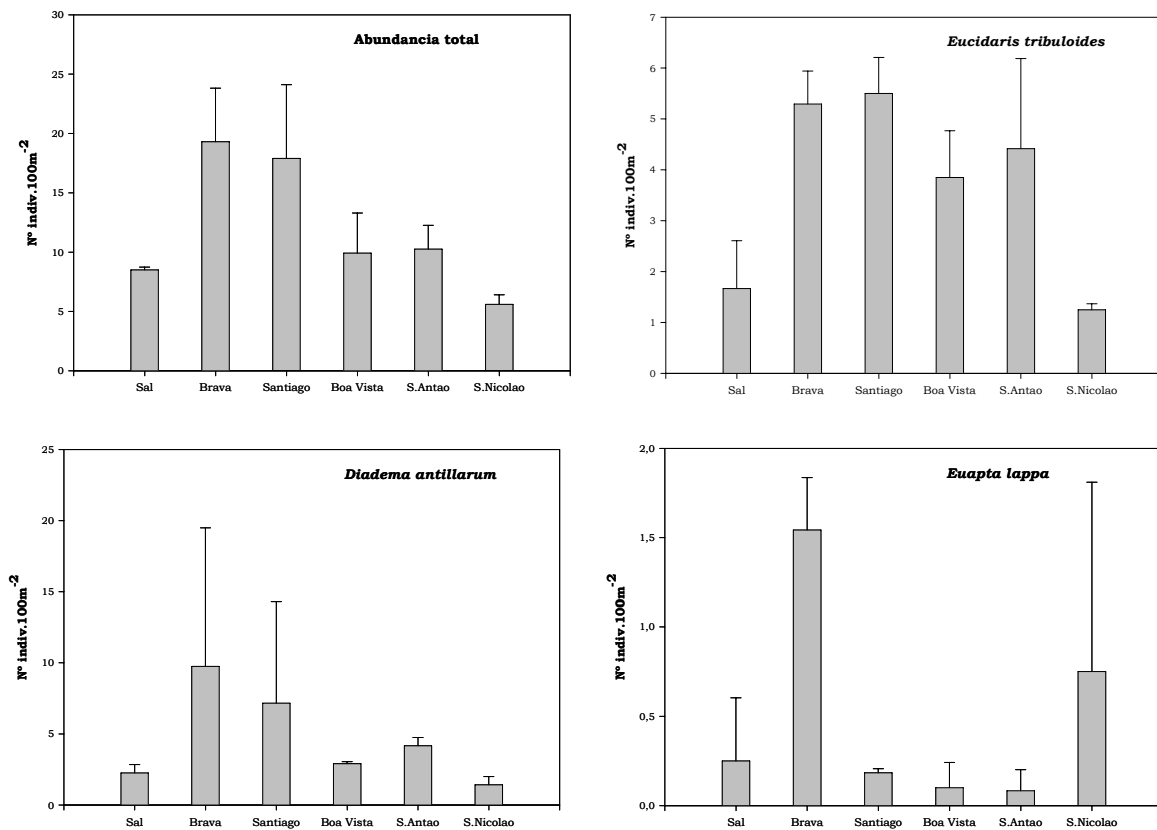
Fuente	df	Riqueza		Abundancia		<i>D. antillarum</i>		<i>E. tribuloides</i>	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
I	5	0,0553	0,24	329,2472	5,11 **	4,8094	4,09 *	38,3639	5,58 **
P	1	0,5011	7,01 *	13,3472	0,81	2,6332	11,37 *	9,3889	1,59
I×P	5	0,0715	0,31	16,5722	0,26	0,2315	0,20	5,9222	0,86
L(I×P)	12	0,2288	3,67 ***	64,4167	4,72 ***	1,1764	4,74 ***	6,8750	1,15
Residual	48	0,0623		13,6528		0,2480		6,0000	

Fuente	df	<i>H. sanctori</i>		<i>E. lappa</i>		<i>O. fragilis f. nuda</i>		<i>O. ophidianus+</i>	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
I	5	0,1368	0,77	0,9230	4,14 *	1,1597	2,57	0,0323	1,34
P	1	0,1701	3,18	0,5356	2,77	1,1875	9,37 *	0,1091	3,06
I×P	5	0,0535	0,30	0,1934	0,87	0,1268	0,28	0,0357	1,48
L(I×P)	12	0,1771	2,43 *	0,2229	1,63	0,4509	1,59	0,0241	1,42
Residual	48	0,0729		0,1366		0,2844		0,0170	

Fuente	df	<i>I. badionotus+</i>		<i>M. glacialis+</i>		<i>C. tenuispina+</i>		<i>L. guildingii+</i>	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
I	5	0,0386	0,75	0,2389	1,73	0,3354	1,85	0,0292	0,78
P	1	0,0065	0,29	0,1020	5,63	0,0352	0,15	0,0000	0,00
I×P	5	0,0221	0,43	0,0181	0,13	0,2397	1,32	0,0571	1,52
L(I×P)	12	0,0515	1,40	0,1382	3,26 **	0,1810	4,05 ***	0,0376	2,00 *
Residual	48	0,0368		0,0423		0,0447		0,0188	

Tabla 3.4. Componentes de variación (%) a cada una de las escalas espaciales consideradas, desde islas (10- 100s km) a réplicas (10- 100s m) en cada rango de profundidad para las mismas variables dependientes que las incluidas en la Tabla 3.3 (ver para abreviaturas).

	Profunda	Somera	Profunda	Somera
	Riqueza		<i>I. badionotus</i>	
I	15,4	0,0	0,9	0,0
L(I)	23,2	27,1	6,8	0,0
Residual	61,4	72,9	92,3	100,0
	Abundancia total		<i>M. glacialis</i>	
I	52,1	20,7	0,0	1,7
L(I)	14,2	57,6	35,7	27,5
Residual	33,8	21,7	64,3	70,8
	<i>D. antillarum</i>		<i>C. tenuispina</i>	
I	18,7	19,3	0,0	28,3
L(I)	50,1	56,9	38,6	45,8
Residual	31,1	23,8	61,4	25,9
	<i>E. tribuloides</i>		<i>O. fragilis f. nuda</i>	
I	35,1	19,1	5,4	4,6
L(I)	1,5	6,1	0,0	34,1
Residual	63,4	74,8	94,6	61,2
	<i>H. sanctori</i>		<i>O. ophidianus</i>	
I	0,0	0,0	0,0	7,0
L(I)	25,5	19,0	0,0	11,6
Residual	74,5	81,0	100,0	81,4
	<i>E. lappa</i>		<i>L. guildingii</i>	
I	11,3	36,6	0,0	0,6
L(I)	3,6	11,7	42,9	0,0
Residual	85,0	51,7	57,1	99,4



Figuras 3.1 a, b, c y d. Valores de la abundancia media total (n° indiv.100m⁻²) y de las especies *E. tribuloides*, *D. antillarum* y *E. lappa* en las islas incluidas en el ANOVA. Obsérvese la diferencia de escala en el eje de ordenadas.

3.4.3. Variabilidad espacial de las variables descriptoras del hábitat

El análisis de correlación de Pearson entre las variables ambientales muestra una escasa asociación entre ellas, aunque evidencia algunas relaciones altamente significativas ($P < 0,001$) (Tabla 3.5). Ninguna de las variables medidas mostró correlaciones negativas significativas. Las variables más fuertemente relacionadas fueron el número de grandes bloques con el porcentaje de coral, y la profundidad con el porcentaje de arena y con el número de piedras.

Tabla 3.5. Coeficiente de correlación de Pearson entre las variables descriptoras del hábitat (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

	Arena	Cobertura	Bloques	Coral	Grandes Bloques	Piedras
Cobertura	0,1					
Bloques	0,1	0,06				
Coral	0,14	0,03	0,004			
Grandes bloques	0,34**	-0,02	0,17	0,43***		
Piedras	0,23*	-0,02	0,10	-0,05	-0,05	
Profundidad	0,43***	0,13	0,12	0,06	0,2	0,48***

Tanto la cobertura algal como la de coral estimada en cada unidad muestral variaron significativamente entre las islas del archipiélago, al igual que el número de bloques de mediano tamaño (Tabla 3.6). Las diferencias encontradas en el porcentaje de coral son atribuibles al hecho de que solo aparecieron en la isla de Sao Antao. El porcentaje de arena fue la única variable que difirió significativamente entre los dos intervalos de profundidad. Todos los descriptores analizados, menos el número de grandes bloques, mostraron heterogeneidad espacial entre las localidades e intervalos de profundidad muestreados en cada isla (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Resultados del análisis mixto de la varianza para los descriptores del hábitat (* $P < 0,01$; ** $P < 0,001$).

Variables del hábitat	Media	ES	Rango	I	P	I*P	L(I*P)
% Cobertura algal	12,6	3,2	0-95	*	ns	ns	***
% Coral	1,56	0,6	0-30	**	ns	ns	***
% Arena	13,6	1,6	0-60	ns	*	ns	***
Piedras (n°)	23,6	2,9	0-150	ns	ns	ns	***
Bloques (n°)	4,3	0,5	0-15	*	ns	ns	*
Grandes bloques (n°)	0,8	0,1	0-7	ns	ns	ns	ns
Rango somero (m)	7,4	0,2	5-9				
Rango profundo (m)	13,6	0,5	11-22				

3.4.4. Relación entre el poblamiento y las variables ambientales

Los ejes I y II del Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) realizado sobre los datos de abundancia de las especies explicaron el 17, 6% de la varianza total de los datos. Ambos ejes de ordenación, tal y como evidenció el Test de MonteCarlo, estuvieron determinados por la estructura del hábitat, el primer eje de ordenación estuvo relacionado mayoritariamente con el número de piedras (esta variable explicó el 29% del total de la inercia de los datos) y en menor medida con los porcentajes de arena, coral y cobertura algal (Fig. 3.2). El segundo eje estuvo determinado por la complejidad estructural del hábitat, principalmente con el número de bloques rocosos de mediano tamaño (10%) y en menor medida con el número de grandes bloques. Las estrellas *Narcissia canariensis*, *Linckia bouvieri*, *Echinaster (E.) sepositus* y la holoturia *Holothuria (V.) lentiginosa* parecieron estar asociadas a hábitats con mayor proporción de piedras (Fig. 3.2). Otras especies (*O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *O. fragilis* f. *nuda*, *E. lappa*) estuvieron principalmente correlacionadas con hábitats más heterogéneos compuestos por piedras y cierta proporción de arena, coral y/o cobertura algal.

Las especies relacionadas con la parte negativa del primer eje de ordenación (mayoría de erizos y ciertas especies de estrellas y holoturias) estuvieron correlacionadas con hábitats complejos formados por bloques rocosos de mediano y gran tamaño.

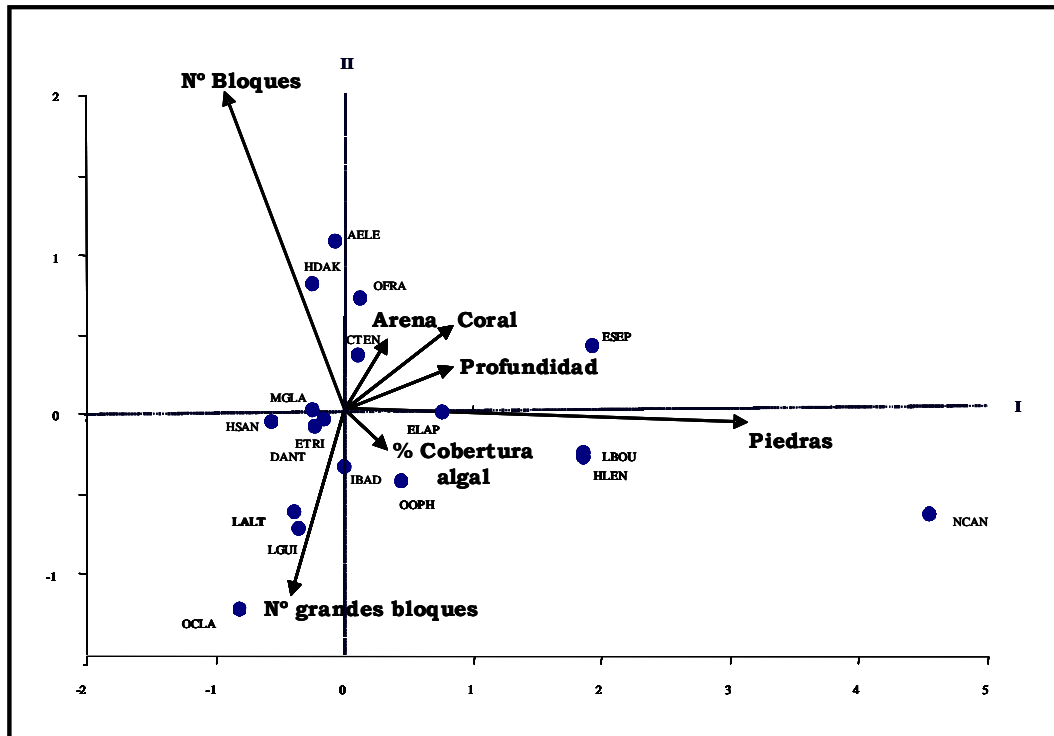
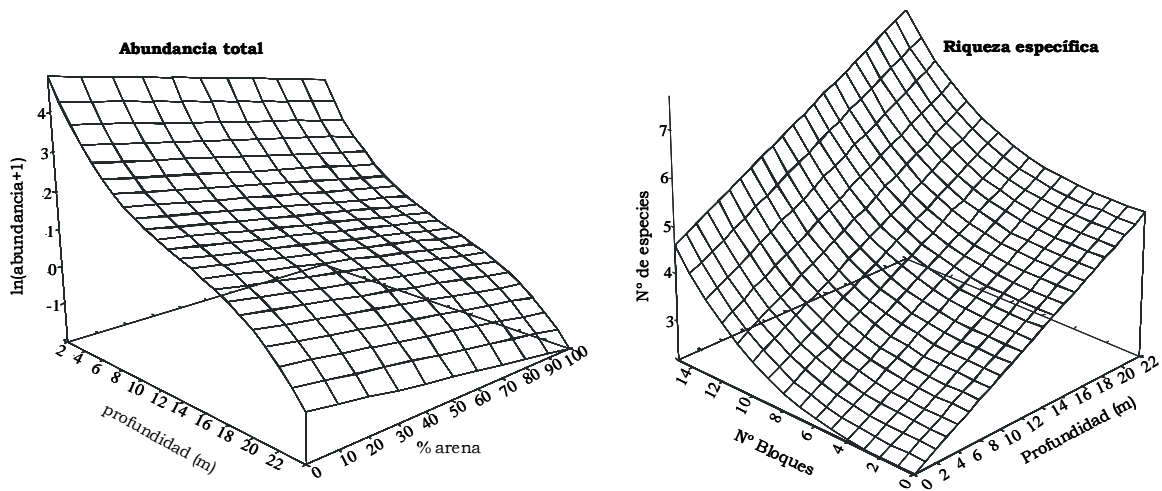


Figura 3.2. Biplot del ACC de las especies, descriptores del hábitat y profundidad. (abreviaturas de las especies en Tabla 3.2).

Las regresiones lineales múltiples realizadas sobre los parámetros del poblamiento (abundancia total, riqueza específica y diversidad H'), mostraron que la profundidad fue la variable más correlacionada con el poblamiento estudiado (Tabla 3.7). La abundancia total fue mayor a profundidades someras y en aquellas UMs con poco porcentaje de arena (Fig. 3.3). Por el contrario, la riqueza específica incrementó con la profundidad y en hábitats complejos caracterizados por bloques rocosos de mediano tamaño (Fig. 3.4). La diversidad H' , al igual que la riqueza, aumentó con la profundidad, aunque dichas diferencias no fueron muy elevadas ya que están principalmente relacionadas con la influencia de algunas UMS.

Tabla 3.7. Resultado de la regresión lineal múltiple aplicada a los valores de la abundancia total, riqueza específica y diversidad H' de Shannon. ET: error típico; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Variable dependiente	Coficiente	ET	t de Student	P
ABUNDANCIA				
Constante	4,89	0,18	27,79	***
% de are	-0,012	0,005	-2,54	*
pro	-0,61	0,08	-7,31	***
pro ²	0,04	0,011	4,22	***
pro ³	-0,0011	0,0004	-2,71	**
RIQUEZA				
Constante	2,15	0,34	6,37	***
pro	0,14	0,03	4,66	***
blo ³	0,0007	0,0003	2,28	**
H'				
Constante	0,25	0,16	1,54	*
pro	0,35	0,07	5,03	***
pro ²	-0,03	0,008	-3,44	***
pro ³	0,0009	0,0003	2,93	**



Figuras 3.3 y 3.4. Modelos de respuesta de la abundancia total y riqueza específica.

Seis especies presentaron respuestas significativas en los análisis de regresión múltiple (Tabla 3.8). Al igual que los parámetros del poblamiento, la probabilidad de aparición de dichas especies también estuvo principalmente relacionada con la profundidad. La probabilidad de aparición de *O. ophidianus* y *O. fragilis* f. *nuda* (Figs. 3.5 y 3.6, respectivamente) aumentó a profundidades mayores y en hábitats complejos caracterizados por bloques de mediano tamaño. Los erizos *E. tribuloides* y *D. antillarum* (Figs. 3.7 y 3.8) mostraron relaciones significativas con la profundidad (su probabilidad de aparición disminuye con la profundidad) y con el número de piedras y porcentaje de coral, respectivamente. La probabilidad de aparición de *C. tenuispina* (Fig. 3.9) estuvo positivamente correlacionada con el porcentaje de cobertura algal y con el número de bloques rocosos de tamaño medio.

Tabla 3.8. Resumen de los resultados de los análisis de regresión logística múltiple de las abundancias medidas de las especies estudiadas. Se indican los grados de libertad (g.l), *deviance*, porcentaje de cambio (% cambio) y *deviance* del modelo nulo. Los términos cuadráticos y cúbicos de las variables independientes se muestran con los superíndices 2 y 3 tras las abreviaturas (PRO: profundidad; PIE. N° de piedras; BLO: n° de bloques; ARE: % de arena; COB: % de cobertura algal; COR: % de coral).

	Modelo	g.l	deviance	% cambio
<i>O. ophidianus</i>	PRO-BLO+BLO ²	86	76,43	12,38
			<i>deviance</i> modelo nulo = 87,23	
<i>E.(E.) sepositus</i>	ARE-ARE ² +COB-PRO+PRO ²	84	30,39	43,71
			<i>deviance</i> modelo nulo = 53,99	
<i>C. tenuispina</i>	COB+BLO	87	76,60	23,48
			<i>deviance</i> modelo nulo = 100,11	
<i>O.fragilis f. nuda</i>	BLO+PRO	87	95,72	17,42
			<i>deviance</i> modelo nulo = 115,91	
<i>E. tribuloides</i>	PRO-PRO ² -PIE+PIE ² -PIE ³	86	55,0	40,64
			<i>deviance</i> modelo nulo = 92,78	
<i>D. antillarum</i>	PRO-PRO ² -COR	86	50,37	42,26
			<i>deviance</i> modelo nulo = 87,23	

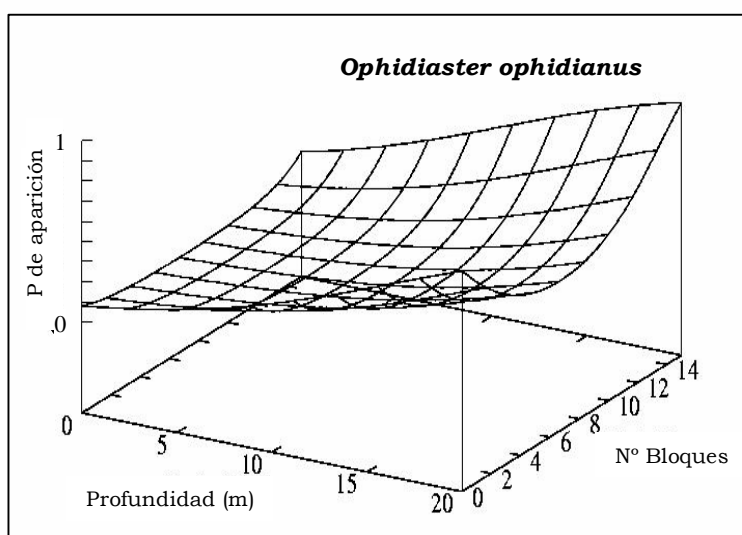


Fig. 3.5. Modelo de respuesta de la probabilidad de aparición de *O. ophidianus* en 100m² tras los análisis de regresión logística múltiple ($P < 0,05$).

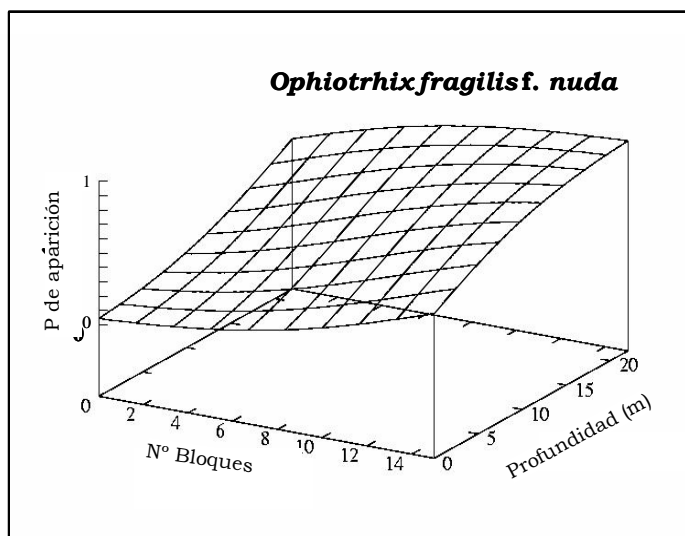


Fig. 3.6. Modelo de respuesta de la probabilidad de aparición de *O. fragilis* f. *nuda* en 100 m² tras los análisis de regresión logística múltiple ($P < 0,05$).

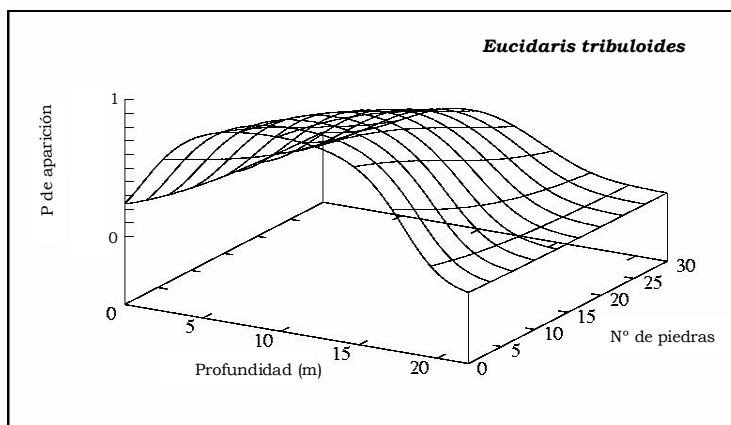


Fig. 3.7. Modelo de respuesta de la probabilidad de aparición de *E. tribuloides* en 100 m² tras los análisis de regresión logística múltiple ($P < 0,05$).

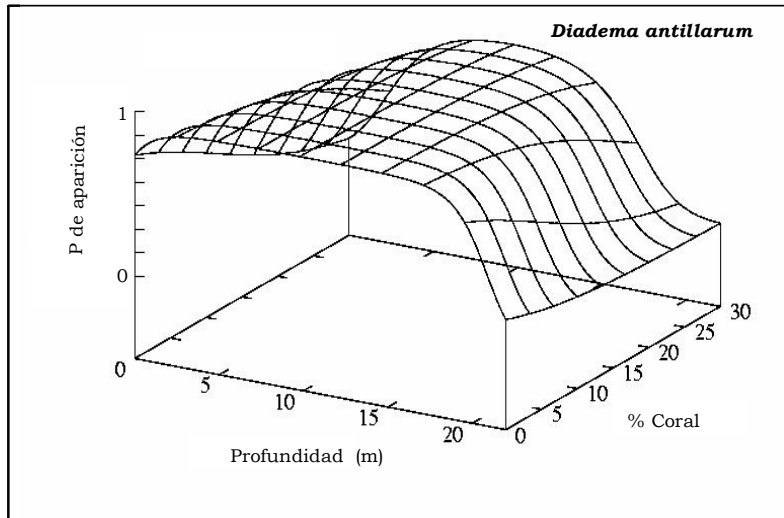


Fig. 3.8. Modelo de respuesta de la probabilidad de aparición de *D. antillarum* en 100 m² tras los análisis de regresión logística múltiple ($P < 0,05$).

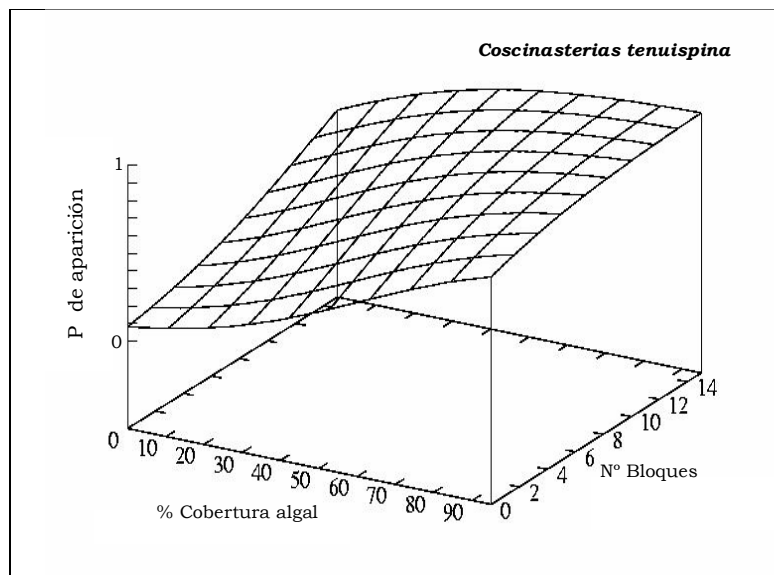


Fig. 3.9. Modelo de respuesta de la probabilidad de aparición de *C. tenuispina* en 100 m² tras los análisis de regresión logística múltiple ($P < 0,05$).

3.5. Discusión

En este trabajo se han estudiado las relaciones con el hábitat de 19 especies de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde. Dos erizos (*D. antillarum* y *E. tribuloides*) fueron encontrados en todas las islas muestreadas y 9 especies han sido registradas en más del 50% de las islas. Dichos erizos fueron los que presentaron las mayores abundancias medias, pero aún así no fueron elevadas comparadas con las registradas en otras zonas del Atlántico o en otros archipiélagos macaronésicos (Sammarco 1982; Sammarco y Williams 1982; Alves *et al.* 2002). El resto de especies mostró menos del 15% de frecuencia de aparición. Este valor puede deberse a diversos motivos. Uno de ellos atiende a la preferencia de algunas de ellas por sustratos blandos como *L. alternata alteranata*, *O. clavatus* o *R. orbiculus*, o por rangos batimétricos mayores (ej.: *H. (V.) lentiginosa*) (Clark y Downey 1992; Miller y Pawson 1978) a los muestreados en este trabajo. A su vez, tal y como se apuntaba en el capítulo 2, pueden ser especies con una distribución muy restringida en el archipiélago por encontrarse cerca de su límite de distribución geográfico, por que la presencia e intensidad de algún factor ambiental (temperatura, productividad, etc.) y/o biológico (competencia, depredación, etc.) sean heterogéneas en el archipiélago o porque sean especies muy dispersas y el esfuerzo de muestreo realizado puede haber sido insuficiente para muestrearlas adecuadamente (Chapman 2005).

Los resultados aportados en este capítulo sugieren que el poblamiento estudiado tiene una distribución espacial heterogénea a todas las escalas consideradas, desde cientos de metros a cientos de kilómetros, pero dicha variabilidad parece ser mayor a pequeña escala espacial (entre localidades e intervalos de profundidad). Además, la heterogeneidad espacial residual (entre réplicas separadas decenas de metros) también ha sido elevada. Por su parte, la mayor parte de los descriptores de complejidad y heterogeneidad del hábitat medidos también mostraron heterogeneidad espacial a pequeña escala, sugiriendo que la variabilidad observada del poblamiento a pequeña escala espacial está relacionada con las variaciones en la estructura física del hábitat. Al mismo tiempo, tanto la complejidad del hábitat (descrita por el número de bloques de distinto tamaño) como los descriptores de heterogeneidad (porcentaje de sustrato con arena, coral o cobertura algal) mostraron relaciones significativas con el poblamiento.

En nuestro caso, la abundancia total del poblamiento disminuyó en aquellas unidades muestrales en las que el porcentaje de arena era mayor. Esto es lógico ya que los muestreos de este estudio se centraron en especies habitantes de sustrato rocoso, aunque también podría explicarse por la existencia de asociaciones significativas entre las especies estudiadas y los demás descriptores del hábitat medidos. Por su parte, la riqueza específica del poblamiento fue mayor en hábitats complejos caracterizados por la presencia de bloques

rocosos de mediano tamaño. Resultados similares se han encontrado en otros mares y comunidades (Karlson y Cornell 1998; Attrill *et al.* 2000; Downes *et al.* 1998, 2000; Ruitton *et al.* 2000). La complejidad estructural es considerada como un factor promotor de riqueza específica, tanto en ambientes terrestres y marinos como para especies de vertebrados e invertebrados (Bell *et al.* 1991) ya que los hábitats complejos presentan una proporción mayor de estructuras físicas (ej.: agujeros, grietas, salientes) que incrementan el número de nichos potenciales al existir una mayor superficie para el asentamiento, un mayor número de refugios y una mayor abundancia y/o diversidad de recursos tróficos (Downes *et al.* 2000; Attrill *et al.* 2000).

Aún así, parece existir un umbral a partir del cual la influencia de la estructura del hábitat (tanto en dirección como en magnitud) cambia, pudiendo provocar efectos negativos sobre los organismos asociados (Kelaher 2003 y referencias). De esta forma, sería interesante abordar futuros estudios experimentales con algunas de las especies estudiadas para determinar la cantidad mínima de estructuras necesarias que provocan un efecto positivo en las mismas e, incluso, establecer el umbral a partir del cual la estructura del hábitat no ejerce influencia alguna o es negativa. Dicho trabajo debería tener en cuenta el tamaño de los ejemplares ya que algunas especies bentónicas, entre ellas los equinodermos, responden de forma distinta al hábitat en función de su talla (Sala y Zabala 1996; Attrill *et al.* 2000; Kelaher 2003).

Nuestros resultados sugieren también que el efecto de la estructura del hábitat es específico para cada especie. En términos generales, las especies de las clases Asteroidea (ej.: *O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *E. sepositus sepositus*) y, en menor medida, Holothuroidea y *O. fragilis* f. *nuda* mostraron buenas correlaciones con hábitats heterogéneos (con una proporción significativa de cobertura algal y, en menor medida, de arena) y complejos (determinados por el número de bloques rocosos de pequeño tamaño).

La variabilidad en la abundancia a pequeña escala espacial puede estar principalmente determinada por las respuestas comportamentales de las especies al hábitat (Young y Chia 1982; Underwood y Chapman 1996; Chapman y Underwood 2008). Es probable que hábitats complejos con mayor número de grietas o agujeros y cierta proporción de arena o cobertura vegetal en las inmediaciones promuevan la diversificación de nichos y el reparto del alimento y/o de los refugios (Sloan y von Bodunge 1980; Levin 1992; Uthicke y Karez 1999) al proporcionar un número mayor de nichos potenciales, de refugios y una mayor abundancia y/o diversidad de recursos tróficos (Downes *et al.* 2000; Attrill *et al.* 2000). De esta forma, pueden coexistir tanto especies con distintos tipos recursos tróficos y/o formas de alimentación (Lawrence 1975; Roberts y Brice 1982; Freeman y Rogers 2001) como especies generalistas con mayor plasticidad alimenticia (ej.: *O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *E.*

sepositus sepositus) que, aún prefiriendo el mismo tipo de alimento, pueden alimentarse de recursos diferentes para evitar la competencia y permitir la coexistencia a pequeña escala espacial (McClanahan 1988; Gaymer *et al.* 2001; Gaymer *et al.* 2004; Vanderklift *et al.* 2006).

De esta forma, hábitats heterogéneos con cierta presencia de cobertura algal y arena y, al mismo tiempo, con bloques rocosos pueden promover la coexistencia de especies como las estrellas que se alimentan de especies vegetales, animales y/o carroña y las holoturias que son eminentemente detritívoras y se alimentan principalmente sobre sustrato blando. Al mismo tiempo, este tipo de hábitats permitiría la coexistencia de especies con distintos hábitos de alimentación. Por ejemplo, aquellas con hábitos de alimentación nocturnos que viven ocultas durante el día en las grietas u oquedades formadas por los bloques rocosos, como *C. tenuispina*, *O. fragilis f. nuda*, *I. badionotus* o *E. lappa* (Tortonese 1982; Holme 1984; Hendler *et al.* 1995), pero que estarían cerca de sus zonas de alimentación, como arena o fondos algales (Hammond 1982), junto con especies como *O. ophidianus* y *E. sepositus sepositus* que se alimentan durante el día sin ocultarse (Tortonese 1965; Jangoux y Lawrence 1982; Sloan 1980; Clark y Downey 1992). En definitiva, los hábitats heterogéneos podrían favorecer la coexistencia espacial a través del reparto de los recursos tróficos así como del reparto espacial y/o temporal del nicho (Amarasekare 2003).

Por otro lado, la mayor parte de las especies de las clases Echinoidea y Holothuroidea y *O. fragilis f. nuda*, mostraron respuestas positivas a hábitats complejos caracterizados por la presencia de bloques rocosos de distinto tamaño. La mayoría de ellas mostraron asociaciones mayores a los bloques de pequeño y mediano tamaño. Aunque muchos factores, tanto bióticos como abióticos, pueden contribuir a dichas relaciones, algunos tienen, probablemente, una influencia mayor. Uno en particular es el hecho de que hábitats complejos caracterizados por bloques rocosos de tamaño adecuado, ofrecen un número mayor de refugios ante la depredación o el estrés ambiental. De forma general está aceptado que las densidades de erizos están íntimamente relacionadas con las tasas de depredación por peces (Tegner y Dayton 1991; Sala 1997; McClanahan 1998; Sala *et al.* 1998). En este sentido, el hecho de no haber encontrado altas densidades de erizos en el archipiélago puede deberse a que estén sometidos a tasas elevadas de depredación, ya que la riqueza de depredadores especializados en comer erizos es relativamente alta en las islas de Cabo Verde (Brito *et al.* 1999 en Hernández 2006). Por ello, y como se ha demostrado que la disminución del espacio entre bloques reduce sustancialmente la eficiencia depredadora (Bartholomew *et al.* 2000) y que la cantidad de refugios es un factor clave a la hora de determinar las tasas de depredación, tanto para equinodermos (Andrew 1993; McClanahan 1998) como para otros grupos taxonómicos (p.ej.: Hixon y Beets 1993; Beck 1995), podemos pensar que los hábitats estructuralmente complejos son más ventajosos para aquellas

especies vulnerables a la depredación por peces, como los erizos (Sala y Zabala 1996; McClanahan 1998; Hereu *et al.* 2005) o las ofiuras (Warner 1979; Hendler 1984), ya que les permiten ser menos “vistas” que sobre el sustrato blando o las piedras.

Al mismo tiempo, la mayoría de especies asociadas a hábitats complejos en este estudio (ej. *D. antillarum*; *O. fragilis* f. *nuda*; *E. lappa*) evitan lugares de alto hidrodinamismo o intensidad lumínica (Hammond 1982; Hendler *et al.* 1995; Alves *et al.* 2001) por lo que dichas especies podrían también seleccionar hábitats estructuralmente complejos para modificar la influencia de la temperatura, del oleaje o de la intensidad lumínica (Russo 1978; Lewis y Storey 1984; Crook *et al.* 1999).

Las asociaciones encontradas con hábitats complejos también pueden estar relacionadas con la preferencia de la mayoría de las larvas de equinodermos por determinados sustratos (Strathmann 1978; Pearse y Hines 1987; Byrne *et al.* 1998; Köhler *et al.* 1999; Balch y Scheibling 2000). Se podría esperar que la densidad de reclutas de estas especies sea mayor en hábitats complejos con mayores proporciones de bloques rocosos que ofrecen mayores superficies de asentamiento y protección ante depredadores o el estrés ambiental tal y como ha sido observado por Hereu (2004) y Hernández (2006). En este sentido, el análisis de la estructura de tallas de las especies de erizos sería muy interesante para completar los resultados.

Además de la influencia de los procesos mencionados anteriormente, las posibles migraciones entre hábitats por parte de los individuos también podrían jugar un papel relevante en las pautas espaciales encontradas (Tuya *et al.* 2006).

El erizo *D. antillarum* fue la única especie asociada a hábitats con mayores proporciones de bloques rocosos de gran tamaño (> 2 m de diámetro). Esta asociación, encontrada también en la isla de Madeira (Alves *et al.* 2001), puede estar relacionada con sus hábitos alimenticios y con el tamaño de la especie. La presencia de grandes superficies le permite ramonear sobre los corales y las algas endo y epilíticas (Rylaarsdam 1983), eliminando las algas de cierto porte y generando zonas caracterizadas por la predominancia de algas calcáreas incrustantes (Alves *et al.* 2001; Tuya *et al.* 2004). A su vez, los resultados obtenidos no tienen por qué implicar una relación causal directa y que, en realidad, la especie tenga una asociación positiva más intensa con el porcentaje de coral, ya que esta variable mostró una alta correlación con el número de grandes bloques. Por otro lado, *D. antillarum* necesita cavidades mayores para refugiarse debido a la longitud de sus espinas (\geq 500 mm de longitud) (Hendler *et al.* 1995). Hábitats con bloques de tamaño pequeño y/o mediano podrían no ser tan apropiados al proporcionar cavidades demasiado pequeñas para refugiarse (Shulman 1990; Atrill *et al.* 2000).

Para explicar con mayor precisión las relaciones entre el poblamiento y los descriptores de complejidad y heterogeneidad obtenidos sería interesante abordar un estudio experimental en el que se analizara la relación entre la abundancia de alguna de las especies, la talla de sus individuos y el número y tamaño de refugios, así como otras variables ambientales que pudieran covariar con la estructura del hábitat, como la inclinación del sustrato o el hidrodinamismo local.

Aunque los descriptores de complejidad y heterogeneidad parecieron influir en el poblamiento estudiado, 7 especies (5 estrellas de mar: *L. guildingi*, *L. bouvieri*, *N. canariensis*, *M. glacilis*, *O. clavatus* y dos holoturias: *I. badionotus* y *H. (P.) sanctori*) no mostraron correlaciones con ninguna de las variables medidas. La baja frecuencia de aparición de algunas de ellas puede haber imposibilitado el establecimiento de respuestas significativas con el hábitat. Al mismo tiempo, también parece necesario la medida de otras variables ambientales posiblemente relacionadas con su abundancia y distribución, como la cobertura de distintos morfotipos algales, la presencia de depredadores, el hidrodinamismo, etc.

Este trabajo también ha evidenciado la influencia de la profundidad en el poblamiento estudiado, ya que tanto los parámetros poblacionales como las especies analizadas variaron entre los intervalos de profundidad considerados y presentaron relaciones significativas con esta variable. La profundidad está directa e indirectamente relacionada con un gran número de gradientes ambientales y factores bióticos que covarían directa e indirectamente con ella por lo que determinar el factor o conjunto de factores que están influyendo en el poblamiento estudiado es bastante complicado sin procedimientos experimentales adecuados (Alves *et al.* 2001; Rule y Smith 2007). De hecho, los cambios en la estructura de los poblamientos de equinodermos en el eje vertical han sido generalmente relacionadas con diversos factores ambientales (el oleaje, temperatura, intensidad lumínica, presión, etc.) y/o biológicos (disponibilidad de recursos, presencia y abundancia de depredadores y presas, preferencia larvaria por determinados rangos batimétricos, etc.). De ellos, el hidrodinamismo ha sido ampliamente correlacionado con la distribución espacial de muchas especies de equinodermos y de algunas de las especies estudiadas (Sloan y Von Bodungen 1980; Bulteel *et al.* 1992; Chelazzi *et al.* 1997; Alves *et al.* 2001; Freeman 2003; Verling 2003; Kostylev *et al.* 2005; Tuya *et al.* 2007). Es importante resaltar que las relaciones observadas con la profundidad podrían ser un artefacto debido a su covarianza con el hábitat (Howell *et al.* 2002) así, por ejemplo, la mayor abundancia de *D. antillarum* en áreas someras puede deberse a su preferencia por sustratos rocosos (las áreas profundas presentaron mayores porcentajes de arena) más que a la existencia de una asociación real de esta especie con profundidades someras.

Aun así, la distribución vertical del poblamiento estudiado puede también estar determinada por los procesos de asentamiento y reclutamiento larvario de las especies (Underwood y Fairweather 1989; Hereu *et al.* 2004). Varios estudios han demostrado que las larvas de los equinodermos prefieren asentarse a profundidades determinadas. Por ejemplo, Hereu *et al.* (2004) demostraron que las larvas de *Paracentrotus lividus* se asentaban preferentemente entre 0 y 5 m de profundidad. De esta forma, las relaciones observadas podrían ser el resultado de una mayor preferencia de las larvas por asentarse en determinados rangos de profundidad ya sea por la presencia de determinados hábitats (Hereu *et al.* 2004) o por existir las condiciones de hidrodinamismo, salinidad y temperatura adecuadas (Strathmann 1978). Sin embargo, para analizar adecuadamente el posible proceso de selección de rangos batimétricos se deberían hacer estudios experimentales concretos. Otra posibilidad es que el reclutamiento de las especies estudiadas sea en todo el rango batimétrico muestreado (hasta 20 m) pero que la distribución vertical de las especies esté controlada por la mortalidad post-asentamiento (Cameron y Schroeter 1980; López *et al.* 1998).

Al mismo tiempo, las interacciones bióticas entre especies de equinodermos son factores importantes en la estructuración y distribución de sus poblaciones tanto en el eje vertical como en el horizontal a pequeña escala espacial (Keller 1983; Shulman 1990; Hagen y Mann 1994; McGehee 1992; Gaymer *et al.* 2001; Gaymer y Himmelman 2002). Por ello, tal y como se apuntaba en el capítulo anterior, la abundancia y distribución espacial de alguna de las especies estudiadas pueden deberse a fenómenos de competencia interespecífica. Por ejemplo, *M. glacialis* y *C. tenuispina* presentaron una distribución peculiar en las islas del archipiélago (ver capítulo 2) y los resultados de este capítulo han evidenciado que sus abundancias fueron significativamente diferentes a escala de localidad (test de Cochran significativo), con mayor variabilidad en el intervalo somero y profundo, respectivamente. Las similitudes ecológicas entre ambas especies (Tortonese 1982; Hendler *et al.* 1995; Verling *et al.* 2003) apoyan la idea de que pudieran competir por los recursos, por lo que es posible que exista un reparto espacial del rango de distribución batimétrico entre ambas especies para disminuir la competencia. Como se ha comentado anteriormente, tanto la segregación espacial como el reparto del tipo y forma de alimentación no es raro en los equinodermos (Mcclanahan 1988; McGehee 1992; Gaymer *et al.* 2001; Gaymer y Himmelman 2002; Howell *et al.* 2002; Gaymer *et al.* 2004; Rule y Smith 2007; Tuya *et al.* 2007; Vanderklift *et al.* 2006).

Otro ejemplo podrían ser los erizos *D. antillarum* y *E. tribuloides* frente a *E. lucunter* (no incluido en este capítulo). Los dos primeros erizos presentaron abundancias similares y en las mismas islas, y sólo *D. antillarum* presentó diferencias significativas ante la profundidad

(mayores abundancias en zonas someras). Analizando el conjunto de los datos, *D. antillarum* se ha registrado entre 1- 19 m de profundidad mientras que *E. tribuloides* desde 5- 45 m. Por su parte, *E. lucunter* ha presentado abundancias muy altas pero casi exclusivamente en charcos intermareales (capítulo 2). Todo esto induce a pensar que entre dichas especies puede existir una segregación espacial batimétrica con el fin de evitar la competencia (McGehee 1992, Tuya *et al.* 2007). Así, *E. lucunter* es dominante (quizás por mecanismos agresivos, McGehee 1992, Abbott *et al.* 1994) en la zona intermareal ya que además prefiere zonas de alto hidrodinamismo (Lewis y Storey 1984; Caycedo 1979), mientras que las dos especies restantes habitan a profundidades mayores. Por su parte, las mayores abundancias de *D. antillarum* fueron a partir de aproximadamente 3 m de profundidad, mientras que las de *E. tribuloides* a partir de 5-6 m. Aunque estos datos no manifiestan una segregación batimétrica clara entre estas dos especies, éstas podrían coexistir en hábitats diferentes (ambas especies mostraron relaciones significativas con descriptores del hábitat distintos) e incluso alimentarse de recursos tróficos distintos (Vanderklift *et al.* 2007). De hecho, aunque ambas especies puedan alimentarse de los mismos tipos de alimentos, *D. antillarum* prefiere algas calcáreas (Rylaarsdam 1983; Hendler *et al.* 1995) mientras que *E. tribuloides* esponjas (McPherson 1968).

A una escala espacial mayor, entre las islas del archipiélago, también se encontraron diferencias significativas en la abundancia total y las abundancias de los erizos *D. antillarum* y *E. tribuloides* y la holoturia *E. lappa*. Estos resultados pueden ser atribuidos, además de a las diferencias entre los descriptores del hábitat estimados entre las unidades muestrales, a factores relacionados con la heterogeneidad espacial a gran escala como la variabilidad en el asentamiento y reclutamiento (Young y Chia 1982; Ebert 1983; Balch y Scheibling 2000) o factores abióticos (Drouin *et al.* 1985; Black y Moran 1991; Menge 1992; Tyler *et al.* 2000) como la temperatura (Franz *et al.* 1981; Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001).

4. Influencia de la temperatura en la estructura y composición del poblamiento de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde

Capítulo 4

Influencia de la temperatura en la estructura y composición del poblamiento de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde

4.1. Introducción

Uno de los retos principales para los ecólogos marinos es identificar y relacionar los factores y procesos responsables de la estructura y distribución espacial de los poblamientos bentónicos. En este sentido es importante resaltar que dichos poblamientos presentan una gran variabilidad en sus pautas de abundancia y distribución ya que están relacionados con múltiples factores que actúan a escalas espaciales y temporales diferentes (Wiens 1989; Levin 1992; Underwood 2000).

En el poblamiento objeto de este trabajo la estructura del hábitat determinada por descriptores de complejidad y heterogeneidad, así como la profundidad, parecen influir en las pautas detectadas a pequeña escala espacial (entre localidades y réplicas y entre cada intervalo de profundidad) pero, sin embargo, no parece que sea un factor directamente relacionado con la heterogeneidad del poblamiento a la escala mayor de análisis, entre las islas del archipiélago. La heterogeneidad en la abundancia y distribución de las comunidades bentónicas y, por tanto, de los equinodermos a escalas espaciales grandes (100s-1000s m), tiene múltiples orígenes (Tyler y Banner 1977; Menge 1992; Underwood y Chapman 1996). Además, a estas escalas espaciales, la dificultad de abordar la complejidad de las interacciones existentes entre dicha variabilidad espacial y los diversos factores y procesos subyacentes ha conducido a la búsqueda de correlaciones entre factores físicos y químicos concretos y ciertas respuestas fisiológicas y ecológicas de las especies (Lawrence 1990; López *et al.* 1998).

De estos, la variación de los parámetros oceanográficos está ampliamente reconocida como uno de los factores más influyentes en los poblamientos de equinodermos. La variabilidad temporal de estos parámetros puede ser pequeña y gradual en comparación con la de los factores que operan a un nivel más local, por lo que su influencia es más difícil de detectar y analizar en estudios de corta duración (Underwood y Fairweather 1989). Entre dichos

factores destacan las condiciones y fluctuaciones salinas (Drouin *et al.* 1985; Bressan y Brunetti 1995), los gradientes de nutrientes y productividad (Le Loeuff y von Cosel 1998), el fotoperiodo (Byrne *et al.* 1998), los patrones de circulación de las masas de agua (Russo 1978; Birkeland 1989) y la temperatura (Franz *et al.* 1981; Morgan y Cowles 1996; Sewell y Young 1999). Algunos de dichos factores juegan también un papel importante en la regulación de los diferentes procesos que operan durante los estadios larvario y juvenil como la gametogénesis (proliferación, crecimiento y maduración) (Pearse y Cameron 1991; Byrne *et al.* 1998) o la heterogeneidad en el asentamiento larvario (Balch y Scheibling 2000), entre otros.

De ellos, la temperatura está considerada como uno de los factores abióticos más relevantes en la actividad y distribución de los organismos marinos (Hutchins 1947). En la primera mitad del siglo pasado, algunos científicos demostraron que la temperatura influye significativamente en la reproducción de los organismos marinos y en su distribución geográfica (Thorson 1950). Runnström (1927) estableció las temperaturas críticas para el desarrollo de ciertas especies de equinodermos, lamelibranquios y opistobranquios del norte de Europa. Trabajos posteriores como los de Andronikov (1963), Ushakov (1964) o Andronikov (1975) incluyeron evidencias experimentales sobre la tolerancia de los gametos de equinodermos y moluscos a la temperatura, y concluyeron que la temperatura es un factor limitante que opera principalmente en las primeras etapas de desarrollo de dichos grupos pero que también influye en la distribución espacial de los adultos. La temperatura afecta, entre otros, al éxito en la fertilización de los gametos (Tyler *et al.* 2000); a la tasa de desarrollo larvario (Miller y Emler 1999); al reclutamiento local (Lefebvre *et al.* 2003); a la abundancia, fisiología y alimentación de adultos (Morgan y Cowles 1996) e incluso se ha demostrado que está directamente relacionada con la estructura y distribución de poblamientos adultos a gran escala espacial (Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001).

4.2. Objetivos

Este capítulo analiza de forma cuantitativa las relaciones entre las pautas de variabilidad espacial detectadas y las características térmicas superficiales del agua de las islas de Cabo Verde. De esta forma, la hipótesis a testar fue que la estructura y composición del poblamiento en el conjunto del archipiélago están relacionadas con determinadas características térmicas del agua.

Tras lo expuesto, los objetivos del presente capítulo son:

1. Examinar la estructura y composición del poblamiento en el conjunto del archipiélago.
2. Investigar la relación entre los resultados encontrados y las características térmicas superficiales del agua.

4.3. Material y métodos

4.3.1. Análisis de los datos

4.3.1.1. Estructura y composición del poblamiento de equinodermos en el archipiélago

La estructura y composición del poblamiento de equinodermos en las islas y localidades muestreadas (Tabla 4.1), se han estudiado mediante técnicas multivariantes de clasificación sobre la matriz de abundancia de las especies. Existen numerosos índices para el cálculo de afinidades entre distintas poblaciones o muestras (Odum 1972; Dajoz 1979), siendo los coeficientes de similaridad los más utilizados. En este trabajo se han aplicado el índice de Jaccard para datos de presencia-ausencia y el índice de Czekanowsky para los datos de abundancia (Legendre y Legendre 1979; Jongman *et al.* 1987). A partir de dichos índices se calcularon las matrices de similaridad para las localidades e islas muestreadas.

Sobre dichas matrices de afinidad se aplicó un análisis de agrupamiento (“cluster”) utilizando el paquete estadístico SYSTAT v.9.0. Existen muchos tipos de análisis “cluster” (Legendre y Legendre 1983; Jongman *et al.* 1987), pero a grandes rasgos, se pueden dividir en aglomerativos y divisivos. En este trabajo se ha aplicado el método aglomerativo de clasificación jerárquica, ya que los métodos divisivos han sido cuestionados (Jongman *et al.* 1987), en concreto se aplicó el método Ward o de mínima varianza. Al mismo tiempo, con dicho método aglomerativo obtuvimos mejores niveles de significación y agrupaciones más claras y coherentes. Las pautas multivariantes en términos de semejanzas entre las localidades e islas fueron representadas por dendrogramas tras el análisis de clasificación. En función de las discontinuidades presentes en dichas representaciones gráficas sobre el patrón general, se identificaron los grupos de localidades e islas con especies similares (Clarke 1993).

Para reducir el peso de las especies dominantes y equilibrar así la contribución de las especies raras y abundantes, los valores de abundancia fueron transformados ($\log(x+1)$) de forma previa a los análisis (Clarke 1993).

Tabla 4.1. Relación de las islas y localidades incluidas en los análisis de clasificación.

Isla	Localidad	Código
Sal	Santa María (1)	SAL1
	Rabo de Junco (2)	SAL2
Fogo	Punta de Mosteiros	FOGO
Brava	Faja de agua (1)	BRAVA1
	Punta de Ferreiros (2)	BRAVA2
Santiago	Pta. Temerosa (1)	SANTIAGO1
	Punta Tarrafal (2)	SANTIAGO2
	Tarrafal (3)	SANTIAGO3
Maio	Villa de Maio	MAIO
Boa vista	Punta do Sol (1)	BOA VISTA1
	Sal Rei (islote) (2)	BOA VISTA2
Sao Antao	Tarrafal (1)	S.ANTAO1
	Tarrafal (sur) (2)	S.ANTAO2
Sao Nicolao	Pta. de Barril (1)	S.NICOLAO1
	Puerto Velho (2)	S.NICOLAO2

4.3.1.2. Obtención de los parámetros oceanográficos

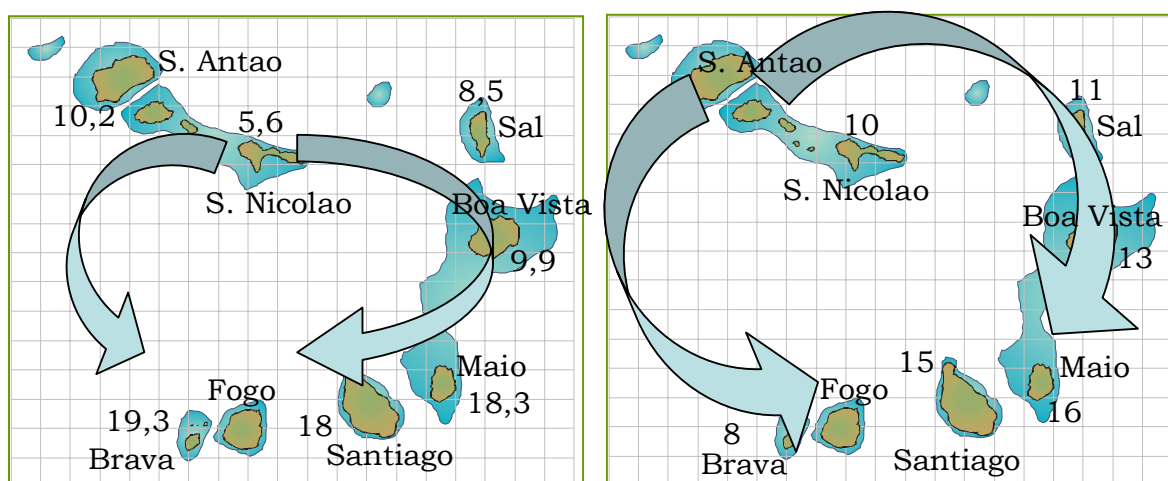
Los mapas térmicos fueron originados a partir de imágenes de satélite. Se emplearon imágenes correspondientes a las temperaturas medias mensuales del año 1998 (año en que se realizó el muestreo). Por medio del paquete Bilko v.2 de la UNESCO dichas imágenes fueron tratadas para obtener las temperaturas medias estacionales, así como las temperaturas medias, mínimas y máximas anuales en cada píxel del área del Archipiélago. A su vez, se consideró el intervalo de variación térmico anual obtenido por la diferencia entre las temperaturas mínimas y máximas de ese año en cada píxel.

Los patrones climáticos del archipiélago fueron analizados a través de un análisis de componentes principales o ACP (ter Braak y Prentice 1988) usando como variables las temperaturas medias estacionales, las máximas, mínimas y medias anuales, y la diferencia entre ambas en cada unidad muestral.

4.4. Resultados

4.4.1. Composición y estructura del poblamiento en el archipiélago

Los resultados del análisis de la varianza aplicado en el Capítulo 3 mostraron la existencia de diferencias significativas en la abundancia total entre las distintas islas del archipiélago. Aunque el análisis SNK no pudo detectar las islas significativamente diferentes, evidenció la existencia de un gradiente creciente hacia el suroeste del archipiélago. De hecho, las mayores abundancias medias totales por isla fueron registradas en Brava, Santiago y Maio (Fig. 4.1). Al mismo tiempo, aunque la riqueza específica no mostró variabilidad espacial entre las islas, se puede observar un marcado gradiente creciente desde la isla de Sao Antao (en el extremo noroccidental) a la de Maio (zona suroriental) (Fig. 4.2).



Figuras 4.1 y 4.2. Abundancias medias totales y riqueza media de especies en el archipiélago de Cabo Verde.

El análisis de afinidades faunísticas entre islas basado en el índice de Jaccard (Fig. 4.3) organizó de forma general al archipiélago a lo largo de tres ejes de dirección NO-SE. Un primer grupo estuvo constituido por las islas más nororientales y cercanas al continente (Sal y Boa Vista), el segundo incluyó a las islas más centrales (Sao Nicolao, Maio y Santiago) y, por último, el tercer grupo a las más occidentales (Sao Antao y Brava). La posición en el agrupamiento de la isla de Fogo se debe probablemente al escaso número de especies registradas ya que fue inframuestreada (de aquí en adelante no será considerada en el estudio). El índice de Czekanowsky (Fig. 4.4) produjo un agrupamiento difícil de explicar, uniendo localidades e islas relativamente distantes y separando islas próximas.

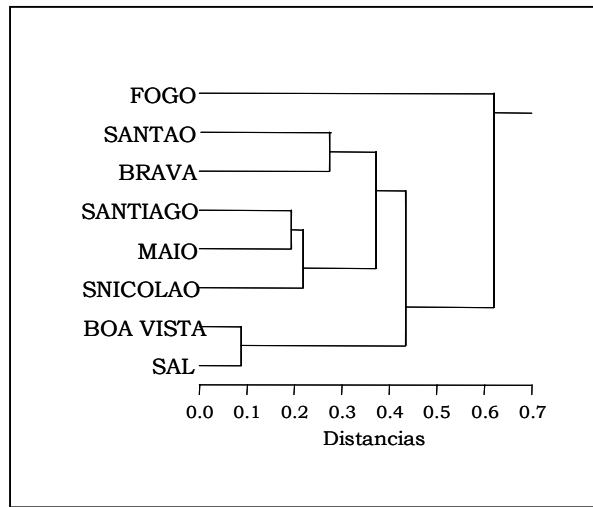


Figura 4.3. Agrupamiento de las islas del archipiélago tras aplicar el índice de Jaccard.

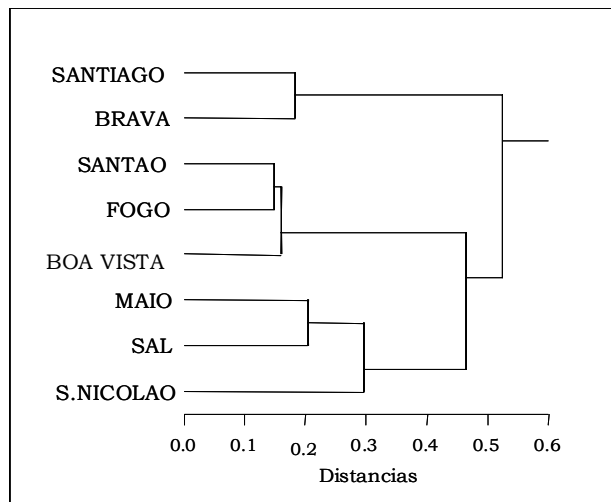


Figura 4.4. Agrupamiento de las islas del archipiélago tras aplicar el índice de Czekanowsky.

Los análisis basados en las localidades presentaron un patrón más claro tras la aplicación de ambos índices. Pero, en este caso, el agrupamiento resultante tras aplicar el índice de Czekanowsky fue el más coherente (Fig. 4.5). El archipiélago quedó dividido en dos grandes grupos, el nororiental (Sao Nicolao y la localidad norte de Sal) y el resto de localidades.

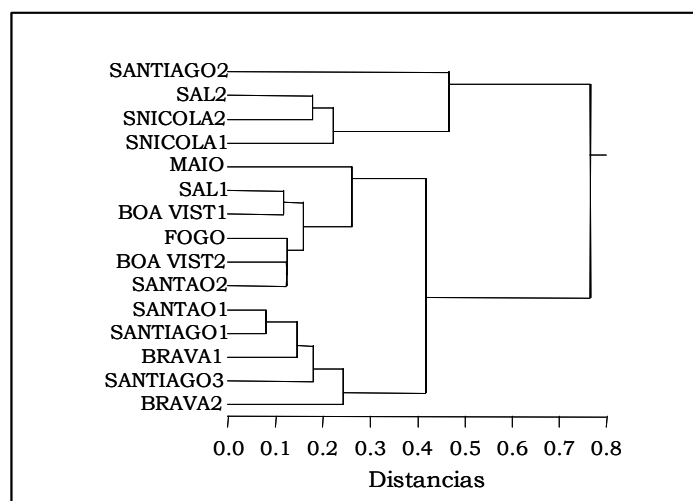


Figura 4.5. Agrupamiento de las localidades del archipiélago tras aplicar el índice de Czekanowsky.

Los índices aplicados sobre la matriz de especies tanto para las localidades como para las islas, fueron poco orientativos por lo que no fue posible detectar un patrón claro de distribución para la mayoría de las especies.

4.4.2. Regiones térmicas del archipiélago de Cabo Verde

El archipiélago presentó una alta heterogeneidad y variabilidad climática. La temperatura media mínima, para el año de muestreo (1998), osciló en torno a los 22,7°C y fue registrada en primavera, mientras que la máxima media llegó a los 27,5°C en otoño. Las máximas diferencias térmicas se registraron en primavera (1,8°C) y las mínimas fueron en verano (1°C), mientras que en invierno y otoño las diferencias fueron de 1,2°C y 1,3°C, respectivamente (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Temperaturas medias mínima y máxima (°C) en el año de muestreo.

	Anual	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Tmínima	22,7	22,7	26	26,2	23,5
Tmáxima	27,5	24,5	27	27,5	24,7
Tmedia	25,1	23,6	26,5	26,9	24,1

Las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas, evidenciaron una barrera de dirección norte-sur que divide al archipiélago en dos grupos con distinto rango de fluctuación térmica: el oriental, formado principalmente por las islas de Sal, Boa Vista, Maio y Santiago, y, en menor medida, Sao Nicolao que está sometido a mayores oscilaciones térmicas, y el grupo occidental (Sao Antao, Fogo y Brava) con temperaturas más constantes (Fig. 4.6). Por su parte, las islas situadas en la parte nororiental y oriental del archipiélago (Sal y Boa Vista, y Sao Nicolao) registraron temperaturas medias mínimas de 22,7°C, mientras que la temperatura media mínima de las islas más occidentales no descendió de 24°C (Fig. 4.7).

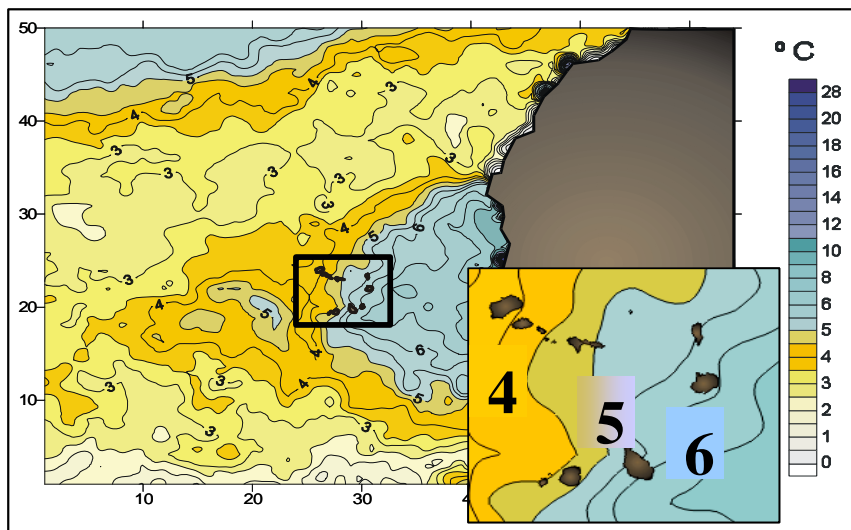


Figura 4.6. Máxima oscilación térmica anual en las aguas del archipiélago en cada pixel.

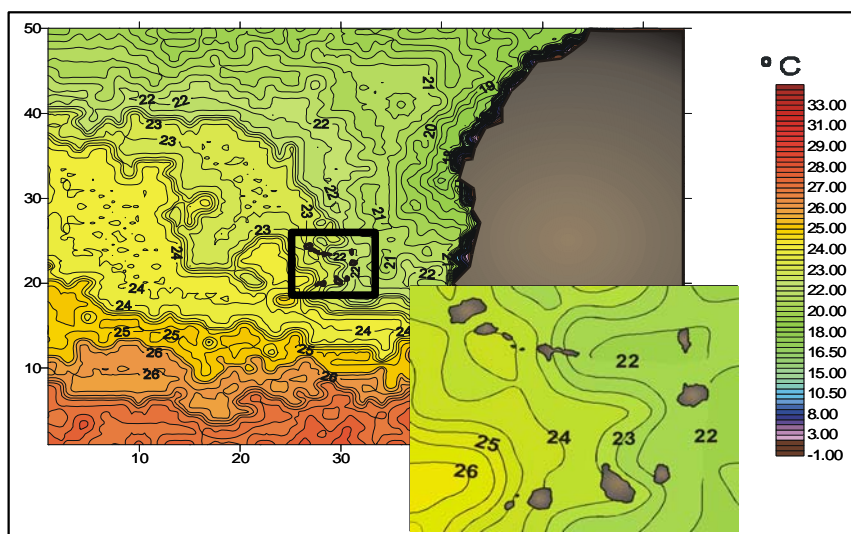


Figura 4.7. Temperaturas medias mínimas.

Las temperaturas medias máximas evidenciaron un gradiente NO-SE. Las islas surorientales (Santiago y Brava) presentaron los valores más altos de temperatura (Fig. 4.8). El mapa térmico originado con las temperaturas medias (Fig. 4.9) muestra como la zona sur y suroriental del archipiélago (Fogo, Brava y Santiago) registraron los valores térmicos medios más altos.

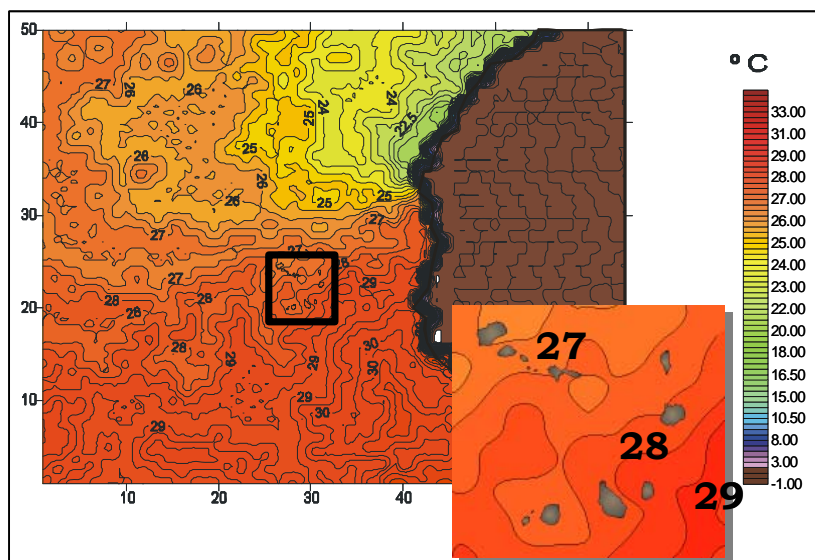


Figura 4.8. Temperaturas medias máximas.

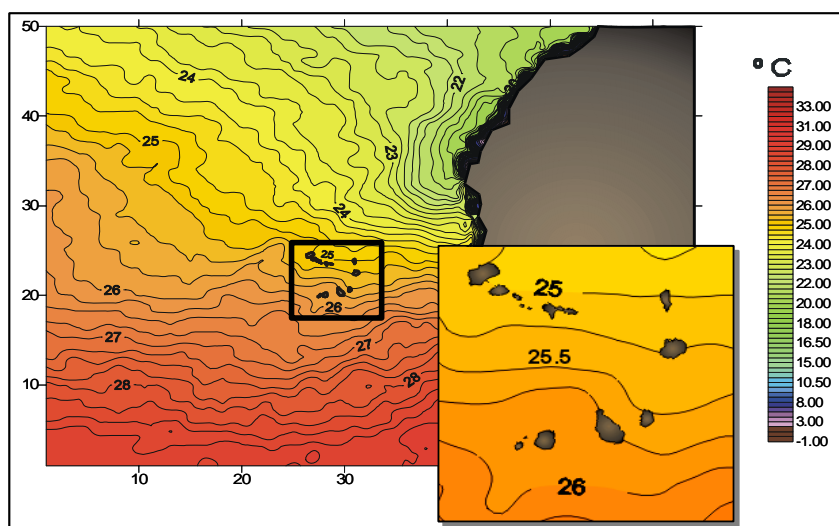


Figura 4.9. Temperaturas medias.

Por su parte, los ejes 1 y 2 del ACP (Fig. 4.10) realizado sobre las temperaturas superficiales del agua explicaron el 98,3% de la varianza total de los datos (Tabla 4.3). La parte positiva del primer eje estuvo principalmente asociada al intervalo de temperatura anual (diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas medias mensuales). Secundariamente, también mostró relación con las temperaturas máximas anuales. La parte negativa del segundo eje mostró relación con las temperaturas mínimas anuales y, en menor medida, con las medias anuales, así como con las medias primaverales e invernales.

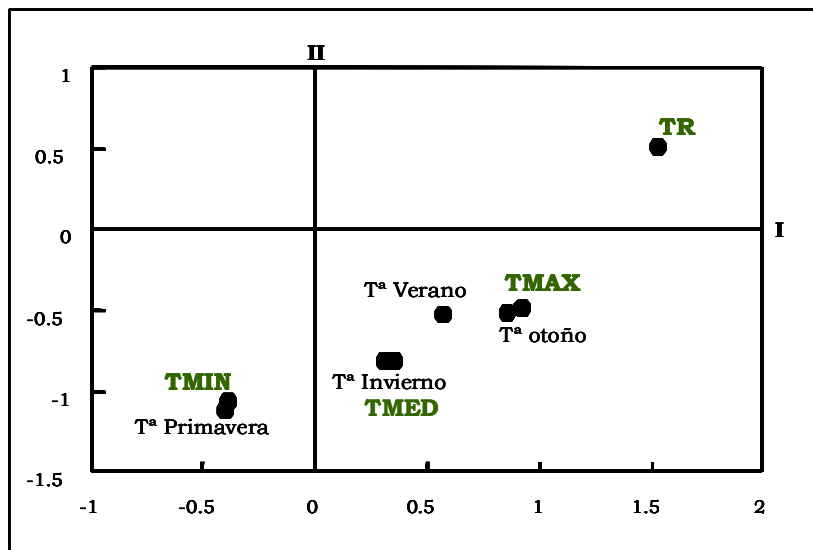


Figura 4.10. Representación del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las variables térmicas relacionadas con los dos primeros ejes de ordenación. (TR: rango de temperatura anual; TMAX: temperatura máxima anual; TMIN: temperatura mínima anual).

Tabla 4.3. Resumen de los resultados del ACP de las temperaturas superficiales del agua.

	EjeI	EjeII	EjeIII	EjeIV
Autovalor	0,64	0,33	0,1	0,08
Varianza (%)	64	34,3	0,9	0,8
Inercia total	1			

Al observar el diagrama de ordenación de los pixeles del archipiélago (Fig. 4.11) se evidencia un gradiente creciente desde la zona suroriental, donde las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas alcanzan más de 6°C, hacia el noroeste donde las oscilaciones son menores, aproximadamente 4°C. En el segundo eje podemos distinguir un gradiente entre las islas con temperaturas medias mínimas bajas, que corresponden con la

zona nororiental del archipiélago y aquellas con temperaturas mínimas y medias anuales mayores (con rangos de temperatura reducidos), que corresponden con la parte suroccidental. En resumen, los ejes de ordenación evidencian un gradiente NE-SO entre aquellas islas con mayores intervalos de variación térmica y temperaturas medias y mínimas más bajas presentes en la zona nororiental del archipiélago y las islas de la parte suroccidental con intervalos de variación térmica menores y temperaturas medias y mínimas más altas.

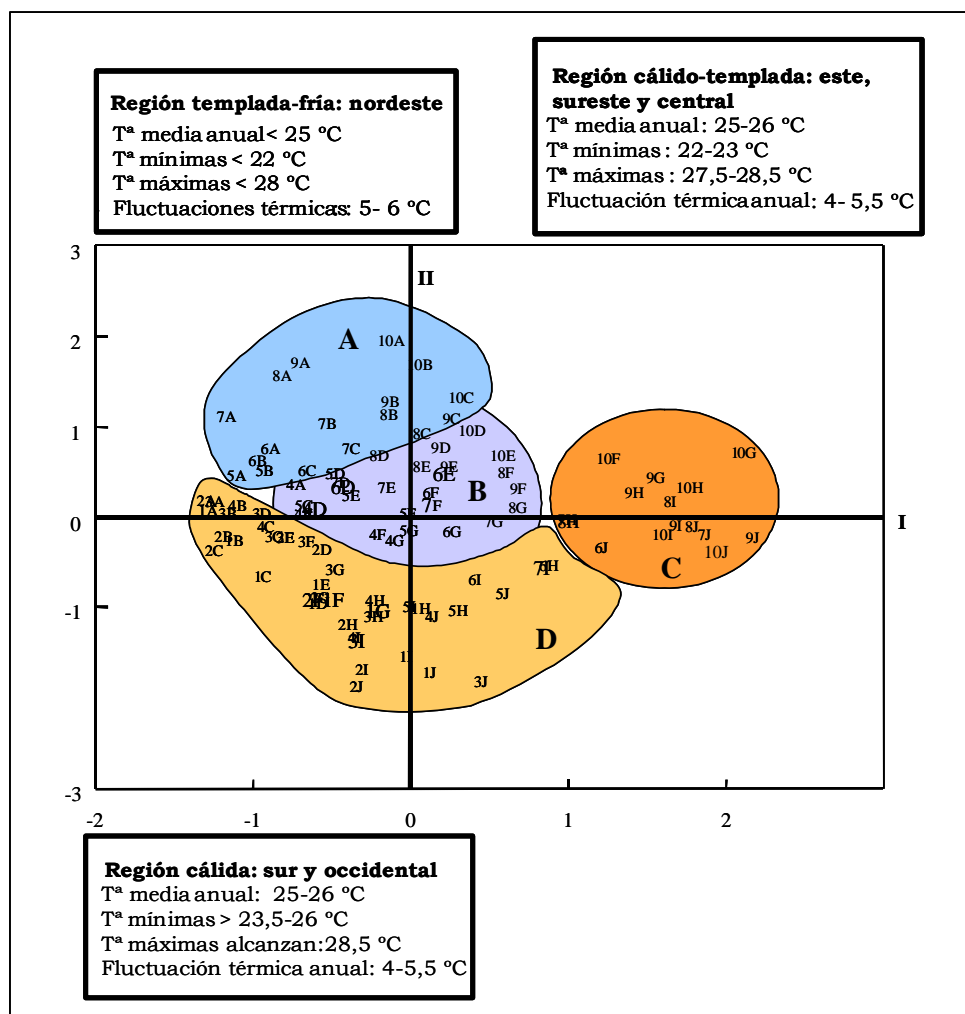


Figura 4.11. Diagrama de ordenación de los píxeles del archipiélago en función de las temperaturas superficiales tras aplicar el ACP y regiones térmicas establecidas.

En función de estos resultados, se pueden considerar tres regiones térmicas en el archipiélago (Fig. 4.12). La zona del nordeste o región templado-fría (Región A) muestra temperaturas medias por debajo de los 25°C, temperaturas mínimas que no sobrepasan los

22°C con otoños cálidos que alcanzan temperaturas máximas de 28°C y, por tanto, con fluctuaciones térmicas de 5-6°C. Las zonas oriental, suroriental y central (Región B) constituirían la región cálido-templada, en la cual las temperaturas medias oscilan entre los 25-26°C, la temperatura mínima es de 22-23°C, mientras que el intervalo de las máximas oscila entre aproximadamente 28,5°C y 29,5°C, y también con una fluctuación térmica considerable que alcanza 6,5°C. Por último, las zonas occidental y suroccidental (Región D) constituyen el área más cálida del archipiélago y de menor fluctuación térmica. Presentan también el intervalo de temperaturas medias entre 25,25-26°C, la mínima siempre alcanza valores superiores a 23,5°C y la máxima puede alcanzar los 28,5°C.

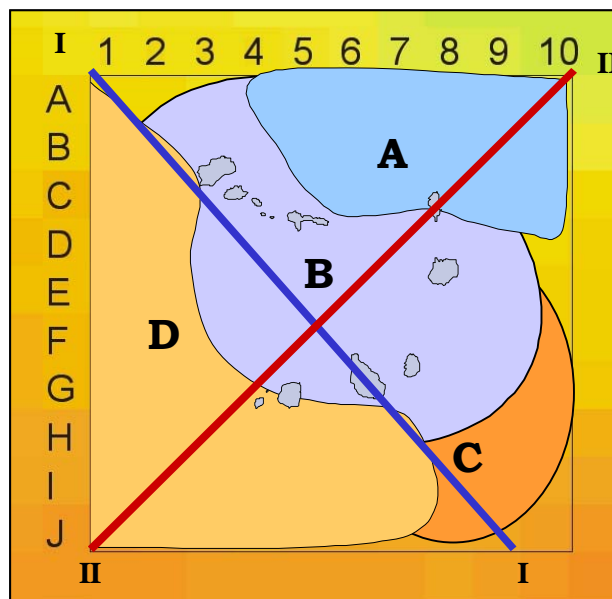


Figura 4.12. Regiones térmicas del archipiélago de Cabo Verde en función de las temperaturas de 1998.

4.4.3. Relación entre el poblamiento y las regiones térmicas del archipiélago

Tanto el análisis de afinidades faunísticas en función de las islas resultante tras aplicar el índice de Jaccard como de las localidades tras aplicar el índice de Czekanowsky coinciden junto con los análisis térmicos, en la existencia de tres regiones principales (Figs. 6.13 y 6.14): nororiental, central y occidental- suroccidental, denominadas tras el ACP como: región templado-fría, cálido-templada y cálida, respectivamente. En resumen, dichos análisis ordenan a las islas y localidades del archipiélago en tres grupos principales a lo largo de un gradiente NO-SE cuyas islas difieren, principalmente, en el intervalo de variación térmica y en las temperaturas medias y mínimas. Las islas más occidentales, Sao

Antao, Brava y Fogo, presentaron las temperaturas medias máximas y las menores fluctuaciones térmicas; el grupo central, formado por Sao Nicolao, Santiago y Maio presentaron mayores fluctuaciones térmicas y, además, Santiago y Maio registraron las temperaturas máximas. Por último, la parte noroccidental incluye a las islas (Sal y Boa Vista) más frías y con la máxima fluctuación térmica. Aún así, existen islas como Santiago, Boa Vista o Sao Nicolao que se encuentran en o cerca de los “límites” de las citadas regiones térmicas. De esta forma, según el análisis de clasificación realizado, en función de las islas o localidades (grano más fino), se agrupan de forma diferente y, por tanto, queden incluidas en una región u otra.

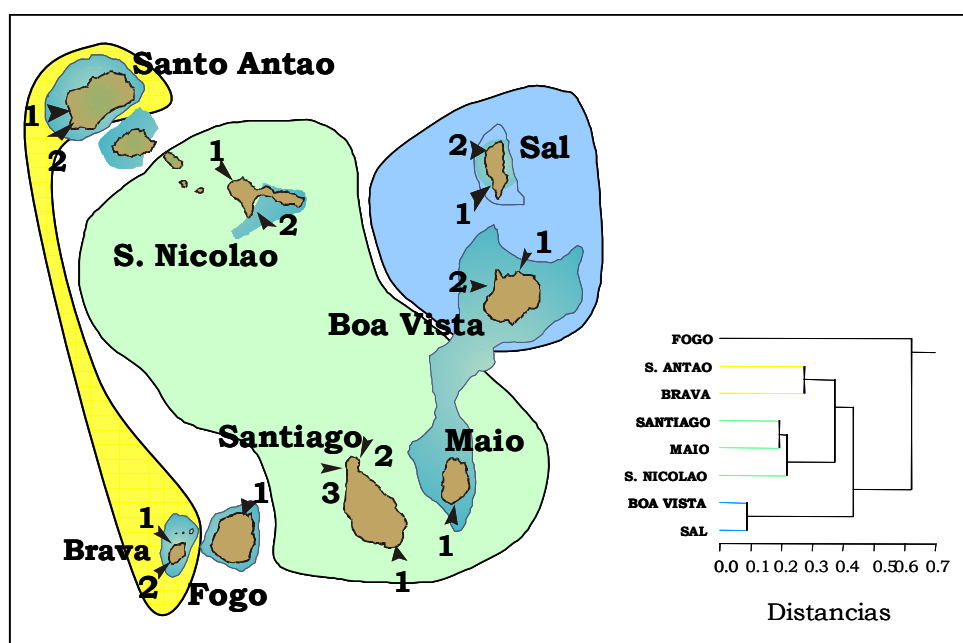


Figura 4.13. Regiones térmicas resultantes en el archipiélago y agrupación de las islas tras aplicar el índice de Jaccard.

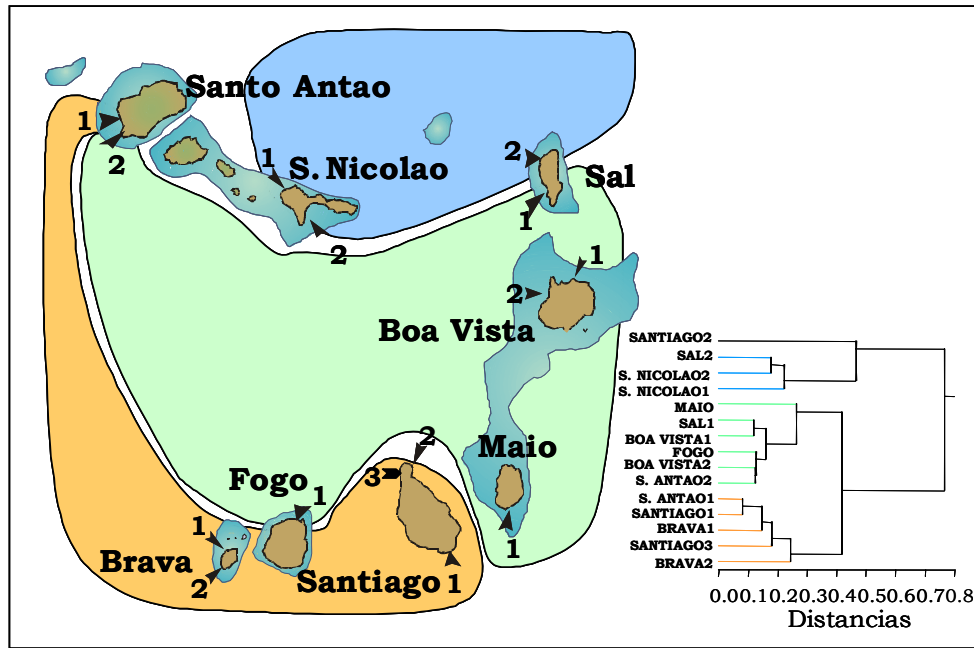


Figura 4.14. Regiones térmicas resultantes en el archipiélago y agrupación de las localidades tras aplicar el índice de Czekanowsky.

4.5. Discusión

La composición y estructura del poblamiento infralitoral de equinodermos fueron diferentes en las distintas islas de Cabo Verde. Tanto la abundancia total como la de algunas especies (*D. antillarum*, *E. tribuloides* y *E. lappa*) presentaron diferencias significativas a esta escala espacial (capítulo 3), de hecho, se ha detectado una variación latitudinal que incluye un aumento de la abundancia total y riqueza específica del poblamiento hacia el sureste y suroeste del archipiélago, respectivamente. Al mismo tiempo, los resultados de este capítulo indicaron que la semejanza del poblamiento no disminuye conforme aumenta la distancia entre las islas y/o localidades. De esta forma, tanto las islas y/o localidades más cercanas no siempre presentan especies y abundancias parecidas. Este resultado no era el esperado y, en términos generales, no suele observarse en poblamientos marinos (Archambault y Bourget 1996; Tanaka y Leite 2003), aunque ha sido documentado bajo determinadas condiciones ambientales como, por ejemplo, la presencia de afloramientos de aguas frías (Le Loeuff y von Cosel 1998). Este hecho junto con el conjunto de resultados obtenidos (variabilidad espacial y regiones térmicas) y el complejo sistema de corrientes presente en la zona del archipiélago sugieren la influencia de la temperatura superficial del agua en el poblamiento estudiado (O'Hara y Poore 2001).

De forma más concreta, los mayores valores de riqueza específica se registraron en las islas con mayores oscilaciones térmicas anuales (principalmente, Maio y Santiago). Por el contrario, Sao Antao y Brava, que son las que están sometidas a temperaturas más homogéneas y cálidas, presentaron el menor número de especies (Pérez-Ruzafa *et al.* 2005). Nuestros resultados coinciden con las observaciones de Le Loeuff y von Cosel (1998) en la costa atlántica tropical africana, donde cuando las características oceanográficas permanecen estables y las temperaturas cálidas son predominantes, la biodiversidad es menor que en aquellas zonas donde existe mayor heterogeneidad climática. De esta forma, la heterogeneidad climática de la zona suroriental del archipiélago permitiría la coexistencia de un mayor número de especies ya que se formaría un ecotono en el que coexistirían especies típicas de aguas cálidas (ej.: *Diadema antillarum*, *Eucidaris tribuloides*, *Euapta lappa*) y de aguas más frías (*Paracentrotus lividus*, *Ophiothrix fragilis f. nuda*, *Holothuria sanctori*).

La temperatura mínima anual también mostró una fuerte correlación con el poblamiento estudiado, de hecho, la estructura y composición del poblamiento fueron diferentes en las islas que presentaron las temperaturas medias mínimas (Sal, Boa Vista y Sao Nicolao). La temperatura mínima es un factor crítico para el comportamiento, fisiología y demografía de los equinodermos (Lawrence 1990) y, por tanto, está negativamente relacionado con la abundancia de sus poblaciones. De hecho, las islas del archipiélago con menores abundancias han sido las anteriormente mencionadas. Resultados similares han sido encontrados en otros estudios donde se ha observado que las bajas temperaturas son el principal factor relacionado con la disminución de la abundancia de determinadas estrellas (ej.: *Phataria unifascialis*) u ofiuras (*Ophiothela danae*, *Ophiocoma dentata*) (Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001). Al mismo tiempo, la temperatura mínima parece funcionar como barrera biogeográfica determinando el límite de distribución de muchas especies de equinodermos (Pérez-Ruzafa y López Ibor 1988; Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001), gasterópodos (McClanahan 1992) y peces (Brito *et al.* 1997) en mares tropicales y templados. De hecho, se ha observado que afecta a la capacidad e intensidad de colonización y especiación a escalas temporales evolutivas (Menzies *et al.* 1973; Tyler y Young 1998).

Por el contrario, las islas con las máximas temperaturas medias presentaron las mayores abundancias totales (Brava y, en menor medida Santiago). Este valor se debe, entre otras, a las mayores abundancias de los erizos *D. antillarum* y *E. tribuloides*, y de la holoturia *E. lappa* (sin embargo, estas islas presentaron las menores abundancias de estrellas y del resto de especies de holoturias). Por ejemplo, *E. tribuloides* presentó abundancias mayores en las islas con máximas temperaturas anuales y, por el contrario, en las más frías como Sao Nicolao y Sal, sus abundancias fueron las menores. *D. antillarum* presentó la misma pauta

en el archipiélago (mayores abundancias en Brava y Santiago y, en menor medida, en Sao Antao y las abundancias menores en la zona nororiental). *E. lappa* también presentó un patrón similar, siendo su abundancia menor en las islas más frías. Estos resultados sugieren que la abundancia de estas especies está relacionada con las temperaturas elevadas. Pautas similares encontradas en otros sistemas insulares, donde ciertas especies de erizos presentaban abundancias elevadas en determinadas islas/localidades y bajas en otras, se han relacionado con las diferencias térmicas existentes entre las localidades (Pauly 1989; Underwood *et al.* 1991; Hernández 2006).

La temperatura oceánica es uno de los factores que operan con mayor relevancia durante todo el ciclo vital de un equinodermo (Ebert 1983; Cameron 1986; Spirlet *et al.* 1998) a través del control de la gametogénesis, puesta, reproducción, fertilización, tasas de desarrollo en individuos juveniles, alimentación, digestión, absorción, procesos metabólicos e, incluso en las relaciones bióticas como la competencia, depredación o en la aparición de enfermedades en individuos adultos (Lawrence 1990; Pearse y Cameron 1991; Bressan y Brunetti 1995; Byrne *et al.* 1998; López *et al.* 1998; Miller y Emler 1999; Sewell y Young 1999). Pero, se ha demostrado que la sensibilidad del grupo es diferente en función del estadio vital que se trate así, las larvas y juveniles son más sensibles que los individuos adultos (Greenwood y Bennett 1981; Hoegh-Guldberg y Pearse 1995). Debido a esto y a la escasa capacidad de dispersión de los adultos de estas especies podríamos inferir que las diferentes abundancias a gran escala espacial estén relacionadas con la influencia de dicho factor en el asentamiento larvario y/o en la supervivencia de juveniles, reflejada en la heterogeneidad espacial del reclutamiento o en la mortalidad existente tras dicho reclutamiento (Sewell y Young 1999) más que a una influencia directa de la temperatura sobre los adultos.

Sin embargo, probablemente factores como la concentración de nutrientes estén también fuertemente relacionados con el patrón de abundancia del poblamiento en el archipiélago ya que la abundancia de los equinodermos es mayor en zonas ricas en nutrientes y caracterizadas por altas concentraciones de fitoplancton (Menge 1992; Pannucci *et al.* 1993; Polis y Hurd 1996; Polis y Strong 1996; Eckert 2007). Este factor adquiere relevancia de forma directa en los individuos adultos filtradores o en aquellos con capacidad para alimentarse secundariamente de la materia orgánica en suspensión, como algunas ofiuras (*O. fragilis* f. *nuda*), erizos (*E. tribuloides*, *D. antillarum*) y holoturias (Warner 1979; Pannucci *et al.* 1993; Allen 1998). Además, ya que las larvas de las especies estudiadas son planctónicas, se verán favorecidas por la abundancia de fitoplancton, bacterias o materia orgánica particulada (López *et al.* 1998; Lefebvre *et al.* 1999). De hecho, aunque con los datos aportados en este capítulo no es posible caracterizar los niveles de producción primaria existente en las islas de Cabo Verde, la bibliografía consultada al respecto

(Mittelstaedt 1991; Lázaro *et al.* 2005) indica que en la zona sur del archipiélago existe un afloramiento oceánico asociado al sistema de corrientes ecuatoriales (Norecuatorial y la Contracorriente Norecuatorial) y al giro ciclónico de Guinea (*Guinean Dome*) que podría aumentar la productividad de las aguas en la parte sur (Brava) y suroriental (Santiago y Maio).

Obviamente, no debemos olvidar la influencia de otros factores biológicos, ambientales y/o biogeográficos, etc. que posiblemente tengan importantes efectos en la demografía y estructura de las especies de equinodermos en las islas de Cabo Verde. De acuerdo con la discusión precedente, la variabilidad observada podría también ser reflejo de pautas distintas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad influidas por dichos factores.

**5. Relaciones entre los atributos
biológicos y ecológicos del
poblamiento de equinodermos de las
islas de Cabo Verde y las variables
ambientales**

Capítulo 5

Relaciones entre los atributos biológicos y ecológicos del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde y las variables ambientales

5.1. Introducción

El concepto de nicho nació a principios del siglo pasado a partir de la detección de consistencias o analogías en las distribuciones geográficas, las “formas de vida” y las relaciones tróficas de las especies (Odum 1972; Acosta 2002). Tomó fuerza en las décadas de 1960-1970 por el interés que había en comprender la estructuración de las comunidades así como por unificar y establecer relaciones entre “tópicos” básicos como el uso de los recursos y los hábitats, la competencia o la adaptación por selección natural (Wiens 1989). La Teoría del Nicho postula que las especies tienen preferencias ecológicas, es decir, que tienden a ocupar aquellos lugares donde encuentran las condiciones apropiadas para su supervivencia (Ej.: Hutchinson 1957). Según dicha Teoría, existirá un mayor número de individuos de una determinada especie (óptimo de distribución) en aquellos emplazamientos donde, tanto las variables ambientales y biológicas (depredación) como su intensidad, sean las más adecuadas. Sin embargo, otros factores biológicos como la competencia (directa e indirecta), la capacidad de dispersión, el tamaño del nicho y la distribución de las condiciones ambientales en el espacio y en el tiempo son considerados como variables fundamentales para relacionar la distribución de las especies con la de sus hábitats (Pulliam 2000).

Aún así, está ampliamente aceptado que las “preferencias” que muestran las especies por los distintos hábitats están principalmente determinadas por su fisiología, comportamiento y disponibilidad de alimento. En este sentido, una de las preguntas clave en ecología es cómo los atributos de las especies determinan su presencia dentro del ecosistema, de hecho, uno de los objetivos fundamentales de la ecología predictiva es prever la presencia de especies con atributos concretos bajo condiciones ambientales específicas. Evidentemente, esto requiere el conocimiento de las relaciones existentes entre los atributos biológicos y ecológicos de las especies y las características de los hábitats donde viven. En este sentido,

la teoría del '*habitat templet*' constituye una de las aproximaciones más relevantes para entender las relaciones entre las estrategias vitales de las especies y las características de los hábitats donde se desarrollan (Southwood *et al.* 1974; Southwood 1977). Dicha Teoría, ampliamente estudiada en los ambientes dulceacuícolas (*river habitat templet*) (Statzner *et al.* 1994, 1997; Townsend *et al.* 1997; Mérigoux *et al.* 2001), asume que el hábitat puede considerarse como la plantilla o molde sobre el la evolución forja las características morfológicas y estrategias vitales (conjunto de atributos biológicos, ecológicos y de comportamiento) que permitirán la supervivencia de cada especie en un ambiente dado (Southwood 1977). La influencia del hábitat se ejemplifica a través de unos ejes que caracterizan las posibles limitaciones ambientales existentes sobre las especies, como por ejemplo, la estabilidad del hábitat y el estrés (Southwood 1977), o la heterogeneidad temporal y espacial que podrían entenderse como una medida de la frecuencia de alteración y de la disponibilidad de recursos, respectivamente (Townsend *et al.* 1997). Sin embargo, aunque la mayor parte de los estudios han demostrado que existen relaciones significativas entre los atributos de las especies y la heterogeneidad espacial y temporal de sus hábitats, no se han verificado las predicciones de la teoría del '*habitat templet*' debido, principalmente, a la compensación existente entre atributos y a los problemas de escala en la descripción de la heterogeneidad del hábitat (Statzner *et al.* 1997).

Por otro lado, en los últimos años se están desarrollando métodos para describir y analizar el papel ecológico de los poblamientos marinos a través de los denominados análisis de atributos biológicos (*Biological traits analysis*, BTA; Bremner *et al.* 2006a, b). Esta aproximación incorpora información sobre la distribución de las especies, sus atributos biológicos y ecológicos y variables ambientales con el fin de determinar su papel ecológico en los ecosistemas marinos. Su uso también está iniciándose en el marco de la conservación y gestión del medio marino (Hausner *et al.* 2003; Bremner *et al.* 2006a; Rachello-Dolmen y Clearly 2007).

En función de lo comentado podríamos preguntarnos cuál es la relación entre los atributos que caracterizan a las especies estudiadas y su presencia en determinados hábitats con el fin de comprender si atributos específicos determinan la presencia de las distintas especies en hábitats concretos. Los estudios que abordan esta cuestión son raros (ver Legendre *et al.* 1997; Hausner *et al.* 2003; Clearly y Renema 2007; Rachello-Dolmen y Cleary 2007). En ciertos trabajos, se han aplicado técnicas de ordenación sobre la matriz de presencia (o abundancia) de especies y las características ambientales de los sitios para intentar relacionar las características de dichas especies con los ejes de ordenación (Statzner *et al.* 1997; Mérigoux *et al.* 2001; Bremner *et al.* 2006b). Pero, normalmente, los atributos biológicos y ecológicos de las especies no están incluidos en dichos análisis debido a la falta de métodos estadísticos que sean capaces de relacionarlos con variables ambientales, el

denominado problema del 'fourth-corner' descrito por Legendre *et al.* (1997). Dichos autores investigaron la relación entre ciertos atributos biológicos y de conducta de 280 especies de peces y las características de sus hábitats en arrecifes de coral, así como su significación.

Como ya se ha comentado en capítulos anteriores, actualmente se está poniendo el énfasis en la influencia que ejercen las características físicas del hábitat en la estructura y composición de los poblamientos de equinodermos (por ejemplo, Benedetti-Cecchi *et al.*, 1998; Freeman y Rogers 2003; Chapman 2005). La mayoría de estos estudios han evidenciado la existencia de correlaciones significativas entre la estructura del hábitat y la estructura y dinámica de dichos poblamientos ya no sólo por influir sobre determinados factores ambientales (Lewis y Storey 1984), si no porque también puede provocar la "alteración" de los atributos biológicos, ecológicos (Lewis y Storey 1984; Crook *et al.* 1999; Barnes y Crook 2001) y la modificación de determinados procesos ecológicos como la depredación (Andrew 1993; Hereu *et al.* 2005), la herbivoría (Ruitton *et al.* 2000), la competencia (Barry y Dayton 1991), así como el asentamiento, reclutamiento, crecimiento y/o éxito reproductivo (Bosford 2001; Hereu *et al.* 2004). De hecho, se ha sugerido que la variabilidad en la abundancia y distribución de los equinodermos a pequeña escala espacial (menos de centenas de metros) puede estar mayoritariamente determinada por el comportamiento de las especies frente al hábitat (Young y Chia 1982; Dayton 1991; Underwood y Chapman 1996). Aún así, hasta nuestro conocimiento, no existen trabajos cuantitativos enfocados en investigar de forma concreta las relaciones entre los atributos de los equinodermos y la estructura física de sus hábitats. En este trabajo hemos empleado una técnica de ordenación multivariante, el análisis RLQ (Dolédec *et al.* 1996), la cual aporta una solución general al problema del 'fourth-corner' (ver Ribera *et al.* 2001 para una comparación más detallada) ya que permite investigar las relaciones entre dos matrices ('R' y 'Q') que están formadas por distintas unidades estadísticas (R es una matriz de variables ambientales para cada unidad de muestreo; Q incluye los atributos de las especies) a través de una tercera matriz ('L', con la abundancia de las especies en cada unidad de muestreo) que representa la conexión entre 'R' y 'Q'. En este análisis se realiza una ordenación simultánea de las tres matrices permitiendo que los atributos sean incorporados al análisis de las posibles relaciones entre las especies y las variables ambientales. De esta forma, es posible explorar al mismo tiempo las relaciones entre dichos atributos y las condiciones ambientales, y obtener la ordenación espacial de dichas características a lo largo de los ejes de ordenación, una opción que no es posible desarrollar con el método propuesto por Legendre *et al.* (1997).

Este análisis ha demostrado muy buenos resultados en comunidades vegetales (Barbaro *et al.* 2000; Choler 2005) y animales (Dolédec *et al.* 1996; Ribera *et al.* 2001; Hausner *et al.*

2003; Cleary y Renema 2007; Mellado *et al.* 2007), aunque hasta nuestro conocimiento, este trabajo constituye una de las pocas aplicaciones de esta técnica en un poblamiento bentónico del medio marino (Cleary y Renema 2007; Rachello-Dolmen y Cleary 2007).

5.2. Objetivos

El planteamiento de este estudio se basa en la identificación de relaciones significativas entre determinados atributos biológicos y ecológicos de las especies de equinodermos presentes en los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde y ciertas variables ambientales (descriptores de la estructura del hábitat, profundidad y temperatura). Se espera que especies con atributos semejantes y formas de vida parecidas se encuentren en hábitats caracterizados por variables ambientales similares.

Tras lo expuesto, los objetivos del presente capítulo son:

1. Analizar la existencia de relaciones significativas entre atributos biológicos y ecológicos de las especies estudiadas y determinadas variables ambientales: estructura del hábitat (caracterizada por descriptores de complejidad y heterogeneidad), profundidad y características térmicas del agua superficial (temperaturas mínima y máxima anuales e intervalo térmico existente entre ambas).
2. Identificar los atributos principalmente relacionados con dichas variables ambientales.
3. Determinar si las relaciones encontradas pueden generalizarse a niveles taxonómicos mayores que el de especie.
4. Analizar los posibles procesos ecológicos que pudieran explicar las relaciones observadas.

5.3. Material y métodos

Para el presente estudio se muestreó la zona infralitoral rocosa de ocho islas del archipiélago de Cabo Verde aplicando un diseño de muestreo jerarquizado multiescalar (consultar apartados 1.4. *El archipiélago de Cabo Verde* del capítulo 1 y 3.3. *Material y métodos* del capítulo 3 para más información).

Los muestreos se realizaron principalmente mediante censos visuales anotando en una tablilla de PVC el número de individuos de cada especie tras una inspección minuciosa del área y los descriptores de complejidad y heterogeneidad del hábitat (ver apartado 3.3.2.

Muestreo de las variables biológicas y descriptores del hábitat). Por su parte, los datos térmicos se obtuvieron a partir de la generación de mapas térmicos originados, a su vez, a partir de imágenes de satélite (consultar 4.3.1.2. *Obtención de los parámetros oceanográficos*).

5.3.1. Atributos biológicos y ecológicos de las especies

5.3.1.1. Fuente de datos

Con el fin de representar los atributos de las especies de equinodermos estudiadas, se seleccionaron un conjunto de características biológicas (cualidades relacionadas con el ciclo vital) y ecológicas (relacionados con el nicho de la especie) vinculadas a los procesos biológicos y ecológicos esenciales de los equinodermos (Strathmann 1978; Ebert 1983; Lawrence 1987) y que, a su vez, reflejaran diferencias en las estrategias vitales y/o ecológicas de las especies. La mayor parte se obtuvieron a través de fuentes bibliográficas, aunque también se incluyó información procedente de observaciones personales y comunicaciones personales de especialistas.

Las fuentes documentales incluyeron monografías de carácter general (Mortensen 1927; Tortonese 1965; Jangoux y Lawrence 1982; Hendler *et al.* 1995) y trabajos específicos sobre ciertas clases del grupo (Clark y Downey 1992), así como publicaciones y páginas web sobre equinodermos (Tabla 5.1). A pesar de la intensa búsqueda realizada, no se logró encontrar toda la información requerida debido, principalmente, a: (i) el desconocimiento general de muchos aspectos de la biología y ecología de la mayor parte de las especies de equinodermos, (ii) la dispersión de la información disponible y su publicación en revistas y trabajos de escasa difusión.

5.3.1.2. Atributos biológicos y ecológicos

La elección de los atributos y sus “modalidades” (=categorías) fue determinada, además de por su relevancia biológica y ecológica, por la cantidad y características de la información disponible. En este sentido, debido a la alta variabilidad de dichos caracteres entre individuos juveniles y adultos, sólo se incluyó la información relativa a los adultos ya que fue el estadio vital mayoritariamente representado por los ejemplares estudiados y, porque además, la mayoría de la información obtenida era relativa a individuos adultos.

En caso de encontrar información contradictoria, se optó por seleccionar la más reciente y fiable en términos de la experiencia y especialización del autor. En total se analizaron 14

atributos biológicos y ecológicos (Tabla 5.2), la mayoría de ellos cualitativos: (1) Talla máxima: para la clase Asteroidea se consideró el radio mayor (desde el centro del disco hasta el extremo del brazo), Echinoidea: diámetro del caparazón, *O. fragilis* f. *nuda*: diámetro del disco, Holothuroidea: longitud total: longitud desde la boca hasta el ano; (2) Tipo de alimento; (3) Forma de alimentación; (4) Ocultación: informa sobre el hábito o no de vivir escondidas, ya sean juveniles y/o adultos; (5) Periodo de alimentación; (6) Movilidad: se refiere a la capacidad y grado de desplazamiento; (7) Sociabilidad: se refiere a la cualidad de vivir de forma solitaria o, por el contrario, junto con otros individuos de la misma especie; (8) Tipo de reproducción; (9) Diferenciación sexual; (10) Tipo de desarrollo larvario; (11) Tiempo de desarrollo larvario; (12) Toxicidad: este atributo hace referencia a la presencia o no de sustancias tóxicas o disuasivas para los peces; (13) Profundidad mínima: límite batimétrico superior al que se encuentra la especie y, por último, (14) Profundidad máxima: límite batimétrico inferior al que se encuentra la especie.

5.3.1.3. Estructura de los datos biológicos y ecológicos

Para organizar los atributos de las especies se utilizó el procedimiento denominado *'fuzzy-coding'* (codificación difusa) (Chevenet *et al.* 1994; Statzner *et al.* 1997; Bremner *et al.* 2006b). Este procedimiento permite asignar diferentes categorías (= modalidades) dentro de un mismo atributo, por lo que es posible detectar las variaciones en la expresión de cada atributo entre las diferentes especies (Charvet *et al.* 2000).

Para describir la afinidad de cada especie por las diferentes modalidades o categorías del atributo se emplearon puntuaciones positivas entre 0- 5, siendo 5 la máxima afinidad de la especie por el atributo y, por el contrario, 0 la ausencia de afinidad. Aún así, una misma especie puede presentar afinidad por diferentes modalidades dentro de un mismo atributo. Cuando la información era desconocida se asignó el valor *'0'*. Este valor no influye en los resultados finales ya que no se tiene en cuenta a la hora de calcular el peso del atributo (Chevenet *et al.* 1994; Usseglio- Polatera *et al.* 2000). En dicho análisis, los valores de afinidad se usan para calcular la frecuencia de distribución de las categorías dentro de cada atributo.

La matriz de afinidades puede ser consultada en el Apéndice 1.

Tabla 5.1. Especies (y abreviaturas) y fuentes documentales utilizadas en el presente estudio.

1: Komatsu *et al.* 1991a, b; 2: Caso 1989; 3: Clark y Downey 1992; 4: Knott *et al.* 2003; 5: Pawson 1978; 6: Mortensen 1938; 7: Clark, H.L. 1933; 8: Hendler *et al.* 1995; 9: Williams 2000; 10: Guzman y Guevara 2002; 11: Sheibling 1980; 12: Martin *et al.* 2001; 13: Bryan *et al.* 1997; 14: Tortonese 1965; 15: Nachtsheim 1914; 16: Verling *et al.* 2003; 17: Ledoyer 1968; 18: Savy 1987; 19: Barker y Nichols 1983; 20: Mackie *et al.* 1975 en Bryan *et al.* 1997; 21: Mortensen 1927; 22: Tortonese 1982; 23: Madsen 1950; 24: Bacallado *et al.* 1984; 25: Koehler 1921; 26: Mortensen 1925; 27: Cognetti y Delavault 1960; 28: Jangoux y Lawrence 1982; 29: Sloan 1980; 30: Ebling *et al.* 1966; 31: Dance y Savy 1987;; 33: Crozier 1920; 34: Alves *et al.* 2002; 35: Crump y Barker 1995; 36: Madsen 1970; 37: Holme 1984; 1982; 38: Warner 1979; 39: Lefebvre *et al.* 2003; 40: MacBride 1907; 41: Mortensen 1977; 42: Strathmann 1978; 43: Morgan y Jangoux 2005; 44: Mortensen 1921; 45: Cameron 1986; 46: Amy 1983; 47: McPherson 1968; 48: Lessios 1981; 49: Mendes *et al.* 2001; 50: Sammarco 1982; 51: Caso *et al.* 1993; 52: Emler 1995; 53: McCartney *et al.* 2000; 54: Levitan 2000; 55: Caso 1948; 56: Gallo 1988; 57: Caycedo 1979; 58: Abbot *et al.* 1984; 59: Lewis y Storey 1984; 60: Cameron *et al.* 1985; 61: Lares y McClintock 1991; 62: Levitan 1988a; 63: Pearse y Cameron 1991; 64: Carpenter 1981; 65: Lewis 1964; 66: Sammarco 1980; 67: Ryall *et al.* 1964; 68: Levitan 1988b; 69: Rylaarsdam 1983; 70: Karlson 1983; 71: Garrido *et al.* 2000; 72: Levitan 1989; 73: Snyder y Snyder 1970; 74: Moore 1976; 75: Mortensen 1953; 76: Galán Novella y López-Ibor 1981; 77: Tortonese 1977; 78: Giacobbe y Rinelli 1992; 79: Salas y Hergueta 1994; 80: Uthicke *com pers.*; 81: Caycedo 1978; 82: Tikasingh 1963; 83: Miller y Pawson 1984; 84: Clark H.L 1922; 85: Hammond 1982; 86: Hammond 1983; 87: Sloan y von Bodungen 1980; 88: Sambrano *et al.* 1990; 89: Pérez-Ruzafa 1984; 90: Panning 1939; 91: Gustato y Villari 1977; 92: Rowe 1969; 93: Pérez-Ruzafa y Marcos 1987; 94: Birkeland 1989; 95: Ocaña *et al.* 1982; 96: Sibuet 1974; 97: Pawson y Shirley 1977; 98: Cherbonnier 1950; 99: Cherbonnier 1965; 100: Miller y Pawson 1979; 101: Herouard 1929; 102: Pérez-Ruzafa y López-Ibor 1986; 103: Deichman 1940; 104: Deichman 1958; 105: Caso 1958; 106: Deichman 1958; 107: Caycedo 1979; 108: Clark, H.L 1924; 109: Caso 1954; 110: Heffernan y Wainwright 1974; 111: Pérez-Ruzafa *et al.* 1992; 112: Nigrelli y Jakowska 1960; 113: Lessios 1985; 114: Metataxas y Scheibling 2002; 115: Wulff, 1995; 116: McEdward y Miner 2001; 117: Verma 2001; 118: Rangel 2001; Web resources: 119: <http://www.bio.georgiasouthern.edu>; <http://nephi.unice.fr>; 120: <http://striweb.si.edu>; 121: <http://humboldt.mpiwg-berlin.mpg.de>; 122: <http://www.bio.georgiasouthern.edu>; 123: <http://baron.snv.jussieu.fr>; 124: <http://nephi.unice.fr/>; 125: http://www.gwf.org:80/library/slate_pencil_urchin.html; 126: <http://www.echinodermes.org>; <http://nephi.unice.fr>; 127: <http://www.inveemar.org.co>; 128: <http://sicb.org.co>

Especies	Abrev.	Referencias
ASTEROIDEA		
<i>Luidia alternata alternata</i>	LALT	1;2;3;4;8;117; 119
<i>Linckia bouvieri</i>	LBOU	3; 8;23
<i>Linckia guildingi</i>	LGUI	3;4;5;6;7;8;120
<i>Narcissia canariensis</i>	NCAN	3;24;121;122
<i>Ophidiaster ophidianus</i>	OOPH	3;5;14;25;123
<i>Oreaster clavatus</i>	OCLA	3;4;9;10;11;12;114;115
<i>Echinaster sepositus</i>	ESEP	3;14;15;25;26;27;28;116;124
<i>Coscinasterias tenuispina</i>	CTEN	3; 4;14; 21;22;25;29;33;34;35
<i>Marthasterias glacialis</i>	MGLA	3; 4;14;16;17;18;19;20; 21;25;29;30;31;116
OPHIUROIDEA		
<i>Ophiothrix fragilis f. nuda</i>	OFRA	14;21;25;26;36;37;38;39;40;41; 42;43;116
ECHINOIDEA		
<i>Echinometra lucunter</i>	ELUC	5;8;44;45;46;47;48;49;50;51; 52;53;54;113;116
<i>Euclidaris tribuloides</i>	ETRI	5;8;45;53;54;55;56;57;58;59;60; 61;116;125
<i>Diadema antillarum</i>	DANT	5;8;44;50;53;54; 62;63;64;65;66;67; 68; 69;70;71;72;73;74;116
<i>Arbaciella elegans</i>	AELE	14;21;25;52; 75;76;77;78;79;126
HOLOTHUROIDEA		
<i>Isostichopus badiionotus</i>	IBAD	5;8;13; 80;81;82;83;84;85;86;87; 88;118
<i>Holothuria (P.) sanctori</i>	HSAN	5;14;21;80; 85;86;89;90;91;92;94;95;96
<i>H. (V.) lentiginosa</i>	HLEN	13;80; 89;90;92;94;100;101;102;103;104;127
<i>H. (H.) dakarensis</i>	HDAK	80;83;85;86;89;90;92;94;97;98;99
<i>Euapta lappa</i>	ELAP	8;24;80;81;83;85; 89;93; 105;106;107;110;111;112;128

Tabla 5.2. Atributos biológicos y ecológicos y modalidades de las especies estudiadas (ver “Código” para las etiquetas usadas en las figuras).

Atributos	Nº	Modalidades	Código
Talla máxima (cm) (1)	1	< 3	< 3
	2	> 3-10	> 3-10
	3	>10-20	>10-20
	4	>20-30	>20-30
	5	>30-50	>30-50
	6	>50-70	>50-70
	7	> 70	> 70
Tipo de alimento (2)	1	plancton	plan
	2	micrófitos (diatomeas)	mfito
	3	macrófitos (algas y fanerógamas)	Mfito
	4	microinvertebrados	minv
	5	macroinvertebrados	Minv
	6	vertebrados (peces)	ver
	7	detritus	det
Forma de alimentación (3)	8	carroña	car
	1	suspensívora	sus
	2	ramoneadora	ram
	3	depredadora	dep
	4	detritívoro	detv
	5	carroñera	carr
	Ocultación (4)	1	no
2		juveniles	ju
3		adultos	ad
4		si (juveniles y adultos)	si
Periodo de alimentación (5)	1	diurna	diu
	2	nocturna	noc
Movilidad (6)	1	sésil	ses
	2	sedentaria	sed
	3	móvil	mov
	4	nadadora	nad
Sociabilidad (7)	1	solitaria	sol
	2	gregaria	gre
Tipo de reproducción (8)	1	asexual	ase
	2	sexual	sex
Diferenciación sexual (9)	1	dioica	dio
	2	hermafrodita	her
	3	partenogenética	part
Tipo desarrollo larvario (10)	1	planctótropa	planc
	2	lecitotrófica	leci
	3	vivíparo	viv
	4	desarrollo directo	ddir
Tiempo desarrollo larvario (días) (11)	1	0-20	0-20
	2	>20-30	>20-30
	3	>30-50	>30-50
	4	>50-100	>50-100
	5	>100	>100
Toxicidad (12)	1	no	no
	2	si	si

Tabla 5.2 (cont). Atributos biológicos y ecológicos y modalidades de las especies estudiadas (ver “Código” para las etiquetas usadas en las figuras).

Atributos	N°	Modalidades	Código
Profundidad mínima (m) (13)	1	intermareal	int
	2	0,5-5	0,5-5
	3	>5-25	>5-25
	4	>25-50	>25-50
	5	>50-100	>50-100
	6	>100	>100
Profundidad máxima (m) (14)	1	intermareal	int
	2	0,5-5	0,5-5
	3	>5-25	>5-25
	4	>25-50	>25-50
	5	>50-100	>50-100
	6	>100	>100

5.3.2. Análisis de los datos

En los análisis se incluyeron un total de 90 unidades muestrales y 18 especies (el erizo *Echinometra lucunter* se eliminó de los análisis debido a que su presencia fue exclusiva en charcos intermareales de la isla de Santiago e impedía la dispersión del resto del poblamiento en los ejes de ordenación). Los valores de abundancia fueron transformados logarítmicamente ($\ln(x+1)$) para disminuir el efecto de las especies dominantes (Clarke y Warwick 1994).

De forma previa al análisis RLQ se realizaron tres análisis de ordenación independientes para las matrices R (variables ambientales en cada unidad muestral), L (abundancia de las especies en cada unidad de muestreo) y Q (atributos de las especies), con el fin de comparar dichos resultados con los del RLQ. En primer lugar, se realizó un análisis de correspondencias (AC) (ter Braak y Prentice 1988) sobre la matriz de abundancias de las especies. La posición resultante de los sitios y las especies (o coordenadas) se utilizan como enlace de las matrices R y Q, ya que los sitios están compartidos por R y L y las especies por Q y L. En segundo lugar se investigaron las relaciones entre los sitios y las variables ambientales (matriz R) a través de un análisis de componentes principales (ACP) (ter Braak y Prentice 1988) sobre la matriz de variables ambientales. En tercer lugar, la matriz de atributos fue analizada a través de un análisis de codificación difusa (Chevenet *et al.* 1994; Statzner *et al.* 1997; Bremner *et al.* 2006b).

El análisis RLQ combina estos tres análisis independientes para maximizar la covarianza entre las variables ambientales y los atributos de las especies a través de un análisis de co-

inercia (Dray *et al.* 2003) el cual selecciona aquellos ejes que maximizan la covarianza entre las especies y la posición de las unidades muestrales (UMs) en la matriz L. Como resultado, los atributos de las especies se relacionan con las variables ambientales ya que los valores de las UMs de la matriz de las variables ambientales (R) fuerzan a los valores muestrales en la matriz de abundancia de las especies (L), mientras que los datos de las especies en la matriz Q (atributos de las especies) fuerzan a los valores de las especies en la matriz L. La significación de la relación entre R y Q se analizó a través de una versión del test de Monte Carlo (Dolédec *et al.* 1996), donde los resultados de 1000 permutaciones aleatorias son comparados con la inercia total obtenida en el análisis RLQ. El número de permutaciones con valores mayores que la inercia total observada, marca la significación estadística de dicha relación.

Los cálculos y los gráficos se realizaron con el software ADE 4 (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>).

5.4. Resultados

5.4.1. Análisis independientes de ordenación

Los cuatro primeros ejes del análisis de correspondencias (AC) explicaron el 49,01 % de la varianza total de los datos, explicando los dos primeros ejes el 30,65% de esta variabilidad (Tabla 5.3). El primer eje del AC mostró una correlación negativa principalmente con las especies de la clase Asteroidea (*N. canariensis*, *L. bouvieri*, *E. sepositus*) y con la holoturia *H. (V.) lentiginosa* (Fig. 5.1). La parte negativa del segundo eje también mostró la mayor parte de las correlaciones con especies de la clase Asteroidea, principalmente con *O. clavatus* y *L. guildingi* y, en menor medida, con *L. alternata* y *O. ophidianus*. La parte positiva de este eje mostró cierta relación con la estrella *C. tenuispina*, el erizo *A. elegans* y la holoturia *E. lappa* y la ofiura *O. fragilis* f. *nuda*. El resto de especies no mostraron una alta correlación con los ejes de ordenación.

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (ACP) realizado sobre la matriz de las variables ambientales (matriz R) explicaron el 45,05% de la varianza total (Tabla 5.3). El primer eje estuvo correlacionado mayoritariamente con las variables térmicas. La parte positiva con la fluctuación térmica anual (diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas medias mensuales), mientras que la negativa con las temperaturas máximas y mínimas y, en menor medida, con el porcentaje de cobertura algal (Fig. 5.2). La parte negativa del segundo eje del ACP estuvo principalmente relacionada con

la profundidad y el porcentaje de arena y, en menor medida con el número de bloques de pequeño y gran tamaño. La representación de la ordenación de las islas del archipiélago evidenció un patrón relacionado con las variables térmicas. La parte negativa estuvo correlacionada con las islas más cálidas (mayores temperaturas medias máximas anuales) y con menor fluctuación térmica, Brava y Sao Antao. La parte positiva de este eje estuvo principalmente correlacionada con Sal y Boa Vista, las de mayores oscilaciones térmicas (véase capítulo 4).

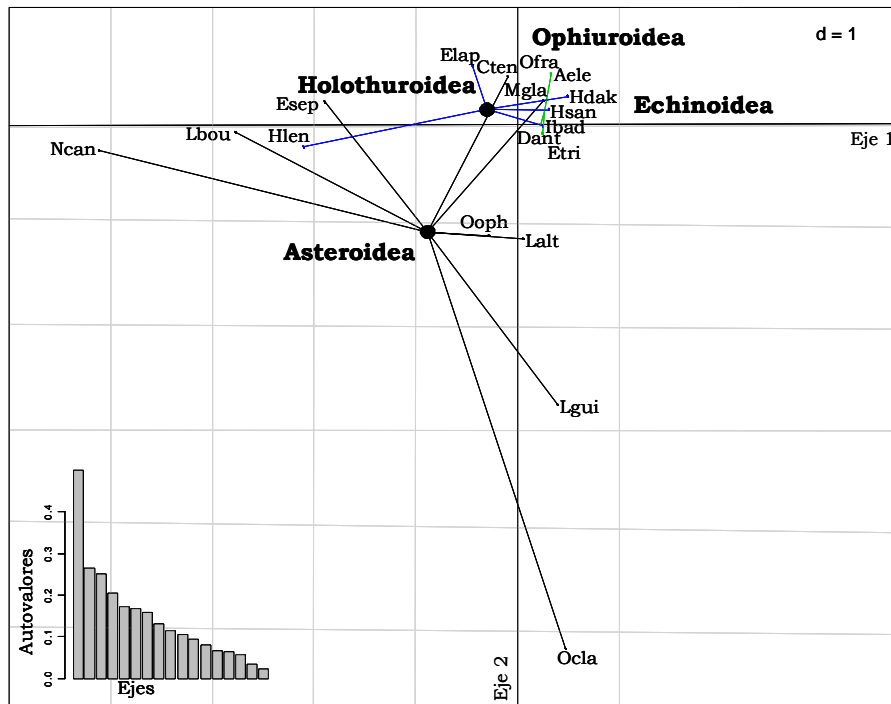


Figura 5.1. Representación de las especies y clases del poblamiento en el diagrama de ordenación tras el AC. También se muestra el histograma de los autovalores. (Los códigos de las especies pueden consultarse en la Tabla 5.1)

El eje 1 (F1) del FCA aplicado a la matriz de atributos (matriz Q) explicó el 21,18% de la variabilidad total del análisis, mientras que los ejes F2 y F3 explicaron el 14,52% y el 10,75 %, respectivamente (Tabla 5.3). La posición de las clases representadas en el diagrama de ordenación (Fig. 5.3), evidenció la existencia de similitudes y diferencias en sus atributos biológicos y ecológicos. Las clases Asteroidea y Holothuroidea se mostraron separadas del resto, mientras que la Echinoidea y la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* se mostraron próximas, en la parte positiva del eje F1. La posición de algunas especies de estrellas y la mayoría de holoturias fue alejada de la posición de la clase, indicando la posible existencia de una mayor diversidad de atributos en dichas especies. En cambio, la proximidad existente entre

ciertas especies como por ejemplo, el erizo *Arbaciella elegans* y *Ophiothrix fragilis* f. *nuda*, o entre *Diadema antillarum* y *Eucidaris tribuloides* en el diagrama de ordenación, indicó la similitud entre los atributos de dichas especies.

Tabla 5.3. Resultados de los análisis independientes de ordenación (L/AC= análisis de correspondencias de la abundancia de las especies; Q/FCA= análisis de correspondencias “fuzzy” de los atributos; R/ACP= análisis de componentes principales de las variables ambientales). Autovalores y porcentajes de inercia total explicada por los ejes 1, 2, 3 y 4.

Análisis	Eje 1	Eje2	Eje3	Eje4
L/AC	0,4980	0,2653	0,2519	0,2054
	19,99%	10,66%	10,12%	8,24%
R/ACP	2,0796	1,1740	1,0301	0,9979
	29,70%	16,77%	14,72%	14,26%
Q/FCA	0,3557	0,2463	0,1884	0,1717
	21,18%	14,52%	10,75%	9,04%

Las tendencias de los atributos se cuantifican a través de las tasas de correlación (varían entre 0 y 1) con los ejes de ordenación (Tabla 5.4). La movilidad, la talla máxima, la forma de alimentación y la profundidad máxima mostraron las tasas de correlación más elevadas con el eje 1 de la ordenación. El tipo de alimento, la profundidad mínima, la sociabilidad y la ocultación presentaron tasas de correlación altas, aunque ligeramente menores. La distribución de las modalidades en el eje F1 (Fig. 5.4) sugiere la existencia de dos grupos diferenciados en el poblamiento estudiado. Un primer grupo (parte positiva del eje F1) integrado por especies de hábitos sedentarios, con tallas menores (<10 cm) y con alimentación suspensívora y ramoneadora (se alimentan mayoritariamente de plancton y de especies vegetales, respectivamente). En términos generales, estas especies habitan desde el intermareal hasta 50 m de profundidad, suelen ser gregarias y estar ocultas. El segundo grupo (relacionado con la parte negativa del eje F1) integró especies de tallas intermedias (10-50 cm), con mayor movilidad y hábitos depredadores y carroñeros. Dichas especies pueden alcanzar profundidades mayores (>100 m) y no forman agrupaciones ni viven ocultas. Por otro lado, el segundo eje del FCA estuvo principalmente relacionado con la mayoría de los atributos anteriormente mencionados (Tabla 5.4). Aún así, este eje mostró mayores tasas de correlación para la profundidad mínima y el tipo de alimento que el eje F1. La parte negativa mostró mayores correlaciones con especies de mayor talla (>50 cm), detritívoras, con cierta movilidad e, incluso, alguna especie nadadora y presentes en el infralitoral (rango batimétrico < 25 m).

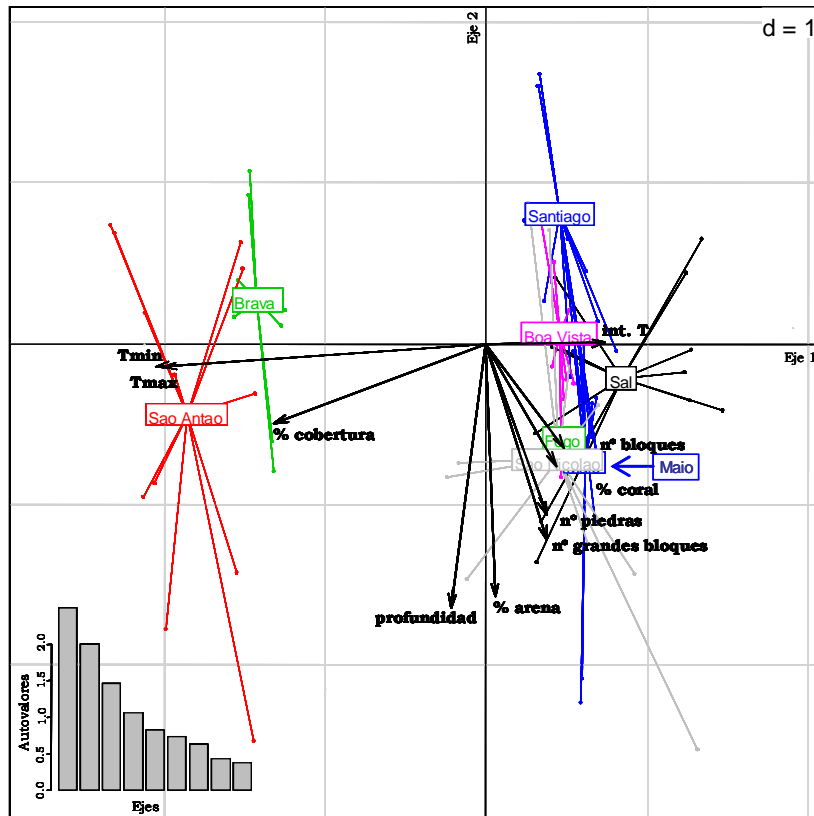


Figura 5.2. Representación de las variables ambientales e islas muestreadas en el diagrama de ordenación tras el ACP. La escala del plano de ordenación (d) también está indicada. [Tmin: T^a mínima; Tmax: T^a máxima; int. T: intervalo térmico].

La comparación entre la posición de las clases taxonómicas (Fig. 5.3) y la de las distintas modalidades de los atributos (Fig. 5.4) indicó cierta relación entre las clases y los atributos analizados. De esta forma, las especies de las clases Echinoidea y la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* (Ophiuroidea) mostraron mayores correlaciones con el conjunto de modalidades situadas en la parte positiva del eje F1, mientras que las especies de estrellas se relacionaron con las modalidades situadas en la parte negativa de este eje, y la mayoría de las holoturias con las modalidades situadas en la parte negativa del eje F2.

En términos generales, las modalidades relacionadas con la reproducción y desarrollo larvario no mostraron correlaciones significativas en la ordenación.

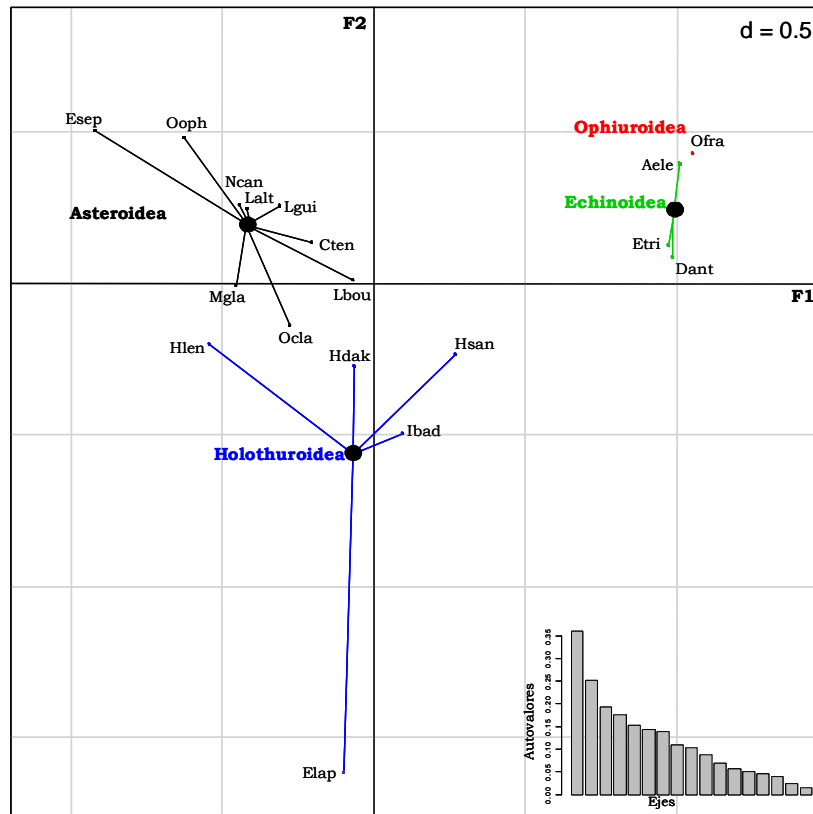


Figura 5.3. Representación de las especies (representadas por los cuadrados pequeños) y clases (representadas por los círculos) de equinodermos en el diagrama de ordenación tras aplicar el FCA. (Los códigos de las especies pueden consultarse en la Tabla 5.1)

5.4.2. Análisis RLQ

El test de permutaciones de Monte Carlo indicó la existencia de relaciones significativas entre las variables ambientales (R) y los atributos biológicos y ecológicos (Q) analizados ($P=0,006$). La mayor parte de la co-estructura entre R y Q estuvo representada por el primer eje del RLQ ya que la covarianza del segundo eje de ordenación fue menor que la mitad de la obtenida en el primer eje (Hausner *et al.* 2003) (Tabla 5.5). El porcentaje de inercia total extraído por este eje fue 64,19 %, mientras que el segundo eje mostró un valor de 17,91 %. La covarianza entre las variables ambientales y los atributos de las especies fue 0,33 en el primer eje y 0,18 en el segundo. La correlación entre las UM y las especies a lo largo del eje 1 del RLQ fue 0,40. En comparación, la mayor correlación posible entre los sitios y las especies viene dada por la raíz cuadrada del primer autovalor del CA realizado sobre la matriz de especies ($\sqrt{0,5}=0,71$, ver Tabla 5.3).

Tabla 5.4. Tasas de correlación de los atributos biológicos y ecológicos de los dos primeros ejes del FCA.

Atributos	Eje1	Eje2
Talla máxima	0,71	0,69
Tipo de alimento	0,44	0,46
Forma de alimentación	0,71	0,52
Ocultación	0,27	0,12
Periodo de alimentación	0,22	0,07
Movilidad	0,8	0,14
Sociabilidad	0,28	0,09
Tipo de reproducción	0,02	0,03
Diferenciación sexual	0,06	0,22
Desarrollo larvario	0,18	0,07
Desarrollo larvario (t)	0,05	0,002
Toxicidad	0,22	0,1
Profundidad mínima	0,40	0,6
Profundidad máxima	0,68	0,4

El primer eje del RLQ recogió el 78,8% ($((1,97/2,5)*100=0,788$, Tablas 5.5 y 5.3, respectivamente) y el 92 % ($((0,33/0,36) *100=0,92$, Tablas 5.5 y 5.3, respectivamente) de la varianza total obtenida por el primer eje del ACP y del FCA realizado sobre la matriz de las variables ambientales y de los atributos, respectivamente. Este eje explicó el 57% (Tabla 5.5) de la variabilidad de la matriz de especies (L). En conjunto, estos resultados muestran que la estructura de las matrices R (variables ambientales) y Q (atributos biológicos y ecológicos de las especies) están correlacionadas.

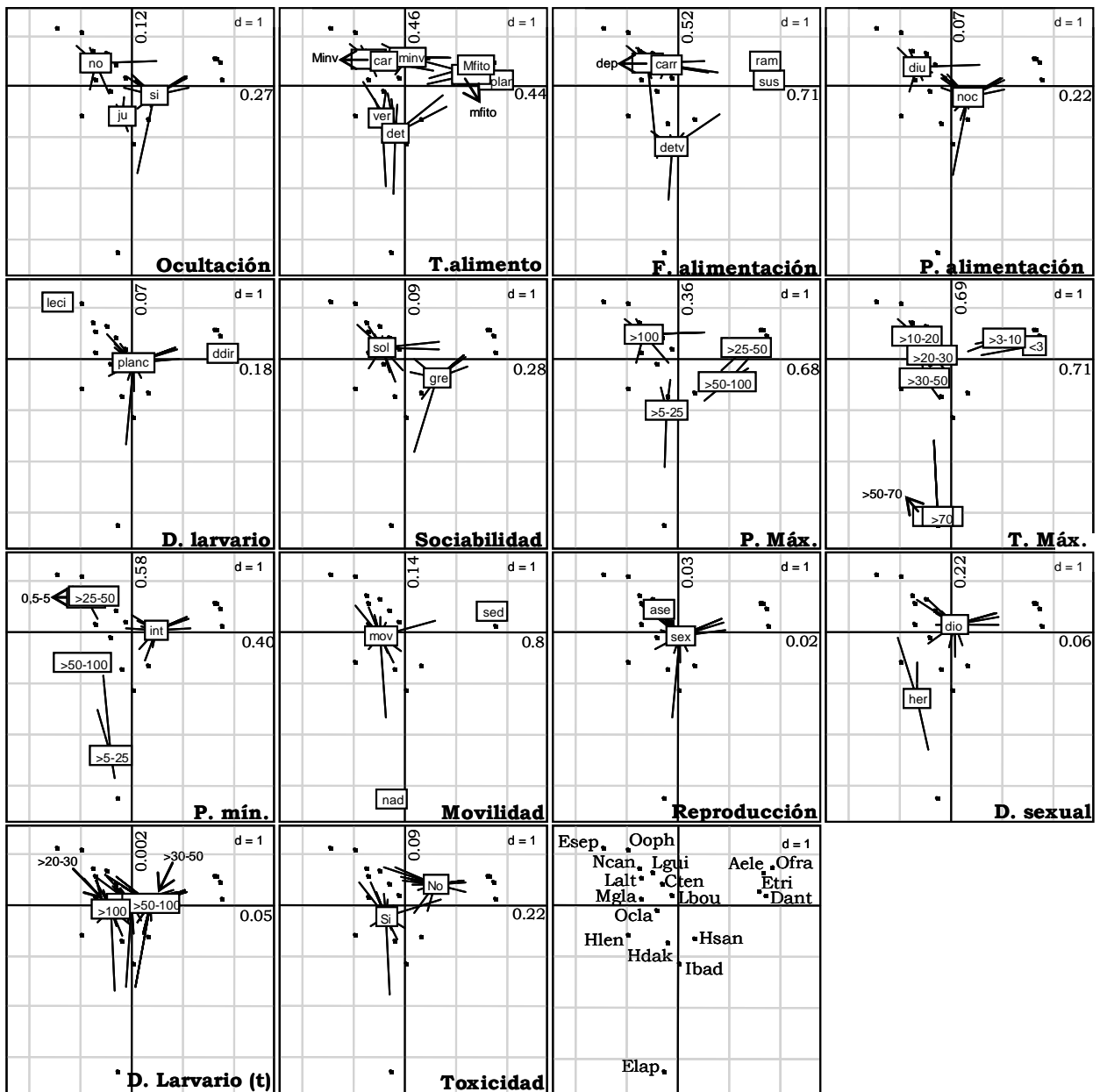


Figura 5.4. Ordenación de las modalidades (ver Tabla 5.2 para códigos) de los atributos biológicos y ecológicos en los ejes F1 y F2 del FCA. La posición de cada modalidad está determinada por el centro de gravedad de todas las especies (cuadrados pequeños) que presentan dicha modalidad. Los valores indican las tasas de correlación con el eje F1 (nº horizontales) y el F2 (nº verticales).

Tabla 5.5. Resumen del análisis RLQ: autovalores, porcentajes De varianza, covarianza y valores de correlación registrados por los dos primeros ejes del RLQ.

RLQanálisis	Eje 1	Eje2
Autovalor	0,1054	0,0142
Varianza total (%)	64,19	17,91
Covarianza	0,3245	0,1898
R/RLQ	Eje 1	Eje1+2
Inercia	1,6726	2,7512
Varianza (%)	93,12	98,85
L/RLQ	Eje 1	Eje 2
Correlación	0,4536	0,2300
Varianza (%)	64,28	44,66
Q/RLQ	Eje 1	Eje1+2
Inercia	0,3062	0,5542
Varianza (%)	74,38	77,45

Los atributos biológicos y ecológicos con mayores tasas de correlación con el primer eje del RLQ fueron la talla máxima, la movilidad, la forma de alimentación, la profundidad máxima, la toxicidad, el tipo de alimento y la profundidad mínima (Tabla 5.6, ver Tabla 5.2 para los códigos de las variables). Básicamente, dichos resultados coincidieron con los obtenidos en el FCA a excepción de la toxicidad, que presentó correlaciones mayores con los ejes del RLQ y la ocultación que, por el contrario, presentó tasas de correlación menores (Tablas 5.6 y 5.4, respectivamente).

Para interpretar los resultados del análisis RLQ de una forma más detallada las especies (agrupadas en clases), los atributos, las variables ambientales y las unidades muestrales (clasificadas por islas) se representaron gráficamente a lo largo del primer eje del RLQ (Fig. 5.5). Sólo se consideró el primer eje del RLQ ya que, como se ha comentado, recogió la mayor parte de la varianza total así como las mejores correlaciones. Las temperaturas máxima y mínima mostraron relaciones más fuertes con determinadas unidades muestrales, como las ubicadas en Brava y Sao Antao, así como la mayoría de Santiago.

Tabla 5.6. Tasas de correlación de los atributos biológicos y ecológicos con los dos primeros ejes del RLQ.

Atributo	Eje1	Eje2
Talla máxima	0,91	0,86
Tipo de alimento	0,5	0,31
Forma de alimentación	0,67	0,48
Ocultación	0,10	0,19
Periodo de alimentación	0,25	0,27
Movilidad	0,73	0,10
Sociabilidad	0,38	0,16
Tipo de reproduction	0,04	0,05
Diferenciación sexual	0,36	0,18
Desarrollo larvario	0,07	0,12
Desarrollo larvario (t)	0,18	0,03
Toxicidad	0,56	0,09
Profundidad mínima	0,5	0,74
Profundidad máxima	0,58	0,59

La casi totalidad de las especies estudiadas ocuparon la parte negativa del eje 1 del RLQ (excepto el erizo *A. elegans*), aunque la posición de las clases Echinoidea, de la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* y de algunas estrellas y holoturias no fue tan marcada. En términos generales, la parte positiva de este eje mostró correlación con especies de pequeño tamaño, sedentarias, gregarias, de alimentación eminentemente herbívora y ramoneadoras. Las especies caracterizadas por dichos atributos estuvieron principalmente relacionadas con aguas más cálidas y con descriptores de complejidad del hábitat (número de bloques de mediano y, en menor medida, de gran tamaño) y con el porcentaje de cobertura algal. La parte negativa estuvo principalmente relacionada con el número de piedras, la profundidad, el porcentaje de arena y coral y, en menor medida, con el intervalo de fluctuación térmica. Las especies más correlacionadas con estas variables fueron aquellas de mayor talla y movilidad, de alimentación principalmente carroñera y detritívora y que habitan a partir de profundidades mayores.

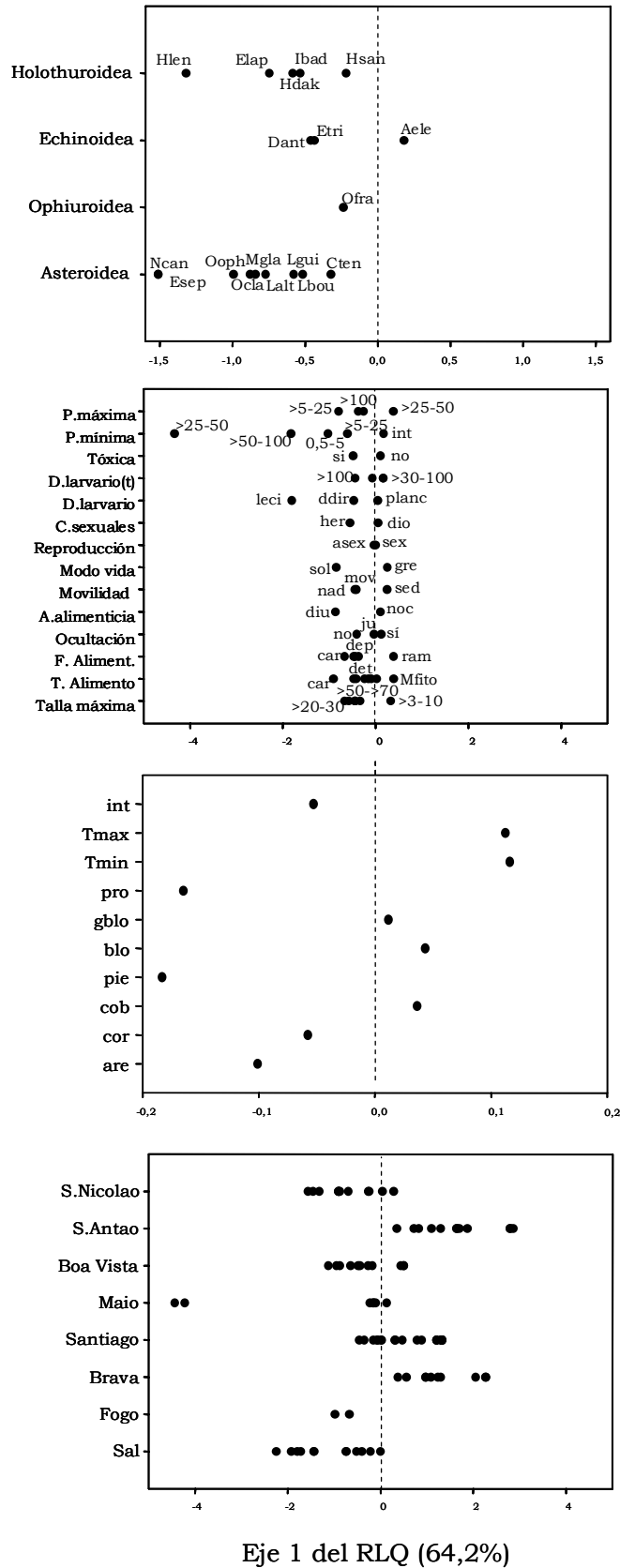


Figura 5.5. Representación de las especies (agrupadas por clases), atributos, variables ambientales y UMs (agrupadas por islas) en el primer eje del RLQ. Los códigos pueden consultarse en la Tabla 5.1 (especies), Tabla 5.2 (atributos) y Tabla 3.6, capítulo 3 (variables del hábitat).

5.4. Discusión

En este capítulo se han explorado al mismo tiempo las relaciones entre los atributos biológicos y ecológicos de 18 especies de equinodermos habitantes de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde y determinadas variables ambientales como la estructura física del hábitat (caracterizada por descriptores de complejidad y heterogeneidad), la profundidad y la temperatura (mínima, máxima e intervalo térmico) a través de una técnica de ordenación denominada RLQ.

Los resultados del análisis RLQ han demostrado relaciones significativas entre los atributos analizados y la estructura física del hábitat, la profundidad y la temperatura. De esta forma, han permitido identificar los gradientes ambientales asociados a variaciones significativas en los atributos de las especies. Sin embargo, no es posible determinar de forma precisa si los atributos estudiados (o combinaciones de atributos) responden de forma directa a dichas variables ambientales o, si por el contrario, responden a otros factores, como por ejemplo las interacciones bióticas, correlacionados a su vez con las variables analizadas. En definitiva, aunque nuestros resultados no demuestran que dicha relación sea directa, evidencian una alta probabilidad de conexión entre ambas tipologías de factores indicando, por tanto, la importancia de determinados atributos en las “preferencias” de hábitat de las especies estudiadas (Korfiatis y Stamou 1999; Bremner *et al.* 2006).

La comparación entre la posición de las cuatro clases taxonómicas estudiadas y la de las distintas modalidades de los atributos en el análisis independiente FCA, indicó la existencia de tres grupos diferenciados: un grupo formado principalmente por especies de las clases Echinoidea y la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* (especies de hábitos sedentarios y gregarios, con tallas menores (< 10 cm), principalmente con alimentación suspensívora y ramoneadora y con tendencia a la ocultación); un segundo grupo integrado principalmente por las especies de estrellas (especies de tallas intermedias a grandes, con mayor movilidad y solitarias, de hábitos eminentemente depredadores y/o carroñeros y con capacidad de habitar a mayores profundidades) y, por último, un tercer grupo formado por las holoturias (especies de tallas grandes, con cierta movilidad e incluso alguna especie nadadora y de hábitos detritívoros). La agrupación de niveles taxonómicos superiores a los de género y especie en función de sus atributos parece ser frecuente en otras comunidades tanto de agua dulce como marinas (Statzner *et al.* 1997; Clearly y Renema 2007). Al mismo tiempo, nuestros resultados indicaron una mayor diversidad en los atributos de las especies pertenecientes a las clases Asteroidea y Holothuroidea.

Sin embargo, en el RLQ no se observó de forma evidente la separación entre las clases taxonómicas estudiadas, estando los erizos *D. antillarum* y *E. tribuloides* la ofiura *Ophiothrix*

fragilis f. *nuda* cercanos a las especies de estrellas y holoturias. De esta forma, alguna(s) de las variables ambientales analizadas como, por ejemplo, la profundidad, el porcentaje de coral y/o el número de piedras han podido “impedir” la separación clara de *D. antillarum* y *E. tribuloides* de las estrellas y holoturias ya que mostraron relaciones significativas con dichas variables (capítulo 3). Otra variable posiblemente relacionada con estos resultados sea el intervalo térmico ya que tanto dichos erizos como la ofiura *Ophiothrix fragilis* f. *nuda* presentaron abundancias muy elevadas en la isla de Santiago, isla caracterizada a su vez por grandes fluctuaciones térmicas entre sus temperaturas mínima y máxima.

La talla máxima, la movilidad, la forma de alimentación, la profundidad (máxima y mínima) y el tipo de alimento presentaron las mayores tasas de correlación, tanto en los análisis independientes como en el RLQ. La relevancia de dichos atributos ya había sido previamente encontrada en otros poblamientos marinos aunque con distintas técnicas estadísticas (Bremner *et al.* 2006). El conjunto de resultados de este capítulo y los obtenidos en capítulos anteriores sugieren la existencia de respuestas diferentes a las características del hábitat en función de la especie e, incluso, en función de la clase taxonómica, así, en términos generales, hábitats estructuralmente complejos caracterizados por bloques rocosos de mediano y gran tamaño estuvieron relacionados con especies de menor talla, gregarias, ramoneadoras, de hábitos básicamente sedentarios, con tendencia a ocultarse y de alimentación nocturna. Es evidente que la presencia de especies con dichos atributos es más probable en hábitats rocosos, ya que el sustrato blando no les permitiría el ramoneo ni les aportaría su alimento principal (algas fotófilas y microinvertebrados). Además, el sustrato arenoso puede llegar a constituir una barrera para la movilidad de algunos equinodermos, en especial los erizos (Laur *et al.* 1986). Al mismo tiempo, hábitats complejos formados por bloques rocosos de tamaño adecuado ofrecen lugares para refugiarse de los depredadores y del estrés ambiental (Russo 1978; Andrew 1993; McClanahan 1998). La depredación sobre equinodermos de sustratos rocosos ha sido evidenciada como un factor determinante en ciertos patrones de comportamiento como la agregación conoespecífica, la actividad nocturna, el hábito de ocultarse o los pequeños movimientos migratorios en búsqueda de alimento (Berstein *et al.* 1983; Dance 1987; Lawrence 1987; Barnes y Crook 2001; Morgan y Jangoux 2004). De esta forma, los hábitats estructuralmente complejos son más ventajosos para dichas especies, ya que les permiten ser menos “vistas” que sobre los sustratos blandos o las piedras y, por tanto, se incrementa la posibilidad de no ser detectadas por depredadores (Barnes y Crook 2001).

En este sentido, sería importante resaltar la importancia de la talla como uno de los atributos más correlacionado con las variables ambientales analizadas fue la talla máxima. Debido a que nuestros resultados indicaron que las especies de menor talla estaban más relacionadas con hábitats complejos, la explicación más inmediata es que dichas especies,

tal y como se ha comentado, encuentran protección (ante depredadores o factores ambientales) en hábitats formados por bloques rocosos de tamaño adecuado mientras que las especies de tallas mayores no serían capaces de ocupar o encajar en los huecos o grietas existentes entre dichos bloques. Aún así, para una interpretación más precisa de estos resultados se debería estimar y analizar la talla de los ejemplares (junto con el tamaño de los posibles refugios en la unidad muestral) ya que tanto las respuestas al hábitat como las pautas de distribución batimétrica y ciertos comportamientos (agregación, migración, ocultación) de los equinodermos pueden variar en función de este atributo (Cage y Tayler 1982; Yingst 1982; Bulteel *et al.* 1992; Barnes y Crook 2001; Mercier *et al.* 2004). Por ejemplo, se ha demostrado que los ejemplares de menor talla del erizo *Arbacia lixula* (Salas y Hergueta 1994) y otras especies (Hagen y Mann 1994; Uthicke 2001) son los que están asociados positivamente a hábitats complejos ya que los individuos de tallas mayores no pueden encajar en las oquedades o grietas (Barnes y Crook 2001).

Por otro lado, las especies de mayor tamaño, carroñeras, depredadoras y detritívoras, solitarias y de mayor capacidad de movimiento mostraron relaciones positivas con la mayoría de los descriptores de heterogeneidad del hábitat (excepto con el porcentaje de cobertura algal). Evidentemente, la probabilidad de encontrar especies depredadoras de infauna como algunas de las estrellas de mar estudiadas o especies detritívoras como las holoturias en hábitats rocosos es menor. En este sentido, el sustrato arenoso aportaría alimento para las estrellas (bivalvos, crustáceos, poliquetos, etc.) y además permitiría el hábito detritívoro característico de las especies de holoturias estudiadas (Sloan 1980; Sloan y Von Bodungen 1980; Himmelman *et al.* 2005). Por su parte, la movilidad puede relacionarse directa e indirectamente con la actividad alimentaria y posición trófica de las especies (Barnes 1987). De hecho, se ha demostrado la importancia del movimiento en especies depredadoras de estrellas de mar en las que el desplazamiento en busca de presas y, en menor medida, para evitar a otros individuos depredadores y competidores constituye su actividad diaria principal (Sloan 1980; Himmelman *et al.* 2005). Al mismo tiempo, la movilidad en organismos bentónicos también determina la amplitud de su distribución espacial; por tanto, especies con mayor capacidad de movimiento y además mayor diversidad de hábitos alimentarios (depredadoras, carroñeras, ramoneadoras, etc.) pueden ocupar mayor número de hábitats diferentes y rangos batimétricos (Scheibling 1980; Sloan 1980; Schneider *et al.* 1987; Guzmán y Guevara 2002). Nuestros resultados apoyan dicha hipótesis ya que han mostrado cómo las especies de mayor movilidad y plasticidad alimenticia, como las estrellas, están relacionadas con un número mayor de tipos de sustrato, arena, coral o piedras y con la profundidad a pequeña escala espacial.

La profundidad también mostró una alta correlación con las especies de mayor tamaño, carroñeras, depredadoras y/o detritívoras, solitarias y de mayor capacidad de movimiento.

Parece que este resultado se debe principalmente a que muchas de las especies de estrellas analizadas y algunas holoturias, como *H. (H.) lentiginosa*, presentan un límite superior de distribución más profundo que el del resto del poblamiento y, además, en términos generales pueden encontrarse a profundidades mayores. En este sentido puede que la intensidad de las condiciones hidrodinámicas expliquen estos resultados. En general, los efectos del hidrodinamismo disminuyen con la profundidad, por lo que tanto la morfología como la talla de las especies influyen, en gran medida, en la capacidad de resistir y no desprenderse del sustrato (Sloan y Von Bodungen 1980; Bulteel *et al.* 1992; Freeman 2003; Verling *et al.* 2003; Tuya *et al.* 2007). Así, en zonas de alto hidrodinamismo (zonas más superficiales) un mayor tamaño corporal (como el de las estrellas y holoturias) puede incrementar el riesgo de desprendimiento y por lo tanto constituir un factor limitante de naturaleza mecánica. Aún así, es evidente que los mecanismos que operan en las relaciones encontradas dependerán de la interacción directa e indirecta de múltiples factores como la disponibilidad de recursos (Howell *et al.* 2002; Gaymer y Himmelman 2002), la presencia y abundancia de depredadores (Cage y Tyler 1982), preferencias larvarias por determinados rangos batimétricos (Tegner y Dayton 1981), etc.

No se debe olvidar que las relaciones observadas entre dichos atributos con la profundidad pueden ser un artefacto debido a la correlación existente entre la profundidad y otras variables del hábitat, como el porcentaje de arena o el número de piedras (Howell *et al.* 2002).

Las correlaciones encontradas entre las variables térmicas y los atributos son difíciles de explicar en términos ecológicos. Las temperaturas mínima y máxima estuvieron fuertemente correlacionadas con las especies de menor talla, gregarias, ramoneadoras, eminentemente herbívoras, de hábitos básicamente sedentarios, con tendencia a ocultarse y de alimentación nocturna. Seguramente, estos resultados deriven del hecho de que las islas con temperaturas más homogéneas (menor intervalo térmico) y cálidas (temperaturas medias mínima y máxima mayores), Sao Antao y Brava, fueron las que registraron las mayores abundancias de las especies caracterizadas por dichas modalidades de atributos y, por el contrario, la menor presencia y abundancia de estrellas y holoturias.

Diversos estudios han indicado que las larvas de los equinodermos tienen preferencias por hábitats determinados (Strathmann 1978; Pearse y Hines 1987; Byrne *et al.* 1998; Köhler *et al.* 1999) y que además determinados sustratos influyen directamente en ciertas características biológicas como el tiempo de desarrollo larvario (Strathmann 1978; Salas y Hergueta 1994; McEdward 2000) o el tipo de reproducción (Uthicke 2001). Aún así, las tasas de correlación obtenidas por las modalidades reproductoras y larvarias (ej.: tipo de reproducción; tiempo de desarrollo larvario; etc.) no fueron significativas. Esto puede

deberse a diversos motivos: (i) falta de información sobre determinadas características reproductoras y larvarias para la mayoría de las especies; (ii) dentro de la información existente, muchas especies compartían las mismas modalidades de atributos, como por ejemplo, posesión de larvas planctótroficas o reproducción sexual; (iii) los atributos examinados pueden no tener relación con las variables ambientales analizadas en el poblamiento estudiado, por lo que sea necesario incluir nuevos atributos y/o variables ambientales. En el caso de nuevos atributos sería interesante incluir aquellos relacionados con otros estadios del ciclo vital como el asentamiento o el post-reclutamiento (etapa juvenil) debido a la importancia que tienen sobre la estructura y distribución espacial de los poblamientos adultos (Tegner y Dayton 1991; Morgan y Jangoux 2004). Por su parte, variables como la concentración de materia orgánica particulada, microorganismos o fitoplancton, fotoperiodo, hidrodinamismo, etc. podrían incluirse en futuros análisis ya que son factores reguladores, tanto de la reproducción sexual como de la asexual y de los procesos relacionados (gametogénesis, puesta, etc.) en equinodermos (Lessios 1985; Lozano *et al.* 1995).

El tipo de atributo incluido en el análisis puede afectar la forma en que se interpreta la relación. De esta forma, el número y tipo de atributos a elegir no debe ser una decisión arbitraria (Statzner *et al.* 1997). En el presente trabajo hemos intentado seleccionar aquellos atributos (y modalidades) fuertemente vinculados a los procesos biológicos y ecológicos esenciales de los equinodermos y, a su vez, que la información relativa a los mismos estuviera disponible. Sería interesante, no obstante, incluir otros atributos cuya relación con la estructura del hábitat haya sido demostrada, como por ejemplo, la talla de los individuos (Salas y Hergueta 1994; Sloan y Von Bodungen 1980; Hereu 2004), el grosor del caparazón (Ebert 1982), la anchura de las suturas entre las placas ambulacrales (Régis 1981), la morfología de los tentáculos bucales de las holoturias (Hudson *et al.* 2004 y sus referencias), la capacidad de recubrirse con objetos (Barnes y Crook 2001; Dumont *et al.* 2007), etc. Al mismo tiempo, también sería necesario conocer la existencia y significación de las interrelaciones entre ellos.

Este estudio ha mostrado la existencia de ciertas ventajas al utilizar el análisis RLQ, como su sensibilidad para relacionar los atributos biológicos y ecológicos de ciertas especies de equinodermos y variables ambientales, así como facilitar su interpretación visual. Aún así, antes de asumir que determinados atributos determinan la presencia de un individuo en hábitats concretos, sería necesario testarlo experimentalmente (Crowe y Underwood 1992). Además, los datos de abundancia de las especies así como los descriptores de la estructura del hábitat estimados y datos de temperatura abarcan una sola región espacial (archipiélago de Cabo Verde) y una escala temporal (el año de muestreo), con el objeto de establecer

pautas generales consistentes se deberían comparar poblamientos de equinodermos distintos, de zonas diferentes y a escalas espaciales y temporales distintas.

6. Discusi3n general y conclusiones

Capítulo 6

Discusión general y conclusiones

Esta Tesis se ha centrado en ampliar el conocimiento faunístico del poblamiento de equinodermos de las islas de Cabo Verde y en analizar tanto la estructura y heterogeneidad espacial, a distintas escalas de variabilidad, de la fracción habitante de los fondos rocosos infralitorales como la influencia de determinados factores ambientales (complejidad y heterogeneidad del hábitat, la profundidad o la temperatura). Al mismo tiempo, ha analizado la relación entre determinados atributos biológicos y ecológicos de las especies y dichas variables ambientales ya que tanto la estructura como la distribución espacial del poblamiento pueden verse influenciadas por la fisiología y comportamiento de las especies.

6.1.- Aspectos generales derivados de la Tesis

La metodología de muestreo empleada (censos visuales) y el rango batimétrico explorado (principalmente, medio e infralitoral) han permitido ampliar el conocimiento faunístico del poblamiento estudiado e, incluso, han potenciado la observación de especies nuevas presentes en profundidades y sustratos escasamente explorados anteriormente. Al mismo tiempo, tanto las escalas espaciales de análisis como las técnicas estadísticas utilizadas han permitido detectar sus pautas de distribución espacial así como las escalas significativas de variabilidad. La identificación de la escala(s) a la cual ocurren las diferencias observadas ha centrado la atención en los posibles procesos que influyen en las pautas detectadas lo que, a su vez, ha permitido establecer conclusiones e hipótesis que podrían ser probadas mediante el diseño de trabajos (descriptivos y experimentales) posteriores.

6.2.- Estudio taxonómico y faunístico de los equinodermos de las islas de Cabo Verde

La fauna de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde está constituida por un total de 97 especies una vez incluidas las encontradas en este trabajo. La Clase Asteroidea presentó el mayor número de especies (37), seguida de Ophiuroidea (27), Echinoidea (18) y Holothuroidea (15). Hasta el momento, tanto en Cabo Verde como en otros archipiélagos atlánticos, como Santa Helena o la isla de Ascensión, no se han encontrado especies de la

Clase Crinoidea (Mortensen 1933; Pawson 1978). Se ha sugerido que la larva vitelaria no planctótrofa típica de los crinoides podría limitar su capacidad de colonizar archipiélagos alejados de la costa (Pawson 1978). Sin embargo, el hecho de que en las islas de Cabo Verde se hayan encontrado especies con larvas lecitotróficas (*Ophiolepis paucispina*, *Ophioderma longicaudum*, *Bathyploetes natans*, entre otras) (McEdward y Miner 2001) y que se hayan registrado especies de crinoides en archipiélagos atlánticos alejados de costa como Azores (Pereira 1997), Canarias (Bacallado *et al.* 1984) o Madeira (datos sin publicar), nos hace pensar que otros factores son los que están relacionados con dicha ausencia. Entre estos, la existencia de concentraciones bajas de fitoplancton en las islas de Cabo Verde podría ser el factor más directamente relacionado ya que los crinoides se alimentan exclusivamente de materia en suspensión (Meyer 1973).

Algunas de las especies estudiadas presentaron caracteres diferentes a la diagnosis original. No obstante, en la presente Memoria se ha optado por considerarlos como la misma especie por no encontrarse dichas diferencias en todos los ejemplares estudiados, por observar en numerosas ocasiones caracteres intermedios en los distintos ejemplares y porque la presencia o ausencia de determinados caracteres parece estar relacionada con el tamaño de los individuos. Sería interesante abordar trabajos específicos para dilucidar si se trata de especies con una gran plasticidad en sus caracteres y un elevado grado de polimorfismo; de variaciones morfológicas debidas a la influencia de factores ambientales concretos o de variaciones genéticas relacionadas con el aislamiento insular o, si los ejemplares estudiados deberían considerarse pertenecientes a una categoría taxonómica distinta.

La riqueza específica del poblamiento fue mayor que la registrada en otros archipiélagos del Atlántico oriental y la costa occidental africana (Bacallado *et al.* 1984; Pereira 1997; Jesus y Abreu 1998). Aunque en algún caso estos valores pueden deberse a diferencias en la intensidad de muestreo, se pueden explicar por la posición biogeográfica y condiciones ambientales particulares del archipiélago.

La frecuencia de aparición de las especies estudiadas fue muy heterogénea, mientras que algunas especies se registraron entre el 80 y 90% de las islas muestreadas otras, por el contrario, se observaron en una sola isla. La preferencia por los sustratos blandos y/o rangos batimétricos mayores a los muestreados explicaría la baja frecuencia de aparición de la gran mayoría de dichas especies. Aún así, más que auténticas ausencias, también puede tratarse de especies con una distribución altamente dispersa o muy escasa por lo que el esfuerzo de muestreo realizado haya sido insuficiente para detectarlas (Chapman 2005). En esta línea, sería interesante realizar muestreos específicos para esclarecer si la distribución tan restringida y la baja frecuencia de aparición de los erizos *Arbacia lixula* y *Paracentrotus lividus* (especies típicas de los fondos rocosos infralitorales y presentes en todos los

archipiélagos del Atlántico oriental), están relacionadas con procesos de competencia con otros erizos de requerimientos ecológicos similares como *E. lucunter*, *D. antillarum* o *E. tribuloides* (Shulman 1990; Alves *et al.* 2001), o si otros factores como la tasa de depredación están restringiendo la presencia y abundancia de estas especies en las islas de Cabo Verde.

6.3.- Influencia de la estructura física hábitat en la estructura y pautas de distribución del poblamiento a pequeña escala espacial

El poblamiento estudiado presentó una distribución espacial heterogénea a todas las escalas de análisis consideradas, desde cientos de metros a cientos de kilómetros, pero dicha variabilidad parece ser mayor a pequeña escala espacial (entre localidades e intervalos de profundidad). Además, la heterogeneidad espacial residual (entre réplicas separadas decenas de metros) también fue elevada.

La complejidad (estimada a través de la proporción de bloques rocosos de distinto tamaño) y la heterogeneidad (descrita por el porcentaje de arena, coral o cobertura vegetal) del hábitat han sido demostradas como causas de variación espacial en el poblamiento estudiado a pequeña escala. Mientras que la abundancia total del poblamiento disminuyó en aquellas unidades muestrales en las que el porcentaje de arena era mayor, los valores de riqueza específica respondieron de forma positiva a los incrementos de complejidad, mayoritariamente al número de bloques rocosos de tamaño medio. Hábitats más complejos proporcionan una mayor cantidad de estructuras físicas (ej.: agujeros, grietas, oquedades) que favorecen el aumento del número de nichos al incrementarse el número de refugios, la abundancia y/o diversidad de recursos tróficos y la superficie potencialmente disponible para el asentamiento (Downes *et al.* 2000; Attrill *et al.* 2000).

Aún así, las relaciones positivas entre la complejidad estructural del hábitat y la diversidad no son siempre lineales (Kelaher 2003) ya que parece existir un umbral a partir del cual la influencia de la estructura del hábitat (tanto en dirección como en magnitud) cambia, pudiendo provocar efectos negativos sobre los organismos asociados. De esta forma, sería interesante abordar futuros estudios experimentales con algunas de las especies estudiadas para determinar la cantidad mínima de estructuras necesarias que provocan un efecto positivo en las mismas e, incluso, establecer el umbral a partir del cual la estructura del hábitat no ejerce influencia alguna o es negativa. En este sentido, sería conveniente tener en cuenta el tamaño de los ejemplares por dos razones principales. La primera atiende a que equinodermos de la misma especie pero de tallas diferentes pueden presentar respuestas heterogéneas a los hábitats (Bulteel *et al.* 1992; Salas y Hergueta 1994; Barnes y Crook

2001; Freeman, 2003; Mercier *et al.* 2004) y la segunda a que fue uno de los atributos más fuertemente relacionados tanto con el poblamiento como con las variables del hábitat.

Nuestros resultados sugieren también que el uso del hábitat por algunas de las especies estudiadas no es aleatorio y que el efecto de la estructura del hábitat es específico (Freeman y Rogers 2003; Tuya *et al.* 2006). Especies de las clases Asteroidea (ej.: *O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *E. sepositus sepositus*), Ophiuroidea (*O. fragilis f. nuda*) y Holothuroidea (*I. badionotus*, *E. lappa*) mostraron buenas correlaciones con hábitats heterogéneos (con una proporción significativa de cobertura algal y, en menor medida, de arena) y complejos (determinados por el número de bloques rocosos de pequeño y mediano tamaño). De esta forma, hábitats heterogéneos compuestos por distintos tipos de sustrato como arena, algas y bloques rocosos de pequeño tamaño permiten la coexistencia de especies como las estrellas que se alimentan de una gran variedad de recursos tróficos (especies vegetales, animales y/o carroña) y las holoturias que son eminentemente detritívoras y se alimentan principalmente sobre sustrato blando; junto con especies como *O. fragilis f. nuda* que normalmente habita en sustrato rocoso alimentándose de materia en suspensión. Al mismo tiempo, este tipo de hábitats facilitaría la coexistencia de especies con hábitos de alimentación nocturnos que viven ocultas durante el día en las grietas u oquedades formadas por los bloques rocosos como *C. tenuispina*, *O. fragilis f. nuda*, *I. badionotus* o *E. lappa* (Hammond 1982; Tortonese 1982; Holme 1984; Hendler *et al.* 1995) junto con especies como *O. ophidianus* o *E. sepositus sepositus* que se alimentan de día y expuestas (Tortonese 1965; Jangoux y Lawrence 1982; Sloan 1980; Clark y Downey 1992).

Por su parte, especies de las clases Echinoidea, Holothuroidea y la ofiura *O. fragilis f. nuda* estuvieron principalmente asociadas a hábitats complejos caracterizados por la presencia de bloques rocosos de mediano y gran tamaño. El incremento de la complejidad del hábitat influye probablemente en las especies estudiadas a través de distintos mecanismos: (1) disminuye la mortalidad causada por la depredación y (2) reduce la severidad del estrés físico, principalmente el hidrodinamismo o la intensidad lumínica. La importancia de la depredación por peces en los erizos estudiados puede intuirse por las densidades relativamente bajas encontradas y por el gran número de peces especializados en comer erizos existentes en el archipiélago (Brito *et al.* 1999 en Hernández 2006). De esta forma, hábitats complejos caracterizados por bloques rocosos de tamaño adecuado les ofrecerían un mayor número de refugios reduciendo, por tanto, la eficiencia depredadora (Andrew 1993; McClanahan 1998; Bartholomew *et al.* 2000; Hereu *et al.* 2005). Este tipo de hábitats son más ventajosos para aquellas especies vulnerables a la depredación, como los erizos (Sala y Zabala 1996; McClanahan 1998; Hereu *et al.* 2005) o las ofiuras (Warner 1979; Hendler 1984), ya que les permiten ser menos “vistas” que sobre el sustrato blando o las piedras y, por tanto, incrementar la oportunidad de no ser detectadas por depredadores

(Barnes y Crook 2001). En este sentido, la talla constituye un atributo esencial para poder encajar en las oquedades o grietas existentes en los bloques rocosos (Barnes y Crook 2001).

Los hábitats estructuralmente complejos también mostraron relaciones significativas con otros atributos establecidos como mecanismos defensivos ante la depredación como la agregación conoespecífica, la actividad nocturna, la ocultación o la realización de pequeñas migraciones en busca de alimento (Ebling *et al.* 1966; Dance 1987; Salas y Hergueta 1994; Barnes y Crook 2001; Morgan y Jangoux 2004). A su vez, estos atributos estuvieron mayoritariamente relacionados con los erizos, la ofiura y, en menor medida, con algunas de las especies de holoturias estudiadas. En conjunto, nuestros resultados sugieren que de las especies estudiadas que son típicamente depredadas por peces muestran mayores “preferencias” por hábitats rocosos estructuralmente complejos. De esta forma, la depredación parece constituir un proceso ecológico influyente en la estructura y en las pautas de distribución espacial del poblamiento estudiado a pequeña escala espacial.

Al mismo tiempo, la estructura física de los hábitats también puede modular la influencia de determinados factores ambientales como el oleaje o la intensidad lumínica (Guichard y Bourget 1998). Los hábitats estructuralmente complejos probablemente ofrezcan protección ante el estrés ambiental a especies como *D. antillarum*, *A. lixula*, *E. tribuloides*, *O. fragilis* f. *nuda* o *E. lappa* que evitan lugares de alto hidrodinamismo (Lewis y Storey 1984; Alves *et al.* 2001; Freeman 2003; Tuya *et al.* 2007) o elevada intensidad lumínica (Hammond 1982; Crook *et al.* 1999; Barnes y Crook 2001). En esta línea sería interesante evaluar el efecto de la estructura física del hábitat sobre alguna de dichas especies bajo condiciones ambientales distintas, por ejemplo, de intensidad hidrodinámica.

En el poblamiento estudiado 7 especies no mostraron correlaciones con ninguno de los descriptores de complejidad y heterogeneidad estimados (5 estrellas de mar: *L. guildingi*, *L. bouvieri*, *N. canariensis*, *M. glacialis*, *O. clavatus* y dos holoturias: *I. badionotus* y *H. (P.) sanctori*). La baja frecuencia de aparición de algunas de ellas puede haber imposibilitado el establecimiento de respuestas significativas con el hábitat.

Tras lo expuesto, tanto para establecer conclusiones generales sobre las pautas de abundancia y distribución de los equinodermos a pequeña escala espacial y su relación con la estructura física del hábitat, como para establecer hipótesis sobre los procesos ecológicos (o conjunto de procesos) que las determinan se deberían abordar futuros estudios tanto experimentales como descriptivos para, por un lado, comprobar si la heterogeneidad espacial encontrada en este poblamiento ocurre en otros poblamientos y si las relaciones con la estructura física del hábitat son también similares y, por otro lado, evaluar la influencia de la variabilidad temporal en la estructura y composición del poblamiento.

También sería recomendable analizar otros atributos biológicos y ecológicos cuya relación con la estructura del hábitat haya sido demostrada como, por ejemplo, la talla de los individuos (Uthicke 2001), la capacidad de recubrirse con objetos (Barnes y Crook 2001), el grosor del caparazón (Ebert 1982), la anchura de las suturas entre las placas ambulacrales (Régis 1981), la morfología de los tentáculos bucales de las holoturias (Hudson *et al.* 2004 y sus referencias), etc.

6.4.- La profundidad

La profundidad se ha manifestado también como uno de los factores más influyentes en la heterogeneidad del poblamiento a pequeña escala espacial. Además, ha mostrado relaciones significativas con muchas de las especies estudiadas y una alta correlación con los individuos de mayor tamaño, de hábitos carroñeros, depredadores y detritívoros, solitarios y de mayor capacidad de movimiento. Sin embargo, es sumamente complicado inferir si las relaciones encontradas se producen como consecuencia de una respuesta directa de las especies (o individuos) a esta variable o, por el contrario, son un resultado indirecto de la influencia de otros factores ambientales (ej.: intensidad lumínica, hidrodinamismo, temperatura, presión, etc.), biológicos (disponibilidad de recursos, presencia y abundancia de depredadores y presas, talla, movilidad, preferencias larvarias por determinados rangos batimétricos, etc.) o antrópicos sobre las especies.

En determinados casos, como algunas estrellas, el erizo *D. antillarum*, la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* y algunas holoturias como *H. (H.) lentiginosa* o *E. lappa*, puede que las diferencias significativas en su abundancia y/o su asociación con la profundidad estén influidas por su relación con otras variables íntimamente relacionadas con la profundidad como el hidrodinamismo o la intensidad lumínica (Hammond 1982; Bulteel *et al.* 1992; Hendler *et al.* 1995; Alves *et al.* 2001), por lo que dichas especies podrían seleccionar hábitats estructuralmente complejos para modificar la influencia de dichos factores (Russo 1978; Lewis y Storey 1984; Crook *et al.* 1999).

A su vez, los resultados globales sugieren que las relaciones con la profundidad de algunas especies podrían deberse a la existencia de una segregación espacial batimétrica para disminuir o evitar la competencia por el espacio y/o alimento (ver apdo. 6.6.). No obstante, no hay que olvidar que las diferencias significativas en la abundancia de algunas especies entre los rangos de profundidad muestreados pueden ser un artefacto debido a su covarianza con la estructura del hábitat (dos variables mostraron correlaciones significativas con la profundidad y la gran mayoría mostró variabilidad espacial entre las localidades e intervalos de profundidad muestreados). Así, por ejemplo, la mayor

abundancia de *D. antillarum* en áreas someras puede estar mayoritariamente relacionada con su preferencia por sustratos rocosos (las áreas profundas presentaron mayores porcentajes de arena) más que con la existencia de una asociación real de esta especie con profundidades someras.

6.5.- Influencia de la temperatura en la estructura y composición del poblamiento a gran escala espacial

A una escala mayor, entre las islas del archipiélago también se encontraron diferencias significativas en la abundancia total y las abundancias de algunas especies (dos erizos: *D. antillarum* y *E. tribuloides* y la holoturia *E. lappa*). Aunque la prueba de SNK no logró identificar las medias significativamente diferentes, los análisis multivariantes de clasificación evidenciaron una variación latitudinal consistente en un aumento de la abundancia total y riqueza específica hacia el sureste y suroeste del archipiélago, respectivamente. La heterogeneidad espacial de la composición y distribución de los poblamientos de equinodermos a escalas espaciales grandes (kilómetros- decenas de kilómetros) tiene múltiples orígenes (Tyler y Banner 1977; Menge 1992; Underwood y Chapman 1996), pero la temperatura es considerada como uno de los factores ambientales más influyentes (Franz *et al.* 1981; Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001). De hecho, los resultados obtenidos en este trabajo indicaron la existencia de relaciones entre la estructura y composición del poblamiento y determinadas características térmicas, así como una fuerte correlación de las variables térmicas con los atributos de las especies.

La existencia de regiones térmicas diferenciadas en el archipiélago (templado-fría, templada y cálida) explicaría la presencia de algunas especies en zonas muy concretas debido a sus "preferencias" térmicas, así como los gradientes de riqueza y abundancia observados. Así, las islas con mayores oscilaciones térmicas anuales presentaron los valores de riqueza específica más elevados. La explicación más evidente atiende a que la mayor heterogeneidad climática facilita la coexistencia de un mayor número de especies ya que se formaría un ecotono en el que coexisten especies típicas de aguas cálidas y de aguas más frías (Le Loeuff y von Cosel 1998). Por su parte, tal y como se ha observado en otros poblamientos de equinodermos, las temperaturas mínimas registradas en las islas más nororientales (Sal, Boa Vista) parecen condicionar la abundancia de las especies (Morgan y Cowles 1996; O'Hara y Poore 2001) mientras que, por el contrario, las islas con las mayores abundancias totales (Brava y, en menor medida Santiago y Maio) presentaron las máximas temperaturas medias. Es interesante destacar, que las islas más cálidas presentaron las mayores

abundancias de los erizos *D. antillarum* y *E. tribuloides* y la ofiura *Ophiotrix fragilis* f. *nuda*, pero, por el contrario, las menores abundancias de estrellas y holoturias.

6.6.- Otros factores y procesos ecológicos potencialmente relacionados con la estructura y variabilidad espacial del poblamiento en las distintas escalas espaciales de análisis

Relaciones inter e intraespecíficas: competencia y coexistencia

Algunas de las especies estudiadas tienen similitudes ecológicas, tanto de hábitat como tróficas. Esto induce a pensar que puedan existir fenómenos de competencia intraespecífica entre algunas de ellas tanto por el espacio como por el alimento. Pero, al mismo tiempo, la plasticidad trófica y de hábitat de la mayoría de ellas sugiere la posibilidad de que ocurra una segregación espacial (tanto en el eje horizontal como en el vertical) y/o del alimento a partir de presas o recursos alternativos diferentes para evitar o disminuir dicha competencia y favorecer la coexistencia, pudiendo ser otro factor influyente en las pautas observadas a pequeña escala espacial. De hecho, estas relaciones bióticas se han observado y, en algunos casos demostrado, en otros poblamientos de equinodermos. Por ejemplo, se han observado especies de estrellas (Howell et al 2002) o de erizos (McGehee 1992; Tuya et al. 2007) que habitan a profundidades diferentes o en microhábitats distintos (Mcclanahan 1988), e incluso especies que se alimentan de recursos tróficos distintos para coexistir en el mismo hábitat (Gaymer et al. 2001; Gaymer y Himmelman 2002; Vanderklift et al. 2006; Rule y Smith 2007).

En nuestro caso se han citado algunos ejemplos de posible segregación espacial y/o de recursos tróficos con el fin de evitar la competencia. Por ejemplo, las estrellas *Marthasterias glacialis* y *Coscinasterias tenuispina* presentaron distribuciones espaciales características en el archipiélago, y además alcanzaron abundancias máximas en localidades diferentes, podrían habitar a profundidades distintas. Otro posible ejemplo de segregación batimétrica podría ocurrir entre los erizos *E. lucunter* y *D. antillarum* frente a *E. tribuloides*. A su vez, *D. antillarum* y *E. tribuloides* co-habitan con abundancias similares a partir de 5 m de profundidad, por lo que es posible que exista una segregación en el tipo de alimento para facilitar su coexistencia.

Al mismo tiempo, la distribución tan restringida y la escasa frecuencia de aparición de los erizos *A. lixula* y *P. lividus* también podría estar relacionada con fenómenos de competencia interespecífica con otros erizos como *D. antillarum*, *E. lucunter* o *E. tribuloides*, que

comparten las mismas preferencias alimenticias y de hábitat. Aún así, otros factores como la existencia de una pesquería intensa sobre *A. lixula* y *P. lividus* o alguna de ellas (Pfister y Bradbury 1996; Gianguzza *et al.* 2006) y/o que estén sometidas a mayores tasas de depredación que las otras especies de erizos podrían también explicar su abundancia y distribución en el archipiélago.

Tanto la segregación espacial como la trófica se verían favorecidas por la presencia de diferentes tipos de sustrato a pequeña escala espacial (arena, algas, coral, roca) ya que incrementan la diversidad de recursos tróficos y de tipos de hábitat, promoviendo la diversificación de nichos y el reparto de los recursos (Sloan y von Bodunge 1980; Levin 1992; Uthicke y Karez 1999). Por tanto, hábitats heterogéneos facilitarían la coexistencia tanto de especies con distintos tipos recursos tróficos y/o formas de alimentación (Lawrence 1975; Roberts y Brice 1982; Freeman y Rogers 2001) como de especies generalistas con mayor plasticidad alimenticia (ej.: *O. ophidianus*, *C. tenuispina*, *E. sepositus sepositus*) que, aun prefiriendo el mismo tipo de alimento, pueden alimentarse de recursos diferentes para evitar la competencia y permitir la coexistencia a pequeña escala espacial (McClanahan 1988; Gaymer *et al.* 2001; Gaymer *et al.* 2004; Vanderklift *et al.* 2006). De hecho, las relaciones encontradas entre los atributos biológicos y ecológicos de la especie y las variables del hábitat apoyan dicha suposición, ya que hábitats heterogéneos caracterizados por piedras, arena y coral estuvieron significativamente relacionados con especies que se alimentan de distintos recursos tróficos (macro y micro invertebrados; detritus, carroña, peces, etc.) y que presentan diferentes formas de alimentación (carroñeras, depredadoras o detritívoras).

No obstante, tras los indicios presentados en este trabajo sería interesante abordar trabajos experimentales para determinar la existencia e intensidad de mecanismos inter o intraespecíficos de competencia y coexistencia (reparto de los recursos, reparto temporal y reparto espacial del nicho) en el poblamiento estudiado (Amarasekare 2003).

“Supply-side ecology”

A la hora de explicar la estructura y pautas de distribución del poblamiento estudiado no se puede olvidar la gran relevancia que tienen los procesos de asentamiento y reclutamiento (“supply-side ecology”) en la estructuración de las comunidades bentónicas (Underwood y Fairweather 1989), así como la influencia directa que tienen en la distribución y abundancia de las poblaciones adultas de equinodermos (Tegner y Dayton 1981; Ebert 1983; Rowley 1989; Lozano *et al.* 1995).

En términos generales, se ha considerado que los procesos de asentamiento y reclutamiento operan mayoritariamente a gran escala espacial (Menge 1992; Emler 1995; Chesson 1998), pero también se ha observado que las diferencias en las abundancias entre localidades (a escala de cientos de metros) también pueden deberse a diferencias en el reclutamiento entre las mismas (Sala y Zabala 1996; Underwood y Chapman 1996). Además, está ampliamente reconocido que tanto en el asentamiento como en el reclutamiento influyen un gran número de factores y procesos ambientales y biológicos que operan a diferentes escalas espaciales y temporales (Ebert 1983; Balch y Scheibling 2000), lo que dificulta la inferencia de su importancia en las pautas observadas sin estudios apropiados. De entre ellos, factores analizados en este trabajo como la estructura física del hábitat (Strathmann 1978; Cameron y Schroeter 1980; Byrne *et al.* 1998; Köhler *et al.* 1999; Hereu 2004) y la temperatura (Greenwood y Bennett 1981; Miller y Emler 1999; Tyler *et al.* 2000) juegan un papel fundamental, a pequeña y gran escala respectivamente.

Al mismo tiempo, las pautas de distribución vertical del poblamiento estudiado y sus relaciones con la profundidad pueden también estar determinadas por el asentamiento y reclutamiento larvario (Underwood y Fairweather 1989; Hereu *et al.* 2004). Las larvas de las especies estudiadas podrían preferir asentarse en determinados rangos de profundidad, ya sea por la presencia de determinados hábitats (Hereu *et al.* 2004) o por existir las condiciones ambientales adecuadas (Strathmann 1978). Otra posibilidad es que el reclutamiento de las especies estudiadas ocurra en todo el rango batimétrico muestreado, pero que la distribución vertical de las especies esté controlada por la mortalidad post-asentamiento (Cameron y Schroeter 1980; López *et al.* 1998).

En definitiva, la evidencia indirecta sugiere que para inferir los posibles procesos ecológicos que influyen en las pautas de abundancia y distribución espacial detectadas, sería de suma importancia determinar experimentalmente el papel que ejerce el asentamiento y el reclutamiento sobre el poblamiento estudiado y, evidentemente, identificar cuáles son las escalas espaciales y temporales significativas de variabilidad del mismo (Ebert 1983, Underwood y Chapman 1996; Chesson 1998).

Productividad de las aguas del archipiélago de Cabo Verde

Un aspecto de particular importancia derivado del presente estudio para trabajos posteriores es el interés de estudiar la relación entre poblamiento y otras variables ambientales de reconocida influencia en la estructura, composición y heterogeneidad espacial de los poblamientos de equinodermos a pequeña y gran escala espacial. Entre ellas cabe destacar la concentración de nutrientes en el agua (Menge 1992; Polis y Strong 1996; López *et al.* 1998; Eckert 2007). En función de los resultados obtenidos, el análisis de la

concentración de nutrientes y fitoplancton existentes en las aguas del archipiélago y zonas cercanas parece necesario, ya que este factor tiene una influencia directa sobre varias de las especies estudiadas (la ofiura *O. fragilis* f. *nuda*, la mayor parte de los erizos y holoturias) debido a que también se pueden alimentar filtrando la materia orgánica en suspensión (Warner 1979; Pannucci *et al.* 1993; Allen 1998). Además, es probable que la productividad de las islas de Cabo Verde sea un factor limitante para las larvas de las especies estudiadas ya que son planctónicas y, por tanto, se verán favorecidas por la abundancia de fitoplancton, bacterias o materia orgánica particulada (López *et al.* 1998; Lefebvre *et al.* 1999).

6.7.- Conclusiones generales

A partir de los datos presentados y la discusión de los mismos en los diversos apartados de la presente Memoria, podemos extraer las siguientes conclusiones generales:

- 1^a. El archipiélago de Cabo Verde presentó una alta riqueza de especies de equinodermos (97), principalmente de la clase Asteroidea, en comparación con otros archipiélagos macaronésicos como Azores o Madeira. Además, el presente trabajo aporta 13 nuevas citas (7 holoturias; 4 estrellas, 1 ofiura y 1 erizo), siendo 4 de ellas primeras citas para el Atlántico oriental.
- 2^a. El poblamiento mostró heterogeneidad a todas las escalas espaciales consideradas (isla, localidad y réplica), aunque la variabilidad, tanto de las especies como de los descriptores del hábitat, se manifestó principalmente a pequeña escala espacial. A su vez, dicha heterogeneidad espacial también se evidenció entre los rangos de profundidad muestreados.
- 3^a. Se han encontrado relaciones significativas entre la estructura física del hábitat y la profundidad con los parámetros poblacionales y la abundancia de las especies. Aunque los efectos de la complejidad y heterogeneidad del hábitat fueron específicos, la probabilidad de aparición de especies de las clases Echinoidea, Holothuroidea y la ofiura *O. fragilis* f. *nuda* fue mayor en hábitats complejos determinados por bloques rocosos de pequeño y mediano tamaño.
- 4^a. Las pautas observadas a pequeña escala espacial estuvieron relacionadas con la estructura física del hábitat y, a su vez, parecen estar relacionadas con la fisiología, disponibilidad de alimento y comportamiento de las distintas especies, así como con mecanismos de competencia y coexistencia interespecíficos. Por su parte, las pautas

observadas a mayor escala espacial (entre islas) parecen responder a la variabilidad de factores oceánicos, como la temperatura, aunque la dinámica del asentamiento larvario, el éxito en el reclutamiento y la influencia de dichos factores ambientales sobre estos procesos también han sido relacionados con la heterogeneidad encontrada a gran escala espacial.

Bibliografia

Bibliografía

- Abbott, D.P., Ogden, J.C. y Abbott, I.A. 1974. Studies on the activity pattern, behaviour and food of the echinoid *Echinometra lucunter* (Linnaeus) on the beachrock and algal reefs at St. Croix, U.S. Virgin Islands. *West Indies Laboratory Special Publication* N° 4. Dickinson University, Christiansted, St. Croix, U.S. Virgin Islands, 111 pp.
- Abed-Navandi, A. 2000. Thalassinideans new to the fauna of Bermuda and the Cape Verde Islands. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 102 B: 291-299.
- Abreu-Pérez, M. 1983. Nuevos ofiuroides (Echinodermata: Ophiuroidea) del Golfo de Batabanó, Cuba. *Poeyana* 259: 1-6.
- Abreu-Pérez, M. 1990. Lista actualizada de ofiuroides cubanos. *Poeyana* 389: 1-13.
- Abreu-Pérez, M., Solis-Marín, F.A. y Laguarda-Figueras, A. 2005. Catálogo de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Ophiuroidea) nerítico-bentónicos del Archipiélago cubano. *Rev. Biol. Trop.* 53: 29-52.
- Acosta, M. 2002. Nicho y evolución. *Rev. Biol.* 16: 3-7.
- Aguirrezabalaga, F., Arraras, M.D., Arteché, I., Romero, A., Ruiz de Ofenda, M.J., Torres, J.A., Uriz, M.J., Zabala, M. e Ibáñez, M. 1985. Contribución al conocimiento de la fauna marina de la costa vasca III. *Lurralde: Inv. Esp.* 8: 121-140.
- Allen, J.R. 1998. Suspension feeding in the brittle star *Ophriothrix fragilis*: efficiency of particle retention and implications for the use of encounter-rate models. *Mar. Biol.* 132: 383-390.
- Alva, V. y Vadon, C. 1989. Ophiuroids from the western coast of Africa (Namibia and Guinea Bissau). *Sci. Mar.* 53: 827-845.
- Alves, F. M. A., Chicharro, L. M., Serrao, E. y Abreu, A. D. 2001. Algal cover and sea-urchin spatial distribution at Madeira Island (NE Atlantic). *Sci. Mar.* 65: 383-392.

Bibliografía

- Ambrose, W.G., Jr. 1993. Effects of predation and disturbance by ophiuroids on soft-bottom community structure on Oslofjord: Results of a mesocosm study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97: 225-236.
- Amy, R.L. 1983. Gametes sizes and developmental time tables of five tropical sea urchins. *Bull. Mar. Sci.* 33: 173-176.
- Anadón, R. 1977. Equinodermos recogidos durante la campaña "Atlor VII" en las costas noroccidentales de África (noviembre 1975). *Res. Exp. Cient. B/O Cornide* 6: 165-168.
- Andrew, N.L. 1993. Spatial heterogeneity, sea urchin grazing and habitat structure on reefs in temperate Australia. *Ecology* 74: 292-302.
- Andrew, N.L. y Mapstone, B.D. 1987. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25: 39-90.
- Andronikov, V.B. 1963. Thermostability of the sex cells and zygotes of sea urchins. *Cytology USSR* 5: 234-237.
- Andronikov, V.B. 1975. Heat resistance of gametes of marine invertebrates in relation to temperature conditions under which the species exist. *Mar. Biol.* 30: 1-12.
- Aranda y Millan F. 1908. Contribución al conocimiento de los Equinodermos de España y en especial los holoturoideos. *Mem. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 5: 215- 257.
- Archambault, P. y Bourget, E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.:* 136: 111-121.
- Arteche I. 1984. *Equinodermos de las costas de Galicia y Cornisa Cantábrica: Catálogo previo y estudio de la clase Holothuroidea en las aguas litorales*. Tesis de Licenciatura. Universidad del País Vasco, 161 pp.
- Attrill, M. J., Strong, J. A. y Rowden, A. A. 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by structural complexity? *Ecography* 23: 114-121.
- Bacallado, J.J., Moreno, E. y Pérez Ruzafa, A. 1984. Echinodermata (Canary Islands). Provisional checklist. *Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference, Galway*, pp. 149-151.

- Baker, N.F., Rowe, F. W. E. y Clark, H. E. S. 1986. A new class of Echinodermata from New Zeland. *Nature* 321: 862-864
- Balch, T. y Scheibling, R. E. 2000. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens off Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205: 139-154.
- Barbaro, L., Corcket, E., Dutoit, T. y Peltier, J. 2000. Réponses fonctionnelles des communautés pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. *Can. J. Bot.* 78: 1010-1020.
- Barkai, A. 1991. The effect of water movement on the distribution and interaction of three holothurian species on the South African west coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 153: 241-254.
- Barker, M. y Nichols, D. 1983. Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*. *J. Mar. Biol. Asses. UK.* 63: 745-765.
- Barnes, R.D. 1987. *Zoología de los invertebrados*. Interamericana, México. 957 pp.
- Barnes, D.K. y Crook, A.C. 2001. Quantifying behavioral determinants of the coastal European sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Mar. Biol.* 138: 1205-1212.
- Barrois, T. 1887. Liste des échinodermes recueillis aux Açores durante les mois d'Aout et septembre 1887: 109-115.
- Barry, J. P. y Dayton, P. K. 1991. Physical heterogeneity and the organization of marine communities. En: *Ecological Heterogeneity*. Kolasa and Pickett (eds), Springer-Verlag, pp. 270-320.
- Bartholomew, A., Diaz, R .J. y Cicchetti, G. 2000. New dimensionless indices of structural habitat complexity: predicted and actual effects on a predator's foraging success. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 206: 45-58.
- Beck, M.W. 1995. Size-specific shelter limitation in stone crabs: a test of the demographic bottleneck hypothesis. *Ecology* 76 (3): 968-980.

Bibliografía

- Beck, M.W. 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 249: 29-49.
- Beddingfield, S.D. y McClintock, J.B. 2000. Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. *Mar. Ecol.* 21: 17-40.
- Bell, S.S., McCoy, E.D. y Mushinsky, H.R. (eds.). 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London.
- Benedetti-Cecchi, L. y Cinelli, F. 1997. Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general? *Pol. Biol.* 18: 337-343.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F. y Cinelli, F. 1998. Density dependent foraging of sea urchins in shallow subtidal reefs on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163: 203-211.
- Bernasconi, I. 1980. Asteroideos argentinos. VII. Familia Echinasteridae. *Hidrobiol.* (V) 12: 247-262.
- Berstein, B.B., Williams, B.E. y Mann, K.H. 1983. The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). Destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol.* 63: 39-49.
- Birkeland, C. 1982. Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea). *Mar. Biol.* 69: 175-185.
- Birkeland, C. 1989. The influence of echinoderms on coral-reef communities. En: *Echinoderm Studies*. Jangoux, M. y Lawrence, J.M. (eds.) Balkema Press, Rotterdam, pp. 1-79.
- Black, K. P. y Moran, P. J. 1991. Influence of hydrodynamics on the passive dispersal and initial recruitment of larvae of *Acanthaster planci* on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 55-65.
- Blake, D.B. 1981. A reassessment of the seastar orders Valvatida and Spinulosida. *J. Nat. His.* 15: 375-394.

- Blake, D.B. 1990. Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bull. Mar. Sci.* 46 (3): 701-718.
- Blanchard, D. y Bourget, E. 1999. Scales of coastal heterogeneity: influence on intertidal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 179: 163-173.
- Botsford, L.W. 2001. Physical influences on recruitment to California Current invertebrate populations on multiple scales. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 1081-1091.
- Bremner, J., Rogers, S.I. y Frid, C.L.J. 2006a. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *J. Mar. Syst.* 60: 302-316.
- Bremner, J., Rogers, S.I. y Frid, C.L.J. 2006b. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecol. Ind.* 6: 609- 622.
- Bressan, M. y Brunetti, M. 1995. Influence of temperature and salinity embryonic development of *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). *Hydrobiol.* 304: 175-184.
- Briggs, E.C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York (series in population biology), 475 pp.
- Briggs, J.C. 1966. Oceanic Islands, Endemism, and Marine Paleotemperatures. *Sys. Zool.* 1:153-163.
- Brito, A., Pérez-Ruzafa, A. y Bacallado, J.J. 1997. Ictiofauna costera de las islas Galápagos: composición y estructura del poblamiento de los fondos rocosos. *Res. Cient. Proy. Galápagos TFCM* n°5, 61 pp.
- Brosseau, O. y Eléaume, M. 2001. Morphometric análisis of pedicellariae in *Stylocidaris affinis* (Philippi, 1845) (Echinodermata, Echinoidea, Cidaridae) using Scanning Electron Microscopy (SEM). En. *Echinoderm Research 2001*. Féral y Dávid (eds.), Balkelma, Rotterdam. pp. 137-142.
- Bryan, P.J., McClintock, J.B. y Hopkins, T.S. 1997. Structural and chemical defenses deterrence by fish of echinoderms from the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210. 173-186

Bibliografía

- Bulteel, P., Jangoux, M. y Coulon, P. 1992. Biometry, bathymetric distribution and reproductive cycle of the holothuroid *Holothuria tubulosa* from Mediterranean seagrass beds. *Mar. Ecol.* 13 (1): 53-62.
- Byrne, M., Andrew, N.L., Worthington, D.G. y Brett, P. 1998. Reproduction in the diadematioid sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. *Mar. Ecol.* 138: 305-318.
- Cage, J.D. y Tyler, P.A. 1982. Depth related gradients in size structure and the bathymetric zonation of deep-sea brittle stars. *Mar. Biol.* 71: 299-308.
- Cameron, R.A. 1986. Reproduction, larval occurrence and recruitment in Caribbean sea urchins. *Bull. Mar. Sci.* 39 (2): 332-346.
- Cameron, R.A. y Schroeter, S.S. 1980. Sea urchin recruitment: the effect of substrate selection on early juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2: 243-347.
- Cameron, R.A., Boidron-Metairon, I. y Monterrosa, O. 1985. Does the embryonic response to temperature and salinity by four species of Caribbean Sea urchins parallel the reproductive synchrony? *Proceedings of the 5th International Coral Reefs Congress*, Tahiti, Vol. 5, pp. 273-278.
- Carpenter, R.C. 1981. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. Mar. Res.* 39: 749-765.
- Carpenter, R.C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecol. Monogr.* 56: 345-363.
- Carpenter, R.C. 1990. Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long term effects on sea urchin populations-dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.* 104: 67-77.
- Caso, M.E. 1948. Contribución al conocimiento de los equinoideos de México. Algunas especies de equinoideos litorales. *An. Inst. Biol. Mex.*, XIX, 1: 183-231.
- Caso, M.E. 1951. Ofiuroideos de México. I. *An. Inst. Biol. Mex.*, XXII, 1: 119-312.

- Caso, M.E. 1957. Contribución al conocimiento de los Holoturoideos de México. III. Algunas especies de Holoturoideos litorales en la costa pacífica mexicana. *An. Inst. Biol. Mex.*, XXVIII: 309-337.
- Caso, M.E. 1972. El género *Acanthaster*. Su biología, ecología y su efecto destructor de los arrecifes. *Rev. Soc. Mex. His. Nat.* 23: 51-83.
- Caso, M. E. 1989. Las especies del género *Luidia* Forbes y *Astropecten* Gray del Caribe Mexicano, colectadas en las campañas oceanográficas PROIBE II-III-IV a bordo del B/O "Justo Sierra". *Anales del Instituto de Ciencias del mar y Limnología*. (<http://biblioweb.dgsca.unam.mx>)
- Caso, M. E., Laguarda, A., Solís, F.A., Ortega A. y Durán, A. 1993. Contribución al conocimiento de la ecología de la comunidad de equinodermos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del mar y Limnología* (<http://biblioweb.dgsca.unam.mx>)
- Cavalieri, A. 1971. Fauna e flora dei laghi de Faro e Ganzirri. III. Osservazioni bio-ecologiche sugli Echinodermi del lago de Faro (Messina). *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.* 26: 237-242.
- Caycedo, E. 1978. Holothuroidea (Echinodermata) de aguas someras en las costas norte de Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betón* 11: 39-47.
- Caycedo, E. 1979. Observaciones de los equinodermos en las islas de Rosario. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betón* 11: 54-70.
- Chapman, M.G. 1951. Aspects of the fauna and flora of the Azores. IV. Echinodermata. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12 (8): 398-400.
- Chapman, M.G. 2005. Molluscs and echinoderms under boulders: Tests of generality of patterns of occurrence. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 325: 65-83.
- Chapman, M.G. y Underwood, A.J. 2008. Scales of variation of gastropod densities over multiple spatial scales: comparison of common and rare species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 147-160.

Bibliografía

- Charvet, S., Statzner, B., Usseglio-Polatera, P. y Dumont, B. 2000. Traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Arch. Hydrobiol.* 142 (4): 277-296.
- Chelazzi, G., Serra, G. y Bucciarelli, G. 1997. Zonal recovery after experimental displacement in two sea urchins co-occurring in the Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212 : 1-7.
- Chen, Z.Q. y McNamara, K.J. 2006. End-Permian extinction and subsequent recovery of the Ophiuroidea (Echinodermata). *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.* 236: 321-344.
- Cherbonnier, G. 1950. Note sur *Holothuria dakarensis* Panning. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2 série, t. XXII, n° 1: 102-108.
- Cherbonnier, G. 1951. Inventaire de la fauna marine de Roscoff. *Echinodermes*. Suppl. 4, XV, pp. 1-15.
- Cherbonnier, G. 1956. Les Échinodermes de Tunisie. *Bull. Sta. Oceanog. Salammbó* 33: 1-23.
- Cherbonnier, G. 1958. Faune marine des Pyrénées-Orientales. Fascicule 2. *Echinodermes*. Université de Paris. Laboratoire Arago, Banyuls-Sur-Mer, pp.54-67.
- Cherbonnier, G. 1958b. Holothuries des cotes de Sierra Leone (5 et dern. Note). *Bull. Mus.*, 2 série, t. XXX, N°4: 371-378.
- Cherbonnier, G. 1959. Echinodermes de la Guyana Française (Crinoides, Astérides, Ophiurides, Echinides, Holothurides). *Bull. Mus.*, 2 série, t. XXXI, N° 5: 440-447.
- Cherbonnier, G. 1960 Complément a la fauna Echinodermique des Pyrénées-Orientales. *Ville et Milieu*, XI, 1.
- Cherbonnier, G. 1962. *Ophiures de l'Expédition Antarctique Belge* (1960-1961). 39 p., 8 pls.
- Cherbonnier, G. 1965. Holothurides. Expédition Océanographique Belge dans les Eaux Cotières Africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949). *Résultats scientifiques. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*. Vol III, Fascicule 11, 24 pp.

- Cherbonnier, G. 1975. Note sur la présence, dans le golfe de Guinée de l'holothurie *Aspidochirota Stichopus badionotus* Selenka (= *S. maculatus* Greef). *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, 3 sér., n° 300, Zoologie 210: 603-630.
- Cherbonnier, G. y Sibuet, M. 1973. Résultats scientifique de la campagne Noratlante: Astéroïdes et Ophiurides. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris (Zool)* N° 76: 1333-1394.
- Chesson, P. 1998. Recruitment limitation: a theoretical perspective. *Aust. J. Ecol.* 23: 234-240.
- Chiappone, M., Swanson, D. W. y Miller, S. L 2002. Density, distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235: 117-126.
- Chevenet, F., Dolédec, S. y Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Fresh. Biol.* 31: 295-309.
- Chiappone, M., Swanson, D.W. y Miller, S. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235: 117-126.
- Choler, P. 2005. Consistent shifts in Alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Art. Ant. Alp. Res.* 37 (4): 444-453.
- Cintra-Buenrostro, C.E., Reyes-Bonilla, H. y Herrero-Pérez, M.D. 2005. Oceanographic conditions and diversity of sea stars (Echinodermata: Asteroidea) in the Gulf of California, México. *Rev. Biol. Trop.* 53: 245-261.
- Clark, A.M. 1955. Echinodermata of the Gold Coast. *J. West African Sci. Ass.* 1: 16-56.
- Clark, A.M. 1962. Asteroidea. *Rep.B.A.N.Z Antarctic Res. Exped.*, 1929-31, B9: 1-104.
- Clark, A.M. 1970. Notes on the family Amphiuroidae (Ophiuroidea). *Bull. British Mus.(Nat. His. Zool.* 19: 1-81.
- Clark, A.M. 1974. Notes on some echinoderms from southern Africa. *Bull. British Mus. Nat.His. Zool.* 26: 423-487.

Bibliografía

- Clark, A.M. 1976. Echinoderms of coral reefs. En: *Biology and geology of coral reefs*, Vol. 3 (Biology 2). Jones O. y Endean, R. (eds). Academic Press, New York. pp. 95-123.
- Clark, A.M. 1982. Notes of Atlantic Asteroidea. 2. Luidiidae. *Bull. British Mus. Nat. His. Zool.* 42: 157-184.
- Clark, A.M. y Courtman-Stock, J. 1976 The echinoderms of southern Africa. *Bull. British Mus. Nat. His. Zool.*, London. 277 pp.
- Clark, A.M. y Downey, M.E. 1992. *Starfishes of the Atlantic*. Chapman y Hall, London. 794 pp.
- Clark, H.L. 1904. The echinoderms of the Woods Hole Region. *Fish. Bull. U.S. Fish Wildl. Serv.* 1902. 22: 545-576.
- Clark, H.L. 1916. Report on the sea lilies, starfishes, brittlestars and sea urchins obtained by the F.I.S Endeavour on the coasts of Queensland, New South Wales, Tasmania, Victoria, South Australia and Western Australia. *Endeavour Res.* 4: 1-123.
- Clark, H.L. 1921. The echinoderm fauna of Torres Strait: its composition and its origin. *Carnegie Institution of Washington Publication* N° 214, Papers from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington 10: 1-224.
- Clark, H.L. 1919. The distribution of the littoral echinoderms of the West Indies. *Carnegie Institution of Washington Publication* N° 281, Papers from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington 13: 49-74.
- Clark, H.L. 1922. The holothurians of the genus *Stichopus*. *Bull. Mus. Comparative Zool.*, Vol. LXV, N° 3.
- Clark, H.L. 1924. The Synaptinae. *Ibid.* LXV.
- Clark, H.L. 1925. *Catalogue of the recent sea-urchins in the collection of the British Museum (Natural History)*. Oxford University Press. 250 pp.
- Clark, H.L. 1933. A handbook of the littoral echinoderms of Puerto Rico and other West Indian Islands. *Scient Surv. Puerto Rico* 16: 1-60.

- Clark, H.L. 1946. The echinoderm fauna of Australia: Its composition and its origin. *Carnegie Institution of Washington Publication* N° 566: 1-567.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. 1994. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Clearly, D.F.R. y Renema, W. 2007. Relating species traits of foraminifera to environmental variables in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*: 334: 73- 82,
- Coe, W.R. 1912. *Echinoderms of Connecticut*. Bull. 19, Conn. Geol. Nat. Hist. Surv. Hartford, CT. 152 pp.
- Cognetti, G. y Delavault, R. 1960. Recherchers sur la sexualité d´*Echinaster sepositus*. etude des glandes génitales chez les animaux des cotes de Livourne. *Cahiers Biol. Mar.* 1.
- Cornelis, J., Hazevoet, F. y Wenzel, W. 2000. Whales and dolphins (Mammalia, Cetacea) of the Cape Verde Islands, with special reference to the Humpback Whale *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). *Contributions to Zoology*, 69 (3)
- Cosel, R. Von 1982. Marine Mollusken der Kapverdischen Inseln. Übersicht mit zoogeografischen Anmerkungen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 52: 35-76.
- Crook, A. C., Verling, E. y Barnes, D. K. A. 1999. A comparative study of the covering reaction of the purple sea urchin, *Paracentrotus lividus* under laboratory and field conditions. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 79: 1117-1121.
- Crowe, T.P. y Underwood, A.J. 1998. Testing behavioural “preference” for suitable microhabitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225: 1-11.
- Crowley, T.J. 1981. Temperature and circulation changes in the eastern northe Atlantic during the last 150000 years: evidence from the planktonic foraminiferal record. *Mar. Micropal.* 6: 97-129.
- Crozier, W.J. 1917. Multiplication by fission in holothurians. *Amer. Nat.* 51: 560-566.

Bibliografía

- Crozier, W. 1920. Temporal relation of asexual propagation and gametic reproduction of *Coscinasterias tenuispina*. *Biol. Bull.* 39.
- Crump, R.G. y Barker, M.F. 1995. Sexual and asexual reproduction in geographically separated populations of the fissiparous asteroid *Coscinasterias calamaria* (Gray). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88: 109-127.
- Cunha, R.L., Castilho, R., Rüber, L. y Zardoya, R. 2005. Patterns of Cladogenesis in the Venomous Marine Gastropod Genus *Conus* from the Cape Verde Islands. *Sys. Biol.* 54: 634 - 650
- Da Franca, P., Da Franca, M., Da Costa, F. 1959. Contribução para o conhecimento das langostas do arquipélago de Cabo Verde. *Notas mimeografadas do Centro Biologia Piscatoria* 6: 1-21
- Dajoz, R. 1979. *Tratado de Ecología*. MundiPrensa (eds). Madrid, 610 pp.
- Dance, C. 1987. Patterns of activity of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Bay of Port-Cros (Var, France, Mediterranean). *Mar. Ecol.* 8 (2): 131-142.
- Dance, C. y Savy, S. 1987. Predation on *Paracentrotus lividus* by *Marthasterias glacialis*: an in-situ experiment at Port-Cross (France, Mediterranean). *Posidonia Newsletter* 1: 35-41.
- Dayton, P.K. 1991. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monog.* 41: 352-389.
- Dayton, P.K. y Tegner, M.J. 1984. The importance of scale community ecology: a kelp forest example with a terrestrial analogism. En: *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. (Price, Slobodchikoff y Gaud eds.), pp. 458-481.
- Deheyn, D., Mallafet, J. y Jangoux, M. 2000. Expression of bioluminescence in *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea: Echinodermata) in presence of various organisms: a laboratory study. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 80: 179-180.
- Deichmann, E. 1930. The holothurians of the western part of the Atlantic Ocean. *Bull. Mus. Comparative Zoöl. Harvard College* 71: 43-226.

- Deichmann, E. 1938. Holothurians from Biscayne Bay, Florida. *Proceedings of the Florida Academy of Sciences*, Vol. 3: 128-137.
- Deichmann, E. 1940. Report on the holothurians collected by the Harvard-Havana expeditions 1938 and 1939, with a revision of the Molpadonia of the Atlantic Ocean. *Mem. Soc. Cubana Hist. Nat.* 14: 3.
- Deichmann, E. 1954. The holothurians of the Gulf of Mexico. Fish Wild Service 55. *Fish. Bull.* 89: 381-410.
- Deichmann, E. 1957. The littoral holothurians of the Bahama Islands. *American Museum Novitates* 1821: 1-20.
- Deichmann, E. 1958. The Holothuridea collected by the "Velero III", ecc II. Aspidochirota. *Rep. Allan Hancock Pacif. Exp.* 11: 2.
- Deichmann, E. 1963. Shallow water holothurians know from the Caribbean waters. *Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands* 63: 100-117.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.F.J. y Champley, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Statistics* 3: 143-166.
- Downes, B.J., Lake, P. S., Schreiber, E.S.G. y Glaister, A. 1998. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. *Ecol. Monog.* 68. 237-257.
- Downes, B.J., Lake, P. S., Schreiber, E.S.G. y Glaister, A. 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia* 123: 569-581.
- Downey, M.E. 1973. Starfishes from the Carribean and the Gulf of Mexico. *Smit. Cont. Zool.* 126: 1-158.
- Dray, S., Chessel, D. y Thioulouse, J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84: 3078- 3089.

Bibliografía

- Drolet, D., Himmelman, J.H. y Rochette, R. 2004. Effect of light and substratum complexity on microhabitat selection and activity of the ophiuroid *Ophiopholis aculeata*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 313: 139-154.
- Drouin, G., Himmelman, J. y Béland, T. 1985. Impact of tidal salinity fluctuations on echinoderm and mollusc populations. *J. Can. Zool.* 63 (3): 1377- 1387.
- Duda, T.F. Jr. y Rolán, E. 2005. Explosive radiation of Cape Verde *Conus*, a marine species flock. *Mol. Ecol.* 14 (1), 267-272.
- Dumas, P., Kulbicki, M., Chifflet, S., Fichez, R. y Ferraris, J. 2007. Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344: 88-100.
- Dumont, C.P., Drolet, D., Deschênes, I. y Himmelman J.H. 2007. Multiple factors explain the covering behaviour in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Ani. Behav.* 73: 979-983.
- Dupont, S. y Mallefet, J. 1999. Population dynamics of *Amphipholis squamata* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Oliveri-Tindari's lagoon system, Sicily. En: *Echinoderm Research 1998*. Candia-Carnevali, MD. y Bonasoro, F. (eds). Balkema: Rotterdam. pp. 65-70.
- Ebert, T.A. 1971. A preliminary quantitative survey of the echinoid fauna of Kealakekua and Honaunau Bays, Hawaii. *Pac. Sci.* 25: 112-131.
- Ebert, T.A. 1982. Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecol. Monogr.* 52: 353-394.
- Ebert, T.A. 1983. Recruitment in echinoderms. En: *Echinoderm studies, Vol. I*. Jangoux, M. y Lawrence, J.M. (eds.), Balkelma, Rotterdam, pp. 169-203.
- Ebling, F.J., Kitching, J.A., Muntz, L. y Pratt, V.M. 1966. The ecology of Lough Ine. XVI. Predation and diurnal migration in the *Paracentrotus* community. *J. Anim. Ecol.* 35: 559-566.
- Eckert, G.L. 2007. Spatial patchiness in the sea cucumber *Pachythyone rubra* in the California Channel Islands. *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* 348: 121-132.

- Ekman, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick y Jackson, London, 417 pp.
- Emanuel, B.P., Bustamante, R.H., Branch, G.M., Eekhout, S. y Odendaal, F.J. 1992. A zoogeographic and functional approach to the selection of marine reserves on the west coast of South Africa. *South African J. Mar. Sci.* 12: 341-354.
- Emler, R.B. 1995. Developmental mode and species geographic range in regular sea urchins. *Evolution* 49 (3): 476-489.
- Entrambasaguas, L. 2003. *Estudio de la fauna de equinodermos del archipiélago de Cabo Verde: escalas de variabilidad espacial y factores que explican su distribución*. Tesis de licenciatura. Universidad de Murcia, España.
- Etherington, L.L. y Eggleston D.B. 2000. Large-scale blue crab recruitment: linking postlarval transport, post-settlement planktonic dispersal, and multiple nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204: 179-198.
- Falcao de Souza Alves, O. y Ramos Pinto Cerqueira, W. 2000. Echinodermata das praias de Salvador (Bahia, Brasil). *Rev. Bras. Zool.* 17 (2): 543-553.
- Fell, H.B. 1960. The synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 26: 1-44.
- Fell, H.B. 1982. A revision of the major genera of amphiuroid. Ophiuroidea. Transaction on the Royal Society of New Zeland. *Zoology* 2: 1-26.
- Ferlin-Lubini, V. y Ribí, G. 1978. Daily activity of *Astropecten aranciacus* and two related species under natural conditions. *Helgoländer wiss. Meeresunters* 31: 117-127.
- Fernández, J. 2000. Noticia de nuevos taxones para la ciencia en el ámbito Íbero-Balear y Macaronésico. Nuevos taxones animales descritos en la península Ibérica y Macaronesia desde 1994 (4ª parte). *Graellsia* 56: 119-150.
- Ferrer, D. 1994. *Variaciones espaciales de la vegetación en la Sierra de Cartagena (Sureste Ibérico)*. *El análisis de gradientes en los problemas de escala*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- Fletcher, D.J. y Underwood, A.J. 2002. How to cope with negative estimates of components of variance in ecological field studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 273: 89-95.

- Francour, P. 1997. Predation on holothurians: a literature review. *Inv. Biol.* 116: 52-60.
- Franz, D.R., Worley, E.K. y Merrill, A.S. 1991. Distribution patterns of common seastars of the middle Atlantic continental shelf of the North West Atlantic, gulf of Main to Cape Hatteras. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole* 160: 394- 418.
- Fredj, G. (1974) Stockage et exploitation des données en ecologie marine. Considerations biogeografiques sur le peuplement benthique de al Méditerranée. *Mem. Inst. Oceanogr. Monaco* 7. 88 pp.
- Freeman, S.M. 2003. Size-dependent distribution, abundance and diurnal rhythmicity patterns in the short-spined sea urchin *Anthocidaris crassispina*. *Est. Coast Shelf Sci.* 58: 703-713.
- Freeman S.M., Richardson, C.A. y Seed, R. 2001. Seasonal abundance, spatial distribution, spawning and growth of *Astropecten irregularis* (Echinodermata: Asteroidea). *Est. Coast. Shelf Sci.* 53: 39-49.
- Freeman, S.M y Rogers, S.I. 2003. A new analytical approach to the characterisation of macro-epibenthic habitats: linking species to the environment. *Est. Coast Shelf Sci.*: 56: 749-764.
- Fujita, T., Ishida, Y. y Irimura, S. 1997. Ophiuroids collected from the deep waters of Suruga Bay, central Japan. *Nat. Sci. Mus. Monogr.*, 12: 257-268.
- Fujita, T. y Ohta, S. 1989. Spatial structure within a dense bed of the brittle star *Ophiura sarsi* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the bathyal zone off Otushi, northeastern Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* 45: 289-300.
- Fujita, T. y Liao, Y. 2001. Ophiuroids (Echinodermata) collected in the shallow water of Hainan Island, South China Sea. Marine Fauna of the Shallow Waters around Hainan Island, South China Sea. K. Matsuura (ed.). *Nat. Sci. Mus. Monog. Tokyo* 21: 95-99.
- Gage, J.D. 1986. The benthic fauna of the Rockall Trough regional distribution and bathymetric zonation. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B-Biological Sciences* 88: 159-174.

- Galán Novella, C. y López-Ibor, A. 1981. Nota preliminar sobre faunística y biogeografía de los Equinoideos y Ofiuroideos de la Península Ibérica y Baleares. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 79: 293-309.
- Gallo, J. 1988. Contribución al conocimiento de los Equinodermos del Parque Nacional Natural Tayrona. I. Echinoidea. *Trianea* (Act. Cient. Tecn. INDERENA) 1: 99-110
- García-Charton, J.A. y Pérez-Ruzafa, A., 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Mar. Biol.* 138: 917-934.
- Garrido, M.J., Haroun, R.J. y Lessios, H.A. 2000. Annual reproductive periodicity of the sea urchin *Diadema antillarum* in the Canary islands. *Bull. Mar. Sci.* 67 (3): 989-996.
- Garrido, M.J. 2003. *Contribución al conocimiento de Diadema antillarum (Philippi 1845), en Canarias*. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Gaymer, C.F., Himmelman, J.H. y Johnson, L.E. 2001. Use of prey resources by the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*: a comparison between field observations and laboratory experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 262: 13-30.
- Gaymer, C.F. y Himmelman, J.H. 2002. Mussel beds in deeper water provide an unusual situation for competitive interactions between the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 277: 13-44.
- Gaymer, C.F., Dutil, C. y Himmelman, J.H. 2004. Prey selection and predatory impact of four major seastars on a soft bottom subtidal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 313: 353-374.
- Giacobbe, S. y Rinelli, P. 1992. Ecological notes on *Arbaciella elegans* from populations of *Pinna* in the Straits of Messina. En: *Echinoderm Research 1991*. Scalera-Linaci, L y Canicatti, C. (eds.) Balkelma, Róterdam, pp. 185-189.
- Gianguzza, P., Chiantore, M., Bonaviri, C., Cattaneo-Vietti, R., Vielmini, I. y Riggio, S. 2006. The effects of recreational *Paracentrotus lividus* fishing on distribution patterns of sea urchins at Ustica Island MPA (Western Mediterranean, Italy). *Fish. Res.* 81: 37-44.
- Gray, I.E., McCloskey, L.R. y Weihe, S.C. 1968. Sea-stars of North Carolina. *U. S. Fish Wildlife Ser. Fish. Bull.* 67: 127-163.

Bibliografía

- Gray, J.S. 2001. Marine diversity: the paradigms in the patterns of species richness examined. *Sci. Mar.* 65: 41-56.
- Greenwood, P.J. y Bennet, T. 1981. Some effects of temperature salinity combinations on the early development of the sea urchin *Parechinus angulosus* fertilization. *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* 51: 119-131.
- Guichard, F. y Bourget, E. 1998. Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure. : a scale-dependent cascade. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171 : 59-70.
- Guille, A., Monteiro Marques, V. y O´ Connor, B. 1983. Présence d´*Amphiura incana* (Echinodermata: Ophiuroidea) le long des côtes nord-est atlantiques. *Cahiers de Biologie Marine*, Tome XXIV: 383-390.
- Gustato, G. y Villari, A. 1977. Sulla sistematica e frequenza delle specie del genere *Holothuria* in una zona del golfo di Napoli. *Boll. Soc. Nat. Napoli* 86: 283-314.
- Guzman, H.M. y Guevara, C.A. 2002. Annual reproductive cycle, spatial distribution, abundance, and size structure of *Oreaster reticulatus* (Echinodermata: Asteroidea) in Bocas del Toro, Panama. *Mar. Biol.* 141: 1077-1084.
- Hagen, N. 1999. Sea urchin outbreaks and epizootic disease as regulating mechanisms in coastal ecosystems. *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters. 28 EMBS Symposium*, Denmark, pp. 303-308.
- Hagen, N. y Mann, K. 1992. Functional response of the predators American lobster *Homarus americanus* and Atlantic wolfish *Anarhichas lupus* to increasing numbers of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachinesis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 159: 89-112.
- Hagen, N. y Mann, K. 1994. Experimental analysis of factors influencing the aggregating behaviour of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 176: 107-126.
- Halpern, J.A. 1970. Growth rate of the tropical sea star *Luidia senegalensis* (Lamark). *Bull. Mar. Sci.* 20: 626-633.

- Hamel, J.F. y Mercier, A. 1996. Early development, settlement, growth, and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53(2): 253-271
- Hansson, H.G. 2001. Echinodermata. En: *European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification*. Costello, M.J. et al (ed). Collection Patrimoines Naturels 50, pp. 336-351.
- Hammond, L.S. 1982. Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 32: 549-571.
- Hammond, D.J. 1983. Nutrition and deposit-feeding holothuroids and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 25-36.
- Hausner, V.H., Yoccoz, N.G. e Ims, R.A. 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forest. *Ecol. Appl.* 13 (4): 999-1012.
- Hay, M.E. y Taylor, P.R. 1985. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia (Berlin)* 65: 591-598.
- Heffernan, J. y Wainwright, S.A. 1974. Locomotion of the holothurian *Euapta lappa* and redefinition of peristalsis. *Biol. Bull.* 147: 95-104.
- Hendler, G. 1984. Brilltestar color-change and phototaxis. *Mar. Ecol.* 5 (4): 379-401.
- Hendler, G., Miller, J.E., Pawson, D.L. y Kier, P.M. 1995. *Echinoderms of Florida and the Caribbean. Sea stars, sea urchins and allies*. Smithsonian Institution Press. Washington and London, 390 pp.
- Hereu, B. 2004. *The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwestern Mediterranean rocky infralittoral*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona, España.
- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C. y Sala, E. 2004. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in the NW Mediterranean. *Mar. Biol.* 144: 1011-1018.

Bibliografía

- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C. y Sala, E. 2005. The effects of predator abundance and habitat structural complexity on survival of juvenile sea urchins. *Mar. Biol.* 146: 293-299.
- Hernández, J.C. 2006. *Estrategia reproductiva de la población canaria del erizo Diadema aff. antillarum Philippi, 1845: maduración gonada, asentamiento larvario y reclutamiento*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.
- Herouard, E. 1929. Holothuries de la côte atlantique du Maroc et de Mauritanie. *Bull. Soc. Sci, Nat. Maroc*, vol. 9: 36-70.
- Hickman, P.C., Jr., Roberts, L.S. y Hickman, F.M. 1986. *Zoología. Principios generales*. Interamericana, McGraw-Hill, 1011 pp.
- Himmelman, J.H., Dutil, C. y Gaymer, C.F. 2005. Foraging behaviour and activity budgets of sea stars on a subtidal sediment bottom community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 322: 153-165.
- Hixon, M.A. y Brostoff, W.N. 1985. Substrate characteristics, fish grazing and epibenthic reef assemblages of Hawaii. *Bull. Mar. Sci.* 37: 200-213.
- Hixon, M. A. y Beets, J. P. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63: 77-101.
- Hoegh-Guldberg, O. y Pearse J.S. 1995. Temperature, food availability, and the development of marine invertebrate larvae. *Am. Zool.* 35: 415-425.
- Høiseater, T. 1990. An annotated check-list of the Echinoderms of the Norwegian coast and adjacent waters. *Sarsia* 75: 83-106.
- Holme, T. 1984. The bottom fauna of the English Channel. II. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 46: 401-493.
- Horne, J.K. y Schneider, D.C. 1995. Spatial variance in ecology. *Oikos* 74: 18-26.
- Hotchkiss, F. 1998. A "rays-as-appendages" model for the origin of pentamerism in echinoderms. *Paleobiol.* 24 (2): 200-214.

- Howell, K.L., Billett, D.S.M. y Tyler, P.A. 2002. Depth-related distribution and abundance of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plain, N. E. Atlantic. *Deep-Sea Research I* 49: 1901-1920.
- Hoz, J.J. y García, L. 1989. Equinodermos de zonas profundas del mar Cantábrico: Campaña Cap-89.
- Hudson, I.R., Wigham, B.D. y Tyler, P.A. 2004. The feeding behaviour of a deep-sea holothurian, *Stichopus tremulus* (Gunnerus) based on in situ observations and experiments using a Remotely Operated Vehicle. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 301: 75-91.
- Hunter, M.D. y Price, P.W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Huthins, L.W. 1947. The basis for temperature zonation in geographical distribution. *Ecol. Monogr.* 17: 325-335
- Jangoux, M. y Lawrence, J.M. 1982. *Echinoderm nutrition*. Balkelma, Rotterdam. 654 pp.
- Jesus, C. y Abreu, D. 1998. Contribution to the knowledge of the soft bottom echinoderms of Madeira islands. *Bol. Mus. Mun. Funchal* 50 (286): 59-69.
- Jones, G.P. y Andrew, N.L. 1992. Temperate reefs and the scope of seascape ecology. *Proceedings of the Second International Temperate Reef Symposium, New Zeland*, pp. 63-76.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F. y van Tongeren, O.R.F. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*, PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- Karlson, R.H. 1983. Disturbance and monopolization of spatial resource by *Zoanthus sociatus* (Coelenterata: Anthozoa). *Bull. Mar. Sci.* 33: 118-131.
- Karlson, R.H. y Cornell, H.V. 1998. Scale-dependent variation in local vs. regional effects on coral species richness. *Ecol. Monog.* 68 (2): 259-274.

Bibliografía

- Keesing, J.K., Cartwright, C.M. y Hall, K.C. 1993. Measuring settlement intensity of echinoderms on coral reefs. *Mar. Biol.* 117: 399-407.
- Kelaher, B.P. 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia* 135, 431-441.
- Keller, B.D. 1983. Co-existence of sea urchins in seagrass meadows: an experimental analysis of competition and predation. *Ecology* 64: 1581-1598.
- Kingsford, M. y Battershill, C. 1998. *Studying marine invertebrate environments: A handbook for ecologists*. Canterbury University Press, Christchurch, New Zeland, 335 pp.
- Kitching, J.A. y Ebling, F.J. 1961. The ecology of Lough Ine. The control of algae by *Paracentrotus lividus*. *J. Ani. Ecol.* 30: 373.
- Knott, K.E., Balsler, E.J., Jaeckle, W.B. y Wray, G.A. 2003. Identification of asteroid genera with species capable of larval cloning. *Biol. Bull.* 204: 246-255.
- Koehler, R. 1895. Sur la détermination et la synonymie de quelques holothuries. *Bull. Cient. Fau. Belgique*, Tome XXV: 1-14.
- Koehler, R. 1914. Echinoderma. I. En: *WBeiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas*. Michaelsen (Ed), L. Friederichsen and Co, Hamburg, pp. 129-303.
- Koehler, R. 1921. *Fauna de France. Echinoderms*. Office Central de Faunistique. Fédération Francaise des Sociétés de Sciences Naturelles. Paris, 210 pp.
- Köehler, J., Hansen, P. D. y Wahl, M. 1999. Colonization patterns at the substratum-water interface: how does surface microtopography influence recruitment patterns of sessile organisms? *Biofouling* 14 (83): 237-248.
- Komatsu, M., Chia, F.S. y Koss, R. 1991a. Sensory neurons of the bipinnaria larva of the sea star *Luidia senegalensis*. *Inv. Rep. Dev.* 19: 203-211.
- Komatsu, M., Oguro, C. y Lawrence, J.M. 1991b. A comparison of the development in three species of the genus *Luidia* (Echinodermata: Asteroidea) from Florida. En: *Biology of Echinodermata. Proceedings of the seventh International Echinoderm Conference, Atami*. Yanagisawa, T.; Yasumasu, I.; Oguro, C.; Suzuki, N. y Motokawa, T. (eds.), Balkelma, Rotterdam, pp. 489-498.

- Kolasa, J. y Pickett, S. T. A. 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York.
- Kotliar, N.B. y Wiens, J.H.A. 1990. Multiple scales of patchiness and path structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *OIKOS* 59: 253-260.
- Kostylev, V.E., Erlandsson, J., Ming, M.Y. y Williams, G.A 2005. The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. *Ecol. Complex.* 2: 272-286.
- Laborel, J. 1974. West African reef corals: An hypothesis on their origin. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane* 1: 425-443
- Lacalli, T.C. 2000. Larval budding, metamorphosis and the evolution of life-history patterns in echinoderms. *Amer. Micros. Soc., Inc.* 119 (2): 234-241.
- Laur, D. R., Ebeling, A.W. y Reed D.C. 1986. Experimental evaluations of substrate types as barriers to sea urchin (*Strongylocentrotus* spp.) movement. *Mar. Biol.* 93: 209-215.
- Lares y McClintock, P. 1991. The effects of temperatura on the survival, organismal activity, nutrition, growth and reproduction of carnivorous tropical sea urchin *Eucidaris tribuloides*. *Mar. Behav. Physio.* 19: 75-96)
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 13: 213-286.
- Lawrence. J.M. 1987. *A functional biology of echinoderms*. New South Wales, Australia. Croom Helm.
- Lawrence, J.M. 1990. The effect of stress and disturbance on echinoderms. *Zool. Sci. Vol.* 71 No. 5, pp.559-565
- Lázaro, C, Fernandes, M.J., Santos, A.M. y Oliveira, P. 2005. Seasonal and interannual variability of surface circulation in the Cape Verde region from 8 years of merged T/P and ERS-2 altimeter data. *Remote Sensing Env.* 98: 45-62.
- Ledoyer, M. 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes mediterranees accessibles en scaphandre autonome. IV. Synthèse de létude écologique. *Rec. Tr. St. Mar. End.* 44 (60): 128-286.

- Lefebvre, A., Davoult, D., Gentil, F. y Janquin, M.A. 1999. Spatio-temporal variability in the gonad growth of *Ophiothrix fragilis* in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system. *Hydrobiol.* 414: 25-34.
- Lefebvre, A., Ellien, C., Davoult, D., Thiébaud, E. y Salomon, J.C. 2003. Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection-diffusion model. *Est. Coast Shelf Sci.* 57: 421-433.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: a trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1979. *Ecologie numérique*. Masson. Paris.
- Legendre, L. y Legendre, P. 1983. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam-Oxford-New York.
- Legendre, P., Galzin, R. y Harmelin-Vivien, M.L. 1997. Relating behaviour to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Le Loeuff, P. y von Cosel, R. 1998. Biodiversity patterns of the marine benthic fauna on the Atlantic coast of tropical Africa in relation to hydroclimatic conditions and paleogeographic events. *Acta Oecologica* 19: 309-321.
- Lessios, H.A. 1981. Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coast of Panama. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 50: 47-61.
- Lessios, H.A. 1985. Annual reproductive periodicity of eight echinoid species on the Caribbean coast of Panama. En: *Echinodermata. Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference, Galway*, B.F. Keegan y B.D.S. O'Connor (eds), Balkelma, Rotterdam, pp. 303-311.
- Lessios, H.A., Roberson, D.R. y Cubit, J.D. 1994. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226:335-337.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.

- Levin, S. A. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* 3: 498-506.
- Levitan, D.R. 1988. Asynchronous spawning and aggregative behaviour in the sea urchin *Diadema antillarum*. En: *Echinoderm Biology. Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference, Victoria*. Burke, R.D., Mladenov, P.V., Lambert, P. y Parsley, R.L. (eds), Balkema, Rotterdam, pp. 181-186.
- Levitan, D.E. 1989. Density-dependence size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* 70: 1414-1424.
- Levitan, D.R. 2000. Optimal egg size in marine invertebrates: Theory and phylogenetic análisis of the critical relationship between egg size and development time in echinoids. *Amer. Natur.* 156: 175-192.
- Lewis, J. R. 1964. *The ecology of rocky shores*. English Universities Press, London.
- Lewis, J.B. y Bray, R. D. 1983. Community structure of ophiuroids (Echinodermata) from three different habitats on a coral reef in Barbados, West Indies. *Mar. Biol.* 73:171-176.
- Lewis, J.B. y Storey, G.S. 1984. Differences in morphology and life history traits of the echinoid *Echinometra lucunter* from different habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 85-97.
- López-Ibor, A., Galán Novella, C. y Templado, J. 1982. Echinodermes du Cabo de Palos (Murcia, Espagne). *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, Tome IX, n° 2: 3-18.
- López, S., Turón, X., Montero, E., Palacín, C., Duarte, C.M. y Tarjuelo, I. 1998. Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172: 239-251.
- Lozano, J., Galera, J., López, S., Turón, X., Palacín, C. y Morea, G. 1995. Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 179-191.
- Lubchenco, J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community. *Ecology* 61: 333-344.

Bibliografia

- Lubchenco, J. y Menge, B.A. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monog.* 59: 67-94.
- Lyman, T. 1982. Report on the Ophiuroidea dredged by H.M.S.Challenger (1873-1876). Report on the Scientific Results on the Voyage of H.M.S. Challenger. *Zoology*, vol. 5 (Part 14): 1-386.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacBride, E.W. 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Micros. Sci.* 51: 557-606.
- Machado, I. 1960. Holoturoides do Rio de Janeiro. Parte I- Aspidochirota e Apoda. *AVULSO* n° 7: 1-9.
- Madsen, F.J. 1946. The echinoderms collected by the "Skagerak" Expedition in the eastern Atlantic 1946 I. Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea and Holothuroidea. *K. Vet. O. Vitterh. Samh. Handl. F.* 6 Ser. B. BD 5. N° 7, 16 pp.
- Madsen, F.J. 1950. Asteroidea. En: Reports of the Swedish deep-sea expedition. 1947-1948. Pettersson H. (Ed) Vol. II. *Zoology*. Fasc. II.
- Madsen, F.J. 1970. West african ophiuroids. Scientific Results of the Danish Expedition to the Coasts of Tropical West Africa (1945-1946). *Atlantide Report* N° 11: 151-243.
- Magurran, A. E. 1989. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Mah, C.L. 2006. A new species of *Xyloplax* (Echinodermata: Asteroidea: Concentricycloidea) from the northeast Pacific: comparative morphology and a reassessment of phylogeny. *Inv. Biol.* 125: 136-146.
- Mann, K.H. 1985. Invertebrate behaviour and the structure of marine benthic communities. En: *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour. 25th Symp. British Ecol. Soc. Reading*. Sibly, R. y Smithe, R. (eds.), Blackwell Sci. Publ. Oxford, pp 227-246.
- Marques, V.M. 1980. Echinodermes recueillis pendant la mission "Hesperides 76" du N/O Jean Charcot. *Archivos do Museu Bocage*, 2ª Serie, Vol. VII, n° 7: 95-107.

- Marques, V.M. 1983. Peuplements benthiques des Azores. I- Echinodermes. *Arquivos do Museu Bocage*, Serie A, Vol. II, n° 1: 1- 7.
- Martin, A., Penchaszadeh, P. y Atienza, D. 2000. Densidad y hábitos alimentarios de *Oreaster reticulatus* (Linnaeus, 1758) (Echinodermata, Asteroidea) en praderas de fanerógamas marinas de Venezuela. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.* 17 (1 y 2): 203-208.
- McCartney, M.A., Keller, G. y Lessios, H.A. 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Mol. Ecol.* 9: 1391-1400.
- McClanahan T.R. 1988. Coexistence in sea urchin guild and its implications to coral reef diversity and degradation. *Oecologia* 77: 210-218.
- McClanahan, T.R. 1992. Epibenthic gastropods of the middle Florida Keys: the role of habitat and environmental stress on assemblage composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 160: 169-190.
- McClanahan, T.R. 1998. Predation and the distribution and abundance of tropical sea urchin populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 221: 231-255.
- McClanahan, T.R. y Muthiga, N.A. 2001. The ecology of *Echinometra*. En: *Edible sea urchins: Biology and ecology*. Lawrence, J.M. (ed.), Elsevier Science, pp. 225-243.
- McCoy, E.D. y Bell, S.S. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. En: *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Bell, S. S., McCoy, E. D. and Mushinsky, H. R. (eds), Chapman and Hall, New York, pp. 3-27.
- McCullagh, P. y Nelder, J. A. 1989. *Generalized Linear Models*. 2nd ed. Chapman and Hall, New York.
- McEdward, L.R. 2000. Adaptive evolution of larvae and life cycles. *Cell Dev. Biol.*, Vol. 11, pp. 403-409.
- McEdward, L.R. y Janies, D.A. 1997. Relationships among development, ecology and morphology in the evolution on echinoderm larvae and life cycles. *Biol. J. Linnean Soc.* 60: 381-400.

- McEdward, L.R. y Miner B.G. 2001. Larval and life-cycle patterns in echinoderms. *Can. J. Zool.* 79: 1125-1170.
- McGehee, M.A. 1992. Distribution and abundance of two species of *Echinometra* (Echinoidea) on coral reefs near Puerto Rico. *Caribbean J. Sci.*, Vol. 28, N° 3-4: 173-183.
- McPherson, B.F. 1968. Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides*. *Bull. Mar. Sci.* 18: 400-443.
- McPherson, B.F. 1969. Studies on the biology of the tropical sea urchins *Echinometra lucunter* and *E. viridis*. *Bull. Mar. Sci.* 19: 194-213.
- Mellado, A., Suárez, M.A., Vidal-Abarca, M.R. 2007. Biological traits of stream macroinvertebrates from semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Fresh. Biol.* (OnlineEarly Articles). doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01854.x
- Menconi, M., Benedetti-Cecchi, L. y Cinelly, F. 1999. Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233: 1-23.
- Mendes, C.L.T.; Tavares, C.M. y Campos-Creasey, L.S. 2001. Food preference of *Echinometra lucunter* in relation to algal availability on a rocky shore in southeast Brazil. *Proceedings of the 6th European Conference on Echinoderms*. Banyuls-sur-mer, France.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46: 335-393.
- Menge, B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73: 755-765.
- Menge, B.A. 2000. Recruitment vs. postrecruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecol. Monogr.* 70 (2): 265-288.
- Menzies, R.J., George, R.Y. y Rowe, G.T. 1973. *Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans*. Wiley, New York, 488 pp.

- Mercier, A., Battaglione, S.C. y Hamel, J.F. 1999. Daily burrowing cycle and feeding activity of juvenile sea cucumbers *Holothuria scabra* in response to environmental factors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 239: 125-156.
- Mercier, A., Battaglione, S.C. y Hamel J-F. 2004. Periodic movement, recruitment and size-related distribution of the sea cucumber *Holothuria scabra* in Solomon Islands. *Hydrobiol.* 440: 81-100.
- Mérigoux, S., Dolédec, S. y Statzner, B. 2001. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Fresh. Biol.* 46: 1251-1267.
- Metataxas, A. y Scheibling, R.E. 2002. Estimating fertilization success in marine benthic invertebrates: A case study with the sea star *Oreaster reticulatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226: 87-110.
- Meyer, D.L. 1973. Feeding behaviour and ecology of shallow-water unstalked crinoids (Echinodermata) in the Caribbean Sea. *Mar. Biol.* 2: 105-129.
- Miller, B.A. y Emllet, R.B. 1999. Development of newly metamorphosed juvenile sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*): morphology, the effects of temperature and larval food ration, and a method for determining age. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235: 67-90
- Miller, J.E. y Pawson, D.L. 1978. A new subspecies of *Holothuria lentiginosa* Marenzeller from the western Atlantic ocean (Echinodermata: Holothuroidea). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91 (4): 912-922.
- Miller, J.E. y Pawson, D.L. 1979. Holothurians (Echinodermata: Holothuroidea). *Memoirs of the Hourglass Cruises*, Vol. VIII, Part I: 1-79.
- Miller, J.E. y Pawson, D.L. 1984. Holothurians (Echinodermata: Holothuroidea). *Memoirs of the Hourglass Cruises* 7: 1-79.
- Ministério do Ambiente, Agricultura y Pescas. 2004. *Livro branco sobre o estado do ambiente em Cabo Verde*. Ministério do Ambiente, Agricultura y Pescas. Praia, República do Cabo Verde.
- Mittelstaedt, E. 1991. The ocean boundary along the northwest African coast: Circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Prog. Oceanog.* 26: 307-355.

Bibliografía

- Monteiro, F.A., Solé-Cava, A.M. y Thorpe, J.P. 1997. Extensive genetic divergence between populations of the common intertidal sea anemone *Actinia equina* from Britain, the Mediterranean and the Cape Verde Islands. *Mar. Biol.* 129: 425-433.
- Mooi, R. y David, B. 1998. Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms. *Amer. Zool.* 38: 965-974.
- Moore, D.R. 1966. Ecology of echinoids. En: *Physiology of Echinodermata*. Booloottian, R. (ed.), John Wiley Interscience, New York, pp: 73-85.
- Moreno-Batet, E. y Bacallado, J.J. 1979. Sur une collection d'astéries de l'Archipel des Canaries. *Actes du Colloque européen sur les échinodermes, Bruxelles*, pp. 123-126.
- Morgan, M.B y Cowles D.L. 1996. The effects of temperatura on the behaviour and physiology of *Phataria unifascialis* (Gray) (Echinodermata, Asteroidea). Implications for the species distribution in the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 208: 13-27.
- Morgan, R. y Jangoux, M. 2004. Juvenile-adult relationship in the gregarious ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata): a behavioural and morphological study. *Mar. Biol.* 145: 265-276.
- Morri, C. y Bianchi, C.N. 1995. Cnidarian zonation at Ilha do Sal (Arquipelago de Cabo Verde). *Beiträge zur Palaeontologie* 20: 41-49.
- Morri, C., Cattaneo-Vietti, R., Sartoni G. y Bianchi, C.N. 2000. Shallow epibenthic communities of Ilha do Sal (Cape Verde Archipelago, eastern Atlantic). *Arquipelago. Life and Marine Sciences*, Supplement 2. Part A: 157-165.
- Mortensen, T. 1921. *Studies of the development and larval forms of echinoderms*. G.E.C-Gad, Copenhagen, Denmark. 266 pp.
- Mortensen, T. 1925. Echinoderms du Maroc et de Mauritanie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 5: 178-187.
- Mortensen, T. 1927. *Handbook of the Echinoderms of the British Isles*. Oxford University Press. London. 471 pp.

- Mortensen, T. 1933. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition, 1914-1916. LXV. The echinoderms of Santa Helena (other than crinoids). *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistorisk Forening i Kjobenhavn* 93: 401-472.
- Mortensen, T. 1936. Echinoidean and Ophiuroidea. *Discovery Reports*, Vol. XII: 199-348.
- Mortensen, T. 1937. Contributions to the study of the development and larval forms of echinoderms. III. *Biol. Skr.* 7: 1-65.
- Mortensen, T. 1938. Contributions to the study of the development and larval forms of echinoderms, IV. *Biol. Skr.* 7: 1-59, pls. I-XII, 30 figs.
- Mortensen, T. 1948. *A monograph of the Echinoidea. Volume IV. (2) Clypeastroida, Clypeastridae, Arachnoididae, Fibulariidae, Laganidae and Scutellidae.* Reitzel, C., Copenhagen. 471 pp.
- Munar, J. 1984. Anomalías en la simetría de los Asteroidea (Echinodermata). Casos observados en aguas de Mallorca. *Bull. Soc. Hist. Nat. Balears* 28: 59-66.
- Nachtsheim, H. 1914. Über die Entwicklung von *Echinaster sepositus* (Gray). *Zool. Anzeiger* 44: 600-606.
- Nataf, G. y Cherbonnier, G. 1973. Les astérides d'Afrique occidentales, utilisation du microscope électronique à balayage pour une étude systématique des *Luidia*. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris (Zool.)* 81: 69-101, 9 pls.
- Nataf, G. y Cherbonnier, G. 1975. Troisième contribution à la connaissance des astérides de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris (Zool.)* 218: 813-832.
- Nielsen, C. 1995. *Animal evolution. Interrelationships of the living Phyla.* Oxford University Press, New York.
- Nigrelli, R.F. y Jakowska, S. 1960. Effects of holothurin, a steroid sponin from the Bahaman sea cucumber (*Actinopyga agassizi*) on various biological systems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 90: 884-892.
- Nobre, A. 1930. *Materiais para o estudo da fauna dos Açores.* Oporto, 108 pp.

Bibliografía

- Nobre, A. 1931. Echinodermes de Portugal. VII. Holothuridios. *Inst. de Zool. da Universidade do Porto*: 133-158.
- Nobre, A. 1938. Fauna marinha de Portugal. 2. Aditamento. *Mem. Mus. Zool. Univ. Coimbra* (1) 108: 1-49.
- Núñez, J., Viera, G., Riera, R. y Brito, M.C. 1999. Anélidos poliquetos bentónicos de las isla de Cabo Verde: primer catálogo faunístico. *Rev. Acad. Canaria Cien.* 11: 135-172.
- Ocaña, A., Morena, I., Moriana, M., Alonso, M. e Ibáñez, M. 1982. Algunos Equinodermos de la costa de Málaga (Mar de Alborán). *Inv. Pesq.* 46 (3): 422-433.
- O'Connor, B., Bowmer, T. y Grehan, A. 1983. Long-term assesment of the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Galway Bay, west coast of Ireland. *Mar. Biol.* 75: 279-286.
- Odgen, J.C., Abbot, D. y Abbot, A. 1973. Studies on the activity and food of the echinoid *Diadema antillarum* on a West Indian patch reef. *Special Publication. Nº 2, West Indies Laboratory, Fairleigh Dickinson University, St. Croix*, 96 pp.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología*. Interamericana. México, 639 pp.
- O'Hara, T.D. y Poore, G.C.B. 2001. Patterns of distribution for southern Australian marine echinoderms and decapods. *J. Biogeog.* 27: 1321-1335.
- Ortea, J. y Rolán, E. 1989. Descripción de una nueva especie del género *Polycera* Cuvier, 1816 (Mollusca: Nudibranchia) del Archipiélago de Cabo Verde. *Publ. Ocas. Soc. Port. Malac.*, (14): 23-28.
- Otero-Schmitt, J. 1993. Some local patterns of zonation of benthic marine flora and fauna in Sal, Santiago, S. Vicente and Brava (Cape Verde Islands). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 159: 45-52.
- Otero-Schmitt, J. 1995. Comunidades bentónicas marinas de la isla de Sal, San Vicente, Santiago, Fogo y Brava (Islas Cabo Verde). *Vieraea* 24: 1-11.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100: 65-75.

- Panning, A. 1939. Holothurien von den kanaren und von Dakar. *Vidensk Medd. Fra Dansk Naturh. Foren. I Kopenhagen*; Bd. 103: 523-546.
- Pannucci, M.A., Panayotidis, P. y Zenetos, A. 1992. Morphological changes in sea urchin populations as a response to environmental stress. Quantified Phenotypic Responses in Morphology and Physiology. En: *Proceedings of the 27th European Marine Biology Symposium, Ireland*, pp. 247-257.
- Pauly, G. 1989. Marine invertebrates of the Pitcairn islands: species composition and biogeography of corals, molluscs and echinoderms. *Atoll Research Bull.* 326: 1-26.
- Pawson, D.L. 1976. Shallow-water sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) from Carrie Bow Bay, Belize. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, Vol. 89, N° 31: 369-382.
- Pawson, D.L. 1978. The echinoderm fauna of Ascension island, South Atlantic Ocean. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 2: 31 pp.
- Pawson, D.L. 1982. Holothuroidea. En: *Synopsis and classification of living organisms*. Sybil, P. y Parker (eds). McGraw-Hill, New York, pp. 813-819.
- Pawson, D.L. y Shirley, T.C. 1977. Occurrence of the subgenus *Holothuria* (*Holothuria*) in the Gulf of Mexico (Echinodermata: Holothuroidea). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 90 (4): 915-920.
- Pawson, D.L. y Miller, J.E. 1983. Systematics and ecology of the sea urchin genus *Centrostephanus* (Echinodermata: Echinoidea) from the Atlantic and eastern Pacific oceans. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 20: 1-15.
- Pearse, J.S. y Hines, A.H. 1987. Long-term populations dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: rare recruitment and rapid decline. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 275-283.
- Pearse, J.S. y Cameron, R.A. 1991. Echinodermata: Echinoidea. En: *Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. VI, Echinoderms and Lophophorates*. Giese, A.; Pearse, J.S. y Pearse, V.B. (eds). The Boxwood Press, Pacific Grove, California, pp 531-662.
- Pereira, M.O.R. 1997. Checklist of the littoral echinoderms of the Azores. *Açoreana* 8 (3): 331-337.

Bibliografía

- Pérès, J.-M. 1982. Zonations. En: *Marine Ecology*. Kinné O. y Wiley, J. (eds.), Chichester, London, pp 9-46.
- Pérez-Ruzafa, A. 1984. *Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la clase Holothuroidea (Echinodermata) en las islas Canarias*. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna. Tenerife.
- Pérez-Ruzafa, A. y Marcos, C. 1985. Técnicas de recolección y estudio en la clase Holothuroidea. I. Generalidades, sistemática, ecología, biología y comportamiento. *Anales de Biología* 3 (Biología Animal, 1): 13-35.
- Pérez-Ruzafa, A. y Marcos, C. 1987. Observaciones sobre la actividad diaria y la ecología de algunas holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) litorales. *Anales de Biología* 12 (Biología Ambiental, 3): 79-89.
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C. y Bacallado, J.J. 1992. Holoturias de las islas Canarias: I. Consideraciones generales del orden Aspidochirotida. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* IV (3 y 4): 139-162.
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C. y Bacallado, J.J. 1992b. Holoturias de las islas Canarias: II. Ordenes Dendrochirotida, Elaspoda, Apodida y Molpadida. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* IV (3 y 4): 163-185.
- Pérez-Ruzafa, A., Entrambasaguas, L. y Bacallado, J.J. 1999. Fauna de equinodermos (Echinodermata) de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Cabo Verde. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* XI (Nums. 3-4): 43-62.
- Pérez-Ruzafa, A., Entrambasaguas, L. y Bacallado, J.J. 2003. Fauna de Equinodermos (Echinodermata) de los fondos rocosos infralitorales del archipiélago de Salvajes. *Rev. Acad. Canar. Cienc.*, XI (3-4): 277-296.
- Pérez-Ruzafa, A., Entrambasaguas, L., Marcos, C., Bacallado, J.J. y García-Chartón, J.A. 2003. Spatial relationships of the echinoderm fauna of Cabo Verde islands: A multi-scale approach. En: *Echinoderm Research 2001. Proceedings of the sixth european conference on echinoderm research*. Féral, J.-P. y David, B. (eds), Sweets y Zeitlinger. Lisse, pp. 31-39.
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C. y Bacallado, J.J. 2005. Biodiversidad marina en archipiélagos e islas: patrones de riqueza específica y afinidades faunísticas. *Vieraea* 33: 455-475.

- Pfister, C.A. y Bradbury, A. 1996. Harvesting red sea urchins: recent effects and future predictions. *Ecol. Appl.* 6: 298-310.
- Piepenburg, D. y Juterzenka, K.V. 1994. Abundance, biomass and spatial distribution pattern of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) on the Kolbeinsey Ridge, north of Iceland. *Polar Biol.* 14: 185-194.
- Pina, J.A. 1985. Presencia de *Amphipholis squamata* (Delle Chiajei 1828) (Echinodermata: Ophiuroidea) en el Mar Menor. *Anales de Biología* 3: 121-122
- Polis, G.A. y Hurd, S.D. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *Amer. Nat.* 147: 396-423.
- Polis, G.A. y Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Amer. Nat.* 147: 813-846.
- Poulin, E. y Féral, J. P. 1995. Pattern of spatial distribution of a brood-protecting schizasterid echinoid, *Abatus cordatus*, endemic of the Kerguelen islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 179-186.
- Price, A.R. 1981. Studies on the echinoderm fauna of the western Arabian Gulf. *J. Nat. His.* 15: 1-15.
- Prud'Homme Van Reine, W. y Van Den Hoeck, C. 1988. Biogeography of Capeverdean seaweeds. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 105: 35- 49.
- Puckett, E. 2002. *Diadema antillarum* (On-line), Animal Diversity Web. Accesseed March 07. 2006. http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Diadema_antillarum.html
- Rachello-Dolmen, P.G. y Cleary, D.F.R. 2007. Relating coral species traits to environmental conditions in the Jakarta Bay/Pulau Seribu reef system, Indonesia. *Est. Coast Shelf Sci.* 73: 816- 826.
- Ramírez, R., Tuya, F., Sánchez Jérez, P., Fernández Gil, C., Bergasa, O., Haroun, R.J. y Hernández Brito, J.J. 2005. Estructura poblacional y distribución especial de los moluscos gasterópodos *Osilinus atrata* y *Osilinus sauciata* en el intermareal rocoso de las islas Canarias (Atlántico centro-oriental). *Sci. Mar.* 31: 397-706.

Bibliografía

- Rangel, C. 2001. *Isostichopus badionotus* (On-line), Animal Diversity Web. Accessed March 07, 2006 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Isostichopus_badionotus.html.
- Régis, M.B. 1981. Adaptations morphofonctionelles de la microstructure des radioles d'échinoides réguliers. *Tethys* 10: 177-184.
- Reiner, F. 1966. *Catálogo dos Peixes do Arquipélago de Cabo Verde*. Instituto Português de Investigaçãõ Marítima, Lisboa (Publicações avulsas do IPIMAR N°2), 339 pp.
- Reiner F, dos Santos M.E. y Wenzel F.W. 1996. Cetaceans of the Cape Verde archipelago. *Mar. Mamm. Sci.* 12: 434-443.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. y Foster, G.N. 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82: 1112-1129.
- Ribi, G. y Post, P. 1978. Feeding rate and duration of daily activity of *Astropecten aranciacus* in relation to prey density. *Mar. Biol.* 45: 249-254.
- Rivera Gallo, V. 1927. Contribución al conocimiento de los ofiuridos de España. *Ministerio de la Marina. Dirección General de Pesca. Notas y Resúmenes*. Ser. 2, 13: 1-46.
- Roberts, D. 1979. Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 43-56.
- Roberts, D. y Bryce, C. 1982. Further observations on tentacular feeding mechanisms in holothurians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 59: 151-163.
- Rodgers, S.A. y Bingham, B.L. 1996. Subtidal zonation of the holothurian *Cucumaria lubrica* (Clark). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 204: 113-129.
- Rodriguez, J. e Ibáñez, M. 1976. Contribución al conocimiento de los equinodermos (Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea) de la bahía de Almería (España). *Inv. Pesq.* 40 (2): 455-462.
- Rogers- Bennet, L., Bennet, W.A., Fastenau, H.C. y Dewees, C.M. 1995. Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: Implications for harvest refugia. *Ecol. Appl.* 5: 1171-1180.

- Rolán, E. 1991. *La familia Conidae (Molusca: Gastropoda) en el archipiélago de Cabo Verde (África occidental)*. Tesis doctoral. Universidad de Santiago.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 352-388.
- Rowe, F.W.E. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* Vol. 18, n° 4. London: 119-170.
- Rowe, F.W.E., Baker, A.N. y Clark, H.E.S. 1988. The Morphology, Development and Taxonomic Status of *Xyloplax* Baker, Rowe and Clark (1986) (Echinodermata: Concentricycloidea), with the Description of a New Species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 233, No. 1273, pp. 431-459
- Rowley, R. 1989. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp) in a sea urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes. *Mar. Biol.* 100: 485-494.
- Ruitton, S., Francour, P. y Boudouresque, C.F. 2000. Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Est. Coast. Shelf Sci.* 50, 217-230.
- Rule, M.J. y Smith, S.D.A. 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*: 345: 38-51.
- Runnström, S., 1927. Über die Thermopatie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *Bergens Mus. Aarb. Naturw. Rekke 2*: 1-67. Runnström, S., 1927. Über die Thermopatie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *Bergens Mus. Aarb. Naturw. Rekke 2*: 1-67.
- Russo, A. 1978. Water flow and the distribution and abundance of Echinoids (genus *Echinometra*) on a Hawaiian reef. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 28: 693-702.
- Rylaarsdam, K.W. 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 249-260.

Bibliografía

- Sambrano, A., Díaz, H. y Conde, J.E. 1990. Caracterización de la ingesta de *Isostichopus badiotus* y *Holothuria mexicana* (Echinodermata: Holothuroidea). *Caribbean J. Sci.* 26: 45-51.
- Sammarco, P.W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* on algal diversity and community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65: 83-105.
- Sammarco, P.W., Levitan, J.S. y Odgen, J.C. 1974. Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum*: a preliminary study. *J. Mar. Res.* 32 (1): 47-53.
- Sammarco, P.W y Williams, A.H. 1982. Damselish territoriality: influence of *Diadema* distribution and implications for coral community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 53-59.
- Sala, E. 1997. Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* 129: 531-539.
- Sala, E. y Zabala, M. 1996. Fish predation and the structure on the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 140: 71-81.
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alva, V., Coma, R. y Garrabou, J. 1998. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 168: 135-145.
- Salas, C. y Hergueta, E. 1994. Early growth stages and ecology of *Arbaciella elegans* in southern Spain. *Marine Ecology- Pubblicazioni Della Stazione Zoologica de Napoli I* 15: 255-265.
- Scheibling, R.E. 1980. Abundance, spatial distribution and size structure of populations of *Oreaster reticulatus*. *Mar. Biol.* 57: 107-119.
- Schiel, D.R. 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* : 309-342.
- Schneider, D.C., Gagnon, J. y Gilkinson, K.D. 1987. Patchiness of epibenthic megafauna on the outer Grand Banks of Newfoundland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 1-13.

- Serafy, D.K. y Fell, F.J. 1985. Marine flora and fauna of the northeastern United States. Echinodermata: Echinoidea. *NOAA Technical Report, National Marine Fisheries Service* 33: 1-27.
- Sewell, M.A. y Young, C.M. 1999. Temperature limits to fertilization and early development in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 236: 291-305.
- Shulman, M.J. 1990. Aggression among sea urchins on Caribbean coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 140: 197-207.
- Sloan, N.A. 1979. Microhabitat and resource utilization in cryptic rocky intertidal echinoderms at Aldabra Atoll, Seychelles. *Mar. Biol.* 54: 269-279.
- Sloan, N.A. 1980. Aspects of the feeding biology of asteroids. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 57-124.
- Sloan, N.A. y von Bodungen, B. 1980. Distribution and feeding of the sea cucumber *Isostichopus badionotus* in relation to shelter and sediment criteria of the Bermuda Platform. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2: 257-264.
- Snyder, N. y Snyder, H. 1970. Alarm response of *Diadema antillarum*. *Science* 168: 276-278.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1980. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume (eds.), Madrid.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *J. Animal Ecol.* 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18.
- Southwood, T.R.E., May, R., Hassell, M.P. y Conway, G. 1974. Ecological strategies and population parameters. *Amer. Nat.* 108: 791-804.
- Spencer, W.K. y Wright C.W. 1966. Asterozoans. En: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Echinodermata 3 (1)*. Moore, R.C. (ed), Geological Society of America: University of Kansas Press, pp. 74-107.

Bibliografía

- Spirlet, Ch., Grosjean, Ph. y Jangoux, M. 1998. Optimizing close distribution in closed-circuit cultivation of edible sea urchins *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). *Aquat. Liv. Resour.* 11: 273-277.
- Statzner, B., Resh, V.H. y Dolédec, S. (eds). 1994. Ecology of the upper Rhône river: a test of habitat templet theories. *Special issue in Fresh. Biol.* 31: 253-554.
- Statzner, B., Hoppenhaus, K., Arens, V. y Richoux, P. 1997. Reproductive traits, habitat use, and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Fresh. Biol.* 38: 109-135.
- Stephenson, T.A. y Stephenson, A. 1949. The universal features of zonation between the tidemarks on rocky coasts. *J. Ecol.* 38: 289-305.
- Stobberup, K.A., Ramos, V. M. y Coelho, M.L. 2002. Changes in the Coastal Ecosystem of the Cape Verde Archipelago over the Period 1981 to 2000: a simulation model using Ecosim. En: *Marine fisheries, ecosystems, and societies in West Africa: half a century of change Symposium, Dakar.*
- Stobberup, K.A., Ramos, V.D.M. y Coelho, M.L. 2004. Ecopath model of the Cape Verde coastal ecosystem. En: *West African marine ecosystems: models and fisheries impacts.* Palomares, M.L.D. y Pauly, D. (eds), Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.
- Strathmann, R.R. 1978. Larval settlement in echinoderms. En: *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae.* North-Holland biomedical Press, Chia/Rice eds. Elsevier, pp. 235-246.
- Suárez, A.M. 1974. Lista de equinodermos cubanos recientes. *Invest. Mar.* 6.: 61-72.
- Susaeta, J.M. 1913. Contribución al estudio de los astéridos de España. *Mem. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 9: 339-436.
- Tanaka, M.O. y Leite, F.P.P. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 293: 1-22.

- Tariche Pastor, O. 2002. Life history and stock assessment of the african hind (*Cephalopholis taeniops*) (Valenciennes, 1828) in São Vicente- São Nicolau insular shelf of the Cape Verde archipelago. *UNU- Fisheries Training Programme. Final Programme*, 45pp.
- Tegner, M.J. y Dayton, P.K. 1981. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 255-268.
- Templado, J. y Rolán, E. 1994. Las especies del género *Crisilla* y afines (Gastropoda: Prosobranchia: Rissoidae) en el archipiélago de Cabo Verde. *Iberus* 11 (2): 1-25.
- ter Braak, C.F.J. y Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18: 271-317.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* 25: 1-45.
- Tikasingh, E.S. 1963. The shallow water Holothurians of Curaçao, Aruba and Bonaire. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean islands*, Vol. XIV, n° 62: 77-99.
- Tortonese, E. 1952. Gli Echinodermi del mar Ligure e della zone vicine. *Atti. Accad. Ligure* 8: 163-172.
- Tortonese, E. 1965. *Echinodermata. Fauna d'Italia. Vol. 6.* Calderini (ed), Bologna, 419 pp.
- Tortonese, E. 1977. Recenti acquisizioni e rettifiche intorno ai crinoidi, oloturioidi, ofiuroidi ed echinoidi del Mediterraneo, con particolare riguardo alla fauna italiana. *Atti. Soc. Ital. Sei. Nat. Museo Civ. Stor. Nat. Milano* 118: 333-352.
- Tortonese, E. 1982. Variability and geographic distribution of *Coscinasterias tenuispina*. *Quaderni della Civica Stazione Idrobiologica di Milano* 10: 3-22.
- Tortonese, E. y Downey, M.E. 1977. On the genera *Echinaster* Mueller and Troschel and *Othilia* Gray, and the validity of *Verrillaster* Downey (Echinodermata: Asteroidea). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 90 (4): 829-830.

Bibliografía

- Townsend, C.R., Dolédec, S. y Scarbrook, M.R. 1997. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Fresh. Biol.* 37: 367-387.
- Turner, M. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 171-197.
- Turner, M., Gardner, R.H. y O'Neill, R.V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag, New York.
- Turon, X., Giribert, G., López, S. y Palacín, C. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 193-204.
- Tuya, F., Boyra, A., Sánchez-Jérez, P., Barbera, C. y Haroun, R. J. 2004. Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae through the Canarian Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278: 157-169.
- Tuya, F., Hernández, J.C. y Clemente, S. 2006. Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiol.* 571: 191-199.
- Tuya, F., Cisneros-Aguirre, J., Ortega-Borges, L. y Haroun, R.J. 2007. Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces. *Est. Coast Mar. Sci.* 73: 481-488.
- Tyler, P.A. y Banner, F.T. 1977. The effects of coastal hydrodynamics on the echinoderm distribution in the sublittoral of Oxwich Bay, Bristo Channel. *Est. Coast. Mar. Sci.* 5: 293-308.
- Tyler, P.A., Young, C.M. y Clarke, A. 2000. Temperature and pressure tolerances of embryos and larvae of the antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri*: potential for deep-sea invasion from high latitudes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192: 173-180.
- Van Der Land, J. 1993. Marine biota of the Cape Verde Islands. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 159: 39-44.
- Vanderklift, M.A., Kendrick, G.A. y Smit, A.J. 2007. Differences in trophic position among sympatric sea urchin species. *Est. Coastal Shelf Sci.* 66: 291-297.

- Verling, E., Crook, A.C., Barnes, D. y Harrison, S.C. 2003. Structural dynamics of a sea-star (*Marthasterias glacialis*) population. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 83: 583-592.
- Verma, M. 2001. *Luidia alternata* (On-line), Animal Diversity Web. Accessed March 07. 2006 http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Luidia_alternata.html.
- Underwood, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental Marine Biology and Ecology. *Ann. Rev. Oceanogr. Mar. Biol.* 9: 513-603.
- Underwood, A.J. 1990. Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. *Austral. J. Ecol.* 15: 365-389.
- Underwood, A.J. 1991. The logic of ecological experiments: a case history from studies of the distribution of macro-algae on rocky intertidal shores. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 71: 841-866.
- Underwood, A.J., 1996. Spatial patterns of variance in densities of intertidal populations. En: *Frontiers of population ecology*. Floyd, R.B., Sheppard, A.W. y De Barro, P.J. (eds). Csiro Publishing, Melbourne, pp. 369-389.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Underwood, A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *J. Exp. Mar. Ecol.* 250: 51-76.
- Underwood, A.J., Kinsford, M.J. y Andrew N.L. 1991. Patterns in shallow subtidal marine assemblages along the coast of New South Wales. *Aust. J. Ecol.* 6: 231-249.
- Underwood, A.J. y Chapman, M.G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107: 212-224.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. y Connel, S.D. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *J. Exp. Mar. Ecol.* 250: 97-115.
- Underwood A.J. y Fairweather, P.G. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *T. Ecol. Evol.* 4: 16-20.

Bibliografía

- Ushakov, B.P. 1964. Thermostability of cells and proteins of poikilotherms and its significance in speciation. *Physiol. Rev.* 44: 518-560.
- Usseglio-Polatera, P., Bournard, M., Richoux, P. y Tachet, H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiol.* 422/423: 153-162.
- Uthicke, S. 2001. Influence of asexual reproduction on the structure and dynamics of *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronotus* (Holothuroidea: Aspidochirotida) on the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 129: 205-215.
- Uthicke, S. y Karez, R. 1999. Sediment path selectivity in tropical sea cucumbers (Holothuroidea: Aspidochirotida) analysed with multiple choice experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 236: 69-87.
- Vanderklift, M.A., Kendrick, G.A. y Smit, A.J. 2006. Differences in trophic position among sympatric sea urchin species. *Est. Coast Shelf Sci.* 66: 291-297.
- Verling, E., Crook, A.C., Barnes, D. y Harrison, S.C. 2003. Structural dynamics of a sea-star (*Marthasterias glacialis*) population. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 83: 583-592.
- Verma, M. 2001. *Luidia alternata* (On-line), Animal Diversity Web. Accessed March 07, 2006 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Luidia_alternata.html.
- Verrill, A.E. 1914. Revision of some genera and species of starfishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14 (8): 13-22.
- Warner, G.F. 1979. Aggregations in echinoderms. En: *Biology and systematics of colonial organisms*. Larwood, G. y Rosen, B.R. (eds), Academic, London, 375-396 pp.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3: 385-397.
- Williams, S.T. 2000. Species boundaries in the starfish genus *Linckia*. *Mar. Biol.* 136: 137-148.
- Wirtz, P. 2001. New records of marine invertebrates from the Cape Verde Islands. Arquipelago. *Life Mar. Sci.* 18A: 81-84.

- Wirtz, P. y d'Udekem-d'Acoz, C. 2001. Decapada from Antipatharia, Gorgonaria and Bivalvia at the Cape Verde Islands. *Helgol Mar. Res.* 55: 112-115.
- Wootton, J.T., 1995. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 443-466.
- Wulff, J.L. 1995. Sponge-feeding by the Caribbean starfish *Oreaster reticulatus*. *Mar. Biol. (Berlin)* 123 (2):313-325.
- Yingst, J.Y. 1982. Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), an epibenthic deposit-feeding holothurian. *Est. Coast Shelf Sci.* 14: 119-134.
- Young, C.M. y Chia, F.S. 1982. Factors controlling spatial distribution of the sea cucumber *Psolus chitonoides*: settling and post-settling behaviour. *Mar. Biol.* 69: 195-205.
- Zacharias, M.A. y Roff, J.C. 2001. Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. *J. Biogeog.* 28: 471-483.
- Zoppi de Roa, E. 1967. Contribución al estudio de los equinodermos de Venezuela. *Acta Biol. Veneuela.* 5: 267-333.