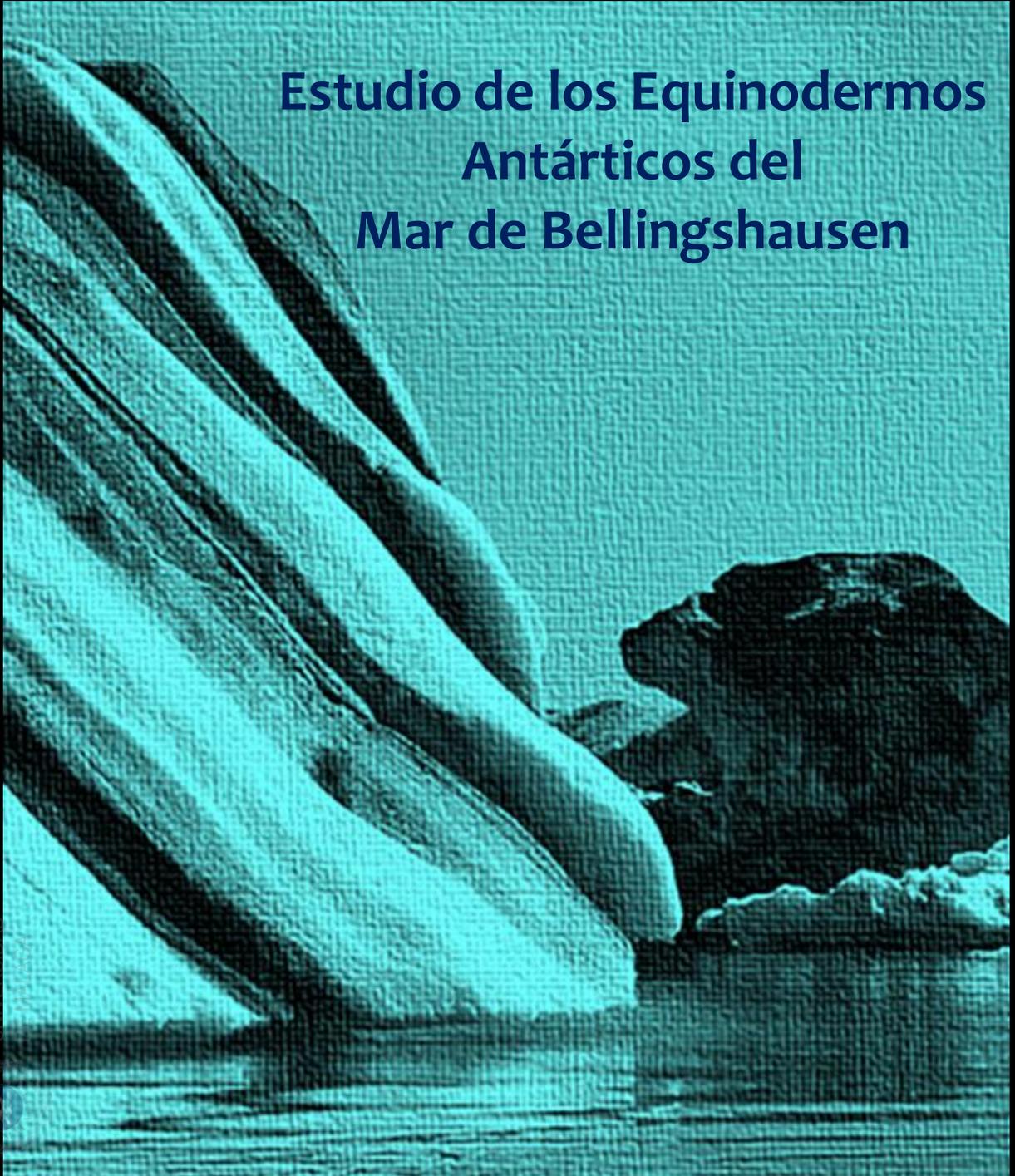


Universidad de Málaga
Departamento de Biología Animal



Estudio de los Equinodermos Antárticos del Mar de Bellingshausen



Francisca Moya Ruiz

Málaga 2015



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Francisca Moya Ruiz

 <http://orcid.org/0000-0001-9856-5234>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



FACULTAD DE CIENCIAS

Dpto. Biología Animal

M^ª Eugenia Manjón-Cabeza Clouté, Profesora Titular de Universidad del Área de Zoología del Departamento de Biología Animal de la Universidad de la Málaga,

ACREDITA

Que Dña. Francisca Moya Ruiz, Licenciada en Ciencias Biológicas, ha realizado en el Departamento de Biología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga las investigaciones contenidas en la presente memoria de Tesis Doctoral, titulada **“Estudio de los Equinodermos Antárticos del Mar de Bellingshausen”**.

Como directora de la misma considero que la presente memoria reúne todos los requisitos para ser sometida a juicio de la Comisión correspondiente, por lo que autorizo su exposición y defensa para la obtención del Grado de Doctora en Biología

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmo la presente acreditación, en Málaga a 11 de noviembre de 2015.

Profa. Dra. M^ª Eugenia Manjón-Cabeza Clouté

FACULTAD DE CIENCIAS. DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



FACULTAD DE CIENCIAS

Dpto. Biología Animal

Estudio de los Equinodermos Antárticos del Mar de Bellingshausen

Memoria presentada por Dña. Francisca Moya Ruiz para optar al grado de Doctora en Biología por la Universidad de Málaga

La doctoranda:

Fdo.: Francisca Moya Ruiz

FACULTAD DE CIENCIAS. DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



Departamento de Biología Animal

FACULTAD DE CIENCIAS

Universidad de Málaga

Estudio de los Equinodermos Antárticos del Mar de Bellingshausen



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

A Alejandra,
a Raúl,
a mis padres.





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Agradecimientos

Sinceramente, me cuesta creer que este momento haya llegado. Pero por fin ha llegado, y me siento tranquila por haber terminado un trabajo que se había alargado en el tiempo. Un trabajo que le debía, a los proyectos de financiación pública nacional, gracias a los que se recogieron y se han estudiado las muestras objeto de este estudio (REN2001-1074ANT, REN2003-01881, CGL2004-01856/ANT, CGL2004-21066-E) y a las personas que confiaron en mí para llevarlo a cabo.

Quiero agradecer en primer lugar, a mi directora de tesis, Prof. Dra. M^a Eugenia Manjón-Cabeza Clouté, el esfuerzo y dedicación que le ha supuesto la supervisión de este trabajo. Eu, una vez me dijiste que, este era un trabajo de dos y así ha sido. Este tiempo compartido ha dado su fruto, y no solo con esta tesis, sino también en forma de amistad. Gracias por guiarme, por tu apoyo, por tu confianza y por tu infinita paciencia.

Quiero agradecer al Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, al Prof. Dr. Valentín Sanz Coma y al Prof. Dr. José Enrique García Raso, antiguo y actual director de dicho departamento, respectivamente, por el apoyo y por permitirme utilizar sus instalaciones y equipos.

Doy las gracias a todos los integrantes del departamento, por los ánimos que me han dado, por interesarse por el trabajo que estaba desarrollando y por hacerme sentir como una más, desde mis comienzos compartiendo aquel “macro-despacho-laboratorio”, en el que viví muy buenos momentos.

Del departamento quiero agradecer especialmente, a Javier Palomo todas las gestiones realizadas, a José María Pérez Pomares su ayuda técnica, a Ana Luz Márquez y Jesús Olivero el enseñarme a trabajar con Jaccard y Baroni y porque siempre que lo he necesitado, han tenido tiempo para responder a mis dudas y preguntas. También a Carmen Salas por sus consejos. A Luis Vida, por su ayuda en mis comienzos con la preparación y conservación de las muestras. A los “niños” de SELUMA, a los actuales y a los que se marcharon, por sus aportaciones a mi trabajo.

Tengo que agradecer al Centro Oceanográfico de Málaga, a su director Dr. Jorge Baro y al resto de mis compañeros de trabajo, el interés y apoyo mostrado, y muy especialmente a mis jefes y amigos M^a Carmen García y Manolo Vargas, sin los que este trabajo no hubiera llegado a su fin.

Quiero agradecer a Ana Ramos la confianza que depositó en mí desde que nos conocimos. Con ella empecé en este “mundo marino” y gracias a ella he vivido experiencias irrepetibles, como participar en la campaña a la Antártida, Bentart 2006. De aquella campaña, me han quedado amigos, como Pilar Ríos a la que quiero agradecer sus ofrecimientos de ayuda, el escucharme y aconsejarme.

Finalmente pero no menos importante, es el agradecimiento que les debo a mi familia y amigos, que me han estado animando y apoyando para que termine. A mis padres, que siempre están ahí cuando los necesito. A Alejandra y Raúl, por los sacrificios y el tiempo que os he robado.

Fuengirola, 11 de noviembre de 2015.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Índice

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes históricos	3
1.2 Las campañas Bentart	10
1.3 Situación actual de los estudios bentónicos en la Antártida	14

Capítulo 2. OBJETIVOS

17

Capítulo 3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 La Antártida	21
3.1.1 El Océano Antártico	22
3.1.2 Historia geológica	25
3.1.3 Geología del fondo del Océano Antártico	27
3.1.4 Características biológicas Océano Antártico	29
3.2 El Mar de Bellingshausen	30
3.2.1 Límites geográficos	30
3.2.2 Perfil geológico	30
3.2.3 Características oceanográficas	32
3.3 Área muestreada	33

Capítulo 4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Material	37
4.2 Métodos de muestreo	37
4.2.1 Artes de muestreo	37
4.2.2 Separación y estudio preliminar de la fauna	45
4.2.3 Preparación y observación de estructuras de interés taxonómico	46
4.3 Análisis de datos	47
4.3.1 Distribución, abundancia y riqueza específica	48
4.3.2 Análisis de clasificación	49
4.3.3 Análisis de ordenación	50

Capítulo 5. LOS EQUINODERMOS DEL MAR DE BELLINGSHAUSEN

5. I. El bentos en la Antártida	55
5. II. Los Equinodermos	57
5. III. Los equinodermos en la Antártida	61
❖ <u>Subfilo Asterozoa</u>	

Capítulo 5.1. CLASE ASTEROIDEA

I. Introducción	69
Estudios previos más importantes en la Antártida	71
Aspectos anatómicos	71
II. Material y métodos de identificación	82
Material	82
Métodos de identificación	83

III. Resultados	84
Caracterización de la taxocenosis	84
Estructura de la comunidad	94
Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad	98
IV. Discusión	103
Algunas consideraciones taxonómicas	103
Caracterización de la taxocenosis	104
Estructura de la comunidad	106
V. Bibliografía.- Clase Asteroidea	109
Capítulo 5.2. CLASE OPHIUROIDEA	
I. Introducción	117
Estudios previos más importantes en la Antártida	119
Aspectos anatómicos	119
II. Material y métodos de identificación	123
Material	123
Métodos de identificación	124
III. Resultados	125
Caracterización de la taxocenosis	125
Estructura de la comunidad	134
Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad	137
IV. Discusión	142
Caracterización de la taxocenosis	142
Estructura de la comunidad	144
V. Bibliografía.- Clase Ophiuroidea	147
❖ <u>Subfilo Echinozoa</u>	
Capítulo 5.3. CLASE ECHINOIDEA	
I. Introducción	157
Estudios previos más importantes en la Antártida	159
Aspectos anatómicos	161
II. Material y métodos de identificación	170
Material	170
Métodos de identificación	170
III. Resultados	172
Caracterización de la taxocenosis	172
Estructura de la comunidad	178
Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad	181
IV. Discusión	187
Algunas consideraciones taxonómicas	187
Caracterización de la taxocenosis	187
Estructura de la comunidad	189
V. Bibliografía.- Clase Echinoidea	192

Capítulo 5.4. CLASE HOLOTHUROIDEA	
I. Introducción	205
Estudios previos más importantes en la Antártida	206
Aspectos anatómicos	207
II. Material y métodos de identificación	214
Material	214
Métodos de identificación	214
III. Resultados	215
Caracterización de la taxocenosis	215
Estructura de la comunidad	227
Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad	230
IV. Discusión	237
Algunas consideraciones taxonómicas	237
Caracterización de la taxocenosis	238
Estructura de la comunidad	239
V. Bibliografía.- Clase Holothuroidea	242
❖	
Capítulo 5.5. CLASE CRINOIDEA	
I. Introducción	251
Estudios previos más importantes en la Antártida	251
Aspectos anatómicos	252
II. Material	255
III. Resultados	255
IV. Bibliografía.- Clase Crinoidea	258
5. IV. Resultados. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen	261
Caracterización de la taxocenosis	261
Estructura de la comunidad	270
Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad	272
5. V. Discusión. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen	280
5. VI. Conclusiones generales	296
5. VI. Bibliografía general	299
ANEXOS	313
Anexo I.- O'Loughlin et al. (2009)	315
Anexo II.- Moya et al. (2012)	331



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes históricos

1.2 Las campañas Bentart

1.3 Situación actual de los estudios bentónicos en la Antártida



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

1. Introducción

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes históricos

El descubrimiento de la Antártida es una historia larga y controvertida, particularmente en cuanto a quién fue el padre del descubrimiento.

Platón (427-347 a.C.) fue el primer filósofo que formuló la teoría de que la Tierra era redonda. Aristóteles (384-322 a.C.) sostenía que por simetría debería existir una zona en el sur que compensara a la zona norte conocida como Arktos (en griego significa oso y hace referencia a las constelaciones de la Osa Mayor y de la Osa Menor en la dirección del norte geográfico). Aunque esta idea fue rechazada durante mucho tiempo, resurgió en el siglo XV, cuando los europeos comenzaron a explorar los límites del mundo conocido, descubriendo que efectivamente la Tierra era redonda. En 1570, esta idea fue plasmada en un mapa por el cartógrafo belga Abraham Ortelius, dándole al Continente Antártico el nombre de Terra Australis Incognita, pasando a denominarse posteriormente Antarktos (lugar opuesto al Ártico).

Francis Drake surcó el Estrecho de Magallanes en 1578 pero fue durante los siglos XVII y XVIII cuando los navegantes progresaron gradualmente hacia latitudes más al Sur con el propósito de encontrar un continente. En 1675, Antonio de la Roche, un navegante y mercader inglés fue el primero en avistar las Islas Georgia del Sur. A partir de aquí, la exploración y los estudios científicos en la Antártida se pueden dividir en tres períodos (Fogg 1992):

-*el periodo de los descubridores*: de 1700 a 1890. En este periodo, expediciones con patrocinio público y privado, exploradores y cazadores de focas y ballenas, desembarcaron y alguna vez se quedaron en la Antártida.

Jean-Baptiste Charles Bouvet de Lozier dirigió la primera expedición dedicada al descubrimiento de “Terra Australis” y en 1739 descubrió la isla que lleva su nombre. Nicolas Marion-Dufresne (1771-1772) e Yves Joseph de Kerguelen-Trémarec (1771-1773) cruzaron el Sur del Océano Índico y descubrieron respectivamente las Islas Crozet y las Islas Kerguelen. Pero fue James Cook quien por primera vez en 1773 cruzó el Círculo Polar Antártico (paralelo 66°33'46" de latitud Sur), llevando a cabo una navegación circumpolar (1772-1775), descubriendo las Islas Sandwich y re-descubriendo las Islas Georgia del Sur. Tenía a su cargo la primera expedición científica a la Antártida, por lo que se hicieron descripciones de las condiciones

1. Introducción

físicas y biológicas pero debido al mal tiempo no observó al Continente Antártico en sí mismo. En 1810, Frederick Hasselborough descubrió las Islas Macquarie y en 1819, el inglés William Smith descubrió las Islas South Shetlands. Un año más tarde, Edward Bransfield, que fue quizá el primero, avistó la Antártida, aunque existe controversia y en 1820-1821 otros exploradores como el ruso Fabian Gottlieb Von Bellingshausen o el americano Nathaniel Palmer proclamaban ser los primeros descubridores.

El francés Jules-Sébastien Dumont d'Urville fue el primero en desembarcar en el continente en 1840, aunque este honor también se lo disputa el cazador de focas americano John Davis (1821).



Figura 1.1 Detalle del mapa de las Islas Shetland del Sur, del Capitán James Weddell (1825).

En 1823, James Weddell navegó hasta los 74°15' de latitud Sur y en 1841 James Clark Ross alcanzó los 78° de latitud Sur. Desde estos tiempos pioneros, se realizaron numerosas circunnavegaciones para dibujar el perfil del continente y para recoger datos ambientales.

1. Introducción

-La época “heroica”: de finales del siglo XIX a mediados del siglo XX. En esta época, aventureros y exploradores construyeron estructuras y dejaron huella de su paso por la Antártida.

A principios de siglo XX, numerosos países llevaron a cabo expediciones para explorar la Antártida. El noruego Roald Amundsen alcanzó el Polo Sur, el 14 de diciembre de 1914.

De 1912 a 1915, se llevó a cabo la que es probablemente la expedición antártica más famosa. Ernest Shackleton y su tripulación sobrevivieron al naufragio de su barco en el hielo y fueron finalmente rescatados después de navegar 1300 Km en un bote por uno de los océanos más peligrosos del planeta.

Además de los descubrimientos geográficos, entre los siglos XVIII y principios del XX se efectuaron numerosos descubrimientos científicos de gran importancia en la Antártida gracias a las expediciones que promovieron diversos países:

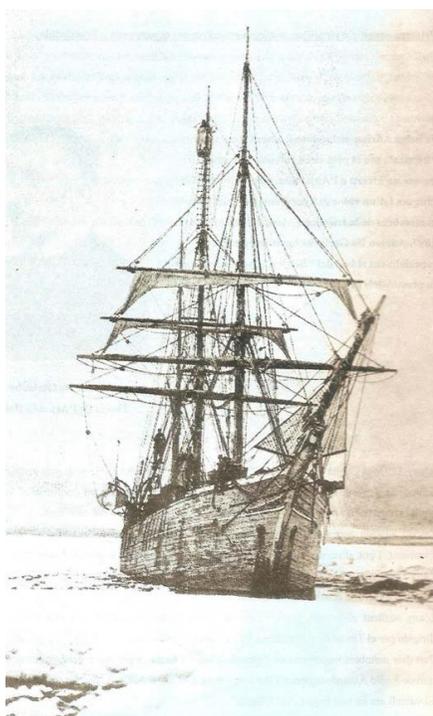


Figura 1.2 El “Bélgica”, barco foquero utilizado por De Gerlache en el año 1897 (Kirwan, 1965).

- Inglaterra (“Erebus” y “Terror” entre 1839 y 1843, “Challenger” entre 1872 y 1876, “Southern Cross” en 1899, “Discovery” entre 1901 y 1904, “Terra Nova” entre 1910 y 1913 y “Endurance” entre 1914 y 1917).

- Bélgica (“El Belgica” entre 1897 y 1899).

- Alemania (“Valdivia” en 1898-1899, “Gauss” entre 1901 y 1903 y “Polarstern” desde 1982).

- Suecia (“Antarctic” entre 1901 y 1904).

- Escocia (“Scotia” entre 1902 y 1904).

- Francia (“Astrolabe” en 1837-1838, “Le Français” en 1903, “Pourquoi-Pas?” en 1908 y “Marion-Dufresne” a partir de 1972).

- O Rusia (“Vostok” y “Mirnyi” ambos entre 1819 y 1821, “Slava” en 1946-1947 y “Ob” en 1956-1957), entre otros.

1. Introducción

Desde principios hasta mediados del siglo XX, exploradores de varios países visitaron la Antártida. Pero quizá el evento más importante fue el enfoque que le dieron a la investigación Antártica y los estudios científicos que se realizaron durante el año Geofísico Internacional (IGY) en 1957 y 1958, desde entonces se incrementó la colaboración internacional.

-*Período moderno:* desde mediados de siglo XX al presente. En este período al menos 30 países motivados por competir internacionalmente establecieron bases científicas permanentes, además de refugios, depósitos, pistas de aterrizaje y equipamiento especializado.

Después de largos y apasionados debates y al contrario de lo que ocurría cada vez que se descubrían nuevas tierras, en este caso el interés científico prevaleció sobre el económico. En 1959, doce países firmaron en Washington el Tratado Antártico, que entró en vigor en 1961 y que constituyó el primer consenso acerca del uso pacífico de la Antártida. En 1991, el “Protocolo para la protección ambiental del Tratado Antártico” (el Protocolo de Madrid) hizo de la Antártida una reserva natural internacional dedicada a la paz y la ciencia. Este tratado fue ratificado por 26 naciones y se hizo efectivo en 1998.

Respecto a la presencia española en la investigación antártica, ésta ha sido constante desde que en 1982 nuestro país se adhirió al Tratado Antártico.

En septiembre de 1982, partió de Gijón la goleta *Idus de Marzo* (fig.1.3), siendo considerada la primera expedición marítima a la Antártida, aunque por diversos problemas técnicos fue necesario prescindir de los planes de investigación previstos.

En 1986, a bordo de los barcos pesqueros *Nuevo Alcocero* y *Pescapuerta IV* se llevó a cabo la primera expedición científico-pesquera española a la Antártida, denominada “8611” y en 1989 se organizó la primera expedición científica en el remolcador convertido en buque oceanográfico, *Las Palmas*.

En 1990, fue botado el *BIO Hespérides*, cuya principal misión es mantener los programas que España desarrolla anualmente en la Antártida. Desde entonces, España viene desarrollando un completo programa de investigación multidisciplinar en este continente, aportando un gran número de publicaciones científicas a la comunidad internacional.

1. Introducción



Figura 1.3 Goleta “Idus de Marzo” (fuente de información: Colección privada del Sr. Joan B. Beltrán i Reverter).

En 2007-2008 se celebró el 4º Año Polar Internacional que además de aportar nuevos conocimientos en campos clave de la investigación, intentó sensibilizar al gran público sobre la importancia de las regiones polares ya que los procesos que ocurren en estas zonas tienen una repercusión en todo el planeta que hacen indispensable incrementar las investigaciones científicas en estas zonas.

A pesar de que, en el Mar de Bellingshausen varias expediciones han recogido muestras de bentos (Dell 1972; Dayton 1990), el conocimiento acerca de la distribución y composición de la fauna bentónica en esta zona es aún muy pobre. En contraste con otras zonas, en la zona del Mar de Bellingshausen, Mar de Amundsen y en la zona de Isla de Pedro I, solo se han llevado a cabo muestreos aislados del megabentos utilizando el arrastre de Agassiz y las grabaciones de video (Klages *et al.* 1995, Starmans *et al.* 1999, Starmans y Gutt 2002). Recientemente, en 2008 y 2009, se han realizado campañas multidisciplinarias a bordo del RS James Clark Ross (Griffiths *et al.* 2008, Linse *et al.* 2013) en el Oeste de la Antártida, principalmente en el Mar de Amundsen y que incluían el arrastre de Agassiz. Hasta el año 2003 ninguna campaña de muestreo de bentos se ha centrado en el estudio de esta área del sector Pacífico, seguramente debido a las dificultades que supone muestrear en

1. Introducción

una zona tan aislada y donde prevalece el hielo la mayor parte del año (Clarke y Johnston 2003).

En cuanto a las variables ambientales de la columna de agua y del fondo marino de la zona, se puede decir prácticamente lo mismo y es que tan solo existen unos pocos estudios como los de Larter *et al.* (2002), Eagles *et al.* (2004), O'Cofoigh *et al.* (2005) y los resultados de los trabajos del U.K. 'Sterna' en el Mar de Bellingshausen (editados por Turner *et al.* 1995).

Sin embargo, el Mar de Bellingshausen es el tercer mar en extensión del Océano Antártico y tiene importancia zoogeográfica en la dispersión de las especies por lo que su fauna es de gran interés.

Ya en las primeras expediciones, como las de Jame Eights (1798-1882) en aguas de las Islas Shetland del Sur o las de Sir James Clark Ross explorando las costas del Mar de Ross (1841), se observó la importancia de los equinodermos en las aguas antárticas.

Desde entonces rara es la expedición donde no se haya reflejado la presencia de este filo a lo largo de todo el continente, demostrándose no solo su abundancia sino la riqueza en especies que se encontraban.



Figura 1.4 Un científico toma muestras de agua a bordo del "Challenger", (1872-76) con el instrumento concebido por J.Y. Buchanan, el químico de la expedición (Kirwan 1965).

1. Introducción

Además de los muestreos esporádicos en áreas subantárticas (sobre todo en la región Magallánica), se muestrearon equinodermos en las expediciones británicas del “Challenger” (1873-76), y en las campañas “Gazelle” (1874-76) llevadas a cabo por los alemanes y en la expedición del Belgica (1897-1899).

Después de las expediciones pioneras del “Challenger” y “Gazelle”, la investigación marina en la Antártida se puede dividir en dos períodos de exploración: de 1897 a 1935 y de 1955 a la actualidad. Entre ambos se da un lapsus de tiempo baldío como consecuencia de la Gran Depresión y de la Segunda Guerra Mundial.

En el primer período (1897-1935), se exploraron las principales áreas geográficas alrededor de la Antártida, recolectándose abundantes especies de equinodermos. La mayoría de las expediciones fueron organizadas por países europeos, siendo Gran Bretaña quien realizó el mayor esfuerzo con seis expediciones. Pero no es hasta la campaña BANZAR cuando se produjo una participación internacional (Gran Bretaña, Australia y Nueva Zelanda).

La Península Antártica y en menor medida el Mar de Weddell fueron las áreas más extensivamente exploradas (por ejemplo, siete expediciones recolectaron equinodermos a lo largo de la costa de la Península Antártica). El lado opuesto del continente, el área del Mar de Ross (Tierra de Balleny y Tierra de Victoria) también fue repetidamente muestreada por cuatro campañas británicas.

Las aguas subantárticas han sido exploradas principalmente donde existen numerosas islas, en los cuadrantes de Weddell y de Enderby (cinco y seis campañas respectivamente). Al final de este período, se realizaron algunas campañas más en las costas antárticas de los cuadrantes de Enderby y Ross (dos campañas en cada uno de ellos), o en las aguas subantárticas del cuadrante de Victoria (con una campaña).

Después de la Segunda Guerra Mundial, en parte por razones geopolíticas, muchos países participaron en la instalación de bases científicas en el Continente Antártico. Esto alentó numerosas campañas oceanográficas a partir de 1955. Ejemplos de ello, son las campañas del programa “Antarktis” llevadas a cabo por el Instituto Alfred Wegener (Alemania), o la implicación de los Estados Unidos y la Unión Soviética (sobre todo en tiempos de la Guerra Fría), pero también de Francia en las décadas de los 80 y 90. Otros países importantes en la investigación en la

1. Introducción

Antártida han sido Bélgica Argentina, Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica y Gran Bretaña.

La Península Antártica y el Mar de Ross han seguido siendo tan activamente prospectados como las aguas subantárticas de los cuadrantes de Weddell y Enderby. Nuevas áreas y zonas profundas han sido exploradas, particularmente zonas lejanas a la costa como el Sur de Nueva Zelanda (sobre todo por las expediciones soviéticas) o el Pacífico Sur por debajo de los 70° de latitud Sur (por las expediciones del “Eltanin”). Aun así, una enorme parte de la costa antártica, de más de 2000 Km, sigue sin estar prácticamente investigada, en el cuadrante de Ross entre la Costa de Eights y la Península de Eduardo VII (Mar de Amundsen). Y hay que añadir que una parte del material recolectado permanece aún sin estudiar.

1.2 Las campañas Bentart

La historia del grupo de investigación Bentart (“Estudio Integrado de la biodiversidad bentónica en la Antártida del Oeste”) se remonta a 1986 con la campaña Antártida-8611 “Primera Expedición Científico–Pesquera Española a la Antártida”.

La campaña Antártida-8611 se desarrolló bajo la dirección científica del Instituto Español de Oceanografía (IEO) y contó con la participación de cien personas a bordo de los buques pesqueros españoles con clasificación polar de 1986 (los buques “Pescapuerta IV” y “Nuevo Alcocero”) (fig. 1.5).

Esta campaña se desarrolló en los Archipiélagos que conforman el Arco de Scotia: Shag Rocks, Georgia del Sur, Sandwich del Sur, Orcadas del Sur y Shetlands del Sur. En ella, se realizó un registro en continuo de parámetros químicos a lo largo de 9.000 millas náuticas y 4.000 de perfiles sísmicos, además se tomaron muestras de sedimentos de los fondos marinos, se realizaron estaciones para la recogida de parámetros oceanográficos y plancton y se realizaron arrastres de pesca, alcanzándose un hito en la investigación biológica antártica.

Los resultados en materia pesquera permitieron que España entrara como miembro de pleno derecho de la Comisión responsable de la Conservación de los Recursos Vivos Marinos de la Antártida (CCRVMA), mientras que los estudios que se fueron publicando contribuyeron a la entrada de nuestro país como miembro consultivo del Tratado Antártico en septiembre de 1988 (<http://www.bentart.es/>).

1. Introducción



Figura 1.5 Arriba: “Pescapuerta IV”, abajo: tarjeta postal del “Nuevo Alcocero” con matasellos de la agencia postal a bordo (Fuente de información: Colección privada del Sr. Joan B. Beltrán i Reverter).

El grupo de investigación Bentart es un equipo multidisciplinar e internacional que, desde la histórica campaña Antártida-8611 trabaja en el estudio de la biodiversidad de los ecosistemas bentónicos del Antártico, y que concentra su actividad en el Mar de Bellingshausen, la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur. El grupo de investigación tenía como objetivo inicial, analizar la información y estudiar el material bentónico recogido en los arrastres que se llevaron a cabo durante la campaña Antártida-8611. Aunque el objetivo prioritario de la campaña Antártida-8611 era la prospección de los recursos pesqueros, durante la misma se

1. Introducción

realizó un extraordinario esfuerzo para recoger los datos de los invertebrados acompañantes de las pescas de arrastre (Balguerías 1989).

A partir de los años 90 del siglo pasado, gracias a la puesta en marcha del Programa de Investigación en la Antártida, en el marco del Plan Nacional de I+D+i y a la disponibilidad del buque oceanográfico Hespérides, el equipo Bentart inició su fase de competencia por los fondos nacionales, desarrollando una serie de campañas que le han permitido consolidar su línea de investigación sobre la biodiversidad del bentos antártico. Desde entonces, entre treinta y cuarenta científicos españoles de más de 20 Universidades y centros de investigación, se han dedicado a los estudios de taxonomía y ecología y se han especializado en bentos antártico (<http://www.bentart.es/>).

A lo largo de 15 años los proyectos Bentart se han mantenido gracias a la financiación obtenida en las convocatorias públicas anuales del Plan Nacional, en el marco del Programa o Subprograma de Investigación en la Antártida.

El material procedente de la campaña Antártida-8611, se amplió durante la campaña del buque Las Palmas en 1990 y 1991 en Isla Decepción y en la última campaña de prospección pesquera Antártida-9101 alrededor de las Islas Orcadas del Sur (Ramos y Sobrino 1991).

En el verano austral de 1994 el grupo de investigación Bentart llevó a cabo la primera campaña antártica española enfocada al estudio del bentos, Bentart-94. El área prospectada en esta campaña se concentró en el Estrecho de Bransfield e Islas Livingston y Decepción” (Ramos 1996).

La segunda campaña, Bentart-95 se llevó a cabo entre enero y febrero de 1995, en las inmediaciones de Isla Livingston, sobre un transecto que cubrió el norte y el sur de la isla, desde el Estrecho de Drake hasta la Península Antártica y que incluyó el interior de Isla Decepción. El objetivo de esta campaña era ampliar el conocimiento sobre el ecosistema bentónico antártico en la zona de las Islas Shetland del Sur y Estrecho de Bransfield, en un primer intento de integración del bentos con las variables ambientales (Ramos 1995).

Posteriormente, las campañas Bentart-2003 y Bentart-2006 (fig. 1.6) abordaron el estudio del Mar de Bellingshausen, el tercero de los grandes mares antárticos y que era una zona remota y desconocida hasta entonces.

1. Introducción



Figura 1.6 Equipo participante en la campaña Bentart 2003 (fotografía de **arriba**) y equipo participante en la campaña Bentart 2006 (fotografía de **abajo**).

Estas dos campañas se desarrollaron en la plataforma del Mar de Bellingshausen, Isla Pedro I y Península Antártica. Estas dos campañas tenían el objetivo general de estudiar la biodiversidad del ecosistema bentónico. Este objetivo se cubriría mediante la integración de los datos de los diferentes compartimentos del bentos (infauna, epibentos y suprabentos) con las variables

1. Introducción

ambientales (para ello se tomaron datos y muestras de la columna de agua y del sedimento).

El trabajo coordinado durante las campañas Bentart y el posterior análisis de laboratorio, estudio de las muestras y de los datos, ha permitido el conocimiento de la biodiversidad de los ecosistemas bentónicos y su comparación a nivel de macroescala a lo largo de un gradiente latitudinal y batimétrico.

En el marco de este sector del Mar de Bellingshausen y a partir del material procedente de los muestreos realizados durante las campañas Bentart-2003 y Bentart-2006 se ha elaborado la memoria objeto de este estudio, abarcando un grupo faunístico de tanta importancia como es el Filo Equinodermos. Sin los equinodermos se hace imposible tener una imagen global de la composición, distribución, relaciones y funcionamiento de las comunidades del bentos.

1.3 Situación actual de los estudios bentónicos en la Antártida

Hasta principios de la década de los 80 del siglo pasado, el bentos fue uno de los grupos olvidados de la investigación antártica. Se le dio un gran impulso de la mano de una serie de buques como el RV Polastern fletado por el Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research (AWI) (botado en 1982) o el buque español de investigación oceanográfica (BIO) Hespérides (botado en 1990) que permitieron la realización de campañas en las zonas polares.

Otro empujón vino de la mano del SCAR (The Scientific Committee on Antarctic Research) con la creación de una serie de programas de investigación como el EASIZ (Ecology of the Sea Ice Zone), que se desarrolló entre los años 1994 y 2004 (Arntz y Clarke 2002, Clarke *et al.* 2006) en cuya agenda el bentos ha ocupado un lugar importante. Bajo sus auspicios se han realizado estudios que han llevado al descubrimiento de nuevas especies para la ciencia, se ha estudiado la zonación horizontal y vertical, la biodiversidad en diferentes escalas y a lo largo de diferentes gradientes, se ha interpretado la distribución actual a través de los procesos gobernados por la tectónica de placas y los cambios en las corrientes y la glaciación y se han realizado también comparaciones entre la fauna de la Península Antártica y la de la región Magallánica.

Otros programas creados a iniciativa del SCAR son el EPOS (European Polastern Studies), el EBA (Evolution and Biodiversity in the Antarctic), el LGP (Latitudinal Gradient Project), o el ANDEEP (Antarctic Benthic Deep-Sea

1. Introducción

Biodiversity) cuyas expediciones han estudiado el bentos de aguas profundas en áreas de Mar de Scotia y Mar de Weddell. ANDEEP también ha contribuido a la creación del CAML (Census of Antarctic Marine Life).

Actualmente, la biología antártica y por ende el estudio del bentos antártico, no se encuentran aislados de los estudios del resto de océanos ni del resto de disciplinas, sino que se benefician de la automatización de los análisis, de la biología molecular, o del análisis de imagen y la estadística. Las estaciones antárticas en tierra constituyen una excelente plataforma para las investigaciones multidisciplinares y para la cooperación internacional. Numerosos institutos de investigación incluyen programas de biología marina antártica. Todo esto, junto a los diferentes congresos (que favorecen la formación, la cooperación y el intercambio de información), la informatización de los datos, la creación de bases de datos como el anteriormente citado CAML o el reciente desarrollo por el SCAR y el gobierno de Bélgica, de la Marine Biology Information Network (www.scarmarbin.be) que recogen los registros de los taxones marinos antárticos, y la creación en la década de los 80 del siglo XX, de dos importantes revistas internacionales (Polar Biology y Antarctic Science), han contribuido a un notable avance en la biología antártica.

Las regiones polares han sido descritas durante mucho tiempo como regiones pobres en diversidad, un punto de vista que puede parecer intuitivamente razonable si se atiende a la dureza del ambiente. Pero los trabajos de Dell (1972) y posteriormente de Dayton (1990), Arntz *et al.* (1997), Arntz y Clarke (2002), Clarke y Johnston (2003), Clarke *et al.* (2006), Brandt *et al.* (2007a y 2007b) y Clarke y Crame (2010), son básicos para realizar una revisión de este punto de vista, mostrándonos que el bentos del océano austral es relativamente rico y diverso, variando esta riqueza entre los diferentes grupos.

El conocimiento sobre esta biodiversidad antártica ha aumentado en los últimos años, particularmente en relación a los organismos bentónicos, poniendo énfasis en cómo la distribución de las especies está modelada por eventos geológicos, oceanográficos y biológicos desde la separación del Continente Antártico de Sudamérica, pudiendo establecerse patrones biogeográficos más exactos (Clarke y Crame 1992, Poulin *et al.* 2002, Clarke y Johnston 2003, Clarke *et al.* 2004, Clarke *et al.* 2005, Griffiths *et al.* 2006, Brandt *et al.* 2007, Clarke *et al.* 2007, Rodríguez *et al.* 2007, Barnes 2008, Clarke 2008, Griffiths *et al.* 2008, Griffiths 2010).

1. Introducción

Como se ha comentado con anterioridad, existen muy pocos estudios sobre el bentos en el Mar de Bellingshausen. Se pueden citar trabajos a profundidades entre 0 y 45m en la zona del Norte de la Península Antártica (Zamorano 1983, Wägele y Brito 1990, Rauschert 1991, Nonato *et al.* 2000, Barnes y Arnold 2001, Barnes y Brockington 2003), en zonas más profundas los estudios son escasos. Por ello, es tan importante el trabajo realizado a partir de las campañas Bentart-2003 y 2006, y de la campaña británica BASWAP en 2008 (British Antarctic Survey West Antarctic Península) en esta zona. A partir de las muestras recogidas en estas campañas ya se tienen resultados científicos de los trabajos sobre faunística y comunidades bentónicas del Mar de Bellingshausen (García Raso *et al.* 2005, López *et al.* 2005, Matallanas y Olaso 2007, Ríos y Cristobo 2007, San Vicente 2007, San Vicente *et al.* 2007, Troncoso *et al.* 2007, Aldea *et al.* 2008 y 2009, Aldea y Troncoso 2008, Eakin *et al.* 2008, García Raso *et al.* 2008, Saíz-Salinas *et al.* 2008, Troncoso y Aldea 2008, Varela y Ramos-Esplá 2008, Corberá *et al.* 2009, Matallanas 2009, O'Loughlin *et al.* 2009, San Vicente *et al.* 2009, Moya *et al.* 2012, Saiz Salinas *et al.* 2013, Peña Cantero y Manjón-Cabeza 2014), además de los trabajos realizados sobre el medio físico (Moya 2006) o de las características biológicas y organismos que ocupan la columna de agua en el área de estudio (Ameneiro *et al.* 2012).

Existen también, una serie de trabajos precursores de esta memoria dentro del Laboratorio de investigación de Equinodermos de la Universidad de Málaga y son los estudios sobre ofiuras (Manjón-Cabeza y Ramos 2003 y Moya *et al.* 2003), sobre estrellas (Manjón-Cabeza *et al.* 2001, Gutt *et al.* 2011), centrados en el material recogido en las áreas de la Península Antártica y las Islas Shetland del Sur, o sobre equinodermos en general (Saíz *et al.* 2008). De especial interés es el trabajo sobre la comunidad de erizos (Moya *et al.* 2008), en una zona tan interesante a nivel evolutivo como las Islas del Arco de Scotia. Este estudio preliminar se basa en material recogido en todas las campañas Bentart además de material procedente de las campañas Antartida-8611 y Gebrap-96 y es un avance de la metodología de análisis de los datos y de integración de los factores ambientales con la fauna de equinodermos que se usará en esta tesis.

2. Objetivos

Capítulo 2. OBJETIVOS

Los objetivos principales de esta Tesis consisten en:

1. Revisar los trabajos previos que existen en el área de estudio y actualizar la base de datos de registros de especies procedentes de las campañas Bentart 2003 y 2006 presentada en esta memoria, mediante la compilación de los nuevos registros de campañas llevadas a cabo con posterioridad (como las de: USAP United States Antarctic Program, BAS British Antarctic Survey, AWI Alfred Wegener Institut). Todo ello, con el fin de completar de la forma más exhaustiva posible, el cartografiado de las especies de equinodermos del Mar de Bellingshausen.
2. Comparar dichos registros con el propósito de detectar las especies nuevas para la ciencia, las que no han sido citadas en la zona con anterioridad, y/o las posibles ampliaciones de sus rangos batimétricos. Haciendo hincapié en la descripción de los caracteres de diagnóstico de las nuevas especies aportadas y de aquellas citas nuevas de difícil identificación.
3. Caracterizar la taxocenosis de equinodermos del Mar de Bellingshausen, analizando su abundancia y riqueza específica a nivel de Clase, a nivel de Filo, y en relación con el resto de taxones del epibentos.
4. Describir la estructura de la taxocenosis de equinodermos, a nivel de Clase o en su conjunto, en función del contenido faunístico, así como de los factores biológicos y ambientales que pudieran influir o controlar el sistema de comunidades y hábitats, si existieran.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 La Antártida

El Océano Antártico

Historia geológica

Geología del fondo del Océano Antártico

La topografía

Los sedimentos

Características biológicas Océano Antártico

3.2 El Mar de Bellingshausen

Límites geográficos

Perfil geológico

Características oceanográficas

3.3 Área muestreada



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

3. Área de estudio

Capítulo 3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 La Antártida

La Antártida es el continente que circunda el Polo Sur. Ocupa toda la extensión por debajo de los $66^{\circ}30' S$ (Círculo Polar Antártico), presenta dos pronunciados entrantes: los mares de Ross y de Weddell, que forman una angosta península en forma de "S", la Península Antártica, proyectada sobre el extremo austral de Sudamérica. Su extensión, junto con sus plataformas de hielo, en la época estival es de aproximadamente 14,2 millones de Km^2 , aunque en invierno puede llegar a doblar su tamaño por acumulación de hielo marino frente a la línea de costa, de tal forma que dificulta su cartografiado.



Figura 3.1 El Continente Antártico y las islas asociadas.

3. Área de estudio

El Océano Antártico

El Océano Antártico ocupa una superficie aproximada de 36×10^6 Km², comprendidos entre el Continente Antártico y el Frente Subtropical (fig. 3.1). En esta zona, influida por la deriva de los vientos del oeste, las corrientes frías que fluyen hacia el NE desde la Antártida convergen con corrientes subantárticas más cálidas de dirección SO, lo que marca una clara diferencia física en los océanos. Por estas razones, el agua que rodea al Continente Antártico se considera un océano aparte. En este océano existen una serie de sistemas frontales que actúan como límites de diversas zonas o regiones hidrográficas (Frente Subtropical, Zona Subantártica, Frente Subantártico, Frente Polar o Convergencia Antártica, Zona Antártica Divergencia Antártica) (Ekman 1967, Hedgpeth 1969, Briggs 1974, Knox 1994). El **Frente Polar** es una zona de convergencia que se caracteriza por un descenso brusco de la temperatura superficial de norte a sur, y según algunos autores constituye el límite entre lo que se considera “antártico” (al sur del Frente Polar) y la zona subantártica que queda entre este frente y el Frente Subtropical (Lutjerhams y Valentine 1984).

En este océano, existe un gran régimen hidrodinámico: la **Corriente Circumpolar Antártica CCA**. La CCA tiene su límite sur localizado sobre el talud continental, a lo largo de la isóbata de los 750-1000 m (Hofmann y Klinck 1998). Esta corriente fluye hacia el este conducida principalmente por los vientos de Deriva del Oeste pero, además de este flujo superficial producido por el viento, existe un flujo geostrófico, debido a que, la pendiente de la superficie del mar se inclina hacia el Continente Antártico y que por el efecto de Coriolis (desviación hacia la izquierda), el flujo neto también es oeste-este, extendiéndose el movimiento hacia mayores profundidades. La CCA rodea sin interrupción el continente Antártico, conectando e intercambiando agua entre las cuencas del Océano Antártico. El flujo de la Corriente Circumpolar Antártica se concentra entre el Frente Subantártico y el Frente Polar (Gordon 1967, Cunningham 2005).

Cerca de costa, los vientos que proceden del este del Continente Antártico provocan una corriente de superficie en sentido contrario a la dirección de la CCA. Es la denominada **Corriente Costera Antártica**, que no es continua y provoca giros en el Mar de Weddell y en el de Ross. Entre la CCA y la Corriente Costera Antártica se encuentra la Divergencia Antártica, que es la frontera norte de lo que se conoce como Alta Antártida (fig. 3.2).

En general, se considera que las condiciones oceanográficas físicas en el Océano Antártico son relativamente constantes en comparación con otras regiones

3. Área de estudio

del planeta (Peck et al. 2006). El aislamiento hidrológico producido por el agua profunda antártica, los sistemas de la Corriente Circumpolar Antártica y el Frente Polar, contribuyen a la estabilidad de las condiciones físicas del área (Klinck et al. 2004, Tomczak 2005).

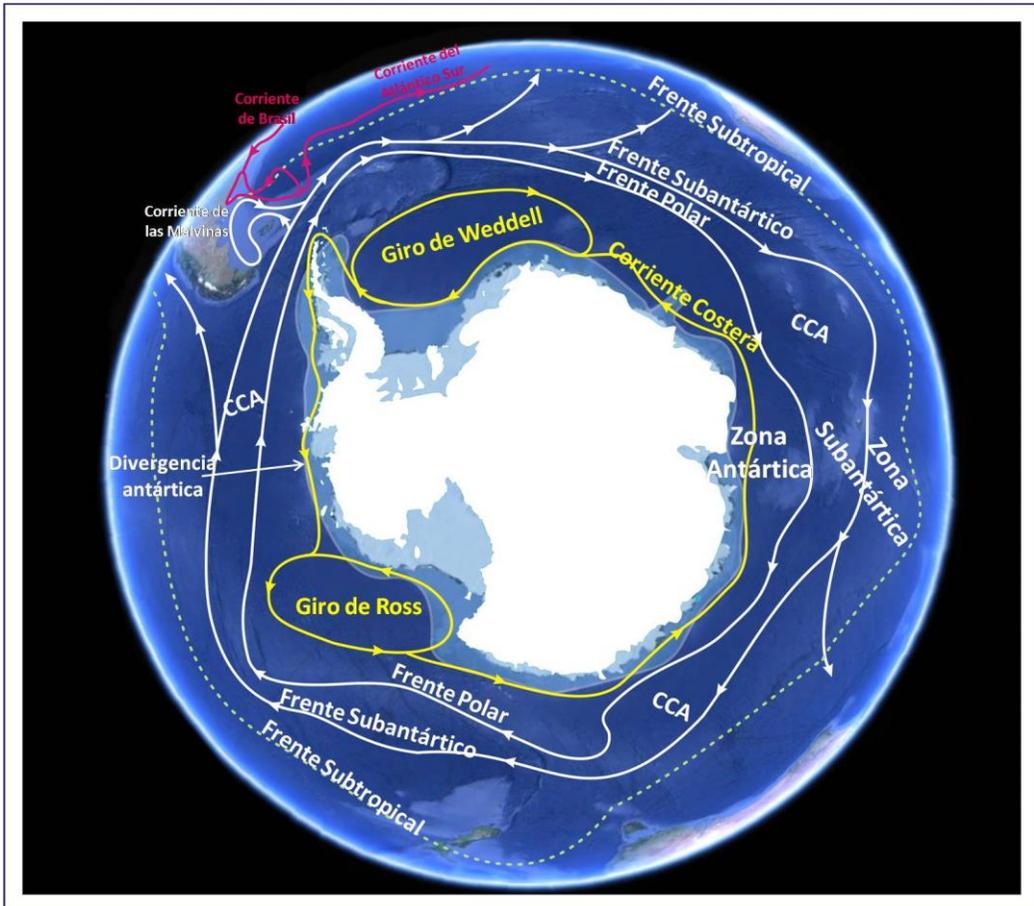


Figura 3.2 Mapa y esquema de los regímenes hidrodinámicos que se encuentran en el Océano Antártico.

En esta zona la diferencia de temperaturas entre la superficie y el fondo en aguas cercanas al continente son muy pequeñas, por debajo del grado centígrado y no supera nunca la diferencia de 5 °C. Las temperaturas son bajas pero constantes y se dan bajas fluctuaciones en la salinidad. Las aguas superficiales que rodean al Continente Antártico al sur del Frente Polar tienen salinidad baja (por debajo de 34) excepto en los mares de Weddell y de Ross donde la formación de hielo retira agua

3. Área de estudio

dulce y por tanto aumenta la salinidad de esas aguas. En el fondo se encuentran aguas de mayor salinidad. La concentración de oxígeno en las aguas antárticas es significativamente más alta que en el resto de regiones oceánicas (mayor de 320 $\mu\text{mol/Kg}$ a 50 m de profundidad). La concentración de nutrientes como nitratos, fosfatos y silicatos es alta, y suele ser más alta en zonas cercanas al continente y en el Mar de Weddell donde la concentración de silicatos puede exceder los 60 $\mu\text{mol/Kg}$. En líneas generales, se describe al Océano Antártico como una zona de elevada concentración en nutrientes y bajo contenido en clorofila. El hierro ejerce el control sobre la producción primaria, su disponibilidad es limitada y los bloom de fitoplancton ocurren cerca de fuentes naturales de este mineral, como en las islas (Griffiths 2010). La profundidad de compensación de los carbonatos (CDD) que es la profundidad a la que la disolución de carbonato cálcico supera a su aporte, es variable en la Antártida, en los mares de Bellingshausen y de Amundsen se encuentra a unos 300 m en la plataforma mientras que más allá del talud continental esta CDD se encuentra entre los 2100 y 2800 metros de profundidad.

En las aguas antárticas existen variaciones de densidad muy bajas con la profundidad y el gradiente de presión está más uniformemente distribuido por la columna de agua. Las corrientes no están restringidas a los primeros cientos de metros de la columna de agua sino que se extienden hasta grandes profundidades (Tomczak 2005).

Las tres masas de agua más importantes encontradas alrededor del continente antártico son: **AASW** (*Agua Antártica de Superficie* que tiende a espesarse hacia el Continente Antártico y a veces alcanza el fondo en algunas zonas de la plataforma continental), **CDW** (*Agua Circumpolar Profunda*) y **AABW** (*Agua Antártica de Fondo*) (Gordon 1967 y 1971, Sievers y Nowlin 1984, Whithworth y Nowlin 1987, Orsi et al. 1995, Orsi 1999, Smith et al. 1999, García et al. 2002, Abmann 2003, Klinck et al. 2004, Tomczak 2005).

La CCA se compone de una capa más superficial **AASW** de agua fría, debajo se encuentra la **CDW** (Gordon 1967), que se extiende desde el límite Norte del Océano Antártico y que va ascendiendo a lo largo de los márgenes continentales. La CDW es cálida y de espesor considerable, es la masa más voluminosa de las que conforman la CCA y la única con origen de formación externo que se acerca hasta la plataforma continental antártica. Por debajo de la CDW, se observa **AABW** con temperaturas por debajo de 0° C.

3. Área de estudio

Al sur del límite de la CCA, la capa profunda de la CDW, se mueve hacia superficie en dirección hacia los márgenes continentales, encontrándose con agua más densa y fría en el borde de la plataforma continental, produciendo una tercera masa de agua **ASFW** (*Antarctic Slope Front Water*), resultando un fuerte gradiente de temperatura, salinidad y densidad (Klinck 1998, Prezelin *et al.* 2000), pero éste último fenómeno no ocurre en el Mar de Bellingshausen (Dongseon *et al.* 2005).

Historia geológica

La Antártida es un continente único ya que, su morfología y clima extremo no se encuentran en ningún otro continente, y debido en gran medida a su evolución tectónica.

Al final del Jurásico, la Tierra era un enorme continente fragmentado y rodeado por las aguas oceánicas, que se denominaba Tethys. El Continente Antártico se encontraba casi en su posición polar actual y formaba parte de Gondwana, un subcontinente que reunía a la Antártida, América del Sur, Australia, Nueva Zelanda, India y África (Knox 2007).

La ruptura de Gondwana comienza al final del Jurásico (entre 207 y 178 Ma) con la separación de la zona este de la zona oeste. Entre estas dos zonas en el Cretácico Inferior (fig. 3.2) comienza a quedar un espacio que dará lugar al Mar de Weddell. En este periodo además, la India se dirige hacia latitudes más bajas, África se separa de América del Sur y se aleja de la Antártida (Crame 1999).

El conjunto que forman la Antártida, Australia, Nueva Zelanda y América del Sur derivan hacia la posición actual de la Antártida, mientras que se abre el Golfo Australo-Antártico entre la Antártida y Australia.

Al final del Cretácico (80-65 Ma), se separa Nueva Zelanda del Bloque Antártico, de Australia y de América del Sur.

A principios del Eoceno (50 Ma), Australia se separa de la Antártida y se comienzan a crear las corrientes circumpolares (fig. 3.2).

En el Eoceno medio (39 Ma), se producen cambios radicales en el clima. Se acelera la bajada de las temperaturas y se inicia un periodo de glaciación. Se forman las cuencas oceánicas entre los continentes y con ello se produce la circulación de las aguas profundas (Brandt 2007b, Knox 2007).

Con la apertura del Pasaje de Drake en el Oligoceno (34-32.5 Ma), comienza a funcionar la CCA, y esto acentúa la separación geográfica y climática de la Antártida.

3. Área de estudio

El continente comienza a adquirir sus características climáticas y al aumentar la intensidad de las corrientes al principio del Mioceno (22 Ma), se forma el Frente Polar que se convierte en una barrera climática mayor (Knox 2007).

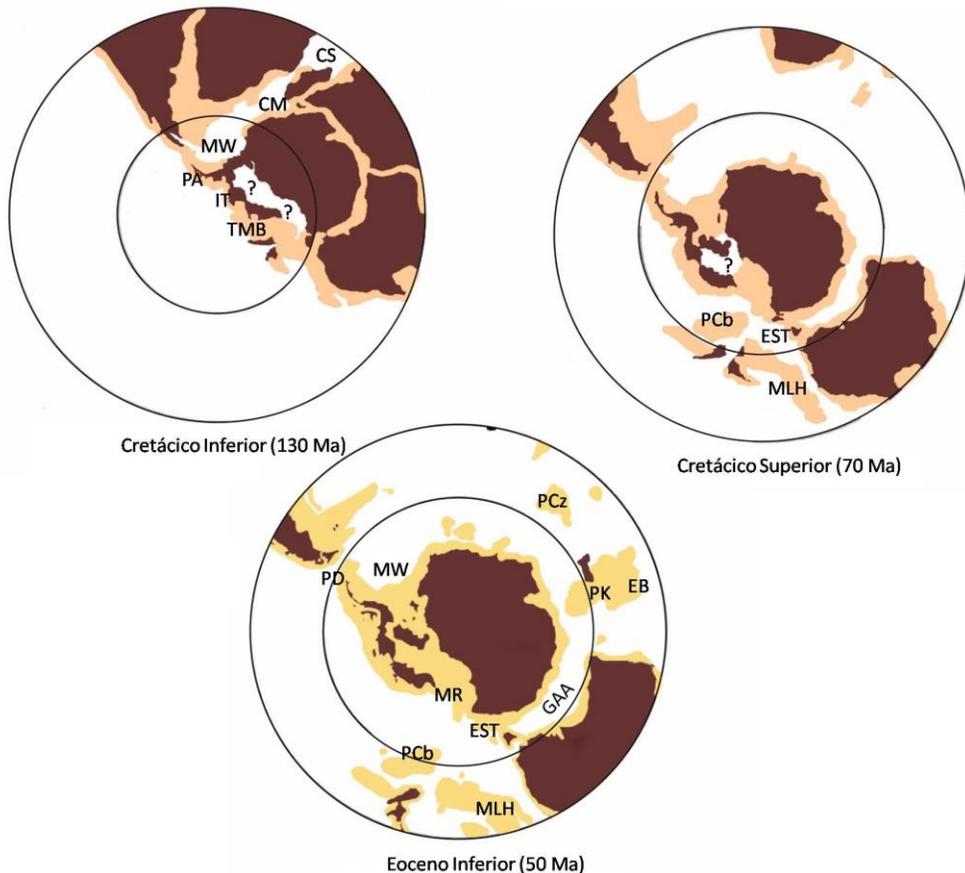


Figura 3.2 Evolución paleo-geográfica de la Antártida (modificado a partir de Crame 1999, Lawver y Gahagan 2003). Esta figura muestra las reconstrucciones paleo-geográficas del Hemisferio sur en el Cretácico Inferior, en el Cretácico Superior y en el Eoceno Inferior. En el Oligoceno Inferior (hace 30 Ma) (no representado) la Elevación del Sur de Tasmania (**EST**) se separa del Continente Antártico, la Planicie de Kerguelen (**PK**) y la Cadena de Broken (**EB**) se separan una de la otra.

(**GAA**= Golfo Australo-antártico, **PCz**= Planicie de Crozet, **MLH**= Montaña de Lord Howe, **PCb** = Planicie de Campbell, **MW**= Mar de Weddell, **MR**= Mar de Ross, **PD**= Pasaje de Drake, **PA**= Península Antártica, **CM**= Cuenca de Mozambique, **CS**= Cuenca de Somalia, **IT**= Bloque de isla de Thurston, **TMB**= Bloque de Tierra de Marie Byrd.

3. Área de estudio

Geología del fondo del Océano Antártico

La topografía

La topografía del fondo de este océano tiene un mayor impacto sobre las corrientes y sobre la hidrología en general que en cualquier otro océano. En la figura 3.3 se ve como el Océano Antártico está constituido por 3 cuencas (en las que se pueden alcanzar profundidades superiores a los 4000 m) y cadenas de montañas submarinas de gran tamaño.



Figura 3.3 Topografía del fondo del Océano Antártico.

El conjunto formado por las Planicies abisales de Bellingshausen y Amundsen está separado de las cuencas templadas y tropicales del Océano Pacífico por la

3. Área de estudio

Cadena Pacífico-Antártica y por la Elevación del Pacífico Este (por el oeste) y las cordilleras de Chile (por el este).

La Cuenca Australiano-Antártica se localiza en sector del Océano Índico. La Cadena del Índico Sureste separa esta cuenca del Océano Índico en el Norte aunque la comunicación con las cuencas del Este del Océano Índico es posible a profundidades inferiores a 4000 m a través del hueco que existe en la longitud 117°E.

Las Planicies abisales de Enderby y Weddell forman parte de los sectores de los océanos Atlántico e Índico. Tienen como límite la Cadena medio-Atlántica y la Cadena del Índico Sureste pero a 4000m de profundidad estas planicies están conectadas con la Cuenca Argentina en el Atlántico Oeste y con las cuencas del oeste del Océano Índico.

Las cadenas de montañas submarinas que separan las cuencas son importantes para la dinámica de esta región. Así, la Cadena del Arco de Scotia conecta la Antártida con Sudamérica y contiene numerosas islas. Se localiza a unos 2000Km al este del Pasaje de Drake. La Cadena del Arco de Scotia tiene, en general, una profundidad menor de 2000m pero existen algunas aberturas a los 3000 m de profundidad. El efecto combinado del Pasaje de Drake y la Cadena del Arco de Scotia hace que la Corriente Circumpolar Antártica se acelere ya que, al intentar circular por ese paso y encontrar obstáculos, aumenta aún más su velocidad.

La Meseta de Kerguelen con algunas islas aisladas hace de obstáculo a nivel de los 2000 m de profundidad. Queda una franja entre esa meseta y el Continente Antártico en la que la CCA puede fluir por debajo de los 3000 m de profundidad, pero no supone ningún cambio significativo en ella.

Finalmente, la Cadena Pacífico-Antártica y la Cadena del Índico Sureste se suman para formar el tercer obstáculo a la CCA que se suman a la compleja topografía de esta zona produciendo una desviación hacia el Norte en la dirección de la CCA (Tomczak 2005).

Los sedimentos

La naturaleza de los sedimentos marinos en el Océano Antártico está controlada por las variaciones regionales en la Profundidad de Compensación de los Carbonatos (CDD), por la producción biológica, por la acción de las corrientes tanto las de superficie como las de fondo y por fenómenos como el vulcanismo o la turbidez que tienen efectos sobre la sedimentación (McCoy 1991). También la CCA y el gradiente que existe entre la zona antártica y subantártica pueden tener

3. Área de estudio

consecuencias sobre la estructuración espacial de los sedimentos biogénicos y terrígenos (Diekmann 2007). El hielo marino y los icebergs aran los sedimentos en profundidades de hasta 550m creando canales de hasta 350m de ancho, 15Km de longitud (Barnes y Lien 1988, Dowdeswell *et al.* 2004), deformando y alterando las características de los sedimentos, modificando la topografía del fondo, e incluso modificando flujo de las corrientes de fondo y resuspendiendo los sedimentos.

Otro fenómeno importante en los sedimentos es la bioturbación. La parte superior de los sedimentos está ocupada por bacterias y otros organismos. La actividad de la macro y meiofauna en ellos, no solo transporta material en la superficie sino que, también afecta a las condiciones de oxido-reducción. Su actividad tiene un impacto muy significativo en el reciclado de elementos como el carbono, nitrógeno, azufre y otros metales traza sensibles a cambios en el potencial Redox.

La mayor parte de los fondos alrededor de la Antártida están compuestos por depósitos silíceos formados durante miles de años producto del fitoplancton que va muriendo y sedimentando hacia el fondo. Más del 75 % de estos depósitos de sílice se localizan en el Frente Polar y la plataforma continental antártica. El talud continental está formado principalmente por sedimentos glaciares y en la plataforma se da una combinación de depósitos glaciares y fangos de diatomeas. Mientras que la mayoría de los sedimentos terrígenos se depositan cerca de las costas y presentan una granulometría gruesa (gravas y arenas) (Pierrat 2011, Post *et al.* 2014).

Características biológicas del Océano Antártico

Las constantes bajas temperaturas y la fuerte estacionalidad en la cantidad luz y la cobertura de hielo son características que condicionan la vida en las aguas antárticas. En las aguas superficiales se da un período de gran productividad que contrasta con otro en el que no existe producción primaria y esto es la base de casi toda la vida que existe en estas aguas (Hempel 1985). Otro factor limitante de la producción primaria, que ya se ha mencionado, es la disponibilidad de hierro.

Por debajo de las aguas superficiales, se encuentran ricas comunidades pelágica y bentónica con una biomasa y diversidad altas si se comparan con las de otras regiones (Clarke 1990, Brey y Clarke 1993, Arntz *et al.* 1994, Clarke 1996, Arntz *et al.* 1997, Starmans *et al.* 1999, Orejas *et al.* 2000, Clarke y Johnston 2003).

3. Área de estudio

La biodiversidad de la fauna marina y los ecosistemas que se encuentran en la Antártida son el resultado de la combinación de numerosos factores físicos y biológicos que actúa a diferentes escalas temporales y espaciales, como evolución geológica de los continentes, de los consiguientes cambios en la hidrografía y corrientes marinas, de los frentes oceanográficos, del cambio climático, del aislamiento, de la profundidad, de la temperatura, de la geomorfología, del tipo de sustrato, del arrastre de los icebergs sobre el fondo marino, de la estacionalidad, de la luz, de la producción primaria, del sustrato biológico, de la extinciones de fauna que han ocurrido, de la capacidad de dispersión de los organismos, de las adaptaciones fisiológicas, y de la zoogeografía y evolución de cada taxón (Brandt 2005, Griffiths 2010).

3.2 El Mar de Bellingshausen

Límites geográficos

Esta región marítima fue descubierta por el almirante ruso Fabian Gottlieb von Bellingshausen en el año 1819. Se localiza entre la isla de Thurston al oeste y la Península Antártica en el este (Stonehouse 2002), entre los 70° y 100° Oeste. Incluye las Bahías de Ronne y Margarita, así como la Isla de Pedro I, y las de Charcot y Alejandro I (Fairbridge 1966, Turner y Owens 1995, y Grotov *et al.* 1998).

Perfil geológico

Desde el punto de vista geológico el Mar de Bellingshausen es una zona de continuidad litológica y estructural del área pacífica de Sudamérica y de los Andes (Elliot y Gracanic 1983) que está controlada por las condiciones glaciares.

La plataforma continental del Mar de Bellingshausen es bastante horizontal y profunda. Característica esta última, que se da en toda la Antártida y que se debe por una parte a la presión isostática que ejerce la enorme masa de hielo continental y por otra parte, al arrastre que ejerció la capa de hielo durante su extensión (Anderson 1999, Huybrechts 2002). La profundidad de la plataforma en el Mar de Bellingshausen oscila entre los 400 y 800m (O’Cofaigh *et al.* 2005), aunque puede llegar a los 1000m en la zona oeste.

Sus características geomorfológicas y sedimentológicas son consecuencia de la dinámica glacial durante el Último Máximo Glacial (hace aproximadamente 20000 años), de la acción de la capa de hielo y de la actividad de los icebergs que han dejando profundas huellas en el fondo (O’Cofaigh *et al.* 2005), movidos por

3. Área de estudio

vientos y corrientes. En la plataforma se dibujan una serie huellas prolongadas y rectas, casi perpendiculares a la costa que forman canales o cañones, algunos de hasta 600m de ancho, con fondos lisos, y parcialmente fosilizados (O’Cofaigh *et al.* 2005). Se formaron por acción del arrastre del hielo sobre el fondo, muchos de ellos son consecuencia de épocas inter-glaciales y otros muchos del deshielo de la capa hielo costera que ocurre anualmente. Estos procesos glaciales suponen un aporte de sedimentos en el margen continental que se vienen produciendo desde el Mioceno (Anderson *et al.* 2001, Scheuer *et al.* 2006). Los canales se continúan en el talud continental en unos abanicos sedimentarios amplios (depocentros). Los canales están separados por zonas más someras que parecen ser consecuencia de que los depósitos sedimentarios subglaciares no han sido erosionados en el Último Máximo Glacial. Dentro de los canales se encuentran gravas desorganizadas y núcleos de gravas y arenas. La composición mineralógica es distinta de un cañón a otro, lo que indica que ha habido aporte de restos de los glaciares durante el máximo glacial previo. En las zonas que quedan entre los cañones los depósitos son de arenas muy finas, limos y fangos (Glasby 1990). El canal más importante identificado en la plataforma del Mar de Bellingshausen es la “la depresión del Belgica o belga” (Belgium Trough) (O’Cofaigh *et al.* 2005, Scheuer *et al.* 2006, Dowdeswell *et al.* 2008, Noormets *et al.* 2009) y que resulta de la convergencia de varios canales en la parte central de la plataforma. Esta depresión se continúa en el talud en el denominado “abanico sedimentario del Belgica o belga” (Belgium Trough-Mouth Fan). En él a su vez se presentan numerosos barrancos que son consecuencia de la escorrentía del agua de deshielo que sale de la plataforma hacia mar abierto (Noormets *et al.* 2009, Graham *et al.* 2011). Hay que añadir el efecto de la sedimentación hemipelágica, de las corrientes de turbidez y de las corrientes de fondo sobre la formación de estos depósitos de sedimentos (Scheuer *et al.* 2006). En el área de estudio y según se ha descrito en algunos trabajos (Glasby 1990, Scheuer *et al.* 2006) existe una corriente de fondo que fluye en dirección al Oeste y que tiene especial influencia sobre la Isla de Pedro I. La isla actuaría como barrera en el flujo de esta corriente que se dividiría en una rama que fluye hacia el norte de la isla pero con poca actividad, mientras que la mayor parte fluiría entre la isla y el margen continental actuando sobre el depósito de sedimentos.

El talud continental tiene su base entre de 3000 a 3500m de profundidad. Es bastante horizontal y presenta cambios en la pendiente en los 1500m en el Oeste y los 2000m en el Este. Mantiene más o menos constante su ancho exceptuando la existencia de los 3 abanicos constituidos por materiales procedentes de la costa a

3. Área de estudio

través del flujo de hielo (Dowdeswell et al. 2008). Generalmente los fondos están cubiertos de fangos aunque abundan cantos y bloques parcialmente enterrados o en superficie.

En el Mar de Bellingshausen se encuentra la Isla de Pedro I que es una isla de origen volcánico y relativamente joven. Es un isla oceánica aislada y situada a 450Km al Norte de la Costa de Eights (Scheuer et al. 2006), en los 68° de latitud Sur y entre los 91 y 90° de longitud Oeste. Tiene una longitud máxima de 20Km y montañas que se elevan hasta 1640m de altitud. Está compuesta por roca volcánica y la mayor parte de su superficie está cubierta de hielo (Saíz-Salinas et al. 2013).

Al igual que en las plataformas limítrofes, amplias zonas del Mar de Bellingshausen están cubiertas durante todo el año por témpanos de hielo flotantes y por ello es una de las áreas de la tierra menos estudiadas (Clarke y Johnston 2003).

Características oceanográficas

En el Mar de Bellingshausen se distinguen cuatro masas de agua de las que ya se ha hablado en la descripción del Océano Antártico (Deacon 1937, Klinck et al. 2004, Klinck 1998): el *Agua Antártica de Superficie* AASW que se localiza en los 150-200 primeros metros de la columna de agua y con un mínimo de temperatura de -1.4°C a 100 m de profundidad, el *Agua de Invierno* (WW, que es parte de la AASW que se enfrío en el invierno y se sitúa en la parte más baja de ésta), la parte superior del *Agua Circumpolar Profunda* y la parte inferior del *Agua Circumpolar Profunda*.

En la región que se encuentra entre los giros de Ross y Weddell, el límite Sur de la CCA se localiza muy cerca del Continente Antártico (Orsi et al. 1995). Pasados los límites de estos giros, la CCA fluye hacia el Sur y conduce el *Agua Circumpolar Profunda* hacia las aguas de plataforma.

Entre los 55° y 100° de longitud Oeste, la CCA se extiende sobre la pendiente o ruptura de la plataforma continental, en profundidades inferiores a 2500 metros. Y a partir de aquí (100° O), el flujo de la CCA hacia el Este es reconducido hacia el norte al encontrarse con la Península Antártica (Orsi et al. 1995).

En el Régimen Subpolar, al Sur del límite de la CCA, la LCDW (parte inferior del *Agua Circumpolar Profunda*) es la masa de agua más voluminosa. Se mueve hacia la superficie conforme se dirige hacia los márgenes del continente antártico.

No existen *Aguas de Plataforma* en el mar de Bellingshausen (Orsi et al. 1995). Al no existir *Aguas de Plataforma*, no se puede formar ASFW (*Antarctic Slope Front*

3. Área de estudio

Water), ni tampoco, se puede formar *Agua Antártica de Fondo*, ya que el *Agua de Plataforma* es uno de los componentes necesarios para este proceso.

3.3 Área muestreada

El material estudiado procede del Mar de Bellingshausen, en un área que se sitúa entre los -66.96° y -70.88° de latitud Sur y los -69.6° y $-98,44^{\circ}$ de longitud Oeste (fig. 3.4), abarcando la zona que va desde Isla Thurston hasta Bahía Margarita e incluyendo a lasla pedro I y de Alejandro I. Se realizaron 34 estaciones en el área como puede verse en el mapa (fig. 3.4, tabla 3.1), dispuestas en una serie de transectos de Oeste a Este, cuya profundidad se muestra en la tabla 3.1.

Tabla 3.1 Estaciones muestreadas durante las dos campañas Bentart en el Mar de Bellingshausen, con sus profundidades en metros (Prof. (m)).

Campaña	Estación	Prof. (m)	Campaña	Estación	Prof. (m)
Bentart 2003	MB4	425	Bentart 2003	MB10	497
Bentart 2003	MB1	534	Bentart 2003	MB9	532
Bentart 2003	MB2	780	Bentart 2003	MB11	1289
Bentart 2003	MB3	1431	Bentart 2003	MB12	2032
Bentart 2006	MB26	1920			
Bentart 2003	PI5	126	Bentart 2006	MB36	560
Bentart 2003	PI6	210	Bentart 2006	MB37	495
Bentart 2003	PI7	410	Bentart 2006	MB38	1324
Bentart 2003	PI8	90			
Bentart 2006	PI27	1873	Bentart 2003	MB16	906
Bentart 2006	PI28	1191	Bentart 2003	MB13	605
Bentart 2006	MB29	3304	Bentart 2003	MB14	498
Bentart 2006	MB30	1814	Bentart 2003	MB15	602
Bentart 2006	MB31	1426	Bentart 2003	MB17	2044
Bentart 2006	MB32	1847			
			Bentart 2006	PA40	402
Bentart 2006	MB33	438	Bentart 2003	PA18	355
Bentart 2006	MB34	603	Bentart 2003	PA19	517
Bentart 2006	MB35	1117	Bentart 2006	PA39	157

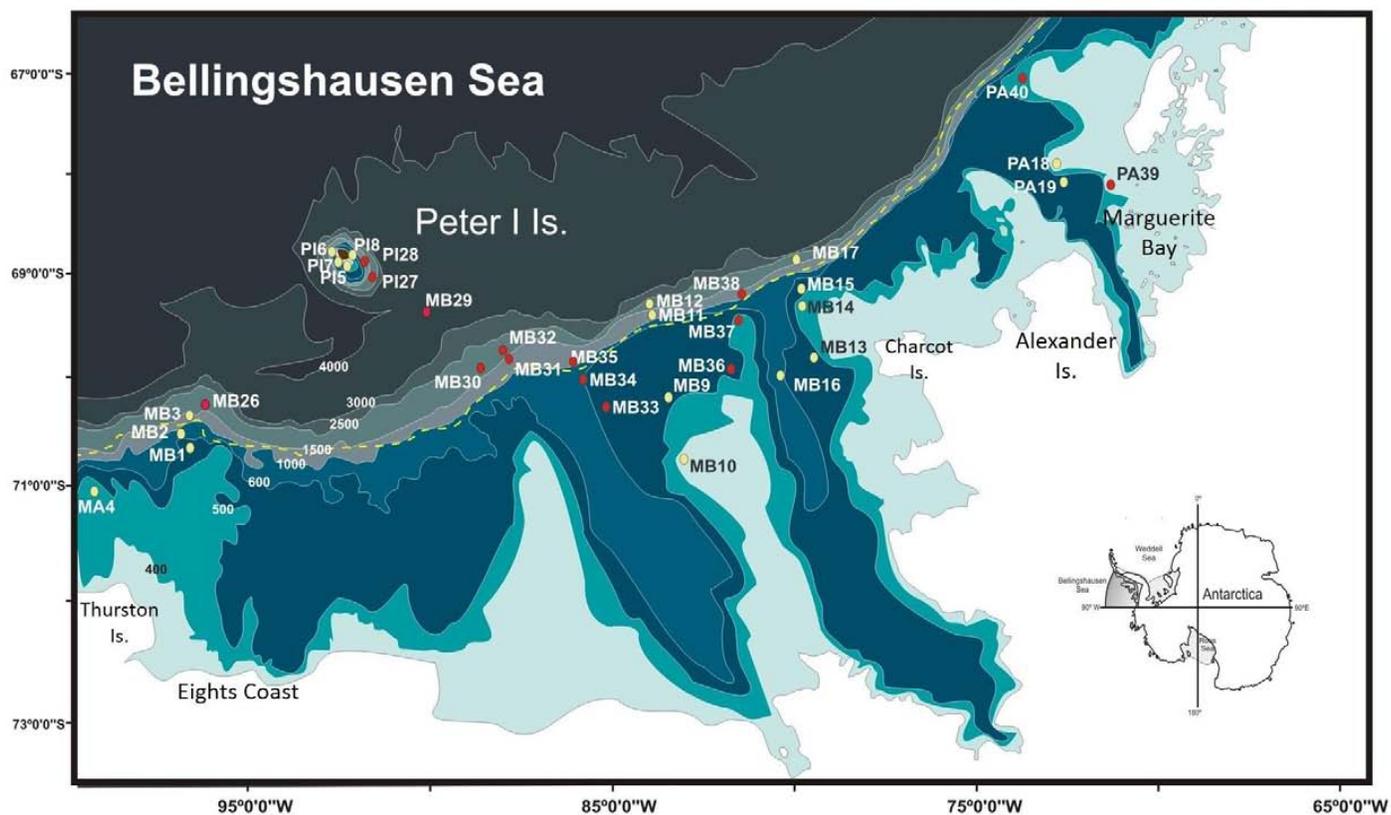


Figura 3.4. Mapa del área muestreada en el Mar de Bellingshausen durante las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006. Los puntos en amarillo corresponden a las estaciones muestreadas durante Bentart 2003 y los rojos a las estaciones de muestreo de Bentart 2006. Este mapa recoge de forma esquemática y resumida la batimetría y las descripciones del fondo de este mar según Glasby (1990), O’Cofaigh *et al.* (2005), Scheuer *et al.* (2006), Dowdeswell *et al.* (2008), Noormets *et al.* (2009), Graham *et al.* (2011).

Capítulo 4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Material

4.2 Métodos de muestreo

4.2.1 Artes de muestreo

- ✓ *Draga de arrastre Agassiz*
- ✓ *Draga de roca*
- ✓ *Draga Box-Corer*
- ✓ *Tamizado de las muestras*
- ✓ *Patín suprabentónico*
- ✓ *Nasas*
- ✓ *Sonda CTD y botellas Niskin*

4.2.2 Separación y estudio preliminar de la fauna

4.2.3 Preparación y observación de estructuras de interés para la determinación de los ejemplares de equinodermos

4.3 Análisis de datos

4.3.1 Distribución, abundancia y riqueza específica.

4.3.2 Análisis de clasificación

4.3.3 Análisis de ordenación



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

4. Material y Métodos

Capítulo 4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Material

En la campaña Bentart 2003 se recogieron un total de 30100 ejemplares con un peso fresco de unos 146 Kg.

A lo largo de toda la campaña Bentart 2006, se recogieron un total de 9239 ejemplares con un peso fresco de 51 Kg.

En cuanto a los equinodermos en el área de estudio se han recolectado un total de 5510 ejemplares, 3050 durante Bentart 2003 y 2460 durante Bentart 2006.

4.2 Métodos de muestreo

Todas las muestras proceden de las campañas Bentart 2003 y 2006, concretamente de 34 estaciones entre los 90 y 3304m de profundidad.

Las campañas Bentart 2003 y 2006 constituyen la tercera y cuarta campaña respectivamente desarrolladas por nuestro país en el océano Antártico con el objetivo de estudiar la biodiversidad del ecosistema bentónico y tuvieron lugar entre el 24 de enero y el 3 de marzo de 2003 y entre el 2 de enero y el 17 de febrero de 2006, respectivamente. Ambas campañas se realizaron a bordo del *BIO Hespérides*. En estas campañas se emplearon como aparatos de muestreo: una draga de arrastre Agassiz, una draga de roca, una draga Box-Corer, un patín suprabentónico, y además se realizaron muestreos con nasas y por medio de buceo con escafandra autónoma. En muchas de las estaciones se realizaron muestreos de la columna de agua y toma de datos oceanográficos por medio de botellas Niskin y de la multisonda CTD respectivamente, además de la recogida de parámetros abióticos del sedimento a través de sondas y toma de muestras del mismo para su posterior análisis en laboratorio.

4.2.1 Artes de muestreo

✓ *Draga de arrastre Agassiz*

La draga de arrastre tipo Agassiz posee una abertura horizontal de 2m y una abertura vertical de 1.12m. Está provista de una red con copo de malla de 10mm y tren de arrastre en la boca (fig. 4.1). El tiempo de arrastre efectivo contado desde que la draga llegaba al fondo, fue de 5 a 10 minutos dependiendo de la profundidad; en las estaciones de más de 1000m de profundidad la duración del arrastre era de 10 minutos. Se utilizó una sonda de red ('Scanmar') a profundidades iguales o

4. Material y Métodos

inferiores a 600m para hacer un seguimiento del comportamiento de la draga en el fondo.



Figura 4.1 Draga de Agassiz

Cuando el volumen del material obtenido era grande y hacía imposible la separación completa de la muestra (fig. 4.2), se tomó al azar una muestra de 50 litros, aplicando un factor de corrección en función del volumen total de muestra obtenido (Arnaud *et al.* 1990). El resto de material se examinó de forma cualitativa.



Figura 4.2 Material procedente de un dragado de Agassiz.

4. Material y Métodos

✓ **Draga de roca**

En aquellos casos en los que la naturaleza del fondo (principalmente fondos duros), no hacía aconsejable la utilización de la draga de Agassiz, se empleó la draga de roca (fig. 4.3).

Para conocer los fondos que cada día se iban a muestrear, la noche anterior se hacía un reconocimiento del área de muestreo por medio de barridos con sonda multihaz, de modo que, cada jornada se sabía qué técnica de muestreo se debía emplear.

La draga de roca tiene una abertura horizontal de 0.80m, una abertura vertical de 0.30m y está provista de una red de 10mm de luz de malla protegida por unas láminas de cuero que impiden que la malla se desgarre durante el arrastre por el fondo.



Figura 4.3 Draga de roca y material procedente de un arrastre con dicha draga.

✓ **Draga Box-Corer**

La draga Box-Corer se empleó para muestrear la infauna macrobentónica y la meiofauna. La draga Box-Corer empleada en estas dos campañas es del tipo USNEL, tiene 850Kg de peso, un área efectiva de muestreo de 0.25m² y una penetración máxima de 60cm (fig.4.4).

Cuando fue posible, se realizaron dos dragados por estación, el primero para la recogida de parámetros abióticos del sedimento, muestras de meiofauna y una primera réplica de macrofauna. Del segundo dragado se obtuvieron dos réplicas de macrofauna. Para la selección de réplicas se tomaron muestras de 0.063m²

4. Material y Métodos

enfrentadas en diagonal. El sedimento restante se pasó por un tamiz de 5 o 1mm según la riqueza faunística, para obtener invertebrados que completarán las colecciones de diferentes museos.



Figura 4.4 Draga Box-Corer

Los parámetros abióticos se obtuvieron de forma secuenciada, en primer lugar se realizó una descripción visual del sedimento anotando en un estadillo la proporción de piedras, cascajo, arena, limo y arcilla, así como la textura y el color. Se realizaron también fotografías de la superficie muestreada. Seguidamente, se vació el agua sobrenadante con ayuda de un tubo y un tamiz de 0.5mm de malla. Con una regla se midió la penetración de la columna de sedimento en el cajetín de muestreo. Posteriormente se introdujeron 6 corer de polietileno transparente de 20cm de longitud y 3.5 cm de diámetro y con la ayuda de un pistón se extrajeron pequeñas columnas de sedimento (fig.4.5).

Tres de estas columnas de sedimento se dedicaron al estudio de la meiofauna y parámetros abióticos. Uno de los corer se utilizó para las medidas de temperatura y perfiles de potencial Redox (Eh en mV) a 0, 3, 7 y 11cm en la vertical de la columna de sedimento. Para medir el potencial Redox se empleó un electrodo Orion ORP 9678 acoplado a un pHmetro portátil Orion 3 Star, utilizándose como referencia una solución estándar ORP (Orion 967861).

Dos de las réplicas se guardaron para el posterior análisis de la materia orgánica volátil y otras dos para obtener la granulometría del sedimento a cuatro

4. Material y Métodos

profundidades (0-1cm, 1-4cm, 4-8cm, 8-12cm) siguiendo la metodología de Eleftheriou y McIntyre (2005) y de Bale y Kenny (2005). Estas réplicas se conservaron en formol al 4%.



Figura 4.5 Sedimento en el cajetín de muestreo, los círculos negros son los tapones de los corer.

El análisis de la materia orgánica total se estimó después de determinar la pérdida de peso, tras 4 horas en un horno a 450 °C (Sáiz et al. 2008). Se definieron tres fracciones granulométricas siguiendo la Clasificación de Wentworth (1922). Otras cinco réplicas se congelaron: dos réplicas se guardaron para el estudio posterior del ratio C: N a las mismas cuatro profundidades que para el análisis granulométrico, dos para análisis de la proporción de clorofilas en la superficie del sedimento, y una última para estudios genéticos.

El estudio de la granulometría, y los análisis para obtener el contenido en materia orgánica y carbonatos del sedimento, se hicieron siguiendo las técnicas desarrolladas en los “Standard Methods” (Eleftheriou y McIntyre, 2005).

Se recogió también una alícuota de 500g de sedimento para el estudio de los foraminíferos, esta muestra se fijó con formol tamponado y con rosa de Bengala.

Las tres réplicas restantes se emplearon para el estudio de la infauna, y para estudiar la penetrabilidad de ésta según el gradiente vertical, cada una de ellas se dividió en 2 profundidades: superficial (S) a 0-10 cm y profunda (P) a 10-40 cm.

4. Material y Métodos

✓ **Tamizado de las muestras**

Tras el arrastre con la draga de Agassiz, la draga de roca y el muestreo con la draga Box-Corer, el material recogido se pasó por tamices con luz de malla de: 10, 5, 1 y 0,5 mm. El material retenido en los tamices fue separado por grupos taxonómicos en el laboratorio del BIO Hespérides hasta donde fue posible (fig. 4.6).



Figura 4.6 Operación de tamizado de la muestra recogida (**arriba**) y muestras resultantes de un tamizado (**abajo**).



✓ **Patín suprabentónico**

El patín suprabentónico utilizado es un trineo tipo Macer-Giroq modificado por Corner Oceanics. Va provisto de tres bocas rectangulares de 40 x 80cm, situadas una debajo de la otra, lo que permite el muestreo simultáneo en tres niveles (a 10-50cm, a 55-95cm, a 100-140cm del fondo). Cada boca lleva una red de 500 micras de luz de malla. Este trineo incluye un sistema de apertura-cierre que

4. Material y Métodos

permite la abertura de las tres bocas a partir del momento en el que aparato toca el fondo, de modo que durante el largado y virado, las bocas permanecen cerradas, evitando la contaminación con organismos planctónicos (fig. 4.7).



Figura 4.7 Patín suprabentónico.

Para estimar el volumen de agua muestreado, en la parte anterior de cada una de las bocas iba colocado un flujómetro (Mechanical flowmeter con rotor estándar, modelo 2030 R de General Oceanics).

Una vez a bordo, se separaron las muestras en grandes grupos, se fijaron, conservaron y etiquetaron para su posterior estudio.

✓ **Nasas**

La nasa es un muestreador pasivo, a modo de trampa que atrae a organismos bentónicos móviles gracias a un cebo o carnada que se dispone en su interior. Es una estructura que facilita la entrada de organismos pero que evita el escape gracias a la reducción de los conductos de entrada en su parte interior.

Las nasas empleadas estaban constituidas por un armazón de acero inoxidable con forma de paralelepípedo de 90 x 30 x 50cm. El armazón estaba forrado con malla plástica con luz de 0,5cm. Cada nasa estaba unida a la línea

4. Material y Métodos

principal a través de una línea de cabo y con una distancia de 10m entre ellas (fig. 4.8).

En cada extremo de la línea principal se colocó un lastre de 15Kg, existiendo también unos pesos intermedios para mantener la tensión de la línea. En el extremo final, se situaron dos boyas de señalización, separadas por 5m de distancia entre ellas. Las nasas permanecían caladas entre 8 y 24 horas.

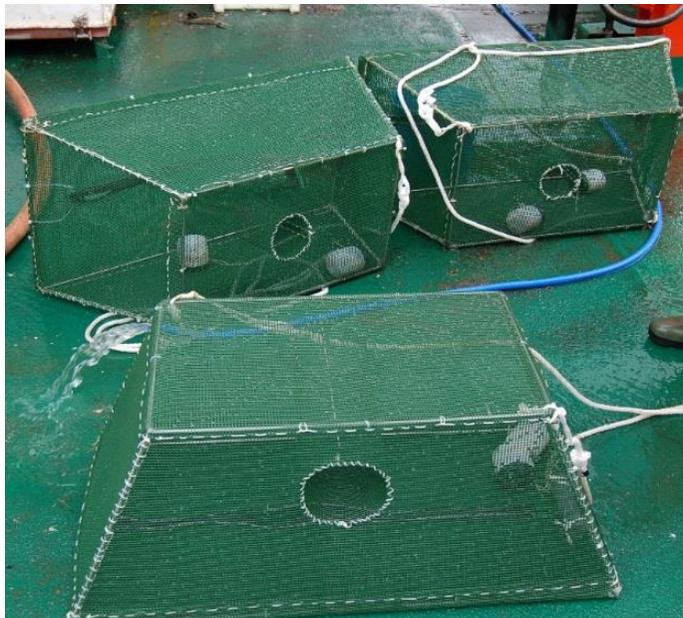


Figura 4.8 Nasas

✓ Sonda CTD y botellas Niskin

Para el estudio de la distribución vertical de la temperatura, salinidad y fluorescencia se empleó la sonda CTD (Conductivity, Temperature, Depth) tipo Neil Brown Mark III con dos sensores accesorios de oxígeno y de fluorescencia, acoplados a una roseta equipada con 24 botellas oceanográficas tipo Niskin de 10dm³ de capacidad para el muestreo de agua a diferentes profundidades (fig. 4.9).

Se realizaron perfiles de irradiancia con un radiómetro OCP100 en determinadas estaciones, para poder llevar a cabo experimentos relacionados con la producción y consumo de materia orgánica por parte de las poblaciones microbianas. Se tomaron muestras de agua para la determinación de nutrientes inorgánicos disueltos, concentración de oxígeno disuelto, concentración de

4. Material y Métodos

nitrógeno y carbono orgánico particulado, concentración de clorofila a fraccionada por clases de tamaño, así como para la realización de los experimentos de producción y consumo de oxígeno por la comunidad microbiana.



Figura 4.9 Roseta oceanográfica con botellas Niskin y CTD.

4.2.2 Separación y estudio preliminar de la fauna

Una vez que las muestras habían sido tamizadas, se procedía a realizar una primera separación o triaje de la fauna (fig. 4.10).

Los organismos fueron contados y pesados. Los ejemplares de la clase Holothuroidea antes de ser fijados se relajaron con una disolución de cristales de mentol en agua de mar con el fin de evitar la contracción de ciertas estructuras necesarias para su identificación como es el caso de los pies ambulacrales o del anillo de tentáculos orales.

La fauna fue etiquetada y fijada por inmersión en alcohol 70° o en una dilución de formaldehído en agua de mar con una concentración 1:10. En los Asteroideos de gran tamaño, con más de 3Kg de peso, se procedió a inyectarles la disolución de fijación mediante una aguja hipodérmica. Una vez terminado el proceso de fijación, se procedió a lavar las muestras con agua destilada y a su posterior conservación en alcohol 70° tamponado ya que, los equinodermos

4. Material y Métodos

contienen estructuras calcáreas de valor taxonómico que podrían dañarse o incluso disolverse completamente.



Figura 4.10 Operación de triaje de la muestra tamizada, separación en grupos taxonómicos (**izquierda**), fijación, conservación y etiquetado, para su estudio posterior (**derecha**).

4.2.3 Preparación y observación de estructuras de interés para la determinación taxonómica

En algunos casos, el aspecto exterior de los equinodermos es suficiente para una identificación correcta de los mismos, pero muchas veces es necesaria la observación bajo lupa binocular (Leica MZ6) o diseccionar el ejemplar bajo la lupa para examinar su anatomía interna o para la obtención de estructuras de especial interés taxonómico. Una vez diseccionadas las estructuras, éstas permanecen en una disolución de distinta concentración según el caso, de hipoclorito sódico para remover los tejidos blandos y aislar las estructuras. Posteriormente, se enjuagan con agua destilada y se procede a su conservación en alcohol etílico absoluto (100°).

Si la estructura está destinada a la observación mediante microscopía óptica (Nikon), se obtiene la muestra completa o una submuestra, y se deposita en un porta excavado como soporte. En estos casos se ha empleado un microscopio que disponía de cámara digital (modelo Nikon DXM1200F) y software de análisis de imágenes (Auto-Montage Pro software).

En el caso de que la muestra se designara para su observación mediante microscopía electrónica, se procedió a depositar la muestra o submuestra sobre un cubre circular, el cual previamente había sido fijado mediante un adhesivo especial a un tambor y se dejó secar al aire. A continuación, estas muestras fueron

4. Material y Métodos

sometidas a la fase de metalizado con oro en una unidad JEOL JCC1100. Finalmente, la muestra preparada se observó mediante un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-840 que tenía asociada una cámara con la que se obtuvieron imágenes digitales.

Las características morfológicas, las estructuras de interés taxonómico para la determinación de los ejemplares de equinodermos y el material empleado para estas tareas se relacionan en los capítulos dedicados a cada una de las clases que componen el filo.

4.3 Análisis de datos

En este estudio, se trabaja principalmente a nivel cualitativo debido a que los datos de abundancia de especies proceden de diferentes muestreadores. Los datos que se obtienen son de varios tipos: cuantitativos (draga Box-Corer), semicuantitativos o por unidad de esfuerzo (patín suprabentónico, draga de Agassiz y draga de roca) y cualitativos (buceo y nasas), que hacen difícil su estandarización, aportando sin embargo, todos ellos, una valiosa información a nivel específico de la fauna bentónica.

Del total de las 34 estaciones muestreadas, se han eliminado dos para el análisis de la fauna de equinodermos: la estación MB11 y la estación MB15 (Capítulo 3, tabla 3.1), en la primera el chigre dio problemas y las maniobras de virado se alargaron durante horas y en la segunda estación que se realizó unos días después, debido a un temporal, la largada de la draga de Agassiz no llegó a buen término al fallar de nuevo el chigre, enrollándose mal varios cientos de metros durante la virada.

Todos los datos que proceden del trabajo de determinación taxonómica de cada ejemplar de equinodermo recolectado, así como, los de variables ambientales, fueron almacenados en distintas bases de datos. El tratamiento posterior de los mismos se realizó con los softwares informáticos que se especifican en cada uno de los apartados de este capítulo. El grueso del análisis de los datos se realizará con métodos cualitativos, aun así, se mostraran algunos índices para los datos procedentes de los muestreos cuantitativos y semicuantitativos por el interés ponderado de los resultados.

Los datos sobre las comunidades de fauna epibentónica filtradora que se han utilizado para los análisis del capítulo 5 (ver análisis canónico de correspondencias, fig.5.11), se han extraído del informe de campaña de Bentart 2003 (Ramos y Moya

4. Material y Métodos

2003). Se han transformado los datos de biomasa que se reflejan en dicho informe, utilizando una escala de 1 a 5 (nada= 0g; muy raro= 1-2g; raro= 3-9g; bastante común= 10-19g; común= 20-99g; abundante \geq 100g).

Los análisis de datos que se han realizado, se hicieron primero sobre cada una de las clases de equinodermos y después sobre el conjunto del filo.

4.3.1 Distribución, abundancia y riqueza específica.

Con el objeto de caracterizar cada una de las especies, se han clasificado éstas en función de su abundancia numérica y su presencia, en cada una de las estaciones muestreadas. Se han elegido los índices de diversidad, dominancia y ocurrencia con las expresiones que a continuación se detallan.

- **Diversidad α o Riqueza Específica S** que es el número de especies en cada unidad geográfica, en nuestro caso en cada estación de muestreo. Este índice se expresa en tanto por ciento.
- **Índice de Dominancia o de Abundancia (D_i o N)** (Glemarec 1969):

$$D_i = \frac{N_i}{N_t}$$

Donde N_i = número de individuos de una especie i , y N_t = número total de individuos. Expresado en tanto por ciento.

- **Índice de Ocurrencia (o Constancia) (O_i)** (Mora 1980, Manjón-Cabeza y García Raso 1994, Manjón-Cabeza y Ramos 2003, Moya et al. 2012):

$$O_i = \frac{K_i}{K_t}$$

Donde K_i = número de muestras en el que aparece la especie i y K_t = número total de muestras. Este índice se expresa en tanto por ciento. En función de los resultados numéricos obtenidos, las especies se clasificaron como:

- Ubicuas: $O_i \% > 20$
- Muy comunes: $10 < O_i \% < 20$
- Comunes: $5 < O_i \% < 10$
- Raras o accidentales: $O_i \% < 5$

4. Material y Métodos

Estos índices se han ido representando en cada uno de los capítulos para cada una de las clases de equinodermos, así como, para el conjunto del filo. Las representaciones gráficas (diagramas de barras y de sectores), así como los mapas se han realizado con diversos paquetes informáticos tales como, Microsoft Excell, Corel Draw, Golden Surfer v.8 (Golden Software, Inc.) y Arcgis (Argis 10) y utilizando GEBCO Centenary Edition (British Oceanographic Data Centre) y OBIS (2015) para descargar los mapas base con sus batimetrías.

En la figura 3.4 y la tabla 3.1 (Capítulo 3), se puede observar la localización de las estaciones de muestreo en el mapa de la zona y el dato de profundidad de cada una de ellas.

Debido a que, el primer trabajo de análisis de datos se realizó sobre la Clase Echinoidea y ésta no se presenta en las estaciones de Isla de Pedro I, se ha tomado como criterio, realizar la caracterización de la taxocenosis de cada clase de equinodermos, analizando los datos de todo el área de estudio. A continuación, para el estudio de la estructura de la comunidad, los análisis de clasificación y de ordenación, se han realizado sobre los datos procedentes del área de estudio excluyendo las estaciones de Isla de Pedro I. Se toma esta decisión debido a que, este tipo de análisis no soporta la presencia de valores nulos. Sin embargo, cuando se realizó el análisis completo de todo el grupo de equinodermos, tanto la caracterización de la taxocenosis, como el estudio de la estructura de la comunidad se ha efectuado sobre los datos procedentes de todo el área de estudio.

4.3.2 Análisis de clasificación

Este tipo de análisis genera grupos que, incluyen a las unidades analizadas. Pueden ser aglomerativos o divisivos (se forman dos grupos a partir del conjunto del total de datos, se repite hasta llegar a grupos unitarios). Las técnicas aglomerativas operan sobre la matriz de similitudes.

En este trabajo, se han construido matrices de similitudes utilizando el índice de Baroni-Urbani (Baroni-Urbani y Buser 1976). Estas matrices permiten medir la semejanza entre cada par de localizaciones o de especies (en nuestro estudio vamos a trabajar sobre las localizaciones o estaciones de muestreo).

- El **índice de Baroni-Urbani** sigue la fórmula:

$$S = \frac{a + \sqrt{a * d}}{a + b + c + \sqrt{a * d}}$$

4. Material y Métodos

Donde **a** es el número de especies que ocupan simultáneamente las localidades C y B, **b** es el número de especies presentes en la localidad B, **c** es el número de especies que ocupan la localidad C, mientras que **d** es el número de especies ausentes de ambas localidades.

A continuación aplicamos el algoritmo de clasificación el UPGMA (agrupamiento por pares mediante ligamiento promedio: Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages, Sneath y Sokal 1973) que es una técnica aglomerativa secuencial-jerárquica y una de las técnicas de clasificación más comúnmente utilizada ya que, provoca la menor distorsión con respecto a las semejanzas originales entre los datos. El proceso, que permite medir la semejanza entre cada par de localizaciones, se inicia eligiendo un par de unidades geográficas, aquel par, cuya similitud es la mayor de todos los posibles pares. La matriz es recalculada, al considerar ahora como una unidad al par de unidades geográficas elegido. El proceso termina cuando todas las unidades geográficas han sido ubicadas en el dendrograma.

La significación de los resultados del índice de Baroni-Urbani, se estudió a través de un test de aleatoriedad exacta y se ha basado en las tablas de valores críticos (Baroni-Urbani y Buser 1976, Sokal y Rohlf 1981, Real *et al.* 1992, Márquez *et al.* 1997). La matriz de similitudes significativas se han utilizado para detectar las fronteras bióticas significativas a través de los nodos del dendrograma de clasificación, siguiendo el procedimiento de Olivero *et al.* (1998). En las representaciones de los dendrogramas, se han mostrado las fronteras significativas para $p \leq 0.01$.

Para la interpretación de los resultados, en términos de fronteras bióticas, se aplicó el método de McCoy *et al.* (1986) modificado por Real *et al.* (1992).

Así una frontera fuerte separa dos agrupaciones o clúster que no poseen especies en común, mientras que una frontera débil separa agrupaciones que sí poseen especies en común.

Se ha utilizado el paquete estadístico R para calcular las matrices de similitud y obtener los dendrogramas, utilizando el paquete RMacoqui que es específico para estos análisis.

4.3.3 Análisis de ordenación

Las técnicas de ordenación consideran un espacio multidimensional donde cada uno de los ejes representa a un atributo que, en conjunto caracteriza a las

4. Material y Métodos

localidades. Se pasa de un espacio simple a otro de 2 o 3 dimensiones sin que exista pérdida de información.

➤ El **Análisis Canónico de Correspondencias (ACC)** (Ter Braak y Prentice 1988) permite representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos, que en nuestro estudio serán las estaciones de muestreo y las especies recolectadas en dichas estaciones, condicionado por una serie de variables predictoras.

Para comprobar qué variables predictoras se podían utilizar en el análisis canónico de correspondencias, de entre todas las que se disponían, en función del grado de relación que existiera entre ellas, se realizó un análisis de correlación utilizando el coeficiente no paramétrico τ (Tau) de Kendall. Para realizar este análisis, se empleó el programa estadístico informático SPSS v.20.

Con el ACC se ha pretendido explorar las posibles relaciones entre la variabilidad espacial de las taxocenosis de equinodermos y los gradientes ambientales que la estructuran, y representarlas en el espacio multidimensional. Esta ordenación canónica o análisis indirecto de gradientes nos ha permitido representar la distribución de estas taxocenosis en unos ejes de ordenación que pueden ser considerados como variables latentes que, optimizan la dispersión e interpretación de los datos de presencia/ausencia de las especies en las diferentes localizaciones, a lo largo de un gradiente ambiental.

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 1000 permutaciones por test, y se impuso un nivel de significación de $p \leq 0,05$. Se han aplicado estos análisis canónicos de correspondencias (ACC) sobre las diferentes matrices de presencias/ausencias y se han tenido en cuenta los autovalores de las distancias Chi-cuadradas entre todos los puntos (Ter Braak y Prentice 1988, Legendre y Legendre 1998), para ello se ha utilizado el programa informático PAST -Palaeontological STatistics, versión 1.81 (Hammer *et al.* 2008).



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 5. LOS EQUINODERMOS DEL MAR DE BELLINGSHAUSEN

5. I. El bentos en la Antártida

5. II. Los Equinodermos

5. III. Los equinodermos en la Antártida

❖ Subfilo Asterozoa

5.1. Clase Asteroidea

5.2. Clase Ophiuroidea

❖ Subfilo Echinozoa

5.3. Clase Echinoidea

5.4. Clase Holothuroidea

❖ 5.5. Clase Crinoidea

5. IV. Resultados. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen

5. V. Discusión. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen

5. VI. Conclusiones

5. VI. Bibliografía general



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5. Filo Echinodermata

Capítulo 5. LOS EQUINODERMOS DEL MAR DE BELLINGSHAUSEN

5. I. El Bentos en la Antártida

La biomasa y diversidad de las comunidades bentónicas en la Antártida son elevadas en comparación con otras regiones del planeta (Clarke 1990, Brey y Clarke 1993, Arntz *et al.* 1994, Clarke 1996, Arntz *et al.* 1997, Starmans *et al.* 1999, Orejas *et al.* 2000, Clarke y Johnston 2003). Entre las características de las comunidades bentónicas antárticas, que producen esta biodiversidad en algunos taxones, encontramos altos niveles de endemismo, gigantismo, crecimiento lento, longevidad, madurez tardía, y radiaciones adaptativas (Clarke y Johnston 2003).

La distribución de las masas de agua en los océanos tiene un fuerte efecto en la potencial dispersión y en el endemismo y por tanto, en la distribución geográfica del bentos (Díaz *et al.* 2011, Linse *et al.* 2007).

Según Clarke *et al.* (2005) y Thatje (2005), la fauna bentónica de la Antártida constituye un ecosistema aislado debido a la existencia de barreras infranqueables que se fraguaron hace 10 millones de años. El aislamiento geográfico del Continente Antártico se produjo con la apertura del Pasaje de Drake y la separación entre Sudamérica y la Península Antártica. Esto junto con el ensanchamiento progresivo del Pasaje de Tasmania y del Mar de Scotia llevó a la formación de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA). La CCA generó un aislamiento oceanográfico en el Mioceno (Crame 1999). Estos dos eventos unidos a la distancia entre los continentes han hecho que la Antártida se encuentre rodeada por una franja de agua de gran profundidad que le provoca también un aislamiento batimétrico (Clarke *et al.* 2005). Aún así, por debajo de los 3000 m de profundidad, la mayoría de las regiones de mares profundos están conectadas y como resultado no existen barreras a la dispersión y al establecimiento de poblaciones hacia y desde el Océano Sur (Brandt *et al.* 2007a). Por otro lado, parece que la CCA también tiene un efecto en la dispersión de invertebrados con desarrollo planctotrófico (Thatje *et al.* 2005, Kim y Thurber 2007). La CCA tiene una estructura muy compleja, es muy variable y dinámica, con giros en un amplio rango de escalas y esto puede constituir un importante mecanismo de transporte (Clarke *et al.* 2005). De acuerdo con estos autores, hay giros de agua fría que rodean parcelas de agua caliente (warm-core rings) que pueden transportar plancton subantártico hacia la Antártida y existen giros de aguas cálidas rodeando parcelas de aguas más frías (cold-core rings) que pueden transportar plancton antártico a aguas más cálidas del Norte. Todo esto

5. Filo Echinodermata

aumenta la riqueza específica en la plataforma, a lo largo del talud y en las llanuras abisales de mares profundos (Brandt *et al.* 2007b).

En la plataforma continental antártica, la fauna bentónica está estrechamente relacionada con la de la zona magallánica y la patagónica. Aunque son muchas las especies presentes en ambos continentes, la mayoría de coocurrencias se dan a nivel de género. Esta situación es el resultado de distintos procesos vicariantes que se iniciaron cuando se establecieron las barreras geográficas, oceanográficas y batimétricas entre ambos continentes (Ramos-Esplá *et al.* 2005, Thomson 2005, Clarke *et al.* 2007, Primo y Vazquez 2007, Barnes y Griffiths 2008, Clarke 2008, Brandt *et al.* 2012, De Broyer *et al.* 2014).

En el Pleistoceno (hace 2 millones de años) se iniciaron los ciclos glaciales-interglaciales, que al contrario de lo que ocurrió en tierra (extinción de la flora y fauna), provocaron un aumento en la riqueza y abundancia de la fauna bentónica que ocupaba la plataforma continental, aunque las bajas temperaturas también provocaron la extinción de algunos taxones como los decápodos y algunos peces teleósteos (Aronson y Blake 2001, Thatje y Arntz 2004). Por otra parte, el aumento de invertebrados bentónicos incubadores pudo resultar de una de las mayores extinciones sufridas por las especies con desarrollo planctónico durante los períodos glaciales (Poulin *et al.* 2002). La incubación de huevos lecitotróficos pudo suponer una mayor protección de la descendencia en ambientes menos favorables para las formas con un desarrollo larvario planctotrófico más expuestas, pero por otro lado, la diversificación de las formas lecitotróficas con hábitos incubadores disminuye la dispersión y el flujo de genes. La radiación de esas formas incubadoras junto a otros factores como el aislamiento han contribuido a una mayor frecuencia de taxones endémicos en la Antártida (Knox 1994, Clarke 2003, Clarke y Johnston 2003, David *et al.* 2005, Clarke 2008).

Los fondos antárticos son ambientes fríos y térmicamente estables, aunque existen marcadas diferencias en la temperatura del fondo de la plataforma continental alrededor del continente antártico, con una zona Oeste de la plataforma de la Península Antártica significativamente más cálida que el resto de las plataformas alrededor del Continente Antártico como resultado de la inundación de esa plataforma por la masa de agua Circumpolar Deep Water (CDW) desde la CCA (Clarke *et al.* 2009). El fondo en las aguas profundas del Mar de Weddell tiene temperaturas muy frías que se van calentando hacia el Este. Existe un claro

5. Filo Echinodermata

gradiente latitudinal en las temperaturas del fondo en la plataforma y en las aguas profundas, con aguas profundas más cálidas en latitudes altas y más frías alrededor de las islas subantárticas. Estas diferencias tienen importantes consecuencias para la ecología bentónica y la biogeografía (Clarke *et al.* 2009).

Las variaciones temporales y espaciales que ocurren estacionalmente en el hielo, las perturbaciones locales, la erosión del fondo por el hielo y el transporte de sedimentos contribuyen a la distribución en parches de los hábitats y comunidades bentónicas en la región (Smith *et al.* 2008). Algunos organismos bentónicos antárticos están adaptados fisiológicamente a estos cambios naturales, pero otros han mostrado limitaciones para soportar pequeñas variaciones ambientales, como por ejemplo de la temperatura (Peck *et al.* 2006).

Los taxones con más especies del bentos antártico son: poliquetos, gasterópodos, briozoos, anfípodos, isópodos y poríferos, siendo particularmente llamativa la importancia que tienen los picnogónidos y los equinodermos (Brandt *et al.* 2007b). Los grupos sésiles en la plataforma de algunas zonas antárticas (como el Mar de Weddell) se ven favorecidos debido a la pobreza de los sedimentos de procedencia glaciar (Howe *et al.* 2004). En las modernas plataformas antárticas, por debajo de la zona de influencia del hielo de fondo y de los arrastres de los bloques de hielo, aparecen densas comunidades de esponjas, anémonas, hidroideos, gorgonias, briozoos y crinoideos (Crame 1997, Gutt y Piepenburg 2003). Esta fauna forma frecuentemente comunidades tridimensionales. Asociados a estas formas sésiles, se encuentran organismos errantes libres como equinodermos (ofiuras, estrellas, erizos y holoturias), picnogónidos, isópodos, anfípodos, nemertinos y gasterópodos.

5. II. Los Equinodermos

El **Filo Echinodermata** (del griego echinos= espina, derma= piel) es uno de los mejor caracterizados del Reino Animal.

La historia de este Filo está plagada de errores, Linnaeus (1758) no reconoció a los equinodermos como un grupo separado y los situó en el grupo de los “Mollusca”, un subgrupo de los “Vermes”. Bruguière (1791) volvió a denominarlos Echinodermata como hizo Klein (1734). Lamarck (1801) se refirió a ellos como los “Radiata” y quedaron así durante varias décadas hasta que Leuckart (1854) estableció Echinodermata como un filo separado. En los últimos 160 años se han hecho progresos en la clasificación de los equinodermos vivos; en cuanto a los

5. Filo Echinodermata

fósiles, autores como Ludwig (1889 y 1907), Bather (1900), Cuénot (1948) y Hyman (1955) han desarrollado resúmenes de la historia de la clasificación de los equinodermos. En las décadas de los 60-70 del siglo pasado, numerosos autores contribuyeron a su conocimiento en los volúmenes sobre Echinodermata del Tratado de Paleontología de Invertebrados (Moore, 1966–1978) o el Tratado de Echinodermata (Fell y Pawson 1966a y b, Pawson 1966) que estimuló muchos trabajos científicos posteriores, sobre todo de grupos fósiles.

Han ido surgiendo numerosas clasificaciones innovadoras que han ido desplazando a las antiguas. Los estudios taxonómicos recientes han dado lugar a nuevas valoraciones de la mayoría de los grupos, y los análisis cladísticos han ayudado a reorganizar las clasificaciones existentes y al estudio de las interrelaciones entre equinodermos (Smith 1988 y 1997, Janies y Mooi 1999, Mooi y David 2000, Janies 2001, Mah 2006)

En las dos últimas décadas, los análisis moleculares han aportado herramientas muy poderosas que, en combinación con los estudios morfológicos permiten hacer frente a problemas que vienen de antiguo sobre la clasificación y la filogenia pero, aún con toda la atención que se le viene prestando al filo, quedan incertidumbres y problemas por resolver (Pawson 2007). Los estudios genéticos y filogenéticos basados en el ADN son congruentes con los morfológicos para algunas relaciones de parentesco como que Crinoidea es el clado más basal, y que Holothuroidea y Echinoidea (Echinozoa) son grupos hermanos. Las relaciones de Asteroidea y Ophiuroidea (Asterozoa) son problemáticas, aunque Janies (2001) encontró pruebas que soportan el origen monofilético de cada una de estas dos clases. Smith (1988) haciendo un análisis filogenético de la evidencia fósil sugería que, el momento de la divergencia de las cinco clases data de hace 450-590 millones de años.

Además, a todo esto, hay que añadir la clasificación de las especies del género *Xyloplax*: *Xyloplax medusiformis* Baker, Rowe & Clark, 1986; *Xyloplax turnerae* Rowe, Baker & Clark, 1988 y *Xyloplax janetae* Mah, 2006 descubiertas en 1986, 1988 y 2006, respectivamente, que siguen siendo un enigma por lo que, se ha descrito una nueva clase taxonómica (Concentricycloidea) para ellas. Si hay que incluirlas dentro de alguna de las clases taxonómicas tradicionales, la mayoría de autores lo hacen dentro de la clase Asteroidea. Su posición filogenética se establecerá cuando se analicen las secuencias de un número adecuado de ejemplares de las cinco clases (Zamora *et al.* 2012).

5. Filo Echinodermata

El Filo Echinodermata comprende unas 7000 especies vivas y unas 13000 especies fósiles, reunidas en cinco clases agrupadas como sigue: la Clase Crinoidea; el Subfilo Asterozoa que agrupa a la Clase Asteroidea y la Clase Ophiuroidea; el Subfilo Echinozoa que agrupa a la Clase Echinoidea y la Clase Holothuroidea (Pawson 2007).

Los equinodermos son deuteróstomos (“boca nueva”) aunque con sus peculiaridades. En algunos equinodermos, como los erizos, el celoma se desarrolla por enterocelia (característica típica de los deuteróstomos), pero en la mayoría se forma por deslaminación o división de células del endodermo que forman el celoma siguiendo varias modalidades. Los equinodermos son organismos que presentan generalmente formas adultas bentónicas (con excepción de algunas holoturias de profundidad de los órdenes Elasipodida, Aspidochirotida y Apodida) y larvas planctónicas (McEdward y Janies 1997) pero que como se verá más adelante, pueden presentar otras formas de desarrollo. Constituyen un grupo de organismos que están ampliamente distribuidos y juegan un papel trófico importante en las comunidades bentónicas (Dayton 1971, Dell 1972, Dayton *et al.* 1974, Cerrano *et al.* 2000). Los equinodermos se presentan 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, coralígenos, detríticos o rocosos.

Los equinodermos poseen una serie de caracteres únicos:

- Presentan un sistema vascular acuífero o sistema ambulacral, derivado del celoma, formado por un sistema de canales con proyecciones hacia el exterior denominadas pies ambulacrales. Interviene en la alimentación, en la locomoción, respiración, limpieza de la superficie corporal, excavación o tienen función sensorial. Este sistema ambulacral normalmente se comunica con el medio externo a través del madreporito y/o placa madreporica que en algunos casos es una placa genital modificada o un escudo oral modificada. En la clase Holothuroidea el madreporito es interno por lo que el sistema ambulacral no está relleno de agua de mar sino de líquido celomático (figura 5.1).

5. Filo Echinodermata

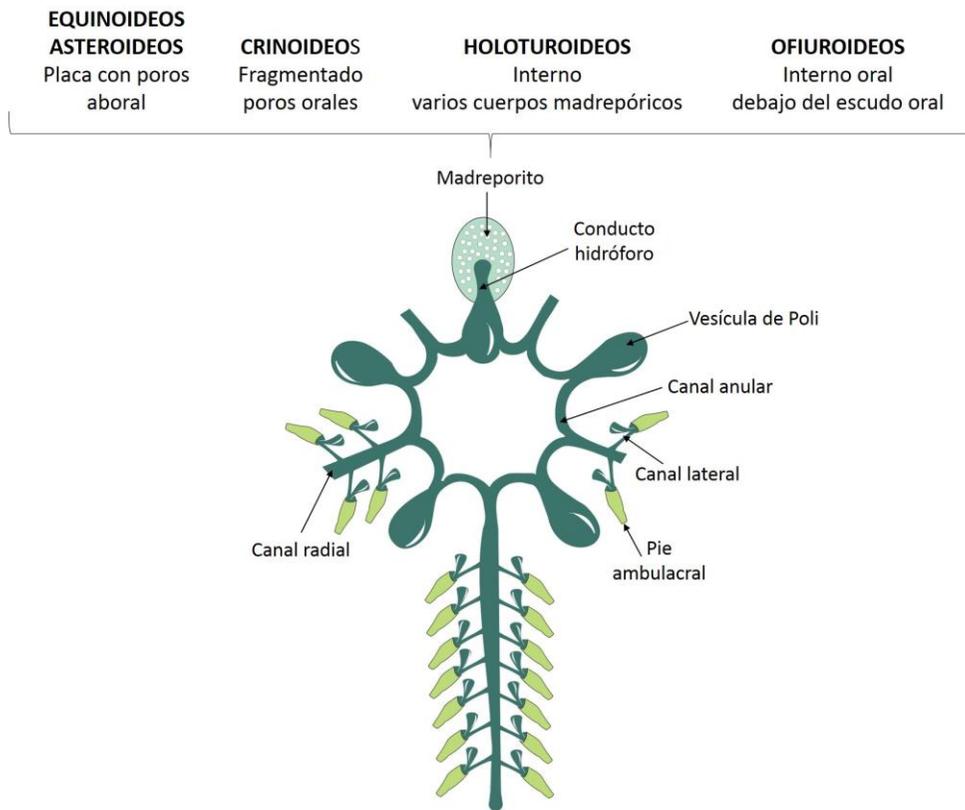


Figura 5.1 Esquema general del sistema ambulacral de un equinodermo.

- Poseen un esqueleto mesodérmico de carbonato cálcico. En las clases Asteroidea y Ophiuroidea se presenta en forma de pequeñas placas calcáreas imbricadas o no y unidas por tejido conjuntivo y del que surgen las espinas y tubérculos. En los erizos, las placas están soldadas mientras que en las holoturias el esqueleto se reduce a pequeñas estructuras denominadas osículos embebidos en la pared del cuerpo.

- Presentan colágeno, que une los osículos del esqueleto y que es variable en consistencia (colágeno mudable).

- Poseen una simetría penta-radial secundaria adquirida en las últimas fases larvianas procedentes de embriones con simetría bilateral, más o menos evidente. Aunque una mirada más exhaustiva sobre algunos equinodermos nos muestra que, algunas estrellas presentan más de 5 ejes de simetría ya que pueden llegar a poseer 50 o más brazos y las holoturias o los erizos irregulares presentan una simetría bilateral sobrepuesta a un patrón radial. Los fósiles de equinodermos pueden ser

5. Filo Echinodermata

aún más desconcertantes, encontrándose algunos que son asimétricos como consecuencia de los intentos evolutivos de pasar de una simetría bilateral a una radial secundaria.

Los equinodermos exhiben una gran diversidad en cuanto a sus modos de reproducción y de entre los invertebrados, son los que, más ampliamente, presentan formas divergentes de reproducción (McEdward y Miner 2001).

Son organismos dioicos (excepto algunas especies hermafroditas), la mayoría con fecundación externa y con un estadio larvario planctónico. La incubación aunque relativamente rara, se presenta en todas las clases de equinodermos (Chia y Walker 1991). Algunas especies de estrellas, ofiuras, holoturias, erizos y crinoideos, de aguas profundas o polares, pasan por fases larvianas no planctotróficas o son incubadoras y en éstas, el desarrollo de la cría se produce en el interior del animal dentro de las gónadas, del estómago cardíaco, en la cavidad celomática, o en las bursas, o en estructuras como la llamada cámara nidamental abactinal de estrellas, en los marsupios del caparazón de erizos o los de holoturias que se localizan alrededor de la boca, e incluso en la boca, el peristomio, en la superficie abactinal entre las espinas, en la suela o bajo el propio cuerpo del animal.

En general, todos los grupos poseen un alto poder de regeneración, presentando algunas especies de estrellas, la capacidad de reproducirse asexualmente por fisión.

El patrón embriológico para las especies que pasan por un estadio larvario está bastante generalizado. Éste consiste en una larva pelágica (a veces 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 los equinodermos se encuentran grandes diferencias morfológicas y estructurales, así como una gran heterogeneidad en las pautas reproductivas, alimenticias o de comportamiento, siendo imposible configurar un esquema general de las características del Filo.

5. III. Los equinodermos en la Antártida

Los equinodermos son un grupo especialmente abundante, diverso y notable en la Antártida. Las explicaciones a esta diversidad son ecológicas y evolutivas. Una de las explicaciones es que, la ausencia de depredadores parece haber dado lugar a una “liberación ecológica” de muchas de sus potenciales presas. Esta “liberación ecológica” de depredadores durófagos es la responsable de la abundancia y riqueza

5. Filo Echinodermata

específica de los ofiuroideos, crinoideos y braquiópodos en el bentos antártico (Aronson y Blake 2001, Aronson *et al.* 2009). La ausencia de depredadores también favorece una baja tasa extinción. Pero esta ausencia de potenciales depredadores, no es la única causa. Clarke y Crame (1989) proponen como potencial factor promotor de la especiación, la alternancia de periodos de crecimiento de la capa de hielo que rodea al continente y el arrastre que éste produce en los fondos, y de periodos de retroceso de esta banquisa siguiendo los ciclos glaciales. Esto lleva a que, se produzca sucesivamente un aislamiento periódico y una re-conexión de las poblaciones. Otros factores que afectan a las comunidades bentónicas y por tanto a los equinodermos son la profundidad de la plataforma continental antártica que, varía entre los 500 y 800 metros (pudiendo llegar hasta los 1000m de profundidad en algunas zonas). En las comunidades que se asientan en el talud, son importantes variables como la sedimentación, la cantidad y calidad del alimento y la concentración de oxígeno (Levin 2003, Barnes y Conlan 2007).

Está claro que las condiciones ambientales en la Antártida son favorables para los equinodermos, y esto se refleja en la amplitud taxonómica de este filo, así como en su abundancia e incluso en la abundancia local de alguna de las especies. Además de que las condiciones ambientales les sean favorables, para que haya aumento de la diversidad se necesita que entre biota por procesos de dispersión o bien que se produzca una diversificación *in situ* (O' Loughlin *et al.* 2011).

Los equinodermos comprenden a nivel mundial aproximadamente, 7000 especies vivas (Nielsen 1995, Clarke y Johnston 2003, Pawson 2007). Comparados con los moluscos, crustáceos o poliquetos, los equinodermos representan solo una pequeña parte de la riqueza específica bentónica mundial. En la Antártida, los equinodermos están representadas por 620 especies (el 8.9% de la riqueza específica mundial), aunque estos registros fluctúan dependiendo de los autores, como se constata en los capítulos referidos a cada Clase. Estas fluctuaciones residen en los límites geográficos de los estudios publicados ya que, se establecen según los objetivos del estudio que cada autor pretende obtener. Muchos de ellos, consideran como límite a sus trabajos el Frente Subantártico, otros la Corriente Circumpolar Antártica (CCA), o el Frente Polar, y otros muchos autores, hacen extensivos sus estudios a todo el Océano Antártico utilizando el Frente subtropical como límite, y en este caso el número de especies a considerar aumenta significativamente ya que, incluye especies de Sudamérica y de Nueva Zelanda. Valgan como ejemplo, las discusiones sobre este punto en cada capítulo.

5. Filo Echinodermata

Recientes trabajos recopilatorios (Aronson 2006, Brandt *et al.* 2007a y b, Clarke 2008, O’Loughlin *et al.* 2011, Moles *et al.* 2014), y de bases de datos muestran la importancia de los Equinodermos en la Antártida, llegando a considerar esta zona como un “hotspot” de diversidad. Los equinodermos presentan valores muy altos tanto de abundancia como de riqueza (igual que los picnogónidos), lo que les confiere el rol de taxón dominante en la megafauna antártica y subantártica

El MB está poco estudiado y aunque existen registros desde las campañas norteamericanas USAP (USA Antarctic Program) en la década de los 60 del siglo pasado, las campañas que contienen estaciones incluidas en esta localización geográfica se refieren a un número reducido de estaciones situadas en la zona de Bahía Margarita (Starmans *et al.* 1999, Starmans y Gutt 2002; Sands *et al.* 2012 y Linse *et al.* 2013 (Campañas de la British Antarctic Survey en 2008 y 2009)) o campañas realizadas en latitudes más septentrionales.

Considerando el Mar de Bellingshausen como la región que se localiza entre los 70 ° y 100° de longitud oeste, los únicos estudios bentónicos en la región son los que resultan de las campañas Bentart 2003 y 2006, de ahí la importancia de la información aportada en los trabajos fruto de estas campañas.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

❖ **SUBFILO ASTEROZOA**

5.1 Clase Asteroidea

5.2 Clase Ophiuroidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 5.1 CLASE ASTEROIDEA

I. Introducción

Estudios previos más importantes en la Antártida

Aspectos anatómicos

II. Material y métodos de identificación

Material

Métodos de identificación

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

IV. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

V. Bibliografía.- Clase Asteroidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5.1 Clase Asteroidea

Capítulo 5.1 CLASE ASTEROIDEA

I. Introducción

Los asteroideos constituyen una de las clases más diversas del Filo Equinodermos. Esta clase tiene 7 órdenes, 36 familias, 370 géneros y aproximadamente 1831 especies reconocidas (Mah y Blake 2012, Mah 2015), de las cuales hay entre 235 especies con distribución antártica (De Broyer *et al.* 2015, Mah 2015).

En el área más al Este del Mar de Bellingshausen, en las cercanías de la Península Antártica hay citadas a día de hoy 17 especies, procedentes de las campañas científicas argentinas desarrolladas entre 1961 y 1972 y de las campañas del programa USAP (United States Antarctic Program) desarrolladas durante los años 1962, 1963, 1964, 1966 y 1972.

Se presentan en todas las profundidades, desde las zonas intermareales hasta las abisales (hasta los 6000m de profundidad) y en todo tipo de sustratos (Mah 2009).

La diversidad de las estrellas se refleja en la variedad de formas, de hábitats y localizaciones que ocupan y sus complejos modos de desarrollo (pueden no presentar larva planctónica, en ellas es frecuente la incubación) y de ciclos de vida.

Las estrellas constituyen un grupo de invertebrados de gran importancia en los ecosistemas bentónicos marinos debido a su amplio espectro de alimentación y en particular a su actividad depredadora (Birkeland 1974, Menge 1982), pueden tener dietas exclusivamente a base de esponjas hexactinélidas (géneros *Acodontaster* Verrill, 1899 y *Perknaster* Sladen, 1889), ser necrófagas opcionales hasta oportunistas absolutas (*Odontaster validus* Verrill, 1880), e incluso pueden ser suspensívoras (Familia *Brisingidae*) (Arnaud 1977, Dearborn 1977, Presler 1986).

Los asteroideos del Paleozoico constituyen el origen de la Clase. Se van diversificando conforme van apareciendo sinapomorfías. La aparición de sinapomorfías como la ventosa terminal de los pies ambulacrales, implica que este carácter estaba ausente dentro del grupo fundador de la clase.

El rango de hábitats que podían ocupar los asteroideos paleozoicos, se deduce en parte de las evidencias que proporcionan los asteroideos actuales. Se ha visto por ejemplo que no poseían pies ambulacrales con ventosa terminal y que no eran capaces de realizar digestión externa sacando al exterior su estómago, por lo que se descartan que habitaran sustratos duros y que pudieran alimentarse de

5.1 Clase Asteroidea

organismos epifaunales por digestión externa. Debían vivir por tanto, en sustratos blandos y ser suspensívoros, depredadores alimentándose de pequeños organismos bentónicos.

Las estrellas actuales proceden del Post-Paleozoico. Los primeros fósiles que se conocen son del Triásico. A estos asteroideos modernos, post-paleozoicos, se les denomina Neoasteroidea.

A día de hoy, aún existe controversia sobre la clasificación. Blake (1987, 1989) propone una organización en la que reconoce 7 órdenes: Paxillosida Perrier, 1884; Notomyotida Ludwig, 1910; Valvatida Perrier, 1884; Velatida Perrier, 1893; Spinulosida Perrier, 1893; Forcipulatida Perrier, 1893; Brisingida Fisher, 1928.

Gale (1987) a diferencia de Blake, reconoce solo 4 órdenes: Paxillosida, Notomyotida, Valvatida (que incluye a velátidos y spinulósidos), y Forcipulatida (que incluye a los brisingidos). Clark y Downey (1992) siguen la clasificación propuesta por Blake en 7 órdenes.

Se han realizado sucesivos estudios (Lafay *et al.* 1995, Blake 2000, Blake *et al.* 2000, Hotchkiss 2000, Hrinkevich *et al.* 2000, Knott y Wray 2000, Mah 2000, Mooi y David 2000, Vickery y McClintock 2000) en los que se añaden datos moleculares para resolver algunas diferencias en la filogenia basada en los caracteres morfológicos. Existe la necesidad de realizar un estudio completo conforme van apareciendo nuevos estudios (Emson y Young 1994, Byrne 1995, Janies 1995, Hart *et al.* 1997, Mc Edward y Janies 1997, Smith 1997).

Una filogenia robusta provee de una base para los estudios comparativos y un escenario evolutivo para comparar generalizaciones acerca de la morfología, biogeografía, ecología y desarrollo.

La opinión general es que, se necesitan estudios que combinen los análisis morfológicos y moleculares para resolver problemas que se presentan a nivel taxonómico de familia o inferior (Hrinkevich *et al.* 2000, Knott y Wray 2000, O'Loughlin y Waters 2004, Mah 2007).

5.1 Clase Asteroidea

Estudios previos más importantes en la Antártida

Desde las primeras expediciones antárticas, las estrellas han sido ampliamente estudiadas. La mayor parte del material recolectado en las campañas de principios del siglo XX ha sido descrito en los trabajos de Ludwig (1903), Koehler (1906, 1912, 1923), Grieg (1929), Fisher (1940), Clark (1950) y Bernasconi (1959 y 1970), existiendo amplias colecciones (Koehler 1912 y 1920, Fisher 1940, A.M. Clark 1962). El trabajo de A.M. Clark (1962) constituye la primera clave de los asteroideos de la Antártida.

Las estrellas de las diferentes áreas de la Antártida han sido estudiadas en distintos trabajos como las de la región del Mar de Ross (H.E.S. Clark 1963), las de la Tierra de Adelia (Arnaud 1964), las del Mar de Weddell (Voss 1988), las estrellas de la Península Antártica (Bernasconi 1970, Manjón-Cabeza *et al.* 2001, Gutt *et al.* 2011) o las del Mar de Amundsen (Linse *et al.* 2013).

Existen revisiones completas de estrellas publicadas por Fell y Dawsey (1969), Dell (1972), y Pawson (1994) y trabajos que representan un acercamiento a la biogeografía de las estrellas antárticas (Danis *et al.* 2014).

A pesar de los progresos, los estudios biológicos, el conocimiento general y la información sobre la sistemática de este grupo está aún incompleta y los patrones básicos de distribución necesitan una revisión.

Aspectos anatómicos

Las estrellas son equinodermos con simetría pentarradial, son aplanadas y poseen de 5 a 50 radios o brazos que salen de un disco central.

A pesar de su nombre común de estrellas de mar, sus formas varían desde la típica forma estrellada a formas esféricas o pentagonales, otras son estrelladas con largos brazos y un disco reducido, pueden tener un cuerpo con forma hinchada o muy aplanada (fig. 5.1.1).

5.1 Clase Asteroidea

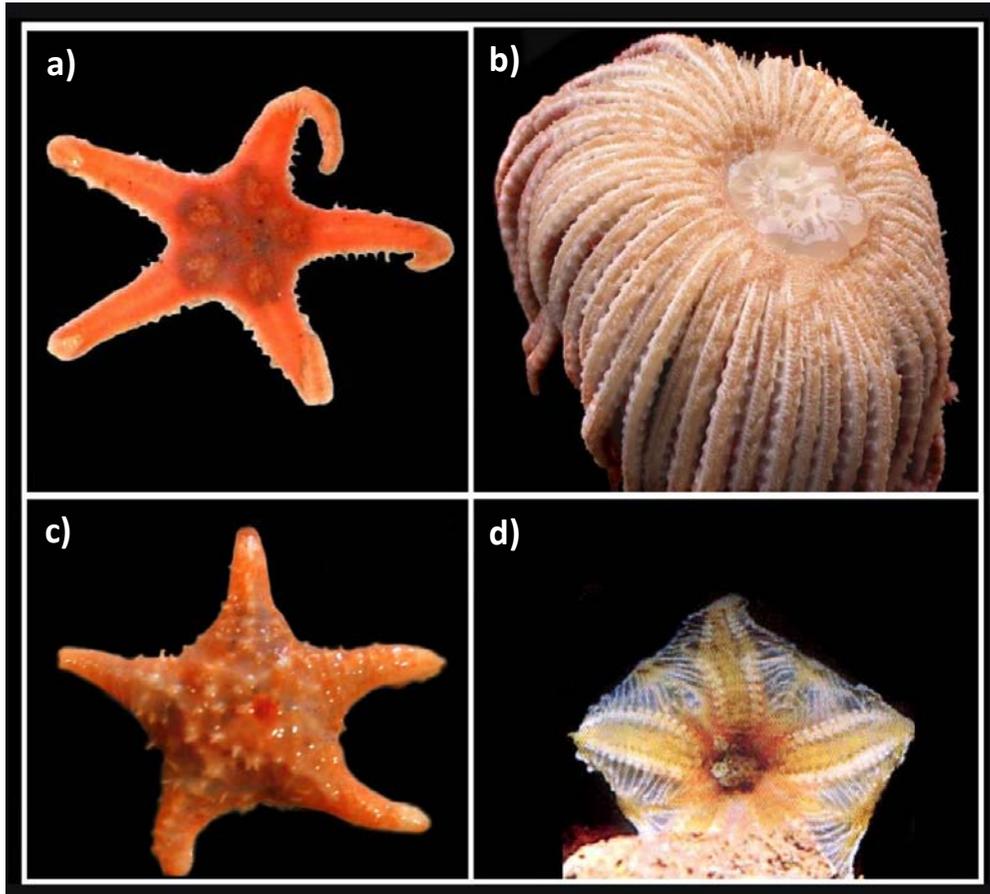


Figura 5.1.1 Distintas formas generales del cuerpo: a) Forma estrellada de *Cheiraster gerlachei*. b) Formas circulares con disco reducido y con multitud de brazos de un ejemplar de *Labiaster*. c) Forma del cuerpo hinchada de un ejemplar de *Glabraster*. d) Forma del cuerpo pentagonal de *Hymenaster*.

La terminología que se refiere a la ubicación de los componentes corporales de las estrellas de mar generalmente se hace en referencia a la boca. Para evitar suposiciones incorrectas de homología con las superficies dorsales y ventrales de animales bilaterales, la superficie superior, dorsal o aboral se denomina abactinal, en ella se encuentra la placa madreporica (y el ano, cuando lo tienen), y la inferior es la superficie oral o actinal, en la que se localizan la boca y los pies ambulacrales

5.1 Clase Asteroidea

(fig. 5.1.2). Ambas superficies o caras están separadas por dos series diferenciadas de placas marginales, las superomarginales y las inferomarginales.

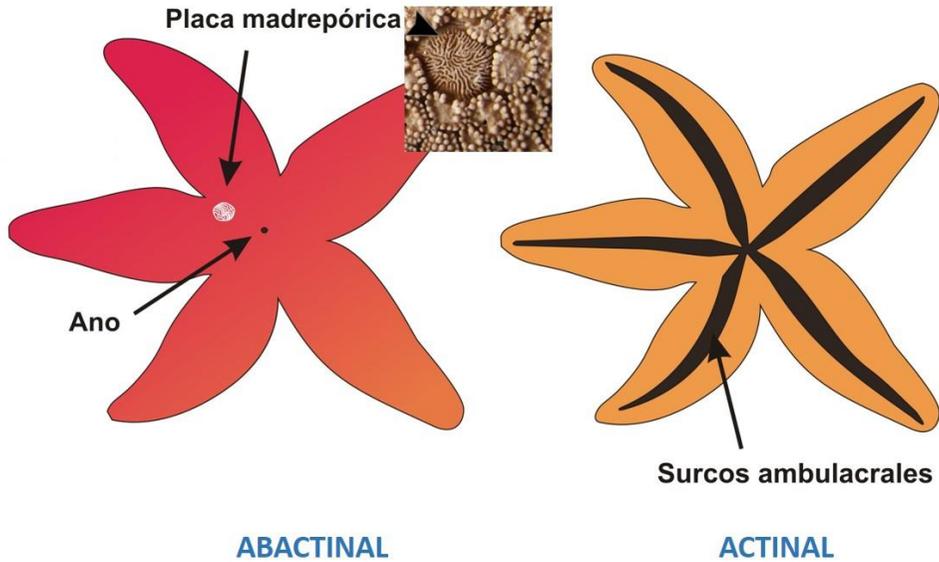


Figura 5.1.2 Esquema general de una estrella de mar. Superficie abactinal (izquierda) con detalle de la placa madreporica y superficie actinal (derecha).

Presentan una epidermis externa en la que se encuentran células glandulares, mucosas, sensoriales y epiteliales, y por debajo se encuentra una dermis en la que se localiza el esqueleto interno formado por placas unidas más o menos estrechamente (Blake 2000).

La superficie abactinal posee placas de diferentes formas y patrones de organización. Pueden ser cruciformes o trirradiadas formando una estructura de red abierta en la que existen unas placas primarias de mayor tamaño y otras más pequeñas que hacen de conexión entre las placas más grandes. La superficie abactinal también puede tener una fila de placas carinales muy diferenciadas a lo largo de la línea media de cada brazo (fig. 5.1.3) con pequeñas placas dorsolaterales que se extienden en arcos hacia cada margen. O bien las placas abactinales están imbricadas o superpuestas, e incluso pueden reducirse o estar prácticamente ausentes.

5.1 Clase Asteroidea



Figura 5.1.3 Fotografía de la superficie abactinal de una estrella, con una línea media formada por una fila de placas carinales que se diferencian del resto (señalada por la flecha blanca).

La superficie abactinal puede ser lisa, granular, espinosa, o puede existir una capa gruesa y carnosa (en el género *Glabraster*) y otras veces es una capa gelatinosa y translúcida como en el género *Hymenaster*.

Las placas abactinales pueden portar una o dos espinas o pueden tener un pequeño pedúnculo o cuello coronado por un número variable de espínulas, espinas o gránulos, libres o embebidos en una membrana, formando las denominadas paxilas (fig. 5.1.4).

Las paxilas se pueden encontrar muy cerca unas de otras y sin organización sobre el disco y la parte medio-central de los brazos o bien organizadas en filas transversales a lo largo de los laterales de los brazos.

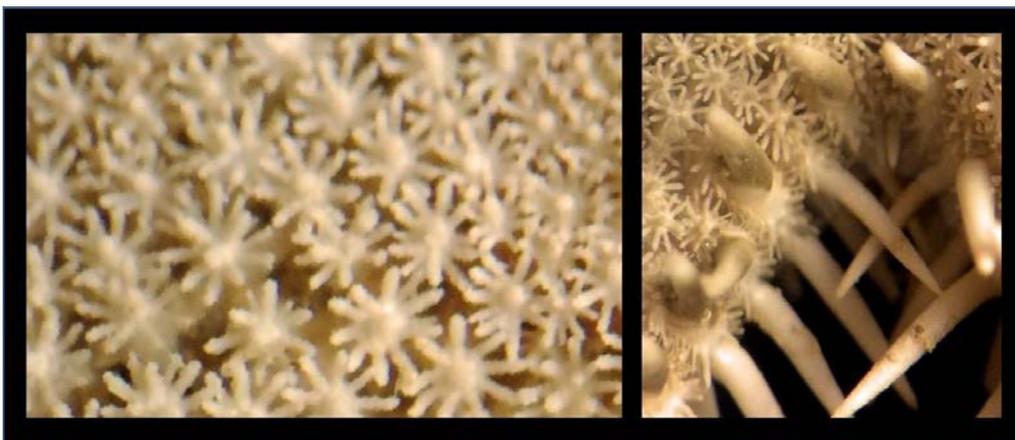


Figura 5.1.4 Detalle de unas paxilas libres.

5.1 Clase Asteroidea

Las espinas o espínulas pueden ser cilíndricas o planas, con forma de remo o de maza, lisas o espinosas y con el extremo distal despuntado o agudo (fig. 5.1.5).

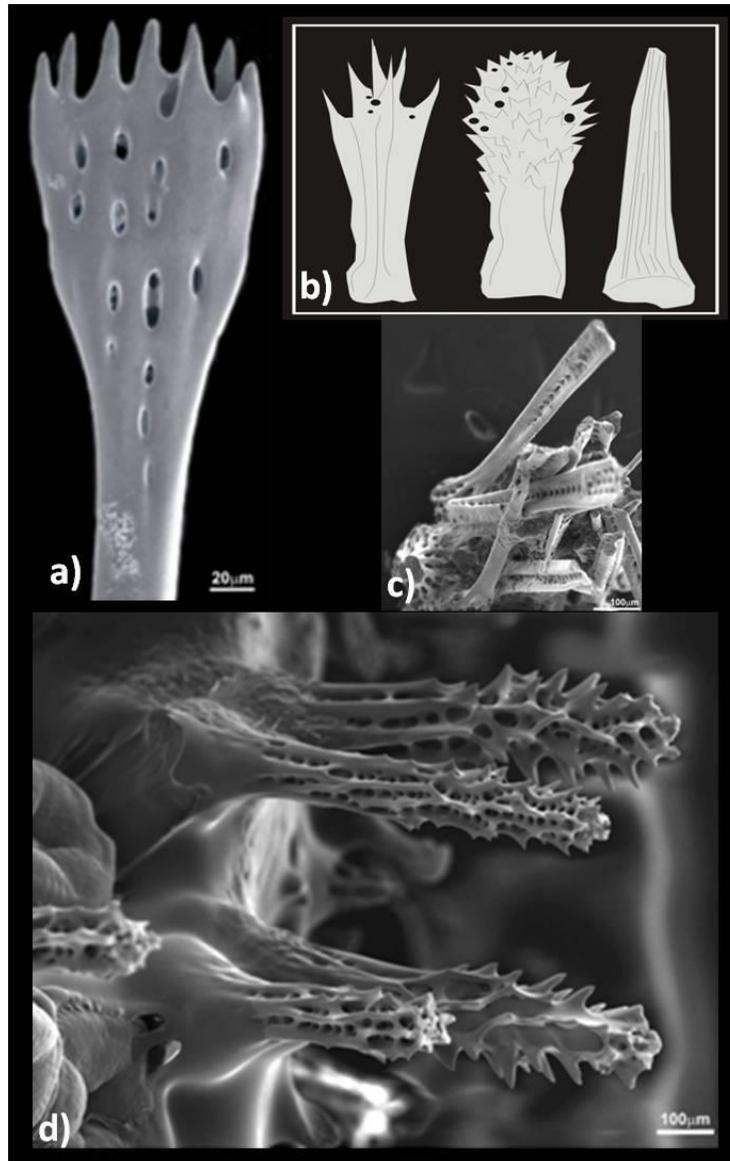


Figura 5.1.5 Ejemplo de diferentes tipos de espinas. **a)** fotografía de microscopías electrónicas de una espina con forma de remo, **b)** dibujo de 3 espinas, las dos primeras con extremo distal despuntado y la de la derecha con forma de aguja, **c)** fotografía de varias espinas con forma de maza y **d)** fotografía de espinas con extremo distal despuntado.

5.1 Clase Asteroidea

Los pedicelarios pueden ser de diferentes tipos: rectos que consisten en dos valvas que salen de una base con forma de U, espiniformes, pectinados, valvados, excavados, o cruzados en los que, las dos valvas se cruzan en la base. Pueden terminar con uno o varios dientes en el extremo distal de las valvas (fig. 5.1.6).

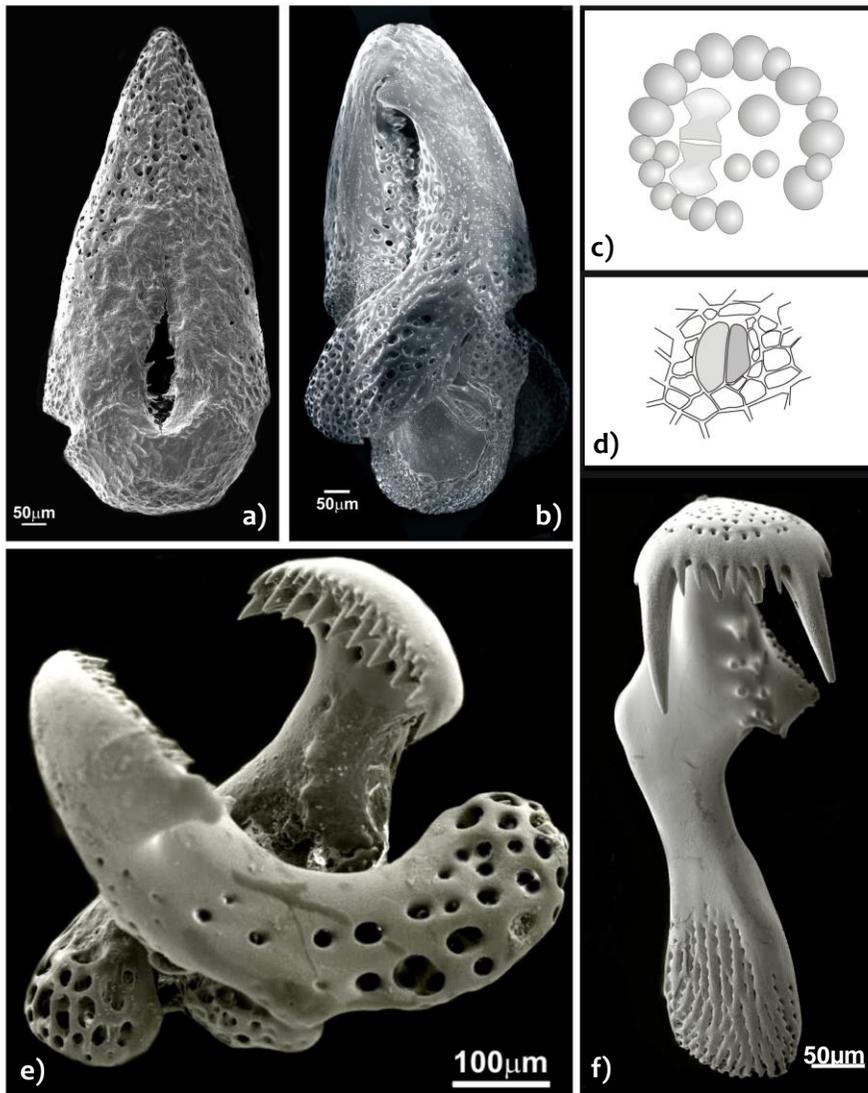


Figura 5.1.6 Diferentes tipos de pedicelarios: **a)** pedicelario recto, **b)** pedicelario recto felipedal, **c)** pedicelario recto en forma de pico de pato, **d)** pedicelario valvado, **e)** pedicelario cruzado y **f)** valva de un pedicelario cruzado.

5.1 Clase Asteroidea

Se pueden encontrar dispersos sobre las placas abactinales o formando anillos alrededor de las espinas. Los pedicelarios rectos normalmente se encuentran en los surcos de la superficie actinal.

Los pedicelarios tienen diferentes funciones, participan en la defensa del animal, otros ayudan en la alimentación o en la eliminación de organismos que intentan establecerse en la superficie de la estrella de mar. Algunas estrellas carnívoras como *Labidiaster annulatus* tiene grandes pedicelarios que utiliza para capturar presas activas de krill.

En los espacios membranosos que hay entre las placas marginales, se encuentran unas estructuras con función respiratoria y de excreción denominadas pápulas. Se pueden encontrar también entre las placas marginales y a veces también las hay en la superficie actinal.

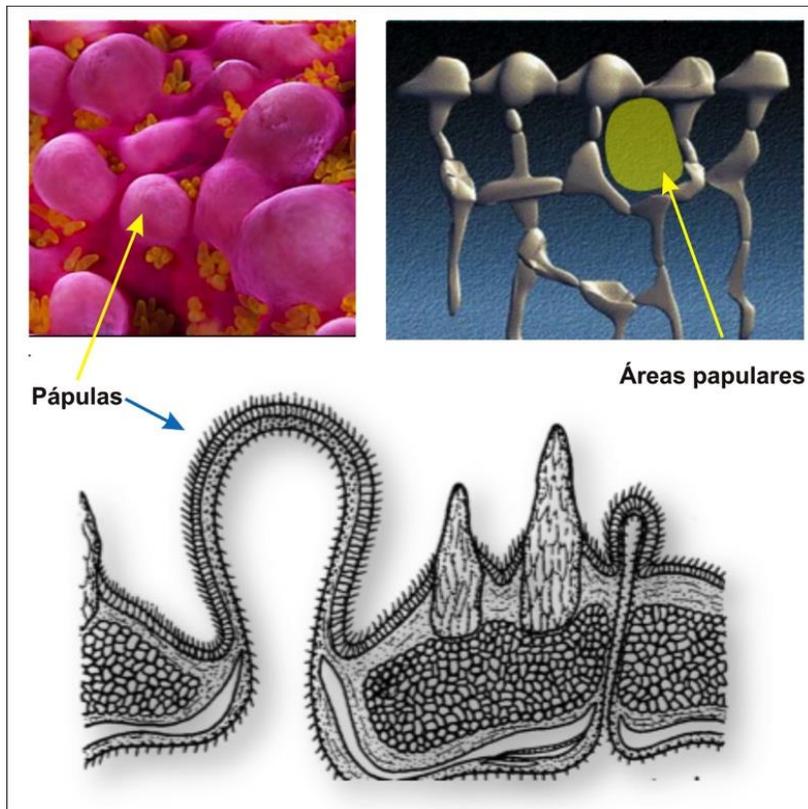


Figura 5.1.7 Esquema general de una pápula (abajo), fotografía de unas pápulas teñidas al microscopio electrónico (arriba izquierda) y área por donde emergen las pápulas (arriba derecha).

5.1 Clase Asteroidea

La placa madreporica (o madreporito) normalmente es muy visible pero otras veces no se distingue al encontrarse cubierto por paxilas. Siempre se localiza en el interrradio de la superficie abactinal (fig. 5.1.2), ya sea cerca del centro o en el borde del disco y generalmente está atravesado por una serie de finas ranuras. Es una estructura porosa que actúa como filtro del agua de mar que penetra en el sistema ambulacral. La placa madreporica está conectada, a través de un canal calcificado, al sistema ambulacral en el disco. Su función es proporcionar agua para las necesidades del animal, incluyendo el agua de relleno para el sistema ambulacral.

Las placas marginales pueden no portar nada o llevar llamativas espinas en forma de aguja o llevar paxilas. Las que están en el borde de la superficie abactinal son las supero marginales y las que están en contacto con la superficie actinal, son las inferomarginales. Las espinas superomarginales suele ser de pequeño tamaño y del mismo tipo que las de las placas abactinales adyacentes. Estas placas pueden estar muy desarrolladas y entonces están separadas por un surco que puede extenderse hasta la superficie actinal (fig. 5.1.8). Si estas placas están bordeadas por pequeñas y finas espínulas, se les denomina fasciolas.

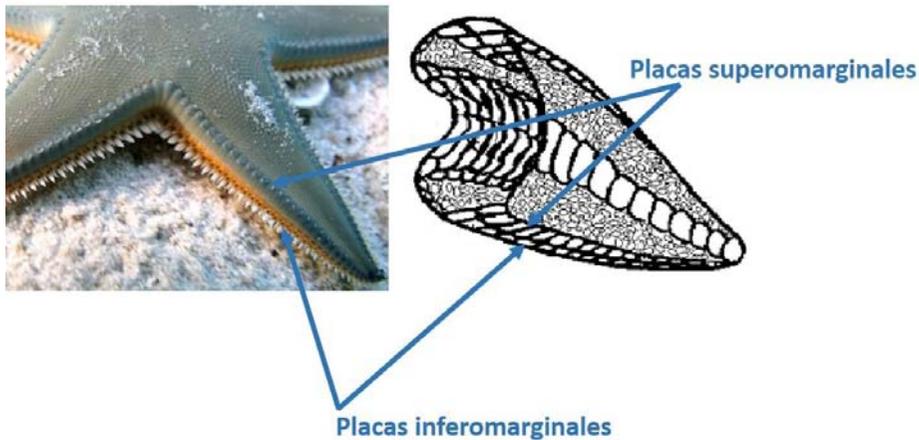


Figura 5.1.8 Esquema de las placas marginales.

Las placas actinales pueden estar más o menos desarrolladas y una o más filas pueden extenderse hasta el extremo distal del brazo o bien pueden estar ausentes. Estas placas pueden no portar ningún elemento o llevar espinas, paxilas o gránulos, e incluso pueden estar recubiertas por una membrana. Cerca del borde exterior en la línea media del interrradio pueden encontrarse uno o un par de gonoporos, pero

5.1 Clase Asteroidea

también pueden pasar desapercibidos cuando las gónadas están dispuestas en series a lo largo de los brazos.

A lo largo de cada radio se sitúa un surco ambulacral, que está forrado por placas ambulacrales y está bordeado por las adambulacrales que portan espinas (fig. 5.1.9). Estas espinas que flanquean y se proyectan en el surco se denominan espinas del surco y las que se encuentran sobre la superficie actinal fuera del surco son las espinas subambulacrales. Según el número de espinas que lleve la placa adambulacral, se le denomina monacántida (si lleva una sola espina) y diplacántida (cuando porta dos espinas). En la parte proximal, los 2 o 3 primeros pares de placas adambulacrales pueden unirse formando la denominada carina adoral

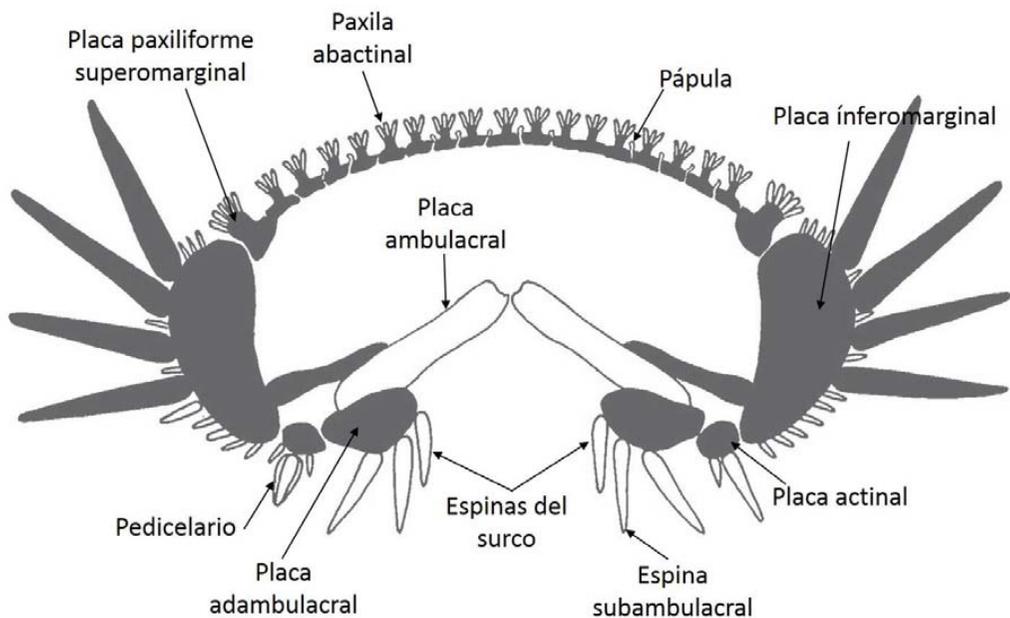


Figura 5.1.9 Disposición de las placas y espinas en un corte transversal de un brazo.

Dentro de los surcos ambulacrales los pies ambulacrales se organizan en 2 a 4 filas (fig. 5.1.10). Los pies ambulacrales pueden tener el extremo de forma redondeada o cónica, o bien terminar en un disco o ventosa. En el interior de las placas ambulacrales aparecen ampollas de los pies ambulacrales en forma de vesículas que conectan con el sistema ambulacral y que al contraerse permiten que se extiendan los pies ambulacrales.

5.1 Clase Asteroidea



Figura 5.1.10 Corte transversal de un brazo en el que se ven los pies ambulacrales hacia el exterior y las ampollas en el interior del brazo.

En el extremo distal de los brazos generalmente se sitúan unas células sensibles a la luz (mancha ocular) de manera que, el animal puede detectar cambios entre luz y oscuridad, lo que le permite diferenciar objetos y organismos en movimiento.

Alrededor de la boca existen pares de placas orales de tamaño y forma variable. Las espinas que se encuentran a lo largo del borde exterior de las placas se conocen como las espinas del surco oral, las que están en la superficie actinal se denominan espinas suborales (fig. 5.1.11). Pueden existir de 1 a 3 espinas suborales curvas con la punta hialina como ocurre en la familia Odontasteridae.

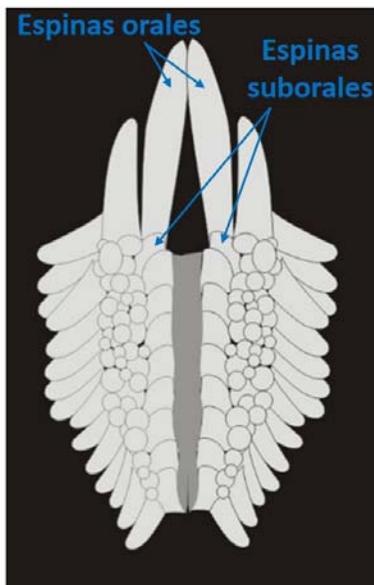


Figura 5.1.11 Esquema de una mandíbula con las espinas orales y suborales.

El sistema ambulacral sigue el esquema general de los equinodermos, posee un canal anular con 4 ó 5 cuerpos de Tiedemann y hasta 5 vesículas de Poli.

Las estrellas tienen un sistema digestivo completo (fig. 5.1.12). La boca se continúa en el cardias que es lo que sacan al exterior para digerir sus presas. El cardias se continúa en el píloro. Las glándulas digestivas se localizan en los brazos, y los enzimas son secretados a través de los conductos pilóricos. El píloro se continúa en un corto intestino y termina en el ano (Brusca y Brusca 2003).

5.1 Clase Asteroidea

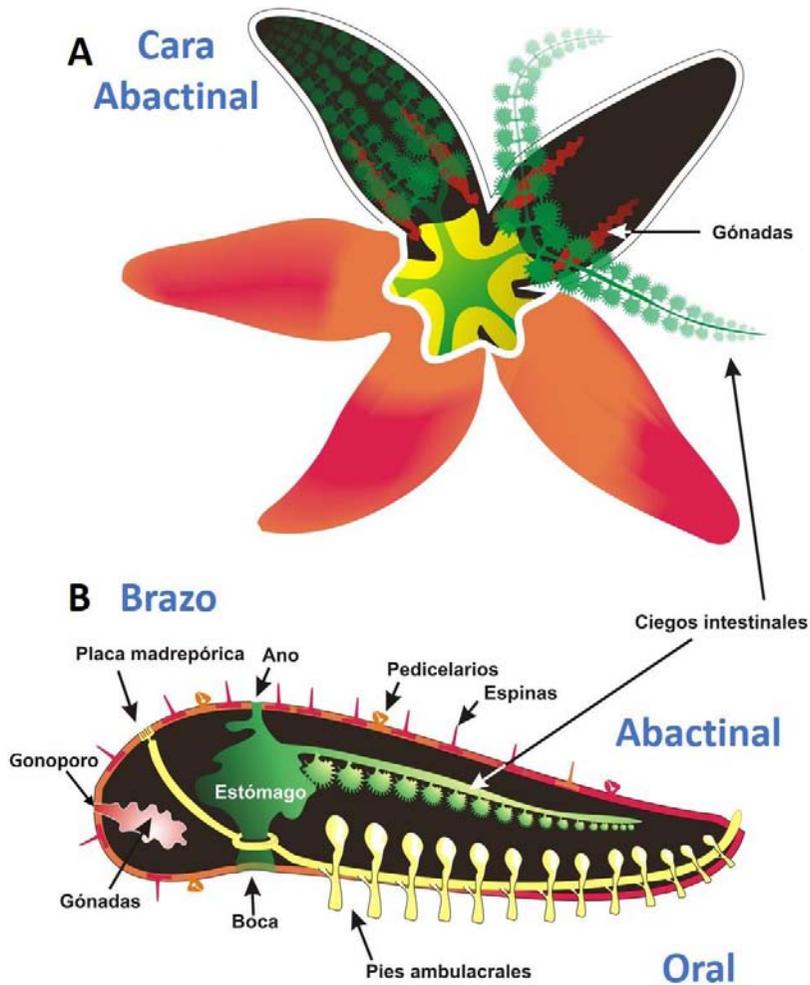


Figura 5.1.12 A) Anatomía de una estrella y B) corte longitudinal de un brazo.

Muchas estrellas son carroñeras y carnívoras. En muchas de las áreas donde se les localiza son depredadoras, se encuentran en el extremo de la cadena trófica. Se alimentan de presas de movimiento lento, incluyendo gasterópodos, bivalvos, balanos, poliquetos y otros invertebrados.

Algunas estrellas son suspensívoras, se alimentan de partículas de plancton y de detritus orgánicos que se adhieren al moco de la superficie corporal y son transportadas hasta la boca por los cilios. Algunas especies que utilizan los pedicelarios para la captura de presas pueden llegar a alimentarse de peces.

5.1 Clase Asteroidea

En cuanto a su reproducción, presentan todos los posibles modos de reproducción que se dan en equinodermos.

Los asteroideos son organismos con un alto poder regenerativo, capaces de regenerar partes de su cuerpo que han perdido. Existen también algunas especies que son fisíparas, se reproducen asexualmente mediante escisión del disco central o la separación de alguno de sus brazos.

La mayoría de las especies de estrellas son dioicas, poseen individuos macho y hembra separados, aunque por lo general no es posible distinguirlos externamente. Otras son hermafroditas simultáneas y otras son hermafroditas secuenciales, de las cuales algunas son proterándricas. Los órganos reproductores se sitúan en el disco central (fig. 5.1.12B), en la época fértil se llenan de óvulos y espermatozoides y entonces penetran en los brazos en forma de racimos, dos por cada brazo (fig. 5.1.12A). Liberan los gametos a través de unos conductos que se abren en los gonoporos (situados en la cara abactinal). La fecundación suele ser externa, aunque algunas especies poseen fecundación interna. En ellas están muy extendidas las puestas masivas y la producción de larvas planctotróficas o de larvas lecitotróficas pelágicas. La incubación en estrellas está asociada a especies de latitudes medias y altas, y es casi inexistente en las especies tropicales y subtropicales. La incubación varía entre especies, algunas incuban dentro de las gónadas, otras en cámaras especiales, y los embriones son retenidos en diferentes lugares como en la superficie abactinal entre las espinas, dentro de una cámara nidamental abactinal, en el estómago cardiaco, en la boca, o bajo el propio cuerpo de la hembra (Gil *et al.* 2011)

II. Material y métodos de identificación

Material

En total, de las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006 se muestrearon 398 ejemplares de los que 223 ejemplares corresponden al área objeto de este estudio. Los ejemplares muestreados fueron contados, pesados y clasificados a bordo, hasta donde se pudo. Se fijaron por inmersión en alcohol 70° o en una dilución de formaldehído en agua de mar con una concentración 1:10, y se conservaron en alcohol 70° tamponado para su posterior estudio en el laboratorio del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga. En el caso de los ejemplares de gran tamaño, se les introdujo la disolución de fijación en el interior

5.1 Clase Asteroidea

del cuerpo mediante una aguja hipodérmica. Cada muestra fue etiquetada con el acrónimo de la campaña y el localizador de la estación donde se recolectó.

Cuando existió más de un ejemplar de la misma especie, alguno se secó ya que algunos caracteres se visualizan mejor de este modo. Otras veces se sacan de la disolución conservante se seca y una vez visualizados los caracteres estos ejemplares se devuelven al medio líquido conservante.

Métodos de identificación

Las estrellas fueron clasificadas e identificadas taxonómicamente hasta el nivel de especie en base a la morfología de los caracteres de importancia taxonómica. Prácticamente todas las características morfológicas externas (número, forma y dimensiones de los brazos, existencia de una capa de piel que oscurece el esqueleto, tipo de placas abactinales y su disposición, presencia de línea carinal formada por las placas abactinales, tipo de madreporito, tipo de espinas y su distribución por la superficie corporal, tipo de borde del cuerpo, superficie de las placas marginales, presencia o ausencia de órganos cribiformes entre las placas marginales, presencia de una membrana fina en el borde del cuerpo, forma y distribución de los pies ambulacrales, tipo de ampollas de los pies ambulacrales, presencia y tipo de pedicelarios, su localización y distribución, presencia y tipo de paxilas en la superficie corporal, número, forma y tamaño de las pápulas, del área interr radial, de los surcos ambulacrales, de las placas adambulacrales, de las espinas adambulacrales, de las placas orales, de las espinas orales y suborales, presencia de una membrana que incluye a las espinas adambulacrales y presencia de espinas hialinas recurvadas en el borde oral) son caracteres que hay que analizar para la determinación taxonómica de las estrellas de mar además de algunos caracteres de la anatomía interna (como el tipo de músculos en los brazos o el número y organización de los órganos genitales).

Siguiendo a H.E.S. Clark (1963), la metodología para la descripción de los ejemplares siguió una serie de pasos, primero se realizó una descripción de la forma del cuerpo, después de las placas que definen la estructura de la pared del cuerpo: placas ambulacrales, adambulacrales, marginales, actinales y abactinales y de otras estructuras como son espinas, paxilas, o pedicelarios.

Para la determinación taxonómica hasta el nivel de especie se utilizaron los trabajos de Clark (1962), Clark (1963), Clark y Downey (1992), Fisher (1940) y Bernasconi(1964, 1970), pero también se acudió a los trabajos de Perrier (1884) y Sladen (1889) que son los que crearon la mayoría de los grupos de Asteroidea, y a

5.1 Clase Asteroidea

otros estudios como los de Agassiz (1877), Viguier (1879), Fisher (1911, 1928), Verrill (1914), Fell (1963), Spencer y Wright (1966), McKnight (1975), Jangoux (1982) y Blake (1987).

Para observar los caracteres morfológicos se utilizó una lupa binocular, ciertos caracteres como los pedicelarios, las espinas, las paxilas, o la disposición de las placas del esqueleto dorsal necesitaron para su visualización, el empleo del microscopio óptico e incluso del microscopio electrónico.

En el caso de la existencia de una capa piel que enmascarara el esqueleto, se realizó un corte para obtener una muestra, a continuación se realizó una ligera digestión de esa piel con hipoclorito sódico para poder visualizar la estructura del esqueleto interno. Este mismo procedimiento se realizó con los pedicelarios.

Para algunas estrellas como las de la familia Brisingidae se necesitó realizar además una disección del brazo del animal para observar el tipo de gónada.

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Del total de las 32 estaciones en las que se ha muestreado durante las dos campañas en el área de estudio, no se han recolectado estrellas en 6 estaciones, que de Oeste a Este son las siguientes: Pl28, MB35, MB12, MB36, MB16, MB17. Se han recogido un total de 223 ejemplares de asteroideos que pertenecen a 42 especies.

Los valores de abundancia de estas especies (N%) son en general bastante bajos excepto en las estaciones MB34 (17%) y PA39 (14,2%) (fig. 5.1.13).

Los valores más altos en riqueza específica (S) se observan en las estaciones de Bahía Paraíso: PA39 donde se encuentran 13 especies, en PA40 con 9 especies y en PA18 con 7 especies; y en MB34 donde aparecen 7 especies diferentes (fig. 5.1.13). No se han encontrado estrellas en 6 estaciones: Pl28, MB35, MB12, MB36, MB16, MB17, 4 de ellas son estaciones del talud continental (MB35, MB12, MB16 y MB17) o de la fuerte pendiente de Isla Pedro I (Pl28), con profundidades que van de los 1117 m a los 2044 m de profundidad, y una de ellas es una estación más somera, de la plataforma continental, la estación MB36 (560 m) (fig. 5.1.13).

Las 42 especies recolectadas en el área que nos ocupa, pertenecen a 16 familias, de los 7 órdenes de estrellas que existen (Tabla 5.1.I).

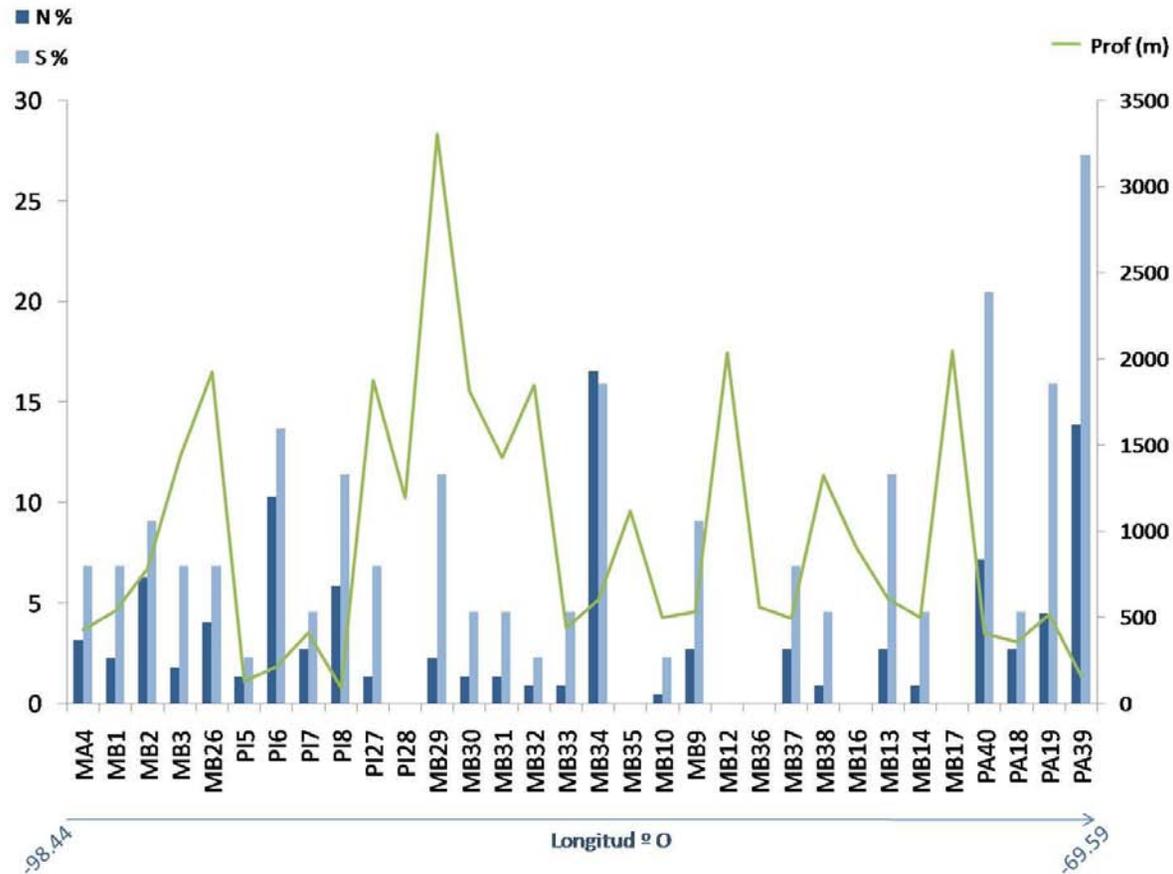


Figura 5.1.13 Abundancia (N%) y riqueza específica (S%), en porcentaje, en cada estación ordenada en función de la longitud, de Oeste a Este y de los transectos.

Tabla 5.1.I: Posición taxonómica de las especies de la Clase Asteroidea en estudio

Superorden Forcipulatacea	Orden Forcipulatida		
	Familia Asteriidae Gray, 1840	<i>Cryptasterias turqueti</i> (Koehler, 1906) <i>Diplasterias brandti</i> (Bell, 1881) <i>Diplasterias brucei</i> (Koehler, 1908) <i>Kenrickaster pedicellaris</i> A.M. Clark, 1962 <i>Lysasterias digitata</i> A.M. Clark, 1962 <i>Lysasterias perrieri</i> (Studer, 1885) <i>Psalidaster mordax</i> Fisher, 1940	
	Familia Heliasteridae Viguiet, 1878	<i>Labidiaster annulatus</i> Sladen, 1889	
	Familia Pedicellasteridae Perrier, 1884	<i>Pedicellaster hypernotus</i> Sladen, 1889	
	Familia Stichasteridae Perrier, 1885	<i>Smilasterias irregularis</i> H.L. Clark, 1928	
	Orden Brisingida		
	Familia Freyellidae Downey, 1986	<i>Freyella fragilissima</i> Sladen, 1889	
	Superorden Spinulosacea	Orden Spinulosida	
		Familia Echinasteridae Verrill, 1870	<i>Rhopiella hirsuta</i> (Koehler, 1920)
	Superorden Valvatacea	Orden Paxillosida	
Familia Porcellanasteridae Sladen, 1883		<i>Hypalaster scotiae</i> Koehler, 1907	
Familia Astropectinidae Gray, 1840		<i>Bathybiaster loripes</i> Sladen, 1889 <i>Leptychaster</i> sp. E.A. Smith, 1876 <i>Macroptychaster accrescens</i> (Koehler, 1920) <i>Psilaster charcoti</i> (Koehler, 1906)	

Tabla 5.1.I: Continuación

Superorden Valvatacea (cont.)	Orden Paxillosida (cont.)	
	Familia Pseudarchasteridae Sladen,	<i>Pseudarchaster discus</i> Sladen, 1889
	Orden Notomyotida	
	Familia Benthoplectinidae Verrill, 1899	<i>Cheiraster gerlachei</i> (Ludwig, 1903)
	Orden Valvatida	
	Familia Goniasteridae Forbes, 1841	<i>Cladaster analogus</i> Fisher, 1940 <i>Hippasteria phrygiana</i> (Parelius, 1768) <i>Notioceramus anomalus</i> Fisher, 1940
	Familia Odontasteridae Verrill, 1880	<i>Odontaster meridionalis</i> (EA Smith, 1876) <i>Odontaster validus</i> Koehler, 1906 <i>Odontaster</i> sp.
	Familia Ganeriidae Sladen, 1889	<i>Cycethra</i> sp. <i>Cycethra verrucosa</i> (Philippi, 1857) <i>Perknaster aurorae</i> (Koehler, 1920) <i>Perknaster densus</i> Sladen, 1889 <i>Perknaster sladeni</i> (Perrier, 1891) <i>Cuenotaster involutus</i> (Koehler, 1912)
	Familia Poraniidae Perrier, 1875	<i>Glabraster antarctica</i> (E. A. Smith, 1876)
	Familia Solasteridae Viguier, 1878	<i>Lophaster gaini</i> Koehler, 1912 <i>Paralophaster antarcticus</i> (Koehler, 1912) <i>Paralophaster godfroyi</i> (Koehler, 1912) <i>Paralophaster lorioli</i> (Koehler, 1907) <i>Solaster regularis</i> Sladen, 1889

Tabla 5.1.I: Continuación

Sin Superorden designado

Orden Velatida

Familia Pterasteridae Perrier, 1875

Hymenaster densus Koehler, 1908

Hymenaster sacculatus Sladen, 1882

Hymenaster perspicuus Ludwig, 1903

Hymenaster praecoqui Sladen, 1882

Hymenaster sp.

5.1 Clase Asteroidea

En el Mar de Bellingshausen había citadas hasta este trabajo 17 especies de Asteroidea: *Acodontaster conspicuus* (Koehler, 1920), *Bathybiaster loripes*, *Chitonaster cataphractus* Sladen, 1889, *Cosmasterias lurida* (Philippi, 1858), *Diplasterias brucei*, *Eremicaster vicinus* Ludwig, 1907, *Glabraster antarctica* (E. A. Smith, 1876), *Hymenaster crucifer* Sladen, 1882, *Hymenaster sacculatus*, *Labidiaster annulatus*, *Lonchotaster tartareus* Sladen, 1889, *Macroptychaster accrescens*, *Odontaster penicillatus* (Philippi, 1870), *Porcellanaster ceruleus* Wyville Thomson, 1877, *Pseudarchaster discus*, *Psilaster charcoti* y *Solaster regularis* (fig. 5.1.14 a).

De las 42 especies de estrellas recolectadas en las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006, 7 son nuevas citas para el Mar de Bellingshausen (fig. 5.1.14 y 5.1.15): *Cladaster analogus*, *Hymenaster densus*, *Hymenaster praecoqui*, *Hyphalaster scotiae*, *Kenrickaster pedicellaris*, *Lysasterias digitata*, *Smilasterias irregularis*.

C. gerlachei (con 28 ejemplares en la estación MB34) y *P. aurorae* (con 18 ejemplares) son las especies más abundantes, seguidas de *B. loripes* (con 15 ejemplares) y *C. verrucosa* (con 13 ejemplares) y las especies del género *Paralophaster* (con 13 ejemplares en la estación PA39) (Fig. 5.1.16).

De las 42 especies encontradas, 3 especies son ubicuas (poseen una frecuencia de ocurrencia $O > 20\%$): *C. gerlachei*, *B. loripes* y *C. verrucosa*.

Cuatro especies son muy comunes ($10\% < O < 20\%$): *P. charcoti*, *P. hypernotius*, *Odontaster* sp. y *L. perrieri*.

Diecisiete, se clasifican como comunes ($5\% < O < 10\%$): *H. densus*, *L. annulatus*, *L. digitata*, *P. aurorae*, *H. praecoqui*, *D. brucei*, *P. densus*, *M. accrescens*, *Hymenaster* sp., *P. godfroyi*, *C. turqueti*, *P. discus*, *G. antarctica*, *S. regularis*, *H. sacculatus*, *H. perspicuus* y *R. hirsuta*.

Y 18 (el 43% de las especies recolectadas) son especies accidentales ($O < 5\%$): *P. antarcticus*, *F. fragilissima*, *N. anomalus*, *P. lorioli*, *P. mordax*, *D. brandti*, *K. pedicellaris*, *S. irregularis*, *C. analogus*, *H. phrygiana*, *O. meridionalis*, *O. validus*, *Cycethra* sp., *P. sladeni*, *H. scotiae*, *Leptychaster* sp., *C. involutus*, y *L. gaini* (Fig. 5.1.16).

5.1 Clase Asteroidea

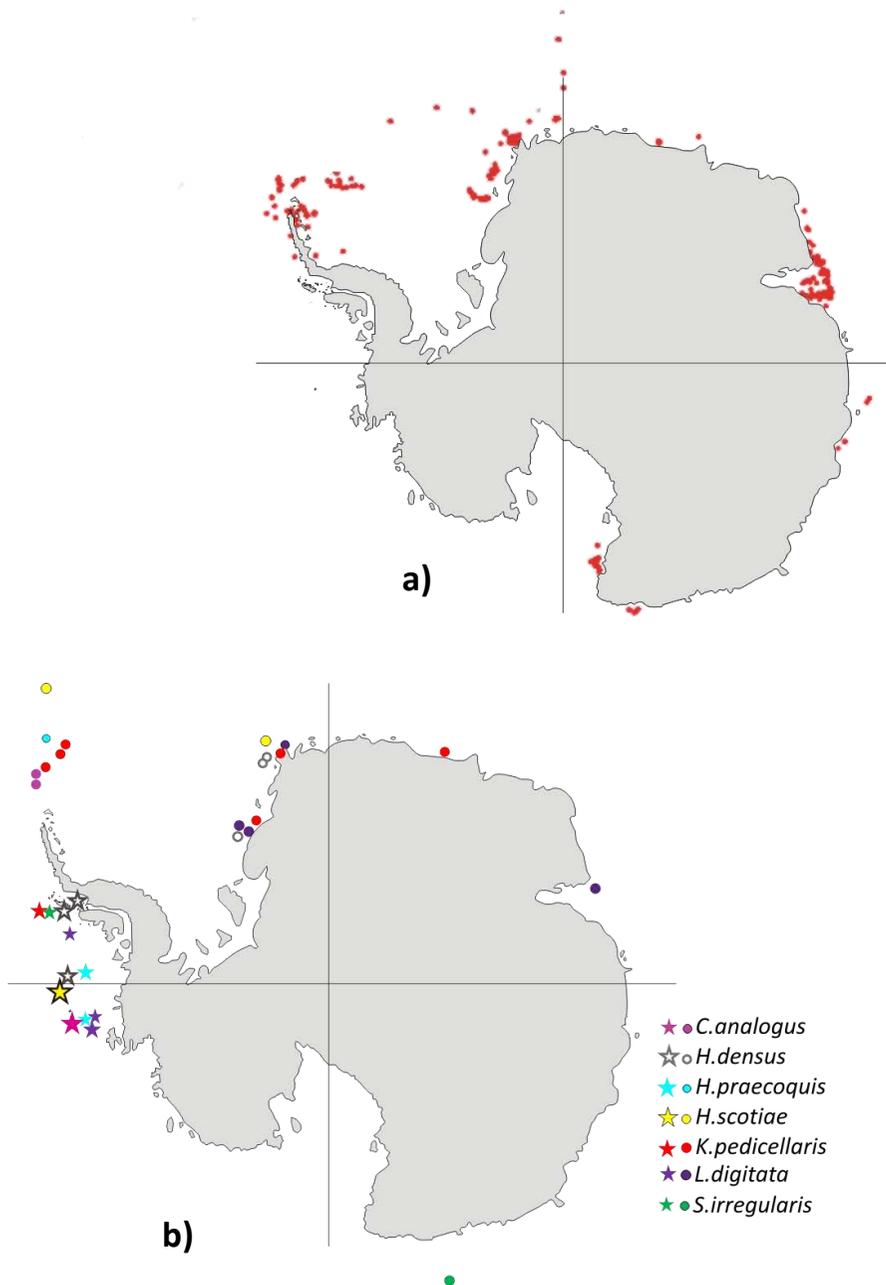


Figura 5.1.14 a) Mapa de distribución de los registros de Asteroidea en la Antártida y **b)** mapa de distribución de las especies que son citas nuevas en el Mar de Bellingshausen (● : distribución conocida hasta este estudio y ★ : localización de los registros de esas especies que se añaden con este trabajo).

5.1 Clase Asteroidea

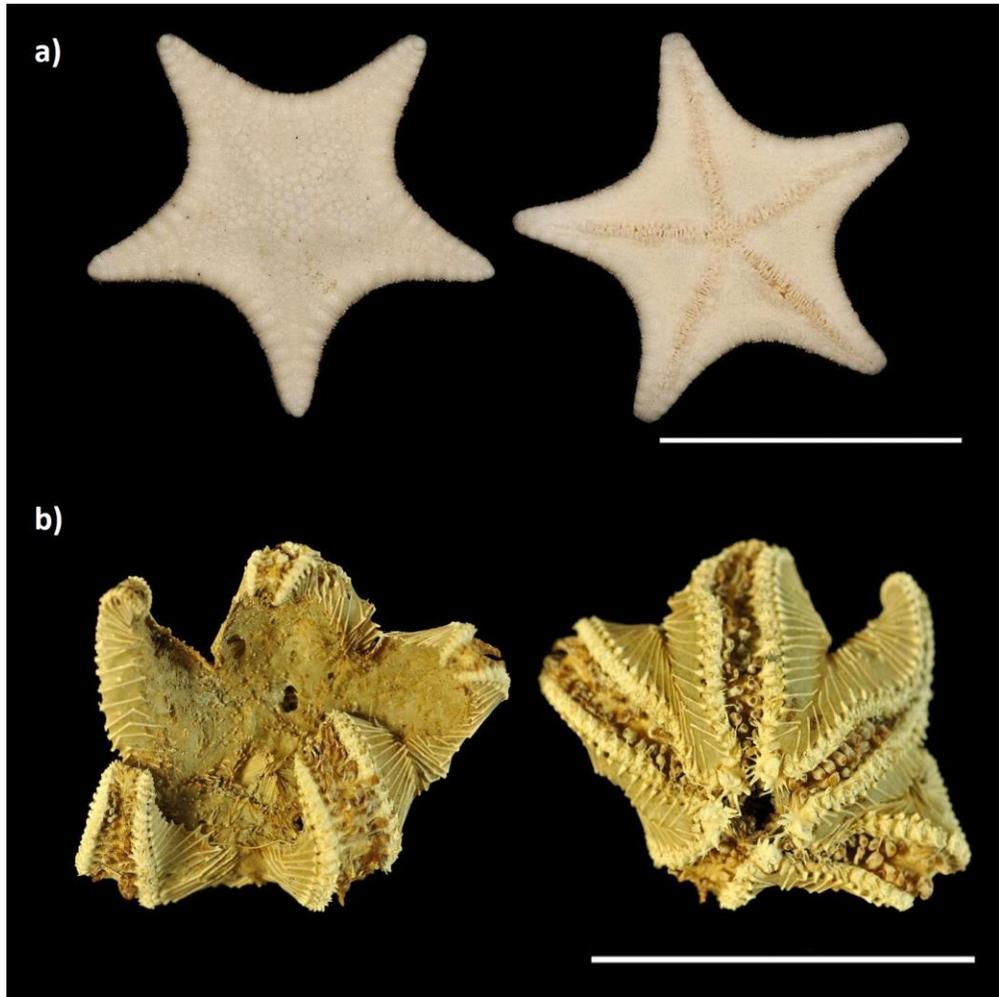


Figura 5.1.15 Fotografías de las nuevas citas, **a)** *Cladaster analogus* (escala= 40 mm), **b)** *Hymenaster densus* (escala= 40 mm).

5.1 Clase Asteroidea

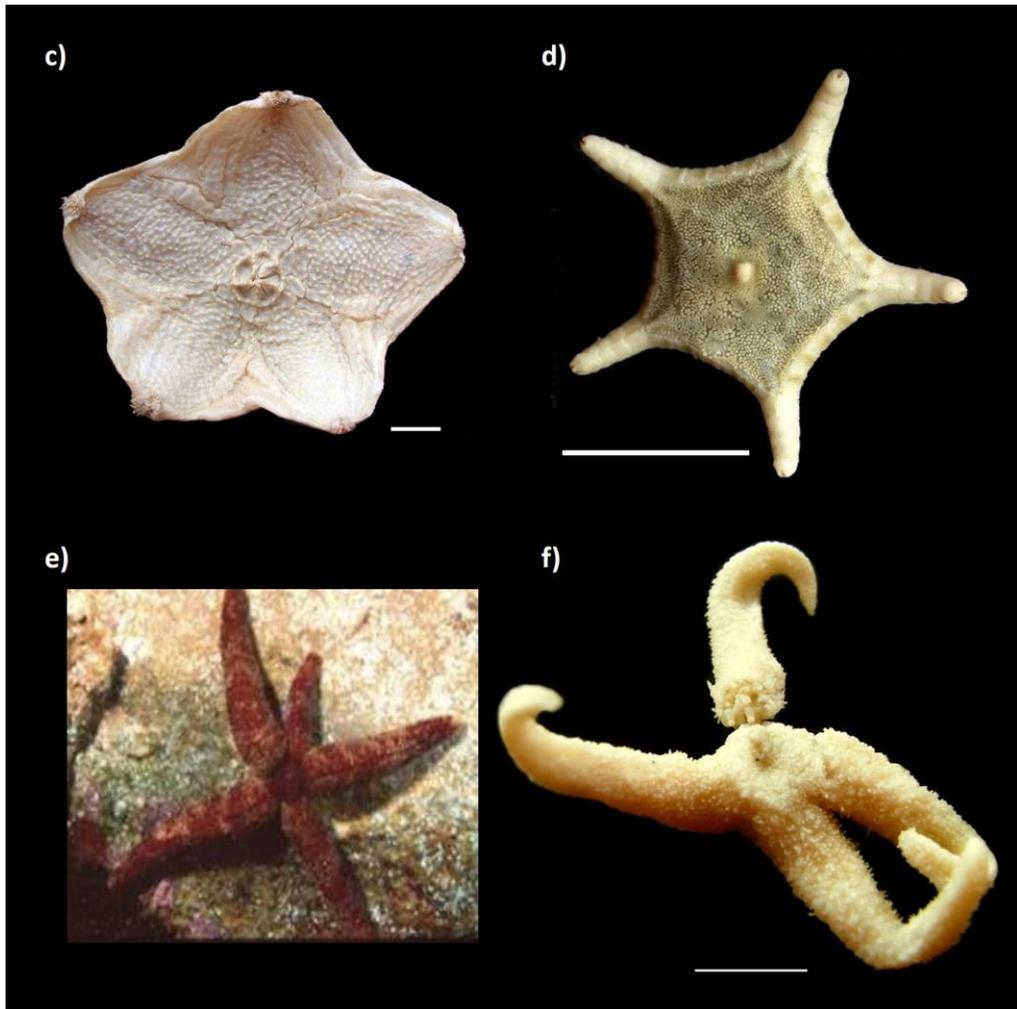


Figura 5.1.15 (continuación) Fotografías de las nuevas citas, **c)** *Hymenaster praeoqui* (escala= 10 mm), **d)** *Hyphalaster scotiae* (escala= 20 mm), **e)** *Smilasterias irregularis* y **f)** *Lysasterias digitata* (escala= 10 mm). Fuente de las imágenes a, b, c, d, y e (Lemaitre et al. 2009).

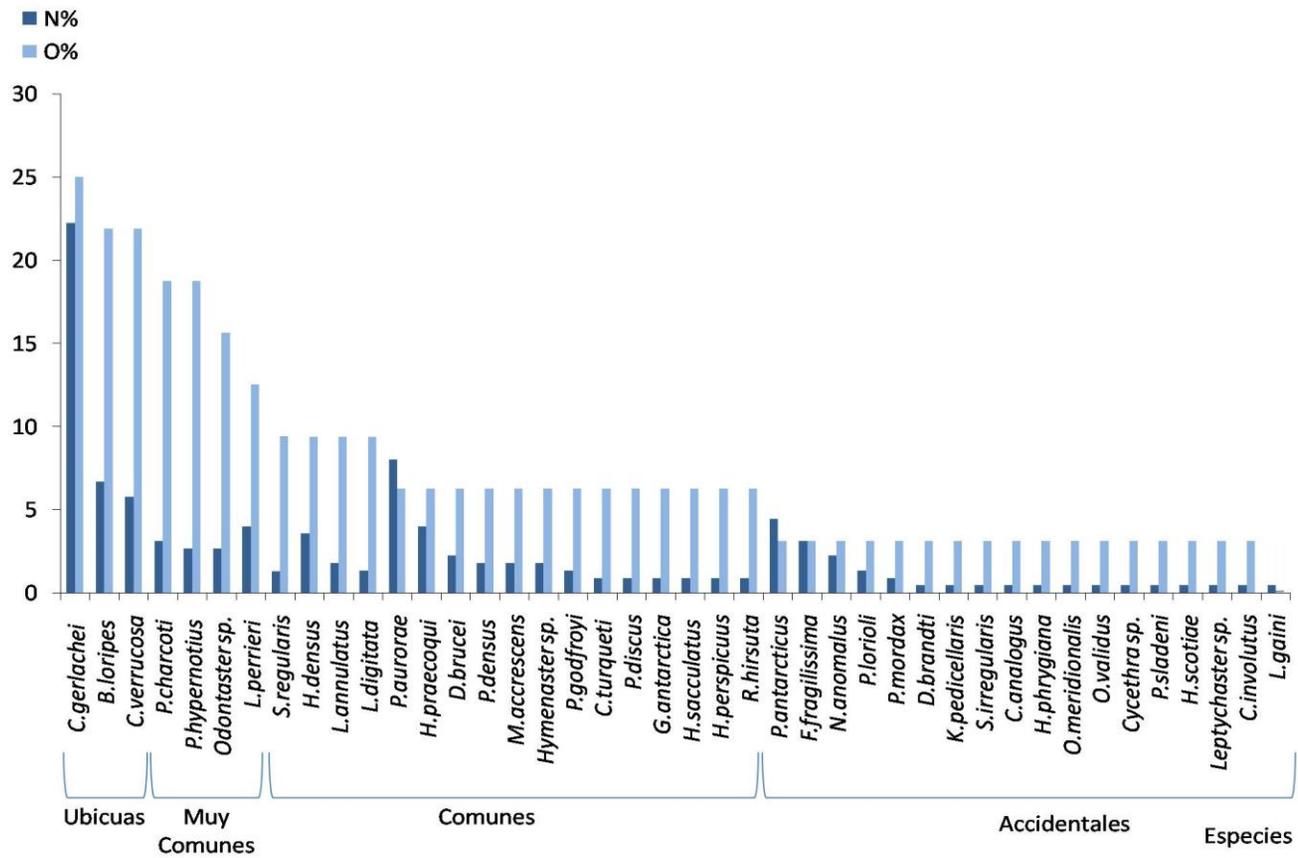


Figura 5.1.16 Abundancia (N%) y ocurrencia (O%), en porcentaje, de las especies de asteroideos recolectadas en las estaciones estudiadas.

5.1 Clase Asteroidea

Estructura de la comunidad

Los resultados del estudio de clasificación entre estaciones se muestran en la figura 5.1.17 y en el mapa (fig. 5.1.18). Se han obtenido 7 agrupaciones segregadas por fronteras fuertes y débiles (fig. 5.1.17), con distintas posiciones en el MB (Figura 5.1. 18):

Agrupación A1 (3 especies). Formada por la estación MB26 con una profundidad de 1920m y situada en la parte más al Oeste del MB. En esta estación se recogieron dos especies que solo se registraron en esta estación: *F. fragilissima* y *Leptychaster* sp.

Agrupación A2 (3 especies). En ella se agrupan dos estaciones situadas en la plataforma: la estación MB4 (426m) y la MB10 (494m), ambas además situadas en la misma latitud (Fig. 3.1) y cerca de la plataforma de hielo. La especie característica es *M. accrescens*.

Agrupación A3 (12 especies). Formada únicamente por la estación PA39, cercana a la Península Antártica y muy somera (167 m de profundidad). Esta estación presenta 12 especies de igual representatividad, de las cuales *C. involutus*, *Cycethra* sp. y *L. gaini*, son exclusivas.

Agrupación A4 (1 especie). Esta agrupación está formada por una sola estación, la MB32 (1847m de profundidad) en la que solo ha aparecido una especie de asteroideo: *H. densus*.

Agrupación A5 (3 especies). Esta agrupación la constituyen dos estaciones vecinas, MB30 y MB31, que son estaciones con una profundidad considerable (1814m y 1426m, respectivamente). Dos de las especies pertenecen al género *Hymenaster*, siendo una de ellas común a las dos estaciones y exclusiva para esta agrupación, no presentándose en ninguna otra localidad del área. La tercera especie es *P. hypernotius*.

Agrupación A6 Agrupación formada por dos subagrupaciones separadas por fronteras fuertes y débiles:

A6.1 La primera de estas subagrupaciones está formada por 6 estaciones y en ella se presentan 12 especies distintas. Tres de las estaciones se localizan sobre la plataforma: MB9, MB13 y PA19, las otras 3 estaciones se encuentran a profundidades superiores a los 1300m, MB3, MB29 y la estación

5.1 Clase Asteroidea

MB38. Cinco de las especies presentes son exclusivas de esta agrupación. *C. analogus* (solo en la estación MB3), *H. sacculatus* (en las estaciones MB13 y MB29), *H. scotiae* (solo en la estación MB29), *P. sladeni* (en la estación MB9) y *P. antarctica* (en las estaciones MB9 y MB13).

A6.2 La segunda subagrupación es la que está formada por el mayor número de estaciones y en ella se presentan 17 especies, 8 estaciones dispersas por toda el área de muestreo pero que se caracterizan por ser estaciones de profundidad intermedia (354m-780m) situadas sobre la plataforma continental. *C. verrucosa* es la especie más característica junto con *Cheiraster gerlachei* sin embargo, no son exclusivas de la agrupación ya que aparece también en la agrupación A3 (PA39). Son exclusivas de esta subagrupación, las especies: *H. praecoqui* (en las estaciones MB2 y MB34), *L. digitata* (en las estaciones MB34, MB37 y PA40), y *Smilasterias irregularis*.

5.1 Clase Asteroidea

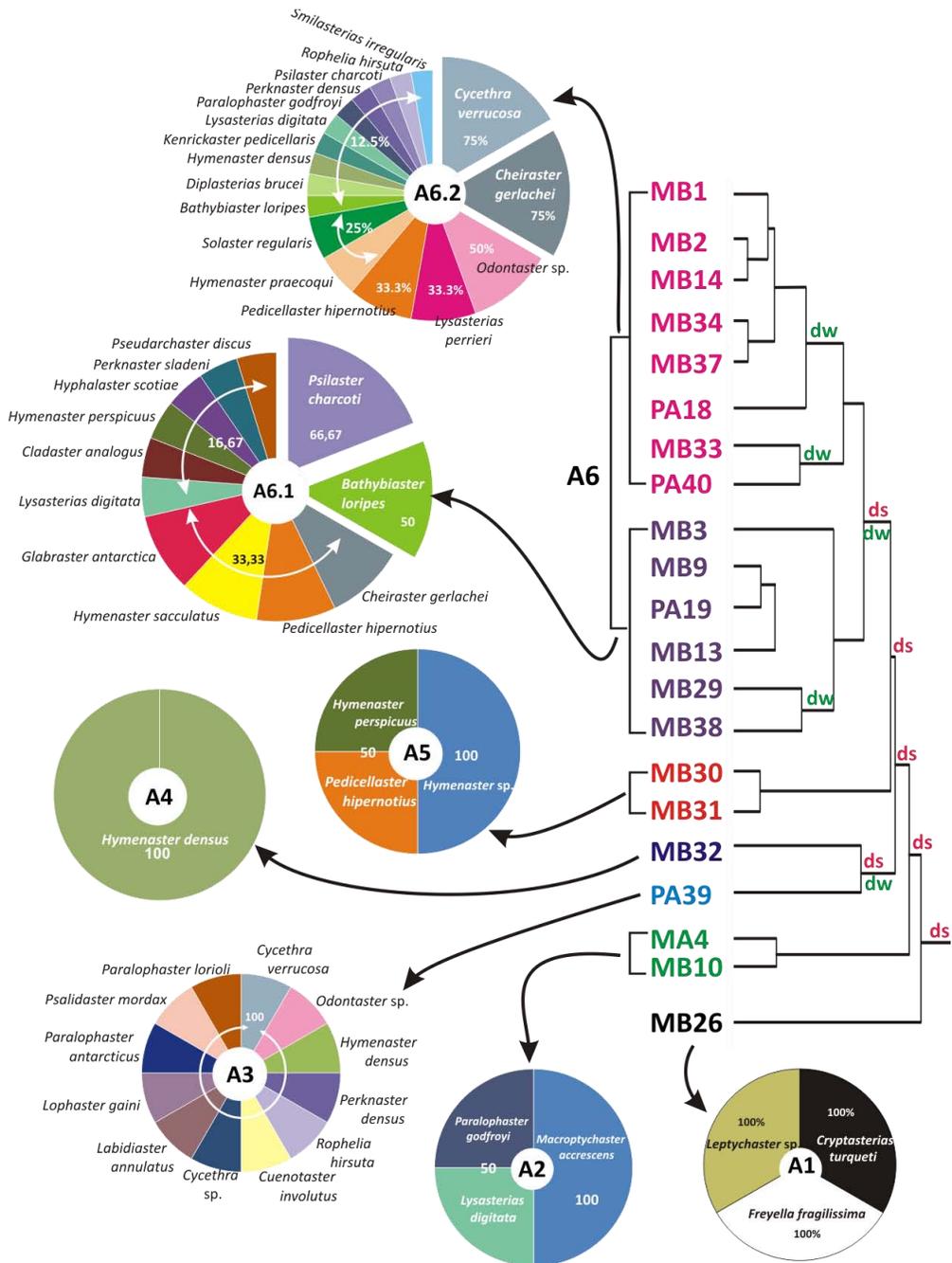


Figura 5.17 Dendrograma resultante del estudio de clasificación mediante el índice de similitud de Baroni-Urbani, en relación con el contenido faunístico. Los diagramas de sectores representan la ocurrencia de las especies en cada una de las agrupaciones.

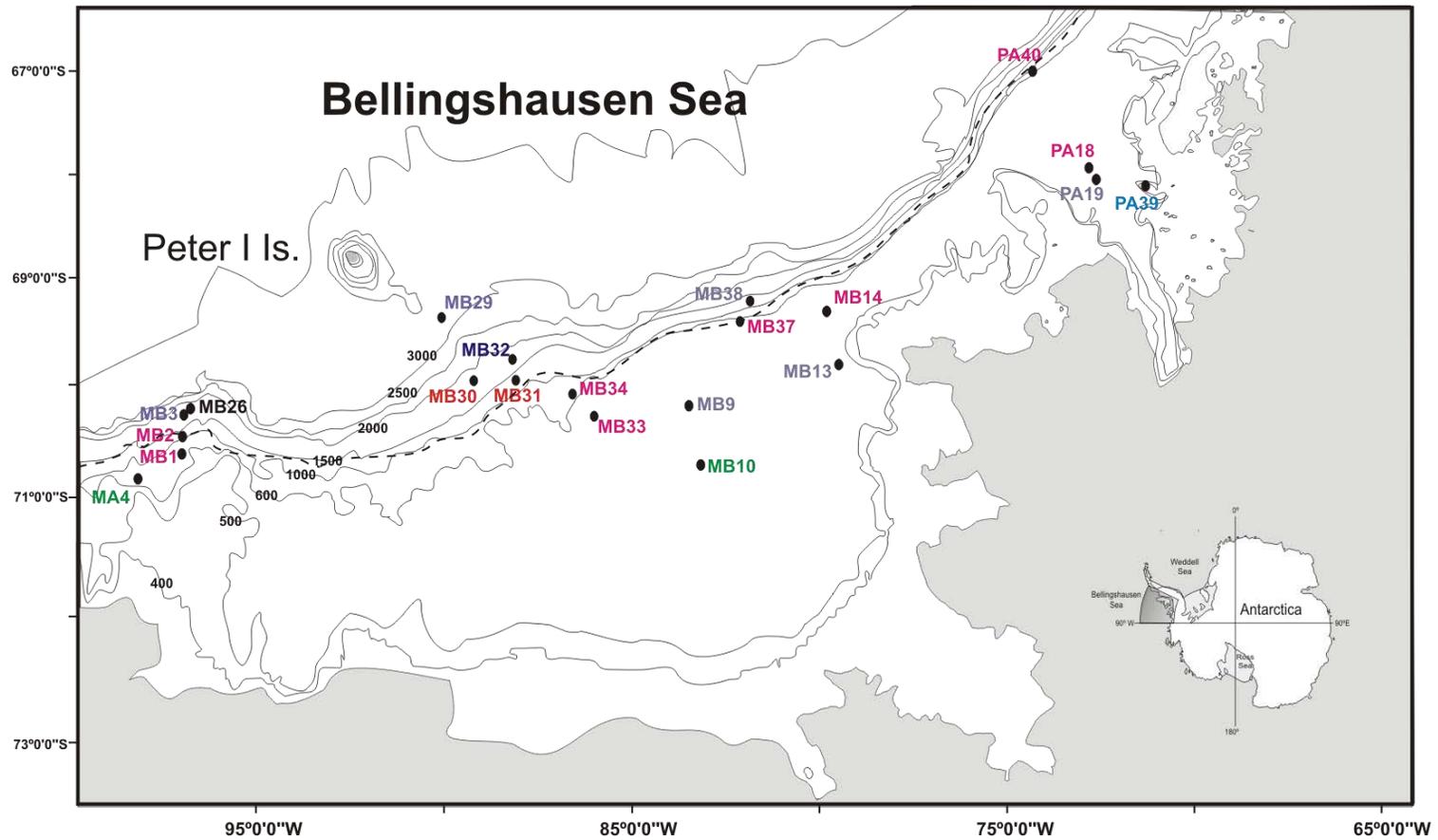


Figura 5.1.18 Localización en el área de estudio de las agrupaciones obtenidas en el dendrograma de clasificación utilizando el índice de similitud de Baroni. (Batimetría resumida).

5.1 Clase Asteroidea

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

En la figura 5.1.19, se muestra el ACC realizado con el propósito de encontrar la posible influencia de la variable geográfica de longitud y de la profundidad en la distribución de las especies de estrellas en la zona de estudio. Se realizó un estudio de correlación entre las variables latitud, longitud y profundidad, y se despreció la latitud, pues estaba correlacionada con la profundidad ($\tau=0.46$, $p<0,001$).

Los ejes más explicativos han sido el I y el II, aunque el eje II no era significativo. Se han representado el eje I frente al II, obteniéndose que la profundidad es la variable que mejor se ajusta respecto al eje I y que explica el 99.94% de la ordenación de las especies en el área como puede verse en los mapas (fig. 5.1.21a y b).

En la figura 5.1.20 se muestra el análisis de la influencia de la profundidad y de las características del sedimento en la distribución de las especies de estrellas en la zona de estudio. Se han representado los ejes III ($p=0,05$) frente al eje I ($p=0,09$) que no es significativo pero que es el que menor valor de p tiene de los que mayor porcentaje de explicación de la varianza en los datos representan. Se observa que ciertas estaciones y especies se ordenan según la profundidad o las características de granulometría, contenido en materia orgánica y potencial Redox del sedimento.

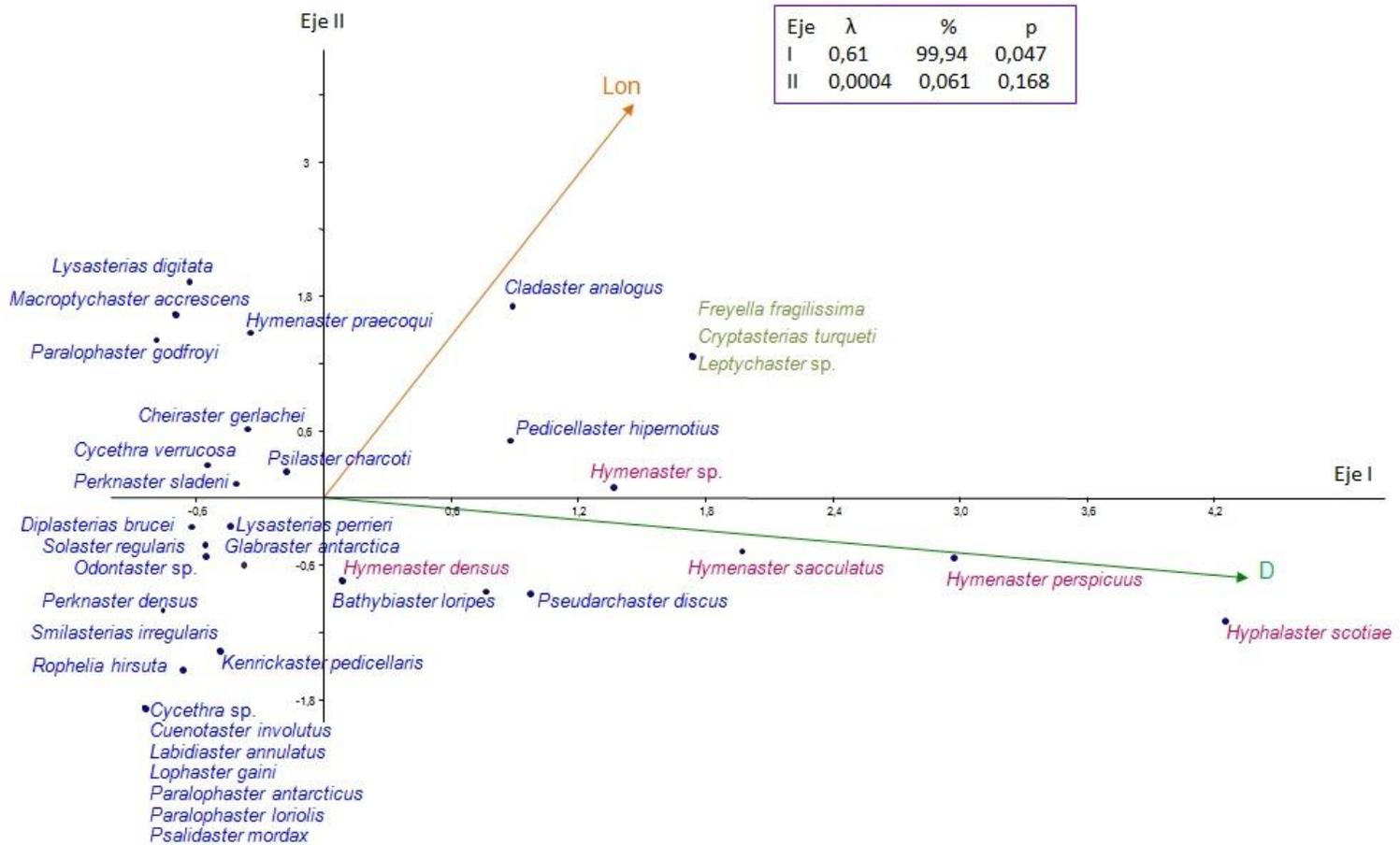


Figura 5.19 Análisis de ordenación (ACC) de las estaciones y especies en relación a la variable geográfica de longitud (Lon) y a la profundidad (D).

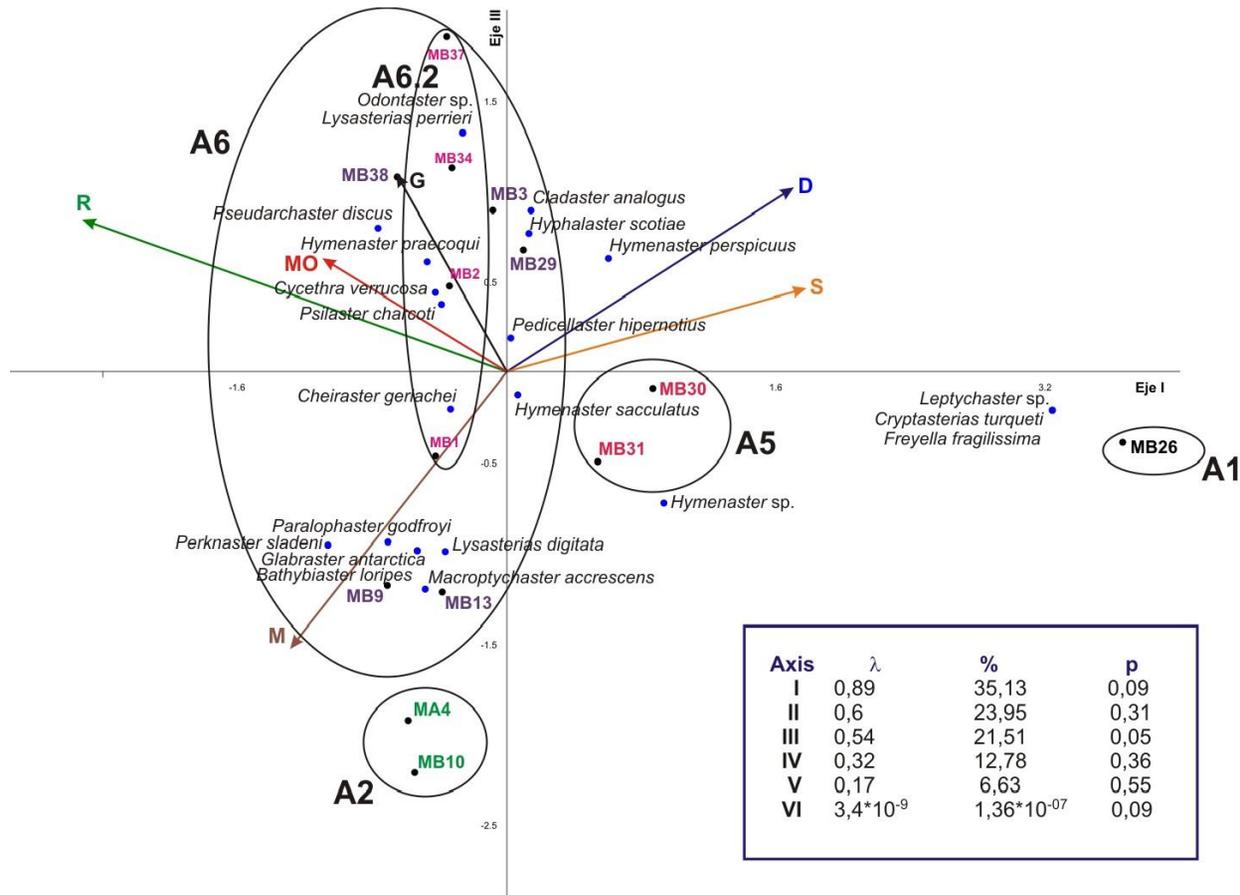


Figura 5.1.20 Análisis de ordenación (ACC) de las estaciones y especies de la Clase Asteroidea en relación a las variables profundidad y a las características físico-químicas del sedimento: granulometría (M= % en fangos, S= % en arenas y G= % en gravas), R= potencial Redox y MO= contenido en materia orgánica del sedimento.

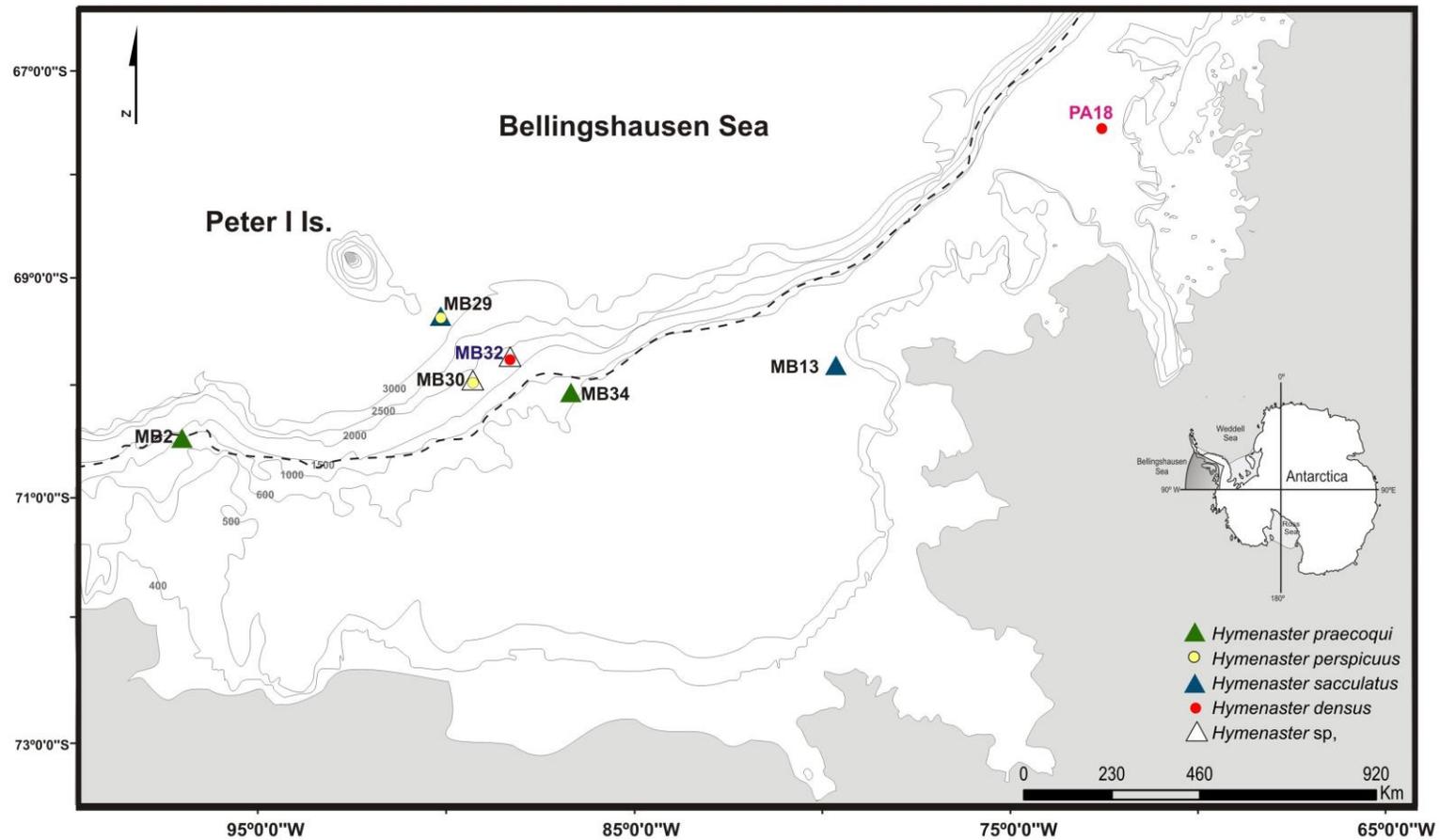


Figura 5.1.21 a) Posición de las especies del género *Hymenaster* en el área de estudio. (Batimetría resumida).

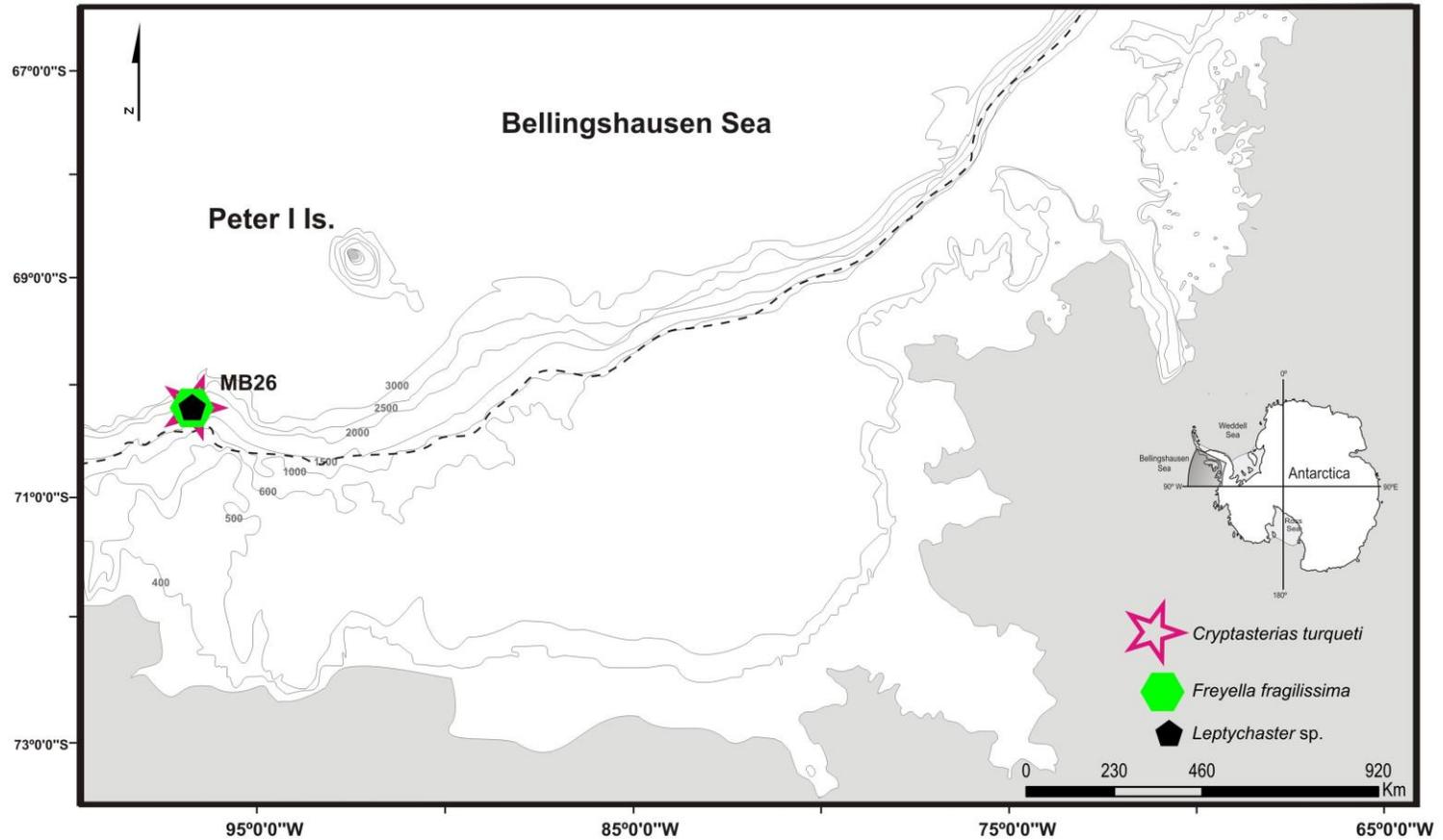


Figura 5.1.21 Continuación, b) Contenido faunístico característico de la estación MB26. (Batimetría resumida)

IV. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas

En el presente trabajo se han denominado las especies *Hymenaster* sp., *Leptychaster* sp., *Cycethra* sp. y *Odontaster* sp. sin nombre específico. *Hymenaster* sp. y *Leptychaster* sp., son probables especies nuevas. Manifestaban clara variabilidad en la mayoría de los caracteres taxonómicos que se utilizan para su identificación, pero no se encontraban en el estado apropiado para su descripción. En cuanto a *Cycethra* sp. y *Odontaster* sp., ambas presentaron variabilidad en cuanto a los caracteres taxonómicos de las especies del mismo género descritas actualmente, por lo que en un futuro próximo se procederá a un estudio comparativo con ejemplares procedentes de otras colecciones, para determinar definitivamente si corresponden a especies nuevas para la ciencia y proceder a su descripción. Por todo ello, a todas ellas se les ha incluido en el estudio y se les ha considerado “ecomorfotipos” diferentes a los asignados a las especies de los mismos géneros.

Por otro lado, hay que hacer algunas consideraciones con respecto a las especies que recientemente han sido revisadas y reorganizadas en géneros y/o subgéneros, especies y/o subespecies diferentes. Para el presente estudio, al no entrar éste dentro del ámbito taxonómico, se ha tomado como unidad sistémica a la especie, no considerando ni subgéneros ni subespecies, ya que carecen de sentido ecológico. Por lo tanto, los resultados que se muestran en la tabla general 5.3.I están configurados siguiendo la clasificación más reciente del WORMS (Mah 2015). Esta base de datos fue contrastada con otras estrictamente antárticas, así como con la bibliografía más reciente, para actualizar una clasificación que está en continuo proceso de cambio (Mah 2000, Mah *et al.* 2009, Mah *et al.* 2010, Mah y Foltz 2011, Mah y Blake 2012, Mah *et al.* 2012, entre otros). Ejemplo de esos cambios es el caso de *Glabraster antarctica* (ver Danis *et al.* 2014 *versus* Mah y Foltz 2013). La historia de esta especie data de su descripción original por E.A. Smith en 1876, como *Porania antarctica*. En 1916 A.H. Clark, describió un nuevo género y especie como *Glabraster magellanica* que posteriormente se le atribuyó la categoría de subespecie de *Porania antarctica*. Esto mismo ocurrió con la especie *Porania glaber* descrita por Sladen en 1889. Recientes estudios genéticos han favorecido la inclusión de todas ellas en una única especie bajo el género de *Glabraster* (Mah y Foltz 2013).

5.1 Clase Asteroidea

Basándonos en esta información y en las últimas pruebas genéticas, consideraremos a *Porania antarctica* como *Glabraster antarctica*.

Caracterización de la taxocenosis

De las 1831 especies de Asteroideos presentes en el mundo, 235 especies están citadas en el Océano Sur (Danis y Jangoux 2014), lo que representa el 12.8% de la riqueza específica de Asteroideos de la Tierra. En el presente trabajo, se han registrado 42 especies que suponen el 17.8% de las especies antárticas y subantárticas. La lectura y fiabilidad de estos datos reside en dos factores importantes a tener en cuenta. Por un lado, la definición del Océano Sur y por otra el número de registro que actualmente se encuentran en las bases de datos, ya que existen numerosas diferencias entre ellas, pero esta cuestión se discutirá en el capítulo 5 referido a todos los equinodermos del Mar de Bellingshausen.

En el Mar de Bellingshausen antes de este estudio había citadas 17 especies, de las cuales 9 se han vuelto a registrar en este trabajo, lo da un total de 50 especies para el MB (un 21.3 % de la riqueza específica antártica). De las 42 especies que se han determinado en este trabajo, siete registros pueden ser considerados nuevos para la zona del Mar de Bellingshausen y corresponden a especies con una distribución restringida en la Antártida ver mapa (fig. 5.1.14b). En los pocos estudios que se habían realizado, previamente, en el Mar de Bellingshausen y Mar de Amundsen no habían sido citados (Mah 2015). Así, *K. pedicellaris* e *H. scotiae* solo habían sido citadas en el Arco de Scotia y en el Mar de Weddell, *L. digitata* en el Mar de Weddell y en la costa de Tierra de Mc Robertson (en la parte Índica), *S. irregularis* entre Tierra de Jorge V y Nueva Zelanda, *C. analogus* en Sudamérica y Arco de Scotia, *H. densus* en el Mar de Weddell e *H. praecoquis* citada únicamente en el Arco de Scotia. De *Hymenaster* sp. hasta no concluir su estudio y determinar si es nueva especie o pertenece a alguna de las especies conocidas del género *Hymenaster*, no se podrá aportar más información, ya que el género posee registros en el Mar de Bellingshausen. Veintiséis especies más, de entre las determinadas en esta memoria, tampoco habían sido citadas antes de este estudio en el Mar de Bellingshausen pero no se han considerado como nuevas citas por su amplia distribución en la Antártida, algunas de estas especies se les ha registrado además en áreas del Océano Pacífico, Atlántico e Índico, llegando a ser alguna de estas especies de distribución cosmopolita (*Hippasteria phrygiana*).

5.1 Clase Asteroidea

Con los datos que aportan estas campañas en el Mar de Bellingshausen se amplían además, los rangos de distribución batimétrica de especies que aumentan la profundidad máxima que tenían definida, como: *C. turqueti* que pasa de 498m a 1920m de profundidad máxima, *C. analogus* de 1065m a 1432m, *P. discus* de 1040m a 1873m, *H. scotiae* de 2191m a 3304m. *P. hypernotius* tenía un rango de distribución conocido entre los 255 y 518m e *H. perspicuus* entre 166 y 300m y ambas han sido recolectadas a 3304m de profundidad. Por otro lado, también se han encontrado dos especies que amplían su rango batimétrico hacia aguas más superficiales: *H. sacculatus* previamente encontradas a grandes profundidades entre 3475m y 5289m y en el presente trabajo se ha registrado a 605m e *H. praecoqui* estaba citada a profundidades de 4789m y en nuestro área de estudio se le ha muestreado en dos localidades con profundidades de 603 y 726m. Estos datos vienen a consolidar la idea de que los asteroideos de la Antártida son poco estenobatales, aunque si manifestarían una marcada preferencia por un rango de batimétrico (Brey y Gutt 1991, De Ridder et al. 1992, Jacob et al. 2003, Griffiths 2010).

Las especies del género *Hymenaster*, son de difícil identificación y de gran importancia en aguas frías y/o profundas, como en el MB donde son cruciales en la organización de la taxocenosis. Esto reforzaría la necesidad de abundar en el conocimiento de las mismas tanto a nivel taxonómico o biogeográfico, como en aspectos biológicos como sus hábitos reproductivos y de alimentación.

La taxocenosis de estrellas del MB está caracterizada por *C. gerlachei*, *B. loripes* y *C. verrucosa*, aunque junto a *C. gerlachei*, destaca *P. aurorae* por su abundancia. Estas especies son bastante frecuentes en toda la Antártida.

Las especies del género *Cheiraster* solo tienen distribución polar o circumpolar, bien en el Polo Norte (*C. dawsoni* (Verrill, 1880)), o en la Antártida (*C. gerlachei*, *C. antarcticus* (Koehler, 1907) y *C. planeta* (Sladen, 1889)).

Esta distribución geográfica extrema también es típica del género *Bathybiaster*, que solo contiene 2 especies, *B. vexilifer* (W. Thomson, 1873) presente exclusivamente en el hemisferio Norte y *B. loripes* en el Sur. Estas especies suelen confundirse con otras del género *Psilaster*, pero actualmente las diferencias taxonómicas y ecológicas están bien argumentadas.

5.1 Clase Asteroidea

Estructura de la taxocenosis

Los resultados muestran una relación inversa entre la profundidad y la riqueza específica, a excepción de la estación MB29 (fig. 5.1.13), hecho que está bien documentado en distintos estudios bentónicos (ej. Brandt 2007).

Salvo en algunas estaciones localizadas en la plataforma, la abundancia en número de individuos evoluciona de una forma similar a la del número de especies. La riqueza específica determina tres zonas distintas: las zonas más superficiales, asociadas a la Isla Pedro I y las estaciones próximas a la Península Antártica con valores de riqueza medio altos, las zonas profundas con valores intermedios, con valores mayores de lo esperado, y la tercera zona de estaciones localizadas en la plataforma (estaciones menos profundas) y con una riqueza menor de lo previsible, comparada con la zona anterior (profunda). Este hecho se fundamenta en la erosión del fondo por los icebergs en su camino desde el continente hacia aguas más abiertas. Este fenómeno ya ha sido descrito con anterioridad para otros equinodermos y otros taxones bentónicos de la Antártida (Peck et al. 1999, Gutt 2000, Saucède 2008).

Las agrupaciones resultantes de la clasificación nos ofrecen distintas comunidades que se ensamblan alrededor de factores que contribuirán cada uno en su medida, a la comprensión de su estructura. La profundidad es el primer factor que controla los patrones de distribución de las especies. Se puede apreciar que se produce un gradiente en la ordenación de las mismas y que *H. scotiae* es la especie que se encuentra a mayor profundidad. En este sentido, las especies menos exigentes se ordenan en función de la longitud o no se ordenan porque la profundidad no es el factor que condiciona su distribución. En el caso de la longitud, es un factor importante, ya que las comunidades bentónicas asociadas a la Península Antártica son determinantes en la composición faunística de los equinodermos de la zona.

La taxocenosis de asteroideos se estructura en varias comunidades. La comunidad que define la zona está representada en 14 estaciones (A6), la cual coexiste con comunidades (A1-A5) muy concretas y muy bien adaptadas a las características físicas o biológicas de las estaciones donde se encuentran. Estas son de ámbito menor y por tanto son descritas aquí según el orden de agrupación del clúster para subrayar sus particularidades.

5.1 Clase Asteroidea

MB26 (agrupación A1) es una estación muy característica, ya que presenta un ambiente único dentro del área de muestreo, es profunda, con sedimentos de arenas y oxidados. La comunidad asociada a este tipo de fondos está representada, de hecho, por tres especies, con hábitos alimenticios y reproductivos muy distintos (Jangoux 1982, Pearse y Bosch 1994). *F. fragilísima* es un Brisíngido con hábitos alimenticios suspensívoros, muy especializado y con una reproducción basada en un desarrollo casi directo, con un huevo de gran tamaño (pero no se le conocen hábitos incubadores), mientras que *Leptychaster* sp. (referida a las conductas asociadas a otras especies de su género) y *C. turqueti*, son carnívoras. Las especies del género *Leptychaster* pueden alcanzar tamaños considerables y son planctotróficas. *C. turqueti* es una especie depredadora muy activa, fisípara y aunque no se tienen datos de su reproducción sexual, la mayoría de las especies de la familia a la que pertenecen, son incubadoras.

La agrupación A2 (MA4 y MB10) está formada por estaciones de la plataforma, muy erosionada, con una riqueza específica muy baja y controlada por la presencia de *M. acrescens*.

La agrupación A3 formada por la estación PA39 es un caso especial. PA39 es una estación muy superficial (157m) con fondos muy ricos en estrellas asociadas a fondos poblados de esponjas, ascidias, y briozoos, que constituyen el sustrato, alimento y refugio para muchas especies de equinodermos. Es una estación que en un estudio más amplio a nivel geográfico, donde se incluyeran las estaciones de la Península Antártica, no aparecería asociada a las estaciones del MB. En ella no se recogieron datos de variables ambientales.

La estación MB32 (agrupación A4) es una estación con baja representatividad de especies en todas las clases, en cambio MB26 y PA39 si tienen una buena representación tanto de Asteroideos como del resto de taxones de equinodermos.

Las estaciones de la agrupación A5 (estaciones MB30 y MB31) poseen sedimentos menos oxidados y son de profundidad como en el caso anterior (agrupación A4), pero el contenido faunístico difiere debido a un sedimento de fangos y gravas y un contenido en materia orgánica alto.

La agrupación A6, es la que mas estaciones contiene al igual que ocurre en otros taxones (Moya et al. 2012, Peña y Manjón-Cabeza 2014). Está estructurada en dos comunidades representadas por las subagrupaciones A6.2 y A6.1 que aunque parecidas en la composición faunística, difieren en las especies que controlan la

5.1 Clase Asteroidea

comunidad. A6.2 representa un tipo de comunidad situada en la plataforma continental, con profundidades más o menos similares, de sedimentos mixtos y oxidados, con las estaciones con mayor riqueza específica y donde las especies que controlan la comunidad son *C. verrucosa* y *C. gerlachei*.

La agrupación A6.1 representa una comunidad adaptada también a ambientes oxidados con fondos mixtos de gravas y fangos, con un elevado contenido en materia orgánica, con riqueza específica intermedia y composición faunística propia de este tipo de fondos (*P. charcoti* y *B. loripes*. controlan la comunidad). Es una comunidad que no está controlada por la profundidad (rango batimétrico amplio: 355-3304m), sino por factores como el tipo de sedimento. Estos fondos mixtos de gravas y fangos, ricos en materia orgánica son una característica común entre las estaciones de la agrupación. En las estaciones situadas sobre la plataforma estos sedimentos son producto de la erosión que producen sobre el fondo el arrastre de icebergs (Starmanset *al.* 1999, Gutt 2000, Barry *et al.* 2003, Sáiz *et al.* 2008), y en las localidades de mayor profundidad por encontrarse en una zona de terrazas del talud donde existe un alto grado de sedimentación (Sáiz *et al.* 2008; Troncoso y Aldea 2008, San Vicente *et al.* 2009).

5.1 Clase Asteroidea

V. Bibliografía.– Clase Asteroidea

- Agassiz A (1877) North American starfishes. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 5:1-136
- Arnaud PM (1964) Échinodermes littoraux de Terre Adélie (Holothuries exceptées) et Pélécy-podes commensaux d'Echinides antarctiques. *Expéditions polaires françaises (Missions Paul-Emile Victor) Publication* 258: 1-72
- Arnaud PM (1977) Adaptations within the Antarctic Marine Benthic Ecosystems. In: *Adaptations within Antarctic ecosystems. Proceedings of 3rd SCAR Symposium Antarctic Biology*. GA Llano (ed) Gulf Publishing, Houston, pp 135-157
- Barry JP, Grebmeier J, Smith J, Dunbar RB (2003) Bathymetric versus oceanographic control of benthic megafaunal patterns in the Ross Sea, Antarctica. *Antarctic Research Series* 78: 327–354
- Bernasconi I (1959) Algunos Asteroideos de la Antártida. *Contrib Inst Antárt Argent* 1: 22
- Bernasconi I (1964) Asteroideos Argentinos. Claves para los Órdenes, Familias, Subfamilias y Géneros. *Physis* 14 (68): 241-277
- Bernasconi I (1970) Equinodermos antárticos. II. Asteroideos. 3. Asteroideos de la extremidad norte de la Península Antártica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Serie Zoología* 9 (10): 211-281
- Birkeland C (1974) Interactions between a sea pen and seven of its predators. *Ecological Monographs* 44: 211–232
- Blake DB (1983) Some biological controls on the distribution of shallow water sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Bulletin of Marine Science* 33: 703–712
- Blake DB (1987) A classification and phylogeny of post-Paleozoic sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Journal of Natural History* 21:481-528
- Blake DB (1989) Asteroidea: Functional morphology, classification and phylogeny. *Echinoderm Studies*. AA Balkema, Rotterdam: 179-223
- Blake DB (1990) Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bull Mar Sci* 46 (3): 701–718
- Blake DB (2000) The class Asteroidea (Echinodermata): Fossils and the base of the crown group. *American Zoologist* 40:316-325
- Blake DB, Janies DA, Mooi RJ (2000) Evolution of Starfishes: Morphology, Molecules, Development, and Paleobiology (Introduction to the Symposium). *American Zoologist* 40: 311-315
- Brandt A, De Broyer C, De Mesel I, Ellingsen KE, Gooday A, Hilbig B, Linse K, Thomson M, Tyler P (2007) The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. In: Rogers A (ed) *Antarctic ecology: from genes to ecosystems*, vol B 362. Royal Society, London, pp 39–66 (Phil Trans Roy Soc)

5.1 Clase Asteroidea

- Brey T & Gutt J (1991) The genus “*Sterechinus*” (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope (Antarctica): distribution, abundance and biomass. *Polar Biology* 11 (4): 227-232
- Brusca RC & Brusca GJ (2003) *Invertebrates*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, pp 936
- Byrne M (1995) Changes in larval morphology in the evolution of benthic development by *Patiriella exigua* (Asteroidea: Asterinidae), a comparison with the larvae of *Patiriella* species with planktonic development. *Biol Bull* 188: 293–305
- Clark AH (1950) The feather stars, sea-urchins and seastars of the United States Navy Antarctic Expedition 1947-1948. *Washington Acad Sci Jour* 40 (10): 335-337.
- Clark AM (1962) Asteroidea. B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931 B9: 68-70
- Clark HES (1963) The fauna of the Ross Sea. Part 3. Asteroidea. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin 151: 1-84
- Clark AM & Downey ME (1992) *Starfishes of the Atlantic*. Chapman and Hall, London, pp 794
- Clarke A & Johnston NM (2003) Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 47-114
- Danis B, Griffiths HJ, Jangoux M (2014) Asteroidea. In: De Broyer C *et al* (ed) *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*, pp 200-207
- Dearborn JH (1977) Foods and feeding characteristics of Antarctic asteroids and ophiuroids. In: Llano G (ed) *Adaptations within Antarctic ecosystems*. Proc Third SCAR Symp Antarctic Biology. Smithsonian Institution. Gulf Publishing Co, Houston, pp 293-326
- Dell RK (1972) Antarctic Benthos. Asteroidea. *Adv Mar Biol* 10: 216
- De Broyer C, Clarke A, Koubbi P, Pakhomov E, Scott F, Vanden Berghe E, Danis B (eds) (2015) *Register of Antarctic Marine Species*. Accessed at <http://www.marinespecies.org/rams> on 2015-09-30
- De Ridder C, David B, Larrain A (1992) Antarctic and Subantarctic echinoids from “Marion Dufresne” expeditions MD03, MD04, MD08 and from the Polarstern expedition Epos III. *Bull Mus Natl Hist Nat Paris Ser* 4(14A): 405–441
- Emson RH & Young CM (1994) Feeding mechanism of the brisingid starfish *Novodinia antillensis*. *Mar Biol* 118: 433–442
- Fell HB (1963) The phylogeny of sea-stars. *Phil Trans Royal Soc London, Ser B* 246: 381–435
- Fell HB & Dawsey S (1969) Asteroidea. *Am Geogr Soc (Map Folio Series)* 11: 41
- Fisher WK (1940) Asteroidea. *Discovery Rep* 20: 69-306
- Fisher WK (1911) Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part1: Phanerozonia and Spinulosa. *Bulletin of the United States National Museum* 76: 420

5.1 Clase Asteroidea

- Fisher WK (1928) Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part2: Forcipulata. Bulletin of the United States National Museum. 76:1-245
- Fisher WK (1940) Asteroidea. Discovery Reports 20: 69-306
- Gale AS (1987) Phylogeny and classification of the Asteroidea (Echinodermata). Zoological Journal of the Linnean Society 89:107-132
- Gil DG, Escudera G, Zaiuso HE (2011) Brooding and development of *Anasterias minuta* (Asteroidea: Forcipulatida) in Patagonia, Argentina. Mar Biol 158:2589–2602
- Grieg JA (1929) Echinodermata from the Palmer Archipelago, South Shetlands, South Georgia and the Bouvet Island. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928 and 1928-1929 2: 16
- Griffiths HJ (2010) Antarctic Marine Biodiversity – What Do We Know About the Distribution of Life in the Southern Ocean? PLoS ONE 5(8):e11683. DOI:10.1371/journal.pone.0011683
- Gutt J (2000) Some "driving forces" structuring communities of the sublittoral Antarctic macrobenthos. Antarctic Science 12 (3): 297-313
- Gutt J, Barratt I, Domack E, d'Udekem d'Acoz C, Dimmler W, Grémare A, Heilmayer O, Isla E, Janussen D, Jorgensen E, Kock KH, Lehnert LS, López-González P, Langner S, Linse K, Manjón-Cabeza ME, Meißner M, Montiel A, Raes M, Robert H, Rose A, Sañé Schepisi E, Saucède T, Scheidat M, Schenke HW, Seiler J, Smith C (2011) Biodiversity change after climate-induced ice-shelf collapse in the Antarctic. Deep-Sea Research II (58): 74-83
- Hart MW, Byrne M, Smith MJ (1997) Molecular phylogenetic analysis of life-history evolution in asterinid starfish. Evolution 51:1848–1861
- Hotchkiss FHC (2000) Inferring the developmental basis of the sea star abnormality "double ambulacral groove" (Echinodermata: Asteroidea). Rev chil hist nat (73) 4:579-583
- Hrincevich AD, Rocha-Olivares A, Foltz DW (2000) Phylogenetic Analysis of Molecular Lineages in a Species-Rich Subgenus of Sea Stars (*Leptasterias* Subgenus *Hexasterias*). Integrative and Comparative Biology 40(3):365-374
- Jacob U, Terpstra S, Brey T (2003) High-Antarctic regular sea urchins –the role of depth and feeding in niche separation. Polar Biol (2003) 26: 99–104
- Jangoux M (1982) Digestive systems: Asteroidea. In: Jangoux M & Lawrence JM (eds), Echinoderm Nutrition. Balkema, Rotterdam pp 235–272
- Janies DA (1995) Reconstructing the evolution of morphogenesis and dispersal among velatid asteroids. Doctoral PhD Diss, University of Florida Gainesville, FL
- Knott KE & Wray GA (2000) Controversy and consensus in asteroid systematics: new insights to ordinal and familial relationships. American Zoologist 40:382-392
- Koehler R (1906) Echinodermes (Stellerides, Ophiures et Echinides). Expédition Antarctique Française 1903-1905. Sciences Naturelles (Documents Scientifiques) pp 1-41

5.1 Clase Asteroidea

- Koehler R (1912) Echinodermes (Asteries, Ophiures et Echinides). Deuxième Expédition Antarctique Française 1908-1910. Sciences Naturelles (Documents Scientifiques) 1- 270
- Koehler R (1920) Echinodermata: Asteroidea. Scientific Reports of the Australasian Antarctic Expedition C8: 1-308
- Koehler R (1923) Astéries et Ophiures. Further Zoological Results of Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 1 (1): 1- 145
- Lafay B, Smith AB, Christen R (1995) A combined morphological and molecular approach to the phylogeny of asteroids (Asteroidea: Echinodermata). *Systematic Biology* 44(2):190-208
- Lemaitre R, Harasewych MG, Hammock J (eds) (2009) ANTIZ v 1.07: A Database of Antarctic and Subantarctic Marine Invertebrates. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. World Wide Web electronic publication. URL <http://invertebrates.si.edu/ANTIZ>
- Linse K, Griffiths HJ, Barnes DKA, Brandt A, Davey N, David B, De Grave S, d'Udekem d'Acoz C, Eléaume M, Glover AG, Hemery LG, Mah C, Martín-Ledo R, Munilla T, O'Loughlin M, Pierrat B, Saucède T, Sands CJ, Strugnell JM, Enderlein P (2013) The macro- and megabenthic fauna on the continental shelf of the eastern Amundsen Sea, Antarctica. *Continental Shelf Research*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2013.08.012>
- Ludwig H (1903) Seesterne. Résultats du Voyage du S Y Belgica 1897-1899. *Rapports Scientifiques Zoologie* 72 pp
- Mah CL (2000) Preliminary phylogeny of the Forcipulatacean Asteroidea. *American Zoologist* 40:375-381
- Mah CL (2007) Systematics, phylogeny and historical biogeography of the *Pentagonaster* clade (Asteroidea: Valvatida: Goniasteridae). *Invertebrate Systematics* 21: 311-339
- Mah CL (2009) World Asteroidea database. Available online at <http://www.marinespecies.org/asteroidea>
- Mah CL (2015) Asteroidea. Accessed through: De Broyer C, Clarke A, Koubbi P, Pakhomov E, Scott F, VandenBerghe E and Danis B (eds) (2015) Register of Antarctic Marine Species at <http://www.marinespecies.org/rams/>
- Mah CL & Blake DB (2012) Global Diversity and Phylogeny of the Asteroidea (Echinodermata). *PLoS ONE* 7(4): e35644. doi:10.1371/journal.pone.0035644
- Mah CL & Foltz D (2011) Molecular phylogeny of the Valvatacea (Asteroidea: Echinodermata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161 (4): 769-788
- Mah CL & Foltz D (2013) Biogeographic Insights from Molecular Phylogenetics of Pacific Northwest Sea Stars. *Integrative and Comparative Biology* 53:134
- Mah CL, McKnight DG, Eagle MK, Pawson DL (2009) Phylum Echinodermata. The New Zealand Inventory of Biodiversity. Kingdom Animalia: Radiata, Lophotrochozoa, Deuterostomia (1) pp 371-400

5.1 Clase Asteroidea

- Mah CL, Mercier A, Hamel JF, Nizinski M (2012) Range Extensions and Taxonomic Notes on Atlantic Myxasteridae (Velatida; Asteroidea). *Zootaxa* 3572: 55-62
- Mah CL, Nizinski M, Lundsten L (2010) Phylogenetic revision of the Hippasterinae (Goniasteridae; Asteroidea): systematics of deep-sea corallivores, including one new genus and three new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160(2): 266–301
- Manjón-Cabeza ME, Lirio Y, Ramos A (2001) Distribution of asteroid genera (Echinodermata) off South Shetland Islands and the Antarctic Peninsula. *Bol Inst Esp Oceanogr* 17:263–270
- McEdward LR & Janies DA (1997) Relationships among development, ecology, and morphology in the evolution of Echinoderm larvae and life cycles. *Biol J Linn Soc* 60 381-400
- McKnight DG (1975) Classification of somasteroids and asteroids (Asterozoa: Echinodermata). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 5: 13-19
- Menge BA (1982) Effect of feeding on the environment: Asteroidea, 521-551 In: "Echinoderm Nutrition" Jangoux My JM Lawrence (eds) Balkema, Rotterdam, The Netherlands
- Mooi R & David B (2000) What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution. *American Zoologist* 40:326-339
- Moya F, Saucède T, Manjón-Cabeza ME (2012) Environmental control on the structure of echinoid assemblages in the Bellingshausen Sea (Antarctica). *Polar Biol*. Doi: 10.1007/s00300-012-1176-5
- O'Loughlin PM & Waters JM (2004) A molecular and morphological revision of genera of Asterinidae (Echinodermata: Asteroidea). *Mem Mus Vic* 61(1): 1–40
- Pawson DL (1994) Antarctic Echinoderms: History, distribution, ecology. 1968-1993. In: *Echinoderms through Time*. David B, Guille A, Féral JP y Roux M (eds). Balkema, Rotterdam pp 99-110
- Pearse JS & Bosch I (1994). Brooding in the Antarctic: Ostergren had it nearly right. In: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (eds), *Echinoderms through Time*. Balkema, Rotterdam, pp 111-120
- Peck L, Brockington S, Vanhove S, Beghyn M (1999) Community recovery following catastrophic iceberg impacts in a soft-sediment shallow-water site at Signy Island, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 186. 1-8. doi: 10.3354/meps186001
- Peña-Cantero A & Manjón-Cabeza ME (2014) Hydroid assemblages from the Bellingshausen Sea (Antarctica): environmental factors behind their spatial distribution. *Polar Biol*. Doi: 10.1007/s00300-014-1557-z
- Perrier JOE (1884) Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la Mer des Antolles et le golfe de Mexique. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* (2)6:127-276

5.1 Clase Asteroidea

- Presler P (1986) Necrophagous invertebrates of the Admiralty Bay of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Pol Polar Res* 7: 25-61
- Sáiz JI, García FJ, Manjón-Cabeza ME, Parapar J, Peña-Cantero A, Saucède T, Troncoso JS, Ramos A (2008) Community structure and spatial distribution of benthic fauna in the Bellingshausen Sea (West Antarctica). *Polar Biology* 31: 735-743
- San Vicente C, Munilla T, Corbera J, Sorbe JC, Ramos A (2009) Suprabenthic fauna from the Bellingshausen Sea and western Antarctic Peninsula: spatial distribution and community structure. *Scientia Marina* 73(2): 357-368
- Saucède T (2008) Ecological diversity of Antarctic echinoids. In: The expedition ANTARKTIS-XXIII/8 of the research vessel «Polarstern» in 2006/2007: ANT-XXIII/8. Gutt J (ed) Reports on polar and marine research 569: 37-41
- Sladen WP (1889) Asteroidea. Report of the scientific results of the voyage of H M S Challenger, 1873-1876. *Zoology* 30:1-935
- Smith AB (1997) Echinoderm larvae and phylogeny. *Annu Rev Ecol Syst* 28:219-241
- Spencer WK & Wright CW (1966) Asterozoans. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U Echinodermata 3(1): 4-107
- Starmans A, Gutt J, Arntz WE (1999) Mega-epibenthic communities in Arctic and Antarctic shelf areas. *Mar Biol* 135: 269-280
- Troncoso JS & Aldea C (2008) Macrobenthic mollusc assemblages and diversity in the West Antarctica from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea. *Polar Biol* 31:1253-1265
- Verrill AE (1914) Monograph of the shallow-water starfishes of the North Pacific coast from the Arctic Ocean to California. Harriman Alaska Series of the United States National Museum 14:1-408
- Vickery, Minako S, McClintock, James B (2000) Comparative Morphology of Tube Feet Among the Asteroidea: Phylogenetic Implications. *Integrative and Comparative Biology* 40(3): 355-364 doi: 10.1093/icb/40.3.355
- Viguié C (1879) Anatomie compare du squelette des stéllérides. *Archives de Zoologie expérimentale et Générale*, Paris 7:33-250
- Voss J (1988) Zoogeography and Community Analysis of Macrozoobentos of the Weddell Sea (Antarctica). *Berichtezur Polarforschung* 45: 57-74

Capítulo 5.2 CLASE OPHIUROIDEA

I. Introducción

Estudios previos más importantes en la Antártida

Aspectos anatómicos

II. Material y métodos de identificación

Material

Métodos de identificación

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

IV. Discusión

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

V. Bibliografía.- Clase Ophiuroidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5.2 Clase Ophiuroidea

Capítulo 5.2 CLASE OPHIUROIDEA

I. Introducción

Según la World Ophiuroidea Database (Stöhr *et al.* 2015) existen 2136 especies válidas que se agrupan en 16 familias y 272 géneros. Se cree que esta lista está completa en un 90%. Las familias más extensas son Amphiuridae (34 géneros, 471 especies), Ophiuridae (44 géneros, 341 especies) y Ophiacanthidae (35 géneros, 325 especies). En cuanto a géneros, el más rico es *Amphiura* Forbes, 1843 (con 203 especies) y *Ophiacantha* Müller y Troschel, 1842 (con 129 especies). Algunas especies solo se conocen por el material tipo y otras por unos pocos especímenes. Incluso en algunos de estos casos es posible que la descripción de la especie se haya hecho en base a un solo ejemplar.

Son importantes para esta clase, los trabajos de investigadores como A.H. Clark, H.L. Clark, y Mortensen que se adentran en la evolución y la filogenia de las ofiuras. En 1915, se produce un avance en el estudio de estos equinodermos cuando Matsumoto propuso una de las clasificaciones más claras de toda la clase y de la que procede la clasificación actual. Aunque esta clasificación no fue aceptada por todos los investigadores de la época. El trabajo de Matsumoto constituía una revisión de la clasificación de toda la clase Ophiuroidea y la subdividía en 2 subclases, basándose en el extenso trabajo anatómico de Lyman (1882) sobre las estructuras del esqueleto interno de las ofiuras. Mortensen (1927) no estaba de acuerdo con las agrupaciones de Matsumoto y dividió las ofiuras en dos grupos: Euryalae (*Euryalina*) y Ophiurae (*Ophiurina*), basándose en la estructura de las vértebras y en la naturaleza de las articulaciones entre ellas.

Desde el tratado de Matsumoto, ha habido algunas contribuciones a la cuestión de la filogenia de ofiuras. Murakami (1963) realizó una amplia revisión de las placas dentales y del ángulo de las placas orales. Este trabajo comparativo sirvió para identificar un número significativo de caracteres importantes para la sistemática de ofiuras. En 1960, Fell publicó una clave sinóptica basándose en el trabajo de Matsumoto e introduciendo revisiones menores, pero siguiendo las divisiones propuestas por Mortensen. Dos años más tarde, Fell propone ciertas modificaciones como elevar a *Ophiurina* al estatus de orden. La clasificación de Fell ha sido continuada por Spencer y Wright (1966). Desde este trabajo y aunque ha habido un número considerable de trabajos sobre la morfología y la estructura de las ofiuras y sobre la sistemática a nivel de especie y de género, nadie ha publicado ningún estudio sobre las relaciones entre los grupos de ofiuras de nivel taxonómico

5.2 Clase Ophiuroidea

más elevado. Y no es hasta la década de los 90 (del siglo XX), cuando los avances en biología molecular están permitiendo el desarrollo de trabajos que combinan aproximaciones morfológicas y moleculares para entender la filogenia de las ofiuras.

En cuanto a su historia evolutiva, parece que ofiuras y estrellas descienden de un ancestro común, ya que aparecen miembros de ambas clases hace 500 millones de años en el Ordovicio temprano. Los fósiles de ofiuras no son comunes, después de su muerte pierden rápidamente parte de sus estructuras y raramente se conservan enteras (Hyman 1955). Es por ello que los registros fósiles no llevan a conclusiones sobre el origen de la Clase Ophiuroidea (Pawson 2007), pero se asume que algunos grupos paleozoicos en el Orden Ophiurida sobrevivieron a la extinción masiva que ocurrió en la frontera del Pérmico/Triásico (Chen y McNamara 2006), mientras que el resto de grupos tienen un origen más tardío. Se postula que existió una radiación rápida de esta clase en el periodo Triásico (Smith *et al.* 1995, Chen y Mc Namara 2006), y recientemente se ha afirmado que esta rápida diversificación ha conducido a un vacío en las sinapomorfías morfológicas y moleculares dificultando la reconstrucción de la filogenia de las ofiuras (Perseke *et al.* 2010).

Actualmente, se reconocen dentro de la clase: el orden Euryalida con 2 familias: Asteronychidae y Gorgonocephalidae, y el orden Ophiurida que incluye a 10 familias: Ophiomyxidae, Ophiuridae, Amphilepididae, Amphiuridae, Ophiactidae, Ophiotrichidae, Hemieuryalidae, Ophiacanthidae, Ophiodermatidae, Ophiolepididae (Stöhr *et al.* 2015).

Las ofiuras pueden encontrarse en la mayor parte del mundo, desde el Ártico y la Antártida hasta los trópicos. Ocupan hábitat marinos que van desde el rango de los arrecifes intermareales y estuarios hasta las llanuras abisales. Las ofiuras toleran amplios rangos de profundidad y temperatura. El rango de distribución de numerosas especies de ofiuras de la plataforma y del talud viene controlado por la profundidad (Dahm 1999). En zonas profundas, pueden llegar a formar agrupaciones de un número elevado de ofiuras. Contribuyen significativamente a la riqueza específica, a la abundancia y a la biomasa de la fauna bentónica (Hyman 1955, Fell *et al.* 1969, Tyler 1980, Barnes 1987, Voß 1988, Gerdes *et al.* 1992, Dahm 1996, Stöhr 2012).

En la Antártida (incluidas las regiones subantárticas), hay reconocidas 219 especies (Martín-Ledo y López-González 2014) y de éstas un elevado porcentaje son

5.2 Clase Ophiuroidea

especies endémicas (entorno al 40%) y con una distribución circumpolar. De esas 219 especies, 126 se localizan en la región antártica (considerada como la que se extiende al sur del Frente Polar) (Stöhr *et al.* 2012).

Estudios previos más importantes en la Antártida

Los primeros trabajos sobre ofiuras antárticas se remontan a finales del siglo XIX con las publicaciones de Lyman (1882) y de Studer (1882), en los que se describen por primera vez numerosas especies de ofiuras.

A partir de la expedición del Belgica (1897–1899), muchas campañas han recolectado equinodermos en las aguas antárticas y son numerosos los estudios publicados sobre las ofiuras antárticas, describiendo el material recolectado y las nuevas especies: Koehler (1906, 1908, 1912a, 1912b, 1922, 1923), Hertz (1927a, 1927b), Grieg (1929a, 1929b), Mortensen (1936), Clark (1951), Fell (1960, 1961, 1962), Cherbonnier (1962), Madsen (1967), Fell *et al.* (1969), Bernasconi y D'Agostino (1973 y 1977).

Adentrada la segunda mitad del siglo XX, fueron apareciendo estudios sobre las comunidades de ofiuras en diferentes zonas de la Antártida como los trabajos de ofiuras del Sector Este de la Antártida (Smirnov 1991), del Sector Oeste de la Antártida (Yulin *et al.* 1991), del Mar de Ross (Branch *et al.* 1993), del Mar de Weddell (Piepenburg *et al.* 1997), de la Península Antártica y de las Islas Shetland del Sur (Manjón-Cabeza y Ramos 2003), o el trabajo de Sands *et al.* (2012) también sobre las ofiuras del sector Oeste antártico. Existen otros trabajos de ofiuras más generales, que no se centran tanto en un área concreta de la Antártida, como son los de Monteiro y Tommasi (1983), Hendler (1990), Smirnov (1994), Hunter (2007), Martín-Ledo *et al.* (2012), Martín-Ledo y López-González (2014).

Existen también numerosos trabajos que se dedican a analizar aspectos biológicos de estos animales antárticos como su alimentación (Fratt y Deaborn 1984, Deaborn *et al.* 1986, McClintock 1994) o a estudiar la dinámica de poblaciones de las ofiuras antárticas (Dahm 1996 y 1999).

Aspectos anatómicos

Las ofiuras poseen simetría pentarradial. Tienen en común con el resto de equinodermos el esqueleto de carbonato cálcico (que proporciona una gran cantidad de caracteres de importancia filogenética) y el sistema ambulacral.

El cuerpo de los ofiuroideos está comprimido en el eje dorsal-ventral. Presentan un disco central bien definido. Este disco es elástico y se puede

5.2 Clase Ophiuroidea

comprimir. Normalmente, poseen 5 brazos aunque algunas especies (como *Ophiacantha vivipara*) pueden tener 6, o incluso pueden llegar a tener 200.

En la cara dorsal se encuentran: la placa central rodeada por uno o dos anillos de 5 placas primarias (fig. 5.2.1a y b). Existen más anillos de placas normalmente en número múltiplo de 5 o bien este esquema de organización regular puede haber evolucionado a una reducción de las placas y entonces el disco está cubierto por una placa central, por placas de pequeño tamaño y escamas imbricadas (fig. 5.2.1c). Estas placas pueden llevar espinas o gránulos (fig. 5.2.1d). En la parte externa del disco, en la base de los brazos, se encuentran los escudos radiales (fig. 5.2.1b). En el margen distal de los escudos radiales pueden encontrarse unos peines de papilas (fig.5.2.1b).

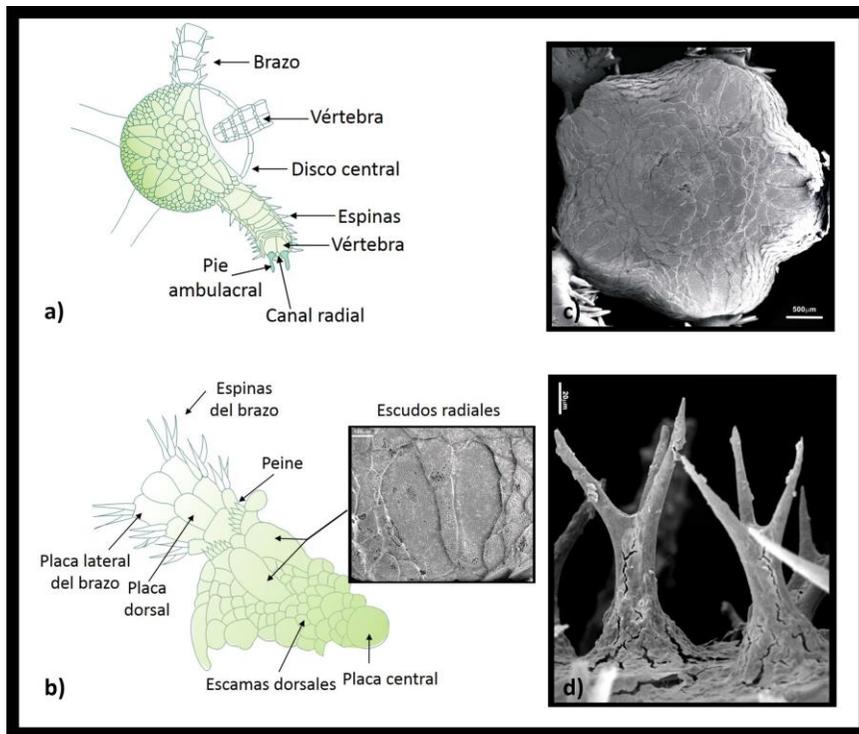


Figura 5.2.1 a) Cara dorsal de una ofiura, **b)** Detalle de la cara dorsal del disco y del brazo con detalle de los escudos radiales (fotografía), **c)** Fotografía de la cara dorsal del disco cubierto de placas y escamas imbricadas de una ofiura del género *Amphiura*, y **d)** Fotografía de espinas de las placas dorsales.

En el centro de la cara ventral se sitúa la boca (fig.5.2.2a). Las mandíbulas rodean a la boca en las áreas interradales. En las áreas interradales se localizan también los escudos orales (que se fusionan en el desarrollo embrionario), el

5.2 Clase Ophiuroidea

madreporito que se encuentra debajo de uno de los escudos orales y distalmente respecto a las mandíbulas, el disco está cubierto por escamas (fig.5.2.2b).

Cada mandíbula tiene en el ápice una o más filas verticales de dientes (fig. 5.2.2b y d) y en los márgenes las papilas orales. Las papilas orales quedan situadas sobre las placas orales y distalmente a las placas orales se sitúan las placas adorales. Detrás de estas últimas, se localizan los escudos orales (fig. 5.2.2b). Las mandíbulas pueden tener formas variadas según la disposición y número de dientes y papilas.

En las áreas radiales de esta cara ventral, se sitúan los brazos y en sus laterales se abren las hendiduras de las bursas. En la base de los brazos, también se pueden visualizar las hendiduras genitales que se abren en las hendiduras de las bursas. Las hendiduras genitales tienen tamaños variables y pueden estar bordeadas por papilas (peine o abanico genital) dependiendo de la especie (fig.5.2.2a y b).

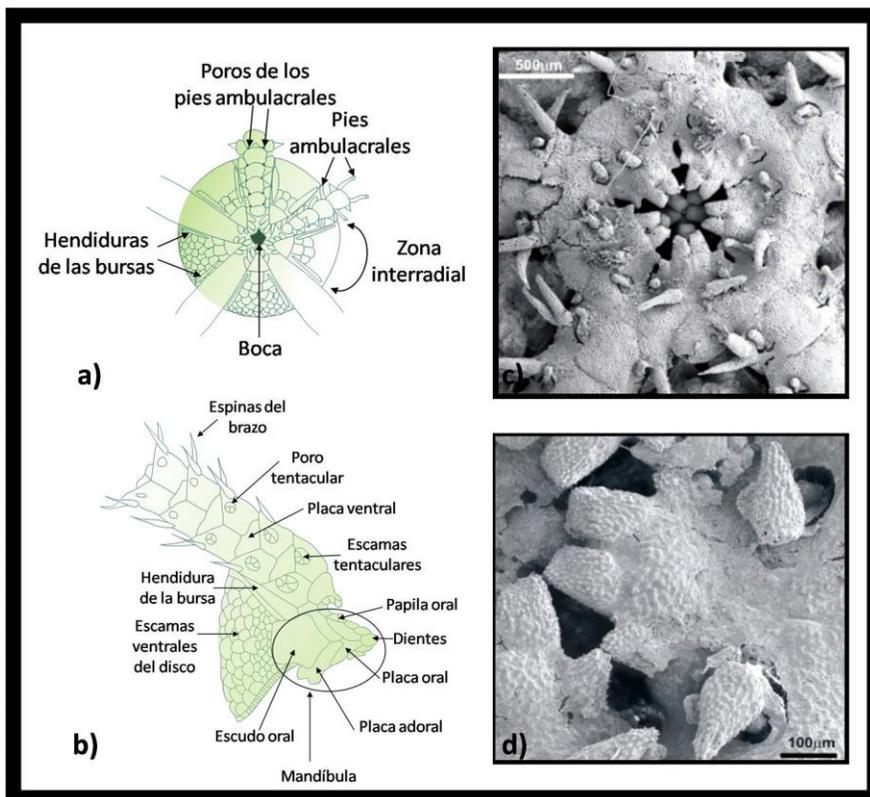


Figura 5.2.2 a) Cara ventral de una ofiura, b) Detalle de la cara dorsal del disco y del brazo, c) Fotografía de la boca, y d) Fotografía detalle de los dientes de la mandíbula.

5.2 Clase Ophiuroidea

Los brazos salen del disco y pueden estar o no ramificados y poseen movimientos serpentiformes (en el plano horizontal y en algunos casos en el plano vertical). Están cubiertos por placas que forman series desde la base al extremo distal, lo que les da un aspecto segmentado. Internamente se encuentran las vértebras unidas entre ellas por músculos articulares (fig.5.2.3a). Cada segmento posee una placa dorsal del brazo (en la cara dorsal), lateralmente a cada lado poseen las placas laterales y ventralmente la placa ventral. Las placas laterales del brazo normalmente portan espinas. En la cara ventral de los brazos, se localizan dos poros tentaculares en cada segmento, por los que salen al exterior los pies ambulacrales (fig. 5.2.2b). Justo en el ángulo de la boca en la zona radial existe un par de poros tentaculares de mayor tamaño denominados poros tentaculares orales. Normalmente, los poros tentaculares están bordeados por una o varias papilas a las que se llama escamas tentaculares (fig.5.2.2b).

Internamente, el tubo digestivo ocupa solo el disco o puede extenderse por los brazos. A continuación de la boca, se encuentra el esófago ciliado y el estómago ciego (las heces se eliminan por la boca).

La mayoría de ofiuras son carroñeras y detritívoras, aunque también pueden depredar pequeños animales vivos como crustáceos o poliquetos. Otras pueden alimentarse de plancton filtrando a través de sus brazos (Orden Euryalida).

Hacia el interior de las hendiduras de las bursas están las bursas, cuya función es respiratoria (intercambio gaseoso), tienen un epitelio muy fino, ciliado y en su cara interna se forman las gónadas (fig.5.2.3a y b).

El celoma general está reducido al hueco que existe entre el estómago y las bursas.

La pared del cuerpo es delgada y fina, formada por una epidermis (sincitial - sin células definidas-) y una dermis (formada por colágeno) que engloba las placas esqueléticas.

El sistema ambulacral sigue el esquema general del de equinodermos (ver fig. 5.1 Capítulo 5) comienza con el madreporito que se une con el hidroporo que a su vez desemboca en un canal anular que está situado alrededor de las mandíbulas, este canal contiene las vesículas de Poli intercaladas entre los canales radiales (fig. 5.2.3) Los canales radiales recorren los brazos y por cada vértebra presentan un canal lateral a cada lado que contiene una válvula de presión hidráulica que desemboca en un pie ambulacral (Hyman 1955) (fig. 5.3a).

5.2 Clase Ophiuroidea

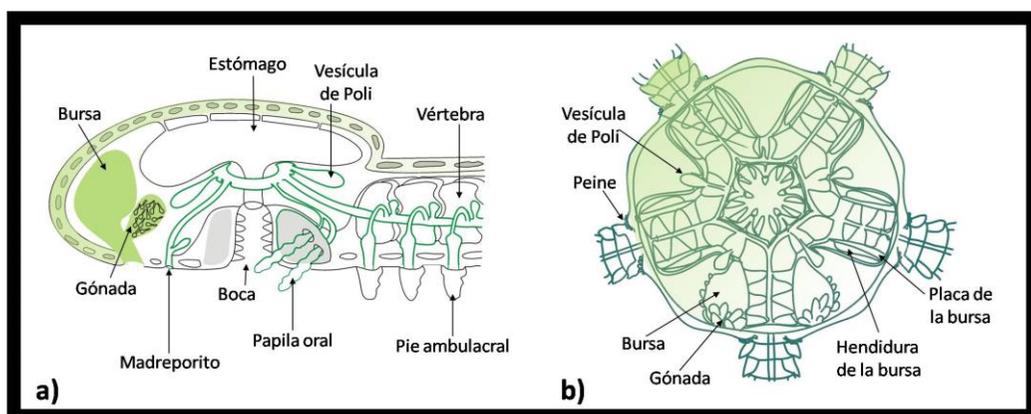


Figura 5.2.3 a) Esquema de la anatomía interna del disco y brazo, y b) Esquema de la anatomía interna del disco central.

Las ofiuras pueden desprenderse de uno o más brazos si se sienten amenazadas, la ruptura de estos puede ser total o parcial y la parte que falta puede ser regenerada. En algunas especies, la reproducción puede ser asexual mediante la fragmentación del disco por la mitad (esquizogamia discal) y cada mitad regenera lo que le falta. Existen especies que son hermafroditas simultáneas o secuenciales (siendo primero de un sexo y después del otro). Sin embargo, la mayoría de las ofiuras son dioicas, sin dimorfismo sexual y las gónadas están junto a las hendiduras genitales (fig. 5.2.3). Puede haber varias gónadas por cada hendidura. La fecundación normalmente es externa y el desarrollo embrionario libre. Al llegar al estado de madurez, las gónadas liberan los gametos a través de las hendiduras genitales y con ayuda de las corrientes marinas se produce la fecundación, que muchas veces se da en la misma columna de agua. Unas pocas especies son incubadoras, los huevos son incubados por el adulto dentro de las bursas hasta que llegan a juveniles y salen del adulto a través de las hendiduras genitales o rompiendo el disco central (Hyman 1955).

II. Material y métodos de identificación

Material

En total, durante las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006 se muestrearon 2092 ejemplares de los que 1268 ejemplares se recogieron durante la campaña Bentart 2003 y 824 en la Bentart 2006. De éstos 1169 ejemplares corresponden al área objeto de este estudio. Los ejemplares muestreados fueron contados y pesados a bordo. Se fijaron y conservaron para su posterior estudio en el

5.2 Clase Ophiuroidea

laboratorio del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga. Cada muestra fue etiquetada con el acrónimo de la campaña y el localizador de la estación donde se recolectó.

Cuando existieron numerosos ejemplares de la misma especie, se secó alguno ya que, existen caracteres que se visualizan mejor de este modo.

Métodos de identificación

Se han utilizado una serie de tratados para conocer los caracteres necesarios para la taxonomía de esta clase, como el de anatomía de Lyman (1882) en el que se describe la estructura interna del esqueleto, Murakami (1963) para reconocer las estructuras del esqueleto bucal, y para las estructuras de los brazos, los trabajos de Martynov (2010a y 2010b) y Thuy y Stöhr (2011).

Las ofiuras han sido clasificadas e identificadas taxonómicamente hasta el nivel de especie en base a la morfología de los caracteres externos: la elevación y presencia de ornamentaciones en el disco del disco (espinas, gránulos etc.), el número, longitud, forma y tipo de placas de los brazos, tamaño y número de espinas de los brazos, tipo de vértebras y su articulación, tipo de placas dorsales, ventrales, tipo y tamaño de los escudos radiales, tipo de placas genitales, escudos orales, placas adorales, placas orales, papilas orales, papilas dentales, tipo, tamaño y posición de los poros tentaculares y escamas tentaculares, forma, longitud y presencia de ornamentación en las hendiduras genitales, número de gónadas a lo largo de las aberturas genitales.

Todos estos caracteres se describen normalmente en relación al diámetro del disco ya que, existen estudios que demuestran que el crecimiento provoca cambios en la forma, posición y número de elementos esqueléticos. Por ello, las especies relacionadas tienen que compararse siempre a través especímenes de talla similar (Smith *et al.* 1995).

Se utilizaron varias claves taxonómicas (Mortensen 1927, Fell 1960 y 1961, Bernasconi y D'Agostino 1971 y Branch *et al.* 1993). La sistemática seguida fue la de Smith *et al.* (1995) y para las sinonimias se recurrió a la base de datos "World Ophiuroid Database" (Stöhr *et al.* 2015). Se utilizaron además diferentes trabajos con las descripciones originales de las especies (Lyman 1882, Köehler 1901, 1908, 1912a y b, 1922 y 1923, Hertz 1927a y b, Mortensen 1936, Fell 1961, Cherbonnier 1962, Bernasconi y D'Agostino 1974, 1975 y 1978, Bartsch, 1982, Paterson 1985, Yulin *et al.* 1991, Litinova 1994, Martinov y Litinova 2008, Martinov 2010a y 2010b, Martín-Ledo *et al.* 2012 y Stöhr *et al.* 2012).

5.2 Clase Ophiuroidea

Para observar los caracteres morfológicos se utilizó una lupa binocular. Ciertos caracteres morfológicos como las placas orales o mandíbulas, papilas orales o las papilas dentales necesitaron para su visualización el empleo del microscopio óptico e incluso del microscopio electrónico. En cuanto a caracteres de anatomía interna como las articulaciones de las vértebras en los brazos, se necesitó realizar una disección del animal para poder estudiarlos.

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Del total de las 32 estaciones muestreadas durante las dos campañas en el área del Mar de Bellingshausen, no se han recolectado ofiuras en 5 estaciones: PI27, PI28, MB12, MB16, MB17. Estas estaciones están localizadas en el talud (MB12, MB16 y MB17) o en la pendiente de Isla de Pedro I (a más de 1100m de profundidad). En las 27 estaciones del área de estudio donde se han recolectado ofiuras, se han identificado un total de 1169 ejemplares que pertenecen a 33 especies.

En la figura 5.2.4, se puede apreciar que los valores de abundancia de las especies de ofiuras (N%) por estación, son en general bastante bajos (no superan el 17%). En las estaciones MB2, MB34 y PA39 la abundancia supera el 10% mientras que, es especialmente baja (< 1%) en 9 estaciones (MB26, PI5, PI6, PI7, MB29, MB32, MB13, MB14 y PA19) (fig. 5.2.3).

Los valores más altos en riqueza específica (S) se observan en las estaciones MB33, MB34 y PA39, con profundidades entre los 160 y 600m y que se encuentran sobre la plataforma, mientras que la riqueza en especies más baja se da en las 4 estaciones de Isla de Pedro I donde han aparecido ofiuras, y en las 3 estaciones más profundas del área de estudio (MB26, MB29 y MB32) (fig. 5.2.4).

Las 33 especies identificadas pertenecen a 4 familias que se agrupan en los 2 órdenes de ofiuras que existen (Tabla 5.2.1).

En el Mar de Bellingshausen hasta este trabajo había citadas 15 especies de la clase Ophiuroidea: *Amphioplus daleus* Lyman, 1879, *Amphiura joubini*, *Astrotoma agassizii* Lyman, 1875, *Ophiacantha frigida* Koehler, 1908, *Ophiacantha vivipara*, *Ophiecten dubium*, *Ophiecten ludwigi* Koehler, 1908, *Ophiecten megaloplax*, *Ophiogona doderleini*, *Ophiolimna antarctica*, *Ophiolycus nutrix* (Mortensen, 1936), *Ophiura lienosa* (Lyman, 1878), *Ophiura irrorata*, *Ophioplinthus brucei* (Koehler, 1908) y *Ophiacantha antarctica* (fig. 5.2.5a) (OBIS 2015, Stöhr 2015 y Van de Putte et al. 2015).

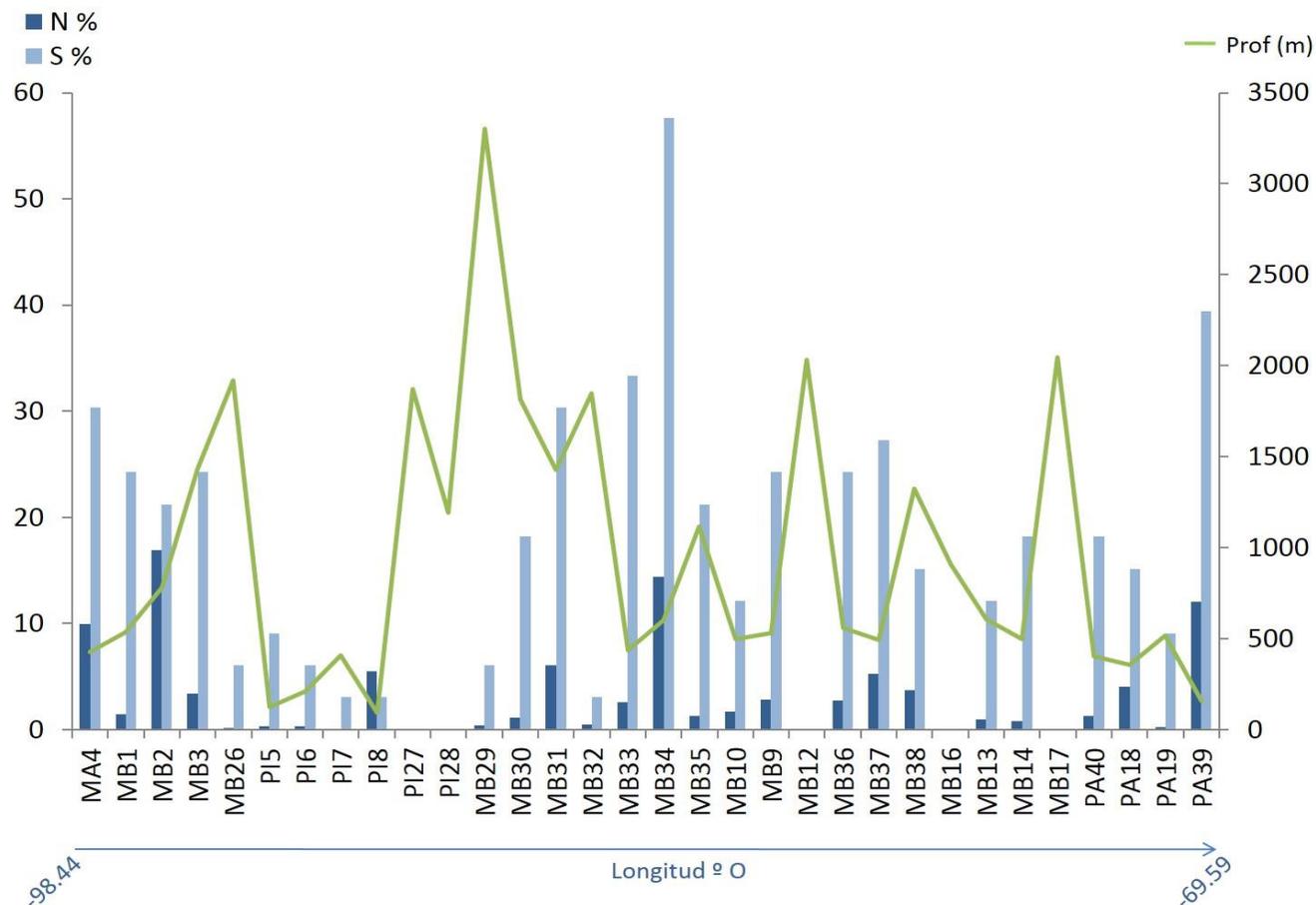


Figura 5.2.4 Abundancia (N%) y riqueza específica (S%), en porcentajes, en cada estación ordenadas en función de la longitud, de Oeste a Este (pero también siguiendo los transectos propuestos en las campañas de muestreo).

Tabla 5.2.I Posición taxonómica de las especies de la Clase Ophiuroidea en estudio.

Orden Euryalida	
Suborden Euryalina	
Familia Gorgonocephalidae Ljungman, 1867	<i>Astrochlamys bruneus</i> Koehler, 1912
Orden Ophiurida	
Suborden Ophiurina	
Infraorden Chilophiurina	
Familia Ophiuridae Müller y Troschel, 1840	
Subfamilia Ophioleucinae Matsumoto, 1915	<i>Ophioleuce regulare</i> (Koehler, 1901)
Subfamilia Ophiurinae Lyman, 1865	<i>Amphiophiura gibbosa</i> Mortensen, 1936
	<i>Amphiophiura roweti</i> G.A. Smith, 1923
	<i>Ophiecten dubium</i> Koehler, 1900
	<i>Ophiecten megaloplax</i> Koehler, 1900
	<i>Ophiogona doederleini</i> (Koehler, 1901)
	<i>Ophiomastus ludwigi</i> Koehler, 1900
	<i>Ophiomastus primula</i> Hertz, 1926
	<i>Ophionotus victoriae</i> Bell, 1902
	<i>Ophioperla koehleri</i> (Bell, 1908)
	<i>Ophioplinthus brevirima</i> (Mortensen, 1936)
	<i>Ophioplinthus gelida</i> (Koehler, 1901)
	<i>Ophioplinthus martensi</i> (Studer, 1885)
	<i>Ophioplinthus relegata</i> (Koehler, 1922)
	<i>Ophioplinthus wallini</i> (Mortensen, 1925)

Tabla 5.2.I Continuación

Orden Ophiurida (cont.)

Suborden Ophiurina (cont.)

Infraorden Chilophiurina (cont.)

Familia Ophiuridae Müller y Troschel, 1840 (cont.)

Subfamilia Ophiurinae Lyman, 1865 (cont.)

Ophiosparte gigas Koehler, 1922
Ophiura ambigua (Lyman, 1878)
Ophiura crassa Mortensen, 1936
Ophiura irrorata (Lyman, 1878)
Ophiura carinifera (Koehler, 1901)

Infraorden Chilophiurina

Familia Amphiuridae Ljungman, 1867

Amphiura algida Koehler, 1911
Amphiura belgicae Koehler, 1900
Amphiura deficiens Koehler, 1922
Amphiura joubini Koehler, 1912
Amphiura lymani Studer, 1885
Amphiura microplax Mortensen, 1936

Infraorden Hemieuryalina

Familia Ophiacanthidae Ljungman, 1867

Ophiacantha antarctica Koehler, 1900
Ophiacantha densispina Mortensen, 1936
Ophiacantha pentactis Mortensen, 1936
Ophiacantha vivipara Ljungman, 1870
Ophiocamax gigas Koehler, 1900
Ophiolimna antarctica (Lyman, 1879)

5.2 Clase Ophiuroidea

En el presente estudio se han registrado 8 nuevas citas de especies de ofiuras para el Mar de Bellingshausen: *A.gibbosa*, *A. rowetti*, *O. ludwigi*, *O.primula*, *O. ambigua*, *O. crassa*, *A. algida* y *O. densispina* (fig. 5.2.5b y fig. 5.2.6). A estas 8 especies no se les había citado en zonas cercanas al Mar de Bellingshausen. Sin embargo, existen otras 17 especies que son también nuevas citas para el Mar de Bellingshausen pero que ya habían sido registradas en la vecindad de este mar. Así *O. regulare* había sido registrada en numerosas localizaciones alrededor del Continente Antártico (Arco de Scotia, Mar de Weddell, Islas Crozet y Kerguelen, Mar de Ross) e incluso ha sido citada recientemente en el Mar de Amundsen y Bahía Paraíso (campañas de la British Antarctic Survey en 2008 y 2009). *O. victoriae* y *O.relegata* habían sido citadas en la Península Antártica, en las Islas Shetlands y en el Mar de Amundsen, *A. bruneus*, *Ophiocamax gigas*, *A. belgicae*, *A. deficiens*, *A. lymani*, *A.microplax*, *O.koehleri*, *O.brevirima*, *O.gelida*, *O.martensi*, *O.wallini*, *O.carinifera*, *O.pentactis* u *Ophiosparte gigas* habían sido recolectadas en las Islas Shetlands y la Península Antártica además de otras zonas más alejadas del Mar de Bellingshausen.

Las especies dominantes en la zona son *O. doederleini* y *O. gelida* con un 15,7% y un 13,2% de la abundancia de ofiuras, respectivamente. Aunque estas dos especies no son las que están mejor equirrepartidas (fig.5.2.7). Las especies que caracterizan esta zona son *Ophiacantha antartica* y *A. joubini* ya que presentan una ocurrencia en el área de estudio del 59% y 53%, respectivamente (fig.5.2.7).

De las 33 especies de ofiuras que se han recolectado, 11 especies son ubicuas ($O > 20\%$): *Ophiacantha antartica*, *A. joubini*, *O. gelida*, *O. dubium*, *O. regulare*, *O. carinifera*, *Ophiocamax gigas*, *O. wallini*, *A. rowetti*, *A. lymani* y *O. koehleri*. Siete especies (*O. doederleini*, *A. algida*, *O. pentactis*, *O. primula*, *O. victoriae*, *O. brevirima* y *O. ambigua*) son muy comunes ($10\% < O < 20\%$). Diez especies (*A. belgicae*, *O. megaloplax*, *O. crassa*, *A. gibbosa*, *O. densispina*, *Ophiolimna antártica*, *O. ludwigi*, *O. martensi*, *O. relegata* y *O. irrorata*) son comunes ($5\% < O < 10\%$). Y finalmente 5 (*A. microplax*, *A. deficiens*, *A. bruneus*, *O. vivipara* y *Ophiosparte gigas*) son especies accidentales ($O < 5\%$) (fig.5.2.7).

5.2 Clase Ophiuroidea

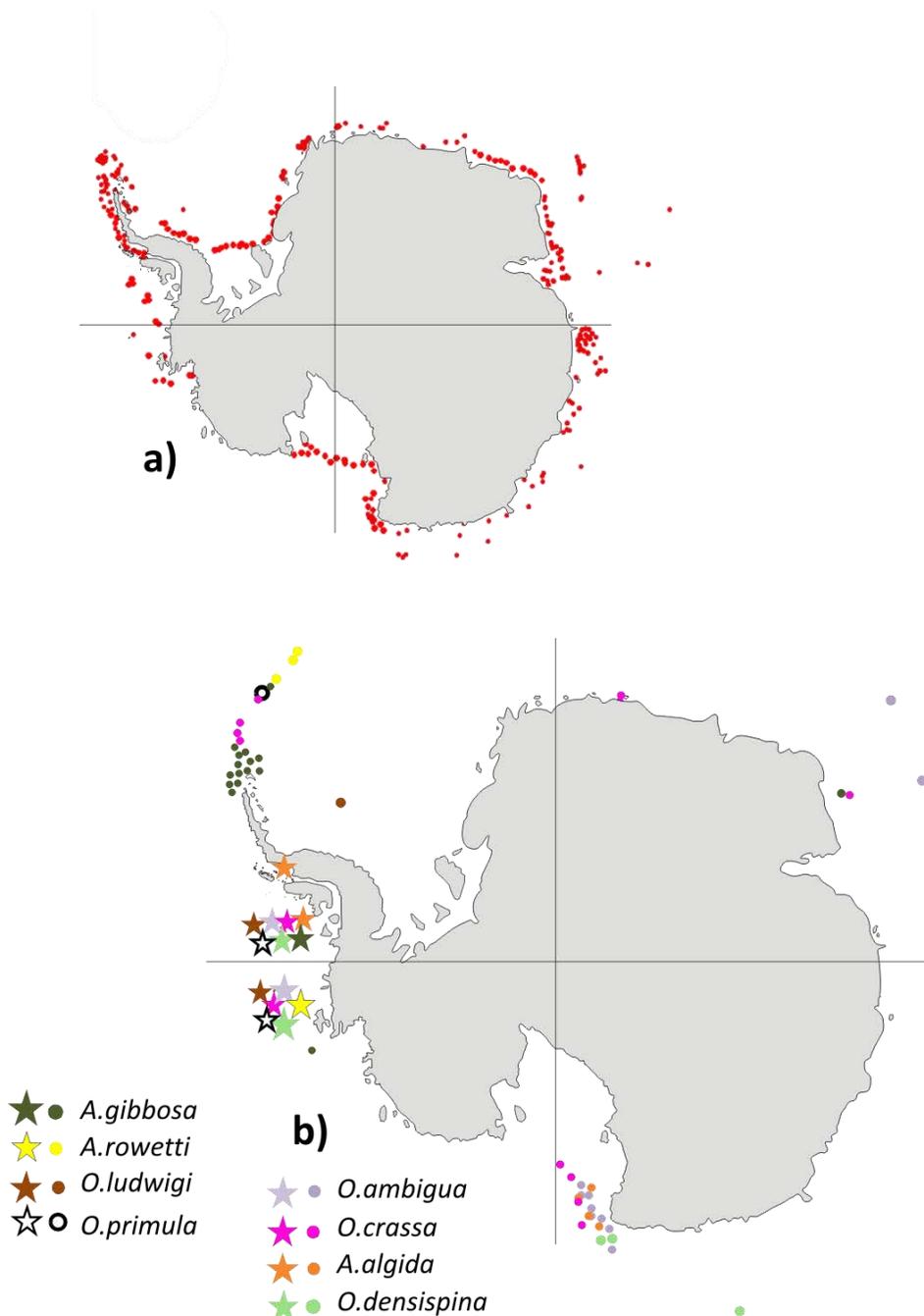


Figura 5.2.5 a) Mapa de distribución de los registros de ofiuroides en la Antártida y **b)** mapa de distribución de las especies que son citas nuevas en el Mar de Bellingshausen (● : distribución conocida hasta este estudio y ★ : localización de los registros de esas especies que se añaden con este trabajo).

5.2 Clase Ophiuroidea

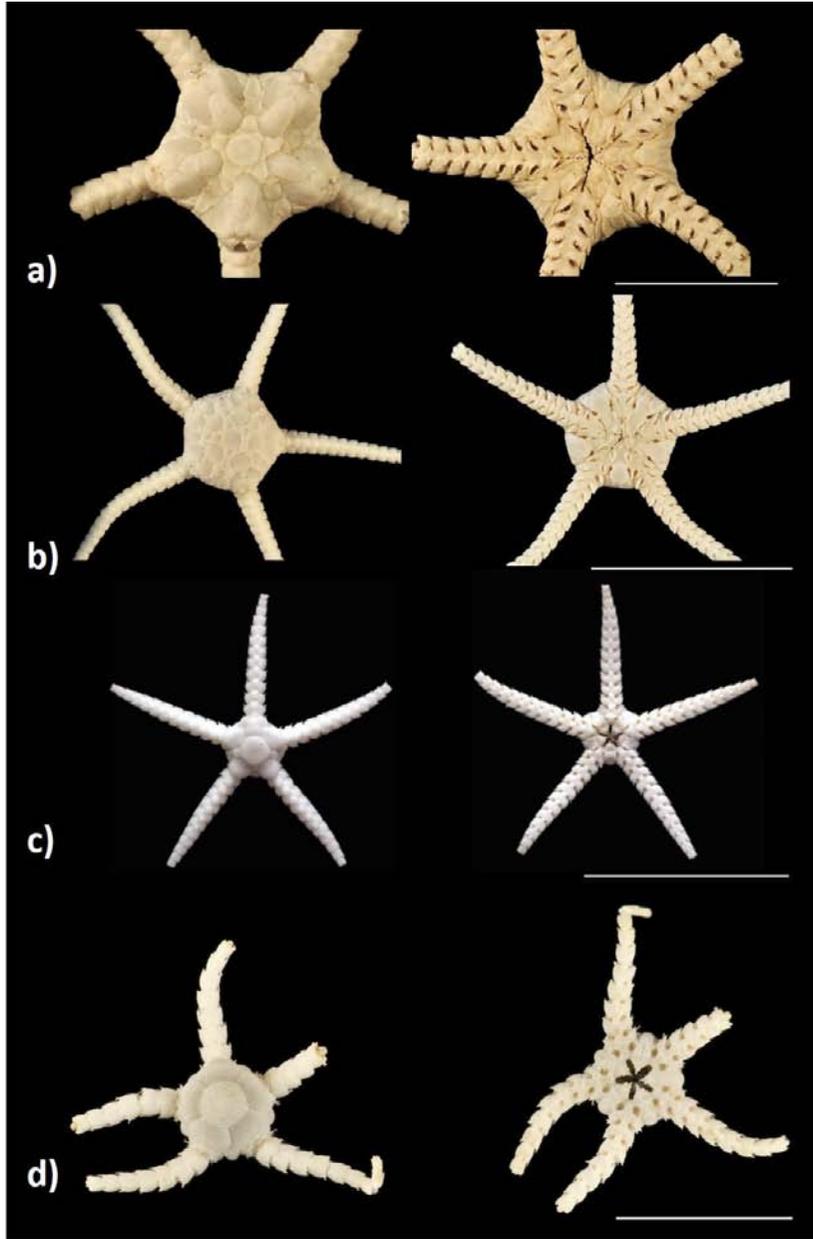


Figura 5.2.6 Especies que son citas nuevas (cara dorsal: a la izquierda y cara ventral: a la derecha), a) *Amphiophiura gibbosa* (escala= 10mm), b) *Amphiophiura rowetti* (escala= 15mm), c) *Ophiomastus ludwigi*

5.2 Clase Ophiuroidea

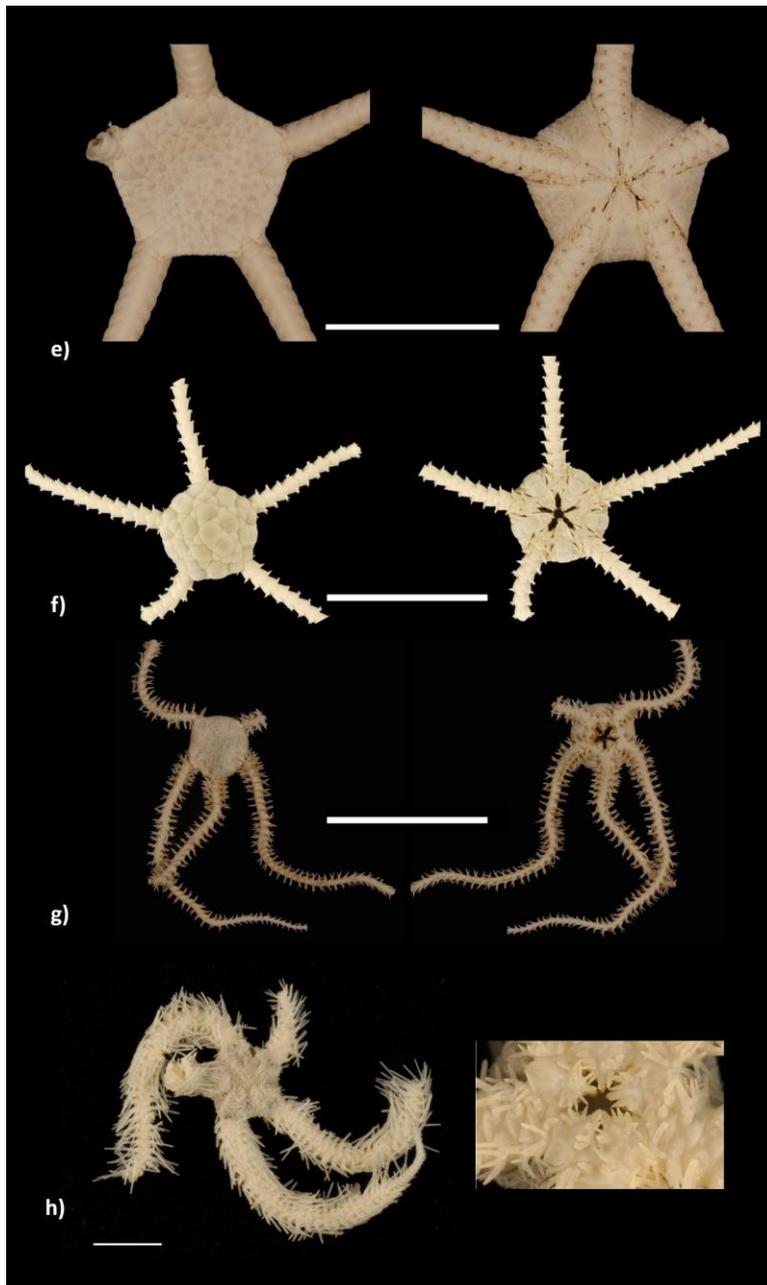


Figura 5.2.6 (continuación) Especies que son citas nuevas (cara dorsal a la izquierda y cara ventral a la derecha), **e)** *Ophiura ambigua*, escala= 10mm, **f)** *Ophiura crassa*, escala= 15mm, **g)** *Amphiura algida*, escala= 15mm, **h)** *Ophiacantha densispina*, escala= 10mm. (Fuente de imagen **h)**: Museum Victoria, Australia).

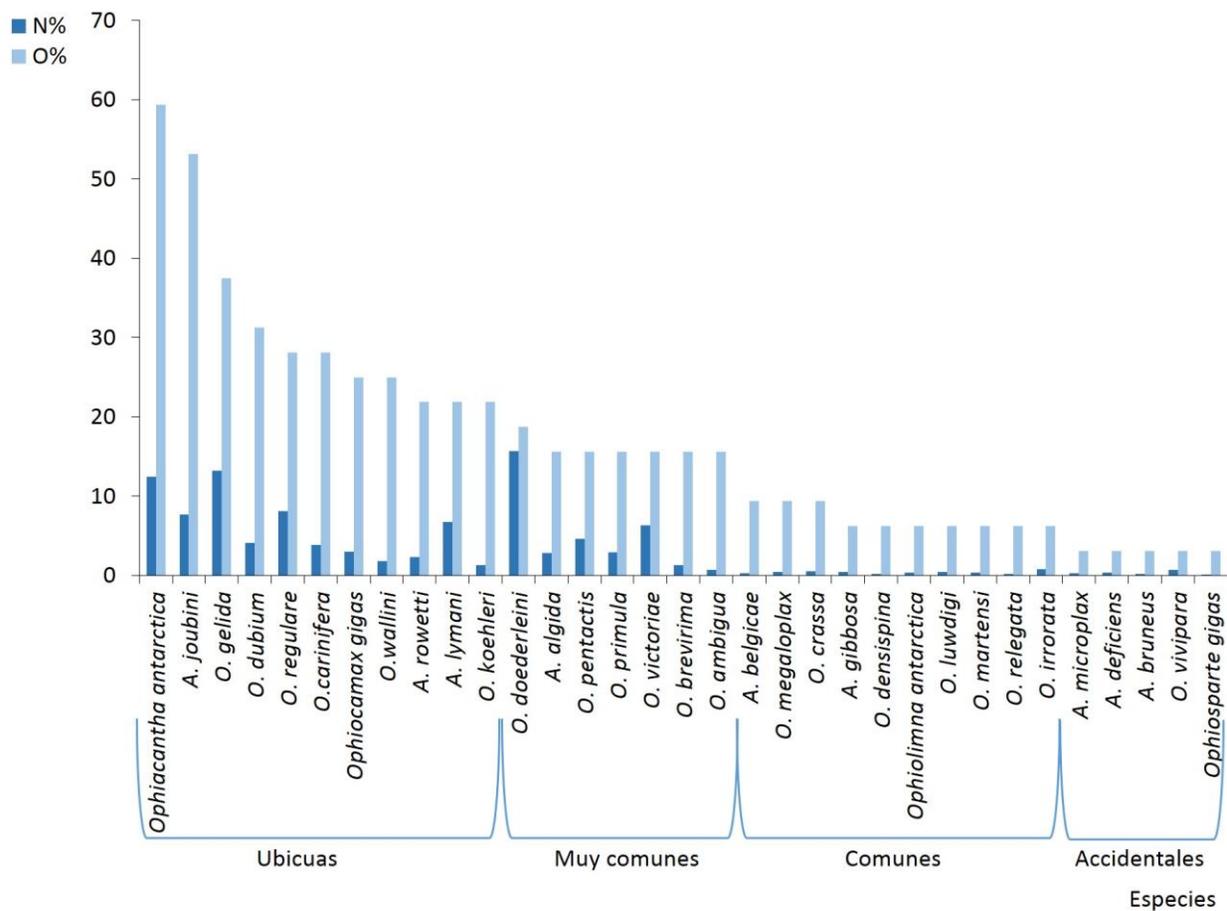


Figura 5.2.7 Abundancia (N%) y ocurrencia (O%), en porcentajes, de las especies de ofiuras recolectadas en las estaciones estudiadas.

5.2 Clase Ophiuroidea

Estructura de la comunidad

Los resultados del dendrograma de clasificación entre estaciones, muestran 3 agrupaciones segregadas por fronteras: fuerte en uno de los nodos y fuerte y débil en el otro (fig. 5.2.8).

La **agrupación A1** (7 especies). Formada por la estación MB26 situada en la parte Oeste del área de estudio y con 1920m de profundidad y por la estación MB35 situada en una longitud intermedia de la zona de trabajo y con una profundidad de 1117m. Caracterizan a esta comunidad las especies *O. doderleini* y *O. wallini*, comunes a ambas estaciones.

La **agrupación A2** está formada por 7 estaciones, 5 de ellas, son estaciones del talud de gran profundidad (1324m-3304m) situadas en la parte central del Mar de Bellingshausen (MB30, MB31 y MB38, MB29 y MB32) y dos estaciones someras: PA18 y PA19 (355-517m) situadas en Bahía Margarita. En esta agrupación se presentan 18 especies, siendo la especie ubicua *Ophiacantha antarctica* la que caracteriza la agrupación. Cuatro especies son exclusivas de esta agrupación (*A. bruneus*, *Ophiolimna antarctica*, *O. martensi* y *O. irrorata*).

La **agrupación A3** formada por 14 estaciones que en su mayoría, están situadas en el borde de la plataforma, es excepción la estación MB3 con 1432m de profundidad. Como puede verse en la figura 5.2.8 es una agrupación con una elevadísima riqueza específica. En ella se presentan 29 de las 33 especies de ofiuras recolectadas, de las cuales 7 son exclusivas de esta agrupación (*A. gibbosa*, *A. microplax*, *A. deficiens*, *O. densispina*, *O. vivipara*, *O. ludwigi* y *Ophioparte gigas*).

5.2 Clase Ophiuroidea

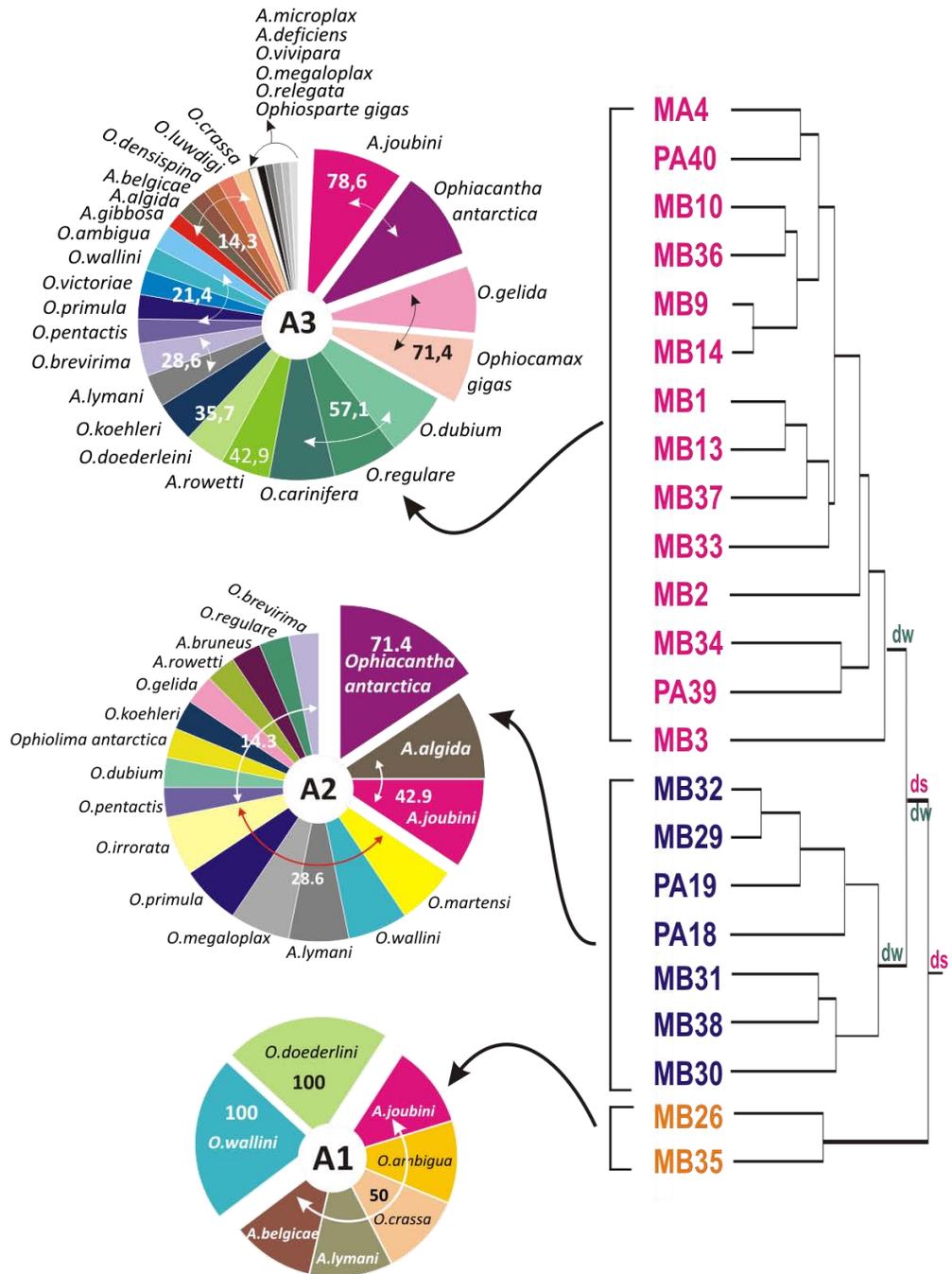


Figura 5.2.8 Dendrograma resultante del estudio de clasificación mediante el índice de similitud de Baroni-Urbani, en relación del contenido faunístico. En los diagramas de sectores se representa el porcentaje de ocurrencia de las especies presentes en cada agrupación.

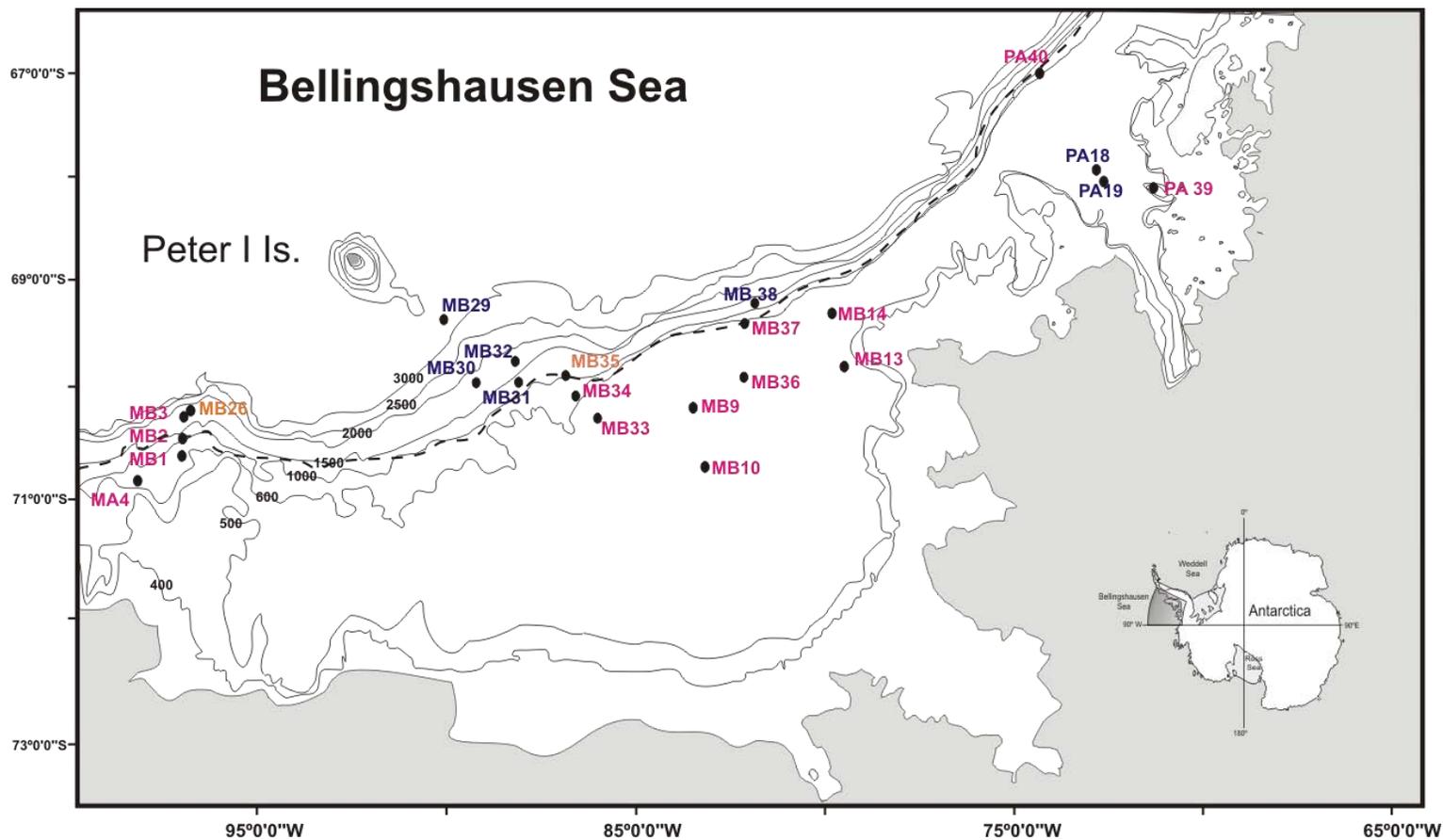


Figura 5.2.9 Localización en el área de estudio de las agrupaciones de estaciones obtenidas en el dendrograma de clasificación. (Batimetría resumida).

5.2 Clase Ophiuroidea

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

En el primer análisis de correspondencias canónico (ACC), se desprecia la latitud al estar correlacionada con la profundidad (ver Capítulo 5.1 Clase asteroidea donde se realizó un análisis de correlación entre las variables latitud, longitud y profundidad). En este ACC realizado con los datos de presencia-ausencia de especies de ofiuras, se pueden ver representadas la profundidad y la longitud frente a las especies recolectadas en cada una de las estaciones (fig. 5.2.10). Con el fin de determinar la importancia relativa de cada variable ambiental en el análisis, así como para asegurar su significación ($p \leq 0.05$), se realizó el test de MonteCarlo (1000 permutaciones).

El único eje significativo es el eje I, siendo la variable profundidad la que mejor se ajusta a este eje que además, explica prácticamente el 100% de la varianza de los datos. Por tanto, esta variable es la que mejor explica la ordenación de las especies en el área, como puede verse en el mapa (fig. 5.2.11a), apareciendo las especies *Ophiura irrorata* y *Ophioplinthus martensi* en 3 estaciones profundas del área de estudio y en el mapa (fig. 5.2.11b) puede observarse como las diferentes especies del género *Ophioplinthus* ocupan diferentes rangos batimétricos.

Se realizó un segundo ACC para explorar la influencia de las variables que caracterizan el sedimento sobre la taxocenosis de ofiuras (fig. 5.2.12). Se han empleado las variables profundidad y las características del sedimento (granulometría, contenido en materia orgánica y potencial Redox). Solo el eje I ha resultado significativo ($p < 0.05$) y explica por sí solo el 38.95% de la varianza de los datos. Este eje estuvo correlacionado mayoritariamente con la profundidad (D), el contenido en materia orgánica (MO) y en arenas del sedimento (S) y en menor medida con el potencial Redox (R), el contenido en gravas (G) y en fangos del sedimento (M). El resto de ejes no fueron significativos. En la representación de este segundo análisis se reflejan las agrupaciones del dendrograma de clasificación (fig. 5.2.8).

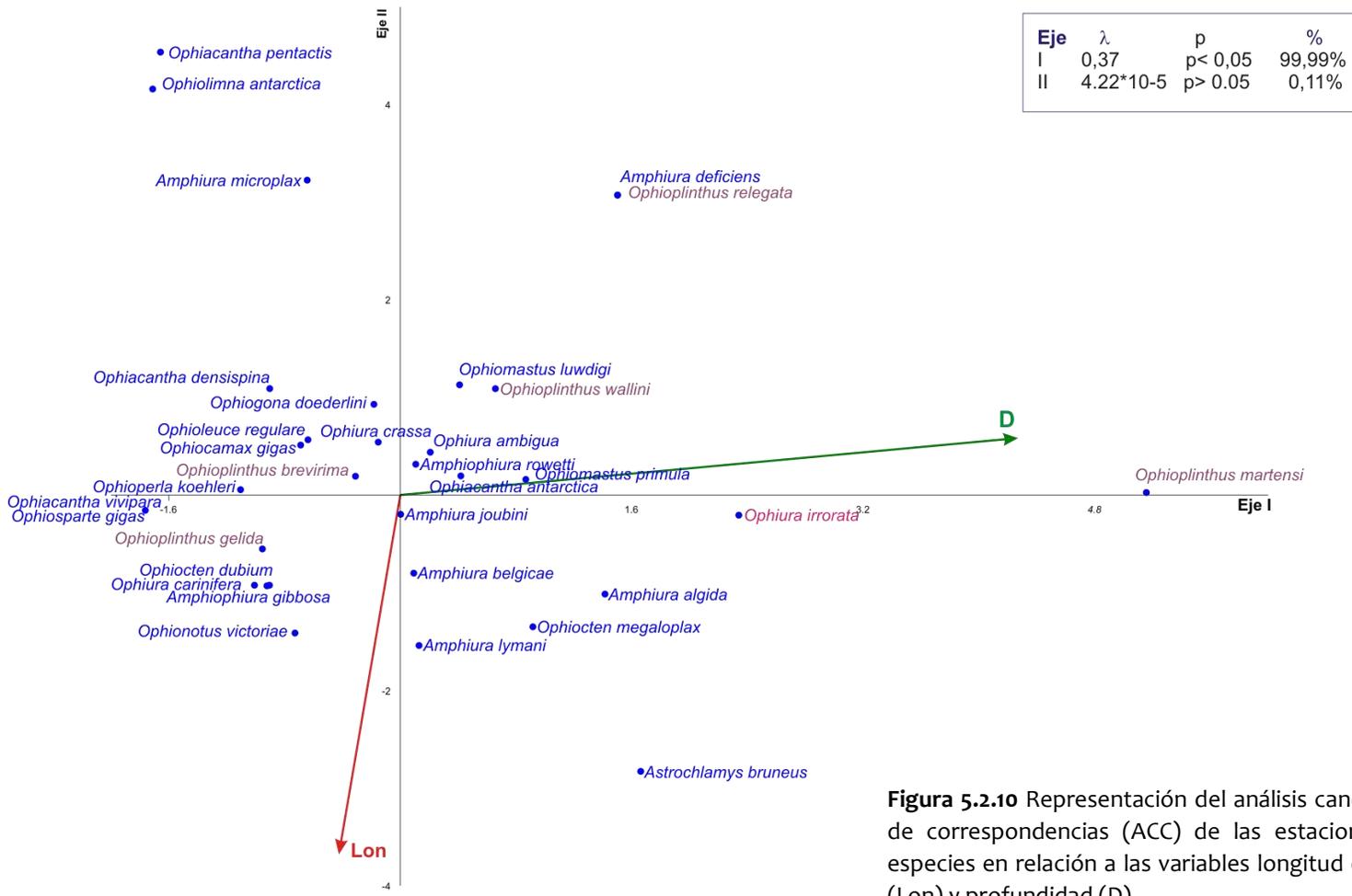


Figura 5.2.10 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las estaciones y especies en relación a las variables longitud oeste (Lon) y profundidad (D).

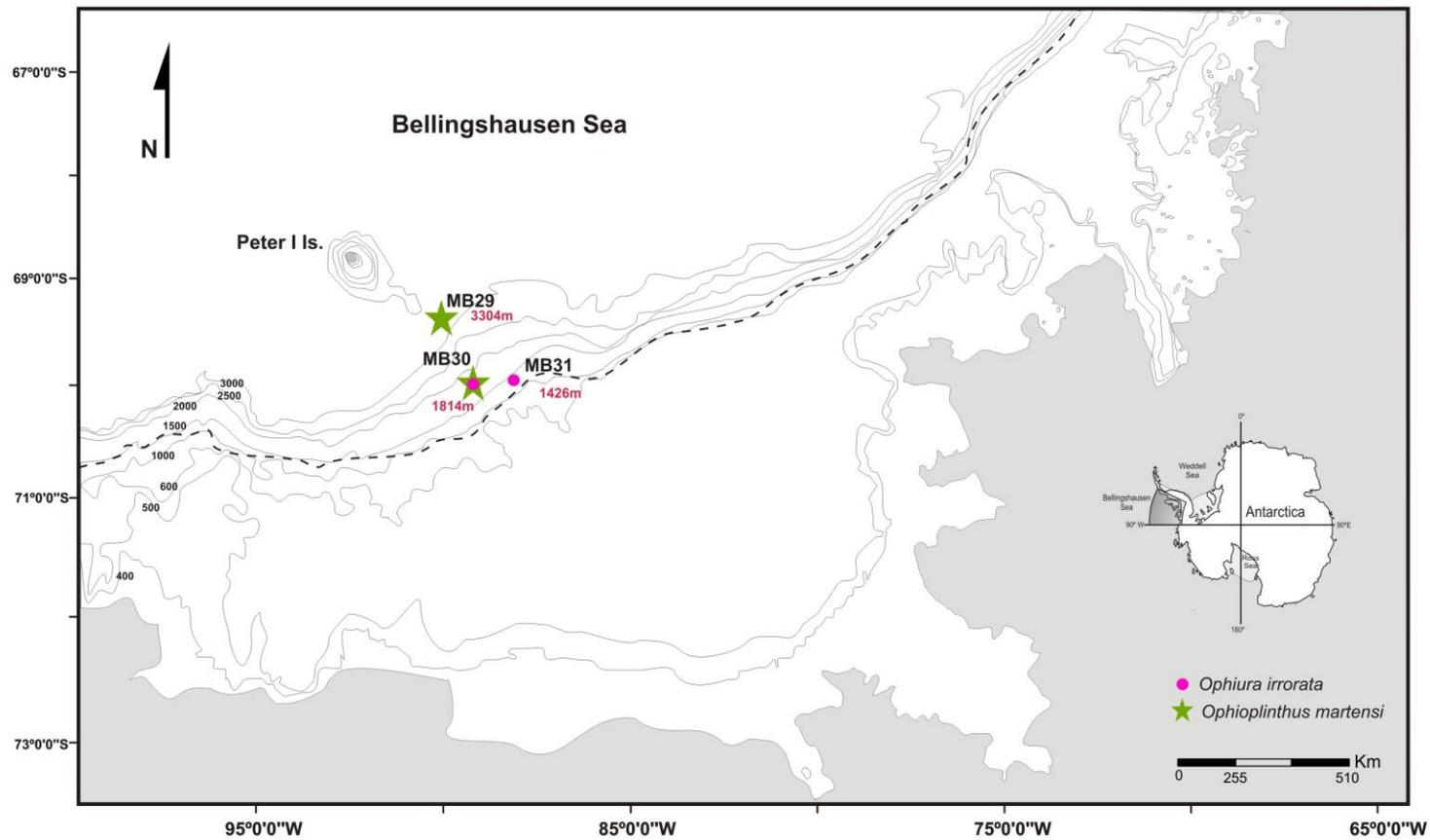


Figura 5.2.11 a) Representación en el área de estudio de la distribución de las especies *O. irrorata* y *O. martensi*. (Batimetría resumida).

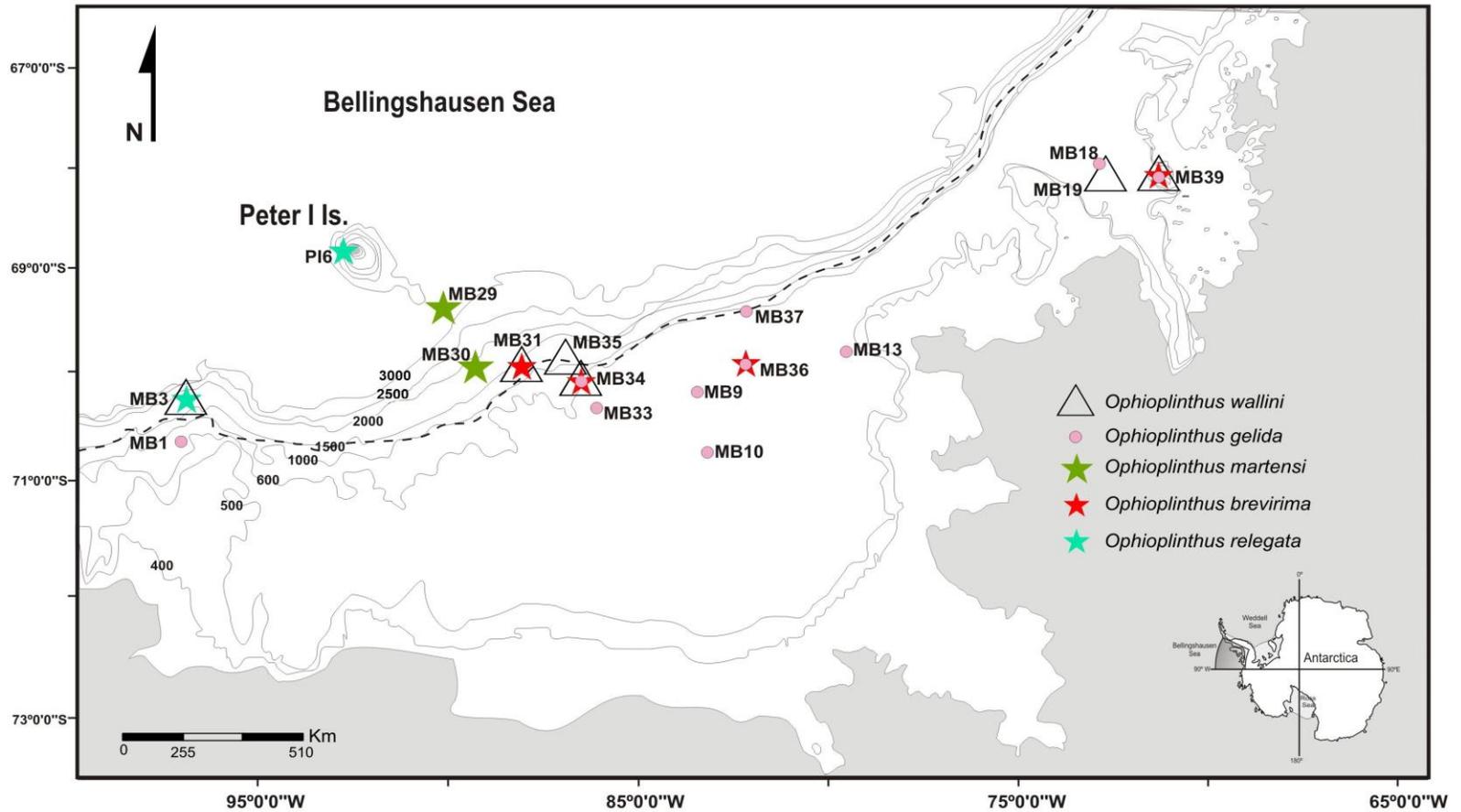
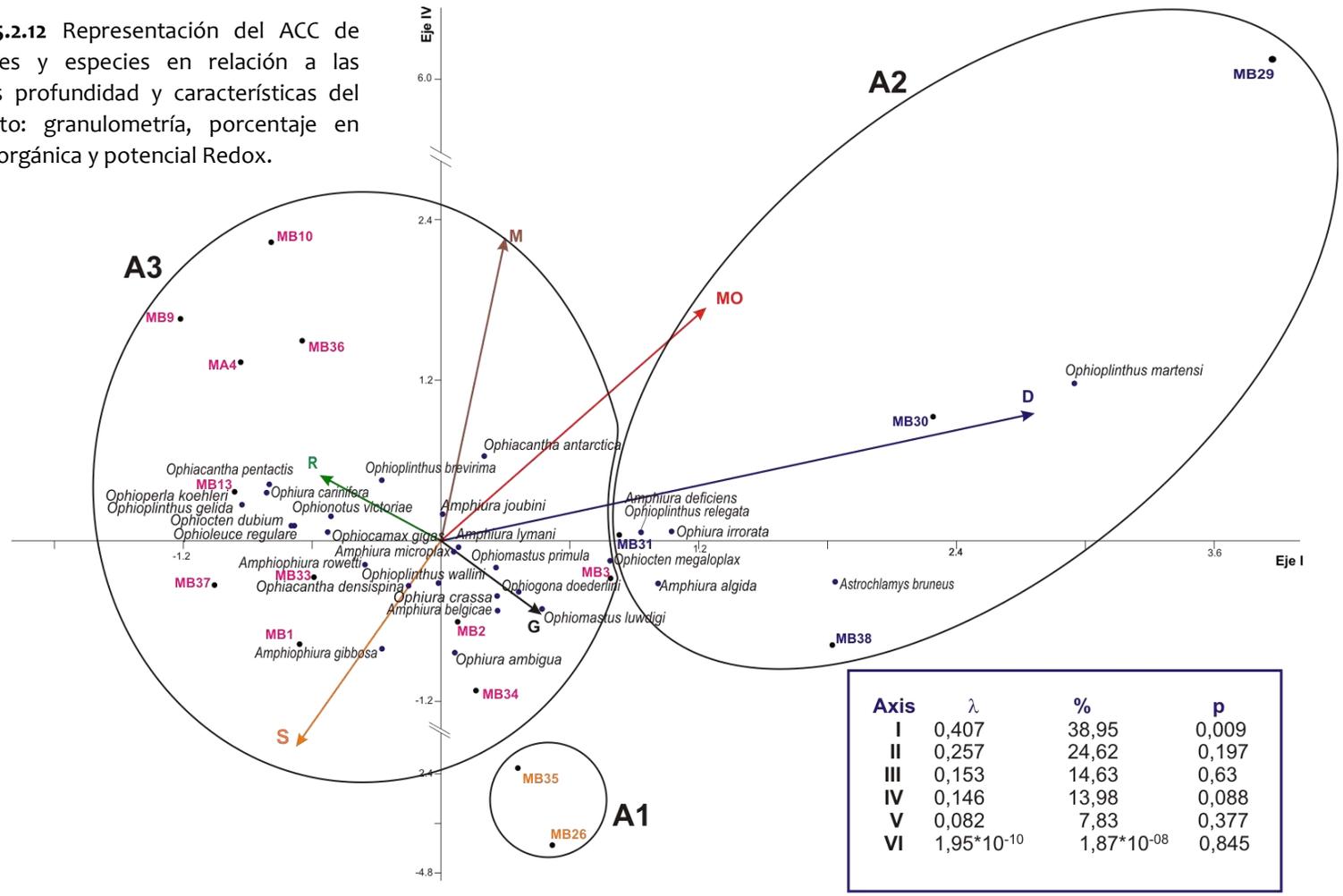


Figura 5.2.11 (Continuación) b) Representación en el área de estudio de la distribución de las especies del género *Ophioplinthus*. (Batimetría resumida).

Figura 5.2.12 Representación del ACC de estaciones y especies en relación a las variables profundidad y características del sedimento: granulometría, porcentaje en materia orgánica y potencial Redox.



5.2 Clase Ophiuroidea

IV. Discusión

Caracterización de la comunidad.

Según la World Ophiuroidea Database (Stöhr *et al.* 2015) existen 2136 especies de ofiuras, de estas, 219 tienen distribución en el Océano Sur (Martín-Ledo y López-González 2014), lo que constituiría el 10.25% de la riqueza mundial. Estas referencias han variado mucho en estos últimos años, debido a los distintos criterios a la hora de considerar los límites de la distribución de dichas especies en el Océano Sur, ya que unos los establecen en el Frente Subtropical (Martín-Ledo y López-González 2014 (219 especies) basado en los criterios de Deacon (1982) (Rodríguez *et al.* 2007) y otros hasta el Frente Polar (Stöhr *et al.* 2012 (126 especies)). Por tanto, las ofiuras antárticas (*sensu* Stöhr *et al.* 2012) constituirían el 5.9% de la riqueza específica mundial. Igualmente, existen discrepancias en los argumentos taxonómicos y filogenéticos que apoyan la validez de una especie, como se pueden observar en las bases de datos consultadas (Stöhr *et al.* 2015 y Van de Putte *et al.* 2015).

En el MB se habían citado 15 especies con anterioridad al presente trabajo (OBIS 2015, Lemaitre 2009). En el área de estudio que nos ocupa, se han registrado 33 especies de las cuales 8 ya habían sido citadas, de tal forma que actualmente se pueden considerar un total de 40 especies en el MB, que representan el 31.75% de la riqueza de ofiuras de la Antártida.

Con este trabajo, se aportan 8 citas nuevas de ofiuras para el Mar de Bellingshausen:

***Amphiophiura gibbosa*.** Hasta hace relativamente poco tiempo, se sabía de registros de esta especie en el Arco de Scotia, norte del Mar de Amundsen e Islas South Orkneys, con un rango de distribución barimétrica entre los 132m y 417m. Durante la campaña Bentart 2006, se muestreó la especie en las estaciones MB33 y 34 (438m y 603m, respectivamente). Y en 2008, la British Antarctic Survey recolectó esta especie en el Mar de Amundsen a 3193m.

***Amphiophiura rowetti*.** Esta especie solo estaba citada en el Arco Scotia, en un rango de 65 a 677m de profundidad. Con este estudio se amplía su rango batimétrico, ya que se recolectó en 7 estaciones desde la MB1 a la PA40 entre los 402 y 1814m.

***Ophiomastus ludwigi*.** Solo se le conoce un registro en el Mar de Weddell (Bigatti 2010), aunque en esta cita no se precisa la profundidad a la que se le recolectó.

5.2 Clase Ophiuroidea

Se muestreó en dos estaciones; durante Bentart 2003 en la estación MB3 a 1432m y durante Bentart 2006 en la estación MB34 a 603m.

Ophiomastus primula. Estaba registrada en el Arco de Scotia, recolectada a 3301m (NMNH Smithsonian Institution). En las campañas Bentart se le ha muestreado en 5 estaciones en un rango batimétrico de 438 a 1814m.

Ophiura ambigua. Especie de distribución antártica y subantártica, con una serie de registros dispersos en las Islas Crozet, Kerguelen, Heard y en el Mar de Ross, entre los 347 y 1612 m. Con el presente trabajo, se amplía su rango de profundidad ya que, se le muestreó en 5 estaciones (en ambas campañas Bentart) entre los 495 y 1926 m.

Ophiura crassa. Registrada en la Antártida en profundidades entre los 89 y 564m. Es nueva cita en el Mar de Bellingshausen, recolectándose en 3 estaciones de la zona (MB2, MB34, y MB35) entre los 603 y 1132m por lo que, se amplía su rango de distribución en profundidad.

Amphiura algida. Hasta ahora solo se tenían registros de esta especie en el Mar de Ross entre los 163 y 215m. Se recolectó en 4 estaciones durante la campaña Bentart 2006 (MB30, MB31, MB34, MB38 y PA39), entre los 167 y 1814m por lo que, se amplía su rango batimétrico de distribución.

Ophiacantha densispina. Registrada en varias localidades dispersas del Sur de Tasmania, Mar de Ross y las Islas Malvinas entre 415 y 2024m. Se le muestrea en ambas campañas Bentart en 2 estaciones (MB2 y MB33) a 726 y 438m.

Las ofiuras recolectadas, faltan en 5 de las 32 estaciones muestreadas en el área de estudio. Estas estaciones son, 4 de ellas estaciones muy profundas (1191m-2044m) siendo dos de ellas las estaciones profundas muestreadas cerca de Isla Pedro I y la quinta estación donde no aparecieron ofiuras es MB16, que como se irá viendo a lo largo de los diferentes capítulos es una estación especial en tanto que, en ella solo se presentan equinodermos de la Clase Echinoidea.

Las especies de ofiuras que caracterizarían la zona de estudio son *Ophiacantha antarctica* y *A. joubini*, que son las que tienen mayor ocurrencia en la zona, aparece también como especie de ofiura ubicua: *O.gelida*, que es además una de las especies más abundante en la zona.

Once de las 33 especies de ofiuras recolectadas son ubicuas mientras que tan solo 5 son especies accidentales, lo que indica que 28 especies de ofiuras se localizan, cada una de ellas, en al menos 3 estaciones.

5.2 Clase Ophiuroidea

Estructura de la taxocenosis

Las ofiuras del MB parecen estructurarse en una única comunidad, aunque se puede observar cierta influencia de la profundidad, ya que el contenido de especies es muy bajo en las estaciones más profundas, pero esto también se observa en estaciones más superficiales cercanas a la Península Antártica (PA18 y PA19), lo que explica su asociación (de unas y otras estaciones en una misma agrupación). Las razones que, explicarían esta falta de especies en la Península resultan difíciles de vislumbrar, porque carecemos de datos ambientales que ayuden en la explicación, más aún cuando la situación en longitud de dichas estaciones, debería manifestar diferencias en el contenido específico, según se observa los trabajos biogeográficos ya publicados (Manjón-Cabeza y Ramos 2003, Martín-Ledo y López-González 2014). Ignorando este hecho, las estaciones más pobres y profundas se asocian en una comunidad ligeramente distinta, teniendo en cuenta la cantidad de especies que comparten con el resto de agrupaciones obtenidas en el estudio de clasificación. Esta segregación se debe a la presencia, de dos especies que sí restringen su distribución a zonas más profundas, *Ophiura irrorata* y *Ophioplithus martensi*, ambas con cierta preferencia por fondos fangosos con bastante contenido en gravas (fig. 5.2.11a).

En este sentido, algo parecido ocurre con las estaciones MB26 Y MB35, dos estaciones profundas con un contenido faunístico muy bajo, pero con fondos muy diferentes, la primera de arenas y en la segunda, de fango rico en gravas. En este caso, parece que la única razón que asocia a estas dos estaciones es su baja riqueza específica. Estos resultados solo podrían explicarse según dos hipótesis:

(1) Aunque la base de datos es la apropiada y los resultados obtenidos tienen la suficiente robustez taxonómica y de muestreo, éstos podrían ponerse en duda ya que, pudieran ser el fruto de un artificio matemático debido a que, las estaciones de baja riqueza específica contienen muchas ausencias y, probablemente el uso del índice de Baroni (que valora las dobles ausencias) no sea el adecuado porque incrementa el valor de similitud entre las estaciones en relación a las ausencias compartidas, y las segrega del resto de estaciones aunque su contenido faunístico sea muy parecido al del resto. En cualquier caso, los casos excepcionales son PA18 y PA19, pero al no tener registros de los datos ambientales, esta hipótesis no se puede ni confirmar ni refutar.

5.2 Clase Ophiuroidea

(2) Las ofiuras muestran este tipo de patrones en otras áreas estudiadas y se consolida el hecho de que, este grupo taxonómico es euríbato y que sus especies tienen amplias áreas de distribución gracias a sus estrategias alimenticias y reproductivas. De las 33 especies que contiene este estudio, 20 tienen una distribución que supera los 1000m y solo 3 se localizan únicamente a partir de esa profundidad (1324-3304), pero lo más importante es que, la mayoría se distribuye desde los 400m. Los casos más extremos son los de *Amphiura joubini* (167-1814) y *Ophiacantha antartica* (167-3304m). Estas especies son las más frecuentes en el área de estudio y este hecho no es aislado ya que, se distribuyen por todo el Océano Sur ascendiendo por el Arco del Scotia y Australia (OBIS 2015). Esta hipótesis está refrendada por estudios que avalan que, el 72% de las especies de ofiuras antárticas son euríbatas y que de ellas el 50% son especies endémicas, mientras que en el caso de las estenobatas (27% de las especies totales) el 85% son endémicas. Esto, junto con aspectos relacionados con la estrategia reproductiva, y el sistema de corrientes profundas en la Antártida podría explicar la constancia de la mayoría de las especies, y la dificultad que representa su estudio, a nivel local (como el presente estudio) o a mayor escala en trabajos biogeográficos.

Por otro lado, existen diversos estudios que subrayan el hecho de que, muchos taxones de aguas frías tienen comunidades con contenidos faunísticos muy similares en la plataforma y en el talud (Gage y Tyler 1991) y por lo tanto, la fauna vágil se desplazaría de un lugar a otro, sobre todo en épocas interglaciales, donde se reproduce anualmente expansión y retroceso de la banquisa de hielo que, en el caso del MB, tiene sus máximos en el borde de la plataforma (Brey *et al.* 1996, Thatje *et al.* 2005).

Sin embargo, en estudios anteriores se observa que la temperatura (Pawson 1994) y la profundidad (Pawson 1994, Manjón-Cabeza y Ramos 2003) son factores que pueden controlar las comunidades de ofiuroideos que se distribuyen siguiendo un gradiente de profundidad.

En cualquier caso, existen dos factores a tener en cuenta que no están incluidos en los razonamientos anteriores, por un lado la escala a la que se realiza el estudio y por otro que, probablemente existan otros factores ambientales, en este caso bióticos, que sean los que controlen las comunidades de ofiuroideos. En otros estudios realizados en nuestro laboratorio (Manjón-Cabeza *et al.* 2014, Gomez-Delgado 2015) se ha observado que las ofiuras son indicadoras de hábitats. Esto significa que, sería necesario un análisis paralelo de factores bióticos procedentes

5.2 Clase Ophiuroidea

del estudio de la comunidad bentónica a las que se asocian, ya que probablemente la ausencia de corales y filtradores de gran porte (Gutt 2007) determine la taxocenosis de ofiuras de la zona.

La importancia de este análisis reside en dos cuestiones fundamentales:

(1) La profundidad. Las comunidades 3D antárticas, formadas por grandes esponjas (demosponjas) y ascidias, se distribuyen en las zonas costeras y más someras de la plataforma oceánica. Sin embargo, las zonas profundas del talud presentan condiciones que son más apropiadas para corales y hexactinélidas, que conformarían un hábitat completamente distinto. En las llanuras batiales y abisales, estas comunidades 3D desaparecen y los fondos no son óptimos para muchas especies.

(2) El tipo de alimentación y forma de vida. Las ofiuras muestran distintos hábitos de alimentación, aunque la mayoría son omnívoras. Las especies de la familia Amphiuridae, comúnmente entendidas como sedimentívoras, asociadas a fondos fangosos o a arenas finas con alto contenido en materia orgánica, suelen cambiar sus conductas alimenticias y en aguas profundas se asocian a comunidades de esponjas sobre las que se disponen con los brazos extendidos hacia la columna de agua, comportándose como suspensívoras, hábitos más relacionados con otros géneros, como por ej. *Ophiactis*. Sin embargo, necesitan volver al sedimento para incubar sus huevos enterrando los brazos hasta apoyar el disco sobre el sedimento.

En otros casos, se dan relaciones descritas como parasitismo o simplemente como de epibiontes, tal como ocurre con las esponjas del género *lophon* (Brueggeman 1998 y Ríos pers. com.), que presentan una especificidad muy alta con determinadas especies simpátricas del género *Ophioplinthus*. En nuestro caso, *lophon unicorne* Topsent, 1907 sobre *Ophioplinthus gélida*. Ocurriendo esto mismo, con algunas especies de hidrozoos.

Por razones puramente estadísticas, se ha preferido realizar este estudio (de la influencia de las variables bióticas) junto con el resto de equinodermos en el último capítulo de la presente memoria, ya que incluirá estaciones muy someras que ayudarán a completar el rango batimétrico y el número de muestras para poder estudiar la significación de dichos análisis.

5.2 Clase Ophiuroidea

V. Bibliografía.- Clase Ophiuroidea

- Barnes RD (1987) Invertebrate Zoology- Saunders College Publ, Philadelphia
- Bartsch I (1982) Ophiuroidea (Echinodermata) from the Patagonian shelf. *Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut* 79: 211–250
- Bernasconi I & D' Agostino M (1971) Ofiuroideos argentinos. Clave para los órdenes, subórdenes, familias, subfamilias y géneros. *Physis* 30(81): 447-469
- Bernasconi I & D' Agostino MM (1973) Nueva especie de ofiuroideo Antártico *Ophiurolepis granulifera* sp. nov. (Ophiuroidea, ophiuridae). *Physis Sección A* 32 (85): 263-266
- Bernasconi I & D'Agostino MM (1974) Equinodermos Antarticos III. Ofiuroideos 1. Ofiuroideos del extremo norte de la Península Antártica. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Buenos Aires. *Hidrobiología* 4:81–133
- Bernasconi I & D'Agostino MM (1975) Equinodermos Antárticos: III. Ofiuroideos. 2. Ofiuroideos de Georgias del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Hidrobiología* 5: 1–23
- Bernasconi I & D'Agostino MM (1977) Nueva especie de ofiuroideo Antártico *Ophiomastus trispinosus* sp. nov. (Ophiuroidea, ophiuridae). *Physis Sección A* 36 (92): 65-67
- Bernasconi I & D' Agostino MM (1978) Equinodermos Antarticos: III. Ofiuroideos. 3. Ofiuroideos de Sandwich del Sur y Georgias del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Hidrobiología* 5: 203–218
- Branch ML, Jangoux M, Alvá V, Massin C, Stampanato S (1993) The Echinodermata of sub-Antarctic Marion and Prince Edward Islands. *S Afr J Antarct Res* 23:37–70
- Bigatti G (2010) Marine invertebrate from Argentina, Uruguay and Chile. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina: <http://www.iobis.org>
- Brey T, Dahm C, Gorny M, Klages M, Stiller M, Arntz WE (1996) Do Antarctic benthic invertebrates show an extend level of eurybathy? *Antarctic Science*, 8: 3–6
- Bruggeman P (1998) Underwater Field Guide to Ross Island & McMurdo Sound, Antarctica.
- Chen Z Q & McNamara KJ (2006) End-Permian extinction and subsequent recovery of the Ophiuroidea (Echinodermata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 236 (3-4): 321-344.
- Cherbonnier G (1962) Ophiures de l'expédition Antarctique Belge (1960–1961). *Bulletin Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 38: 1–31
- Clark AH (1951) The brittle stars of the United States Navy Antarctic Expedition 1947–48. *J Wash Acad Sci* 41:26–30
- Dahm C (1996) Ökologie und Populations dynamic antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata). *Ber Polarforsch* 194: 1-289

5.2 Clase Ophiuroidea

- Dahm C (1999) Ophiuroids (Echinodermata) of southern Chile and the Antarctic: taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species. *Scientia Marina* 63: 427–432
- Deacon GER (1982) Physical and biological zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Res* 29: 1-16
- Dearborn JH, Ferrari FD, Edwards KC (1986) Can pelagic aggregations cause benthic satiation? Feeding biology of the antarctic brittle star *Astrofoma agassizii* (Echinodermata: Ophiuroidea). In: Kornicker L (ed) *Biology of the Antarctic seas XVII*, Antarct Res Ser 44. American Geophysical Union, Washington DC, pp 1–28
- Fell HB (1960) Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 26: 1–44
- Fell HB (1961) The fauna of the Ross Sea: Ophiuroidea. *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin* 142: 1–79
- Fell HB (1962) Evidence for the validity of Matsumoto's classification of Ophiuroidea. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 10: 145–152
- Fell HB, Holzinger T, Sherraden M (1969) Ophiuroidea. In: Bushnell VC & Hedgpeth JW (eds) *Antarctic Map Folio Series, Folio 11*. American Geographical Society, New York, pp 42–43
- Fratt DB & Dearborn JH (1984) Feeding biology of the Antarctic brittle star *Ophionotus victoriae* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Polar Biology* 3: 127-139
- Gage JD & Tyler PA (1991) *Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep sea floor*. Cambridge University Press, Cambridge
- Gerdes D, Klages M, Arntz WE, Herman RL, Galéron J, Hain S (1992) Quantitative investigations on macrobenthos communities of the southeastern Weddell Sea shelf based on multibox corer samples. *Polar Biol* 12: 291-301
- Gómez-Delgado AI (2015) Los ofiuroides de la Plataforma Patagónica Argentina. Trabajo Fin de Máster. Departamento de Biología Animal. Universidad de Malaga
- Grieg JA (1929a) Some Echinoderms from the South Shetlands. *Berg Mus Arb Nat* 3:1–10
- Grieg JA (1929b) Echinodermata from the Palmer Archipelago, South Shetlands, South Georgia and Bouvet Island. Oslo, *Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expedition (1927–1929 and 1928–1929)* 2. Dybwad, Oslo, pp 1–16
- Gutt J (2007). Antarctic macro-zoobenthic communities: a review and an ecological classification. *Antarctic Science* 165-182. doi: 10.1017/S0954102007000247
- Hendler G & Dearborn JH (1990) Ophiuroidea (Schlangensterne). In: Wagele W & Sieg J (eds) *Fauna der Antarktis*, pp 176-181
- Hertz M (1927a) Die Ophiuriden der Deutschen Tiefsee-Expedition. I. Chilophiurida Matsumoto (Ophiolepididae, Ophioleucidae, Ophiodermatidae, Ophiocomidae). *Wiss Ergebn Dtsch Tiefsee-Exped Dampfer Valdivia (1898–1899)* 22: 59–122
- Hertz M (1927b) Die Ophiuroiden der Deutschen Südpolar Expedition 1901–1903. *Deutsche Südpolar Expedition 1901–1903. Zoologie* 19(2): 1–56

5.2 Clase Ophiuroidea

- Hunter RL (2007) Morphological cladistic analysis of *Ophiurolepis* Matsumoto, 1915 (Ophiurida: Ophiuridae) from the Southern Ocean. *Zootaxa* 1401: 33–51
- Hyman L H (1955) *The Invertebrates: Echinodermata: The Coelomate Bilateria*. MacGraw-Hill Book Company, New York, Toronto and London
- Koehler R (1901) Echinides et ophiures. Resultats du voyage du SY Belgica 1887–1889, rapports scientifiques. Buschmann, Antwerpen
- Koehler R (1906) Echinodermes (Stellerides, Ophiures et Echinides). Expédition Antarctique Française 1903–1905. Masson, Paris, pp 1–41
- Koehler R (1908) Astéries, ophiures et echinides de l'expédition Antarctique Nationale Ecossoise. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 46: 529–649
- Koehler R (1912a) Echinodermes (Asteries, Ophiures et Echinides). Deuxième Expédition Antarctique Française 1908-1910. *Sciences Naturelles (Documents Scientifiques)*: 1-270
- Koehler R (1912b) Echinodermes (Asteries, Ophiures et Echinides). Paris, Masson, 270
- Koehler R (1922) Echinodermata Ophiuroidea. *Scientific Reports of the Australasian Antarctic Expedition 1911–1914* 8: 1–98
- Koehler R (1923) Astéries et Ophiures. Further Zoological Results of Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 1 (1): 1-145
- Lemaitre R, Harasewych MG, Hammock J (2009) A Database of Antarctic and Subantarctic Marine Invertebrates. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. World Wide Web electronic publication. URL <http://invertebrates.si.edu/ANTIZ>
- Litvinova NM (1994) The life forms of Ophiuroidea (based on the morphological structures of their arms) In: David B, Guille A, Féral JP y Roux M (eds) *Echinoderms through Time: Proceedings of the eighth International Echinoderm Conference*. Balkema, Rotterdam, pp 449–454
- Lyman T (1882) Report on the Ophiuroidea. Report of the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger 1873–1876. *Zoology* 5: 1–386
- Madsen FJ (1967) Ophiuroidea. B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition (1929–1931) under the Command of Sir Douglas Mawson. Rep Ser B 9:123–145
- Manjón-Cabeza ME & Ramos A (2003) Ophiuroid community structure of the South Shetland Islands and Antarctic Peninsula region. *Polar Biology* 26: 691–699
- Manjón-Cabeza ME, Gomez-Delgado AI, Moya F (2014) Ophiuroideos del mar del Bellingshausen (Antártida). In: Ríos P, Suárez LA, Cristobo J (eds) XVIII Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina. Centro Oceanográfico de Gijón, Gijón
- Martín-Ledo R, Sands CJ, González-López PJ (2012) A new brooding species of brittle-star (Echinodermata: Ophiuroidea) from Antarctic waters. *Polar Biol.* doi: 10.1007/s00300-012-1242-z
- Martín-Ledo & López-González (2014) Brittle stars from Southern Ocean (Echinodermata: Ophiuroidea). *Polar Biology* 37 (1): 73-88

5.2 Clase Ophiuroidea

- Martynov AV (2010a) Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters. I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae. *Zootaxa* 2697: 1–154
- Martynov AV (2010b) Structure of the arm spine articulation ridges as a basis for taxonomy of Ophiuroidea (a preliminary report). In: Harris L (ed) Proceedings of the Twelfth International Echinoderm Conference. Rotterdam, Balkema, pp 233–239
- Martynov AV & Litvinova NM (2008) Deep-water Ophiuroidea of the northern Atlantic with descriptions of three new species and taxonomic remarks on certain genera and species. *Marine Biology Research* 4: 76–111
- Matsumoto H (1915) A new classification of the Ophiuroidea. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences Philadelphia* 67: 43–92
- McClintock JB (1994) Trophic biology of Antarctic shallow-water echinoderms. *Mar Ecol Prog Ser* 111:191–202
- Monteiro AMG & Tommasi LR (1983) Ophiuroidea from Antarctic and sub-Antarctic regions. 1. On three species of Gorgonocephalidae and Ophiacanthidae. *Brazilian Journal of Oceanography* 32: 33–54
- Mortensen T (1927) *Handbook of the Echinoderms of the British Isles*. Oxford University Press, London
- Mortensen TH (1936) Echinoidea and Ophiuroidea. *Discovery Reports* 12: 199–348
- Murakami S (1963) The dental and oral plates of Ophiuroidea. *R Soc NZ Trans* 4:1–48
- OBIS (2015) Distribution records of Class Ophiuroidea Gray, 1840. Available: Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. <http://www.iobis.org>. Accessed: 2015-09-30
- Paterson GLJ (1985) The deep-sea Ophiuroidea of the North Atlantic Ocean. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 49(1): 1–162
- Pawson DL (1994) Antarctic echinoderms: history, distribution, ecology, 1968–1993. In: *Echinoderms through time*, pp 99–110
- Pawson DL (2007) Phylum Echinodermata. *Zootaxa* 1668: 749–764
- Perseke M, Bernhard D, Fritzsche G, Brümmer F, Stadler PF, Schlegel M (2010) Mitochondrial genome evolution in Ophiuroidea, Echinoidea, and Holothuroidea: insights in phylogenetic relationships of Echinodermata. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56:201–211
- Piepenburg D, Voß J, Gutt J (1997) Assemblages of sea stars (Echinodermata: Asteroidea) and brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Weddell Sea (Antarctica) and off Northeast Greenland (Arctic): A comparison of diversity and abundance. *Polar Biology* 17: 305–322

5.2 Clase Ophiuroidea

- Rodríguez E, López-González PJ, Gili JM (2007) Biogeography of Antarctic sea anemones (Anthozoa, Actiniaria): what do they tell us about the origin of the Antarctic benthic fauna? *Deep-Sea Res II* 54:1876–1904
- Sands CJ, Griffiths HJ, Downey RV, Barnes DKA, Linse K, Martín-Ledo R (2012) Observations of the ophiuroids from the West Antarctic sector of the Southern Ocean. *Antarctic Science*: 1-8
- Smirnov IS (1991) The brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) of the Mawson Sea (the East Antarctica). *Bull Sov Antarct Exped* 116: 66–69
- Smirnov I (1994) Biogeography and area types of the Southern Ocean ophiuroids (Echinodermata, Ophiuroidea). In: *Echinoderms through Time. Proceedings of the 8th International Echinoderm Conference*. Dijon, pp 477-488
- Smith AB, Paterson GLJ, Lafay B (1995) Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. *Zoological Journal of the Linnean Society* 114: 213–243
- Spencer WK & Wright CW (1966) Asterozoans. In: Moore RC (ed) *Treatise on invertebrate palaeontology, Part U, Echinodermata 3*. Geological Society of America. University of Kansas Press, New York, pp 4-107
- Stöhr S (2012) Ophiuroid (Echinodermata) systematics—where do we come from, where do we stand and where should we go? *Zoosymposia* 7: 147–161
- Stöhr S, O’Hara TD, Thuy B (2012) Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE* 10.1371/journal.pone.0031940
- Stöhr S, O’Hara T, Thuy B (2015) World Ophiuroidea database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/ophiuroida>. Accessed September 2015
- Studer T (1882) Übersicht über die Ophiuriden, welche während der Reise S.M.S. “Gazelle” um die Erde 1874-76 gesammelt wurden. *Phys Abh königl Akad Wiss Berlin* 34: 1-37
- Thatje S, Anger K, Calcagno JA, Lovrich GA, Pörtner HO, Arntz WE (2005) Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. *Ecology* 86:619–625.
- Thuy B & Stöhr S (2011) Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): new perspectives for ophiuroid micropalaeontology and classification. *Zootaxa* 3013: 1-47
- Tyler PA (1980) Deep-sea ophiuroids. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 18: 125-153
- Voß J (1988) Zoogeography community analysis of macrozoobenthos of the Weddell Sea (Antarctica). *Ber Polarforsch* 45:1–145
- Van de Putte AP, Youdjou N, Danis B (2015) The Antarctic Biodiversity Information Facility. World Wide Web publication, available online at biodiversity.aq
- Yulin L, Song S, Guotong C (1991) On a collection of ophiuroids from the northwest waters off the Antarctic Peninsula. *Studies Marine Sinica* 32: 325–353



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

❖ **SUBFILO ECHINOZOA**

5.3. Clase Echinoidea

5.4. Clase Holothuroidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 5.3 CLASE ECHINOIDEA

I. Introducción

Estudios previos más importantes en la Antártida

Aspectos anatómicos

II. Material y métodos de identificación

Material

Métodos de identificación

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

IV. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

V. Bibliografía.- Clase Echinoidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 5.3 CLASE ECHINOIDEA

I. Introducción

La clase Echinoidea es una de las cinco clases de equinodermos vivos. Se localizan en rangos de profundidad que van desde las zonas intermareales hasta zonas abisales que pueden llegar a más de 7000m de profundidad (Arnaud *et al.* 1998, Barnes y Brockington 2003, David *et al.* 2005a y b, Brandt *et al.* 2007a y b, Linse *et al.* 2008).

Actualmente hay recogidas unas 1000 especies repartidas por todos los océanos (Kroh 2015). Hay descritas 81 especies de erizos antárticos que representan aproximadamente el 10% de los erizos mundiales (David *et al.* 2005a y b, Kroh 2015). Se caracterizan por una alta diversidad de formas y por un alto grado de endemismo, éste aparece en el 66% de las especies (David *et al.* 2005b). La diversidad en los erizos antárticos viene dada por unos pocos órdenes, siete, de los que, dos de ellos, los órdenes Spatangoidea y Cidaroidea incluyen el 64.6% de las especies. Los erizos aparecen bien representados en las comunidades bentónicas antárticas en términos de frecuencia, abundancia y riqueza específica.

Los erizos forman parte de la epifauna y de la infauna, los erizos regulares viven sobre diferentes tipos de sustratos (rocosos o sedimentos) y los irregulares se entierran a distintas profundidades, por esto, los erizos regulares e irregulares presentan diferentes modos de vida y diferentes adaptaciones morfo-fisiológicas. Son organismos muy dependientes del sustrato, y por ello su distribución espacial está regulada en gran medida por la granulometría y el contenido en materia orgánica del sedimento (Nichols 1959, Kanazawa 1992). Las condiciones ambientales de la columna de agua como la producción primaria y secundaria, los parámetros físicos como la temperatura y la salinidad, u otros factores físicos como la extensión de la cubierta de hielo, el efecto del arrastre del hielo sobre el fondo o la morfología del fondo son también importantes en la regulación de la distribución de estos organismos (Brey y Clarke 1993, Trush *et al.* 2006, Troncoso *et al.* 2007, Sáiz *et al.* 2008). El impacto que sobre ellos ejerce el medio ambiente en el que viven hace que sean muy buenos bioindicadores (Beiras *et al.* 2001).

Los equinoideos se originaron en el Silúrico temprano (David y Mooi 1999). Después de una fase de diversificación moderada, alcanzaron un pico en el Carbonífero y sufrieron una extinción masiva al final del Paleozoico, salvándose de

5.3 Clase Echinoidea

la extinción total de la clase gracias a la supervivencia del género *Miocidaris* (Smith 1984). Los erizos post paleozoicos constituyen un grupo monofilético. En el Triásico tardío, sufrieron una gran radiación adaptativa que los llevó a una espectacular diversificación y a colonizar un amplio rango de ambientes marinos. Fue una radiación rápida y los principales linajes de erizos post paleozoicos se fijaron al final del Jurásico temprano.

La primera rama que surgió a partir de la radiación, separaba la subclase Cidaroidea de la de Euechinoidea. Los Cidaroidea nunca se han diversificado mucho pero siguen existiendo actualmente. Por el contrario, los Euechinoidea se diversificaron en multitud de órdenes que están incluidos en 4 clados: Echinothuriacea, Diadematacea, Echinacea e Irregularia. Y entre estos grupos, los más exitosos han sido los Echinacea y los Irregularia. La evolución de los Echinacea se ha desencadenado a través de las funciones de nutrición, respiración y de defensa. La proliferación de los erizos irregulares en el Jurásico temprano se ha relacionado con la colonización de sedimentos sueltos (Smith 1984), y su evolución se corresponde con su capacidad de explotar provechosamente hábitats de sedimentos blandos.

La riqueza específica de los erizos antárticos procede del Cretácico Superior, entonces no tenían un endemismo muy significativo y muchos de los taxones tenían una distribución cosmopolita ubicándose hasta en el Hemisferio Norte. En el Paleógeno, empezaron a quedar aislados de Australia debido a la barrera de agua profunda que separa Australia de la Antártida y que impidió la dispersión de las larvas planctotróficas (Hotchkiss 1982). Este escenario es compatible con los datos tectónicos (Royer y Coffin 1992). Desde ese momento, parece que los erizos han ido evolucionando a partir de las formas previas que quedaron aisladas, es decir que han evolucionado *in situ* (Clarke y Crame 1989), y no existen evidencias de que las especies de erizos hayan migrado internamente en la Antártida (Pawson 1968a, 1968b y 1969). Esto además significa que los erizos actuales evolucionaron a partir de ancestros de aguas más cálidas (Clarke y Crame 1992, Pawson 1994).

El estudio y clasificación de los Echinoidea comenzó con los trabajos de Agassiz y Desor en los años que van de 1830 a 1850. Pero fue Mortensen, quien estableció las bases de la taxonomía actual de la clase en su trabajo “Monografía de los Echinoidea” (1928b, 1935, 1940, 1943a y b, 1948a y b, 1950b y 1951).

En el trabajo de Durham (1966), aparece resumida toda la historia temprana de la sistemática y filogenia de erizos.

5.3 Clase Echinoidea

Existen 3 revisiones importantes de la clasificación y filogenia de este grupo, la de Durham y Melville (1957), la de Jensen (1982) y la de Smith (1981 y 1984). Este último trabajo supone el verdadero primer estudio de análisis cladístico de los Echinoidea.

Con la llegada de la biología molecular y genética en la década de 1990, comenzó una nueva era de aproximaciones rigurosas a la filogenética. Y desde entonces, existen numerosos trabajos de este tipo sobre grupos individuales, pero muy pocos que cubran el grupo completo. En 2010, Kroh y Smith publican un trabajo en el que realizan un análisis integral de la Clase integrando además las características utilizadas anteriormente por los taxónomos tradicionales, reconociendo 17 órdenes de erizos vivos.

Estudios previos más importantes en la Antártida

Las primeras campañas que muestrearon erizos antárticos fueron la expedición británica “Challenger” (1873-76) y casi simultáneamente la expedición alemana “Gazelle” (1874-76). Tras estas expediciones pioneras, se llevaron a cabo campañas científicas en las principales áreas geográficas que rodean el Continente Antártico y en ellas se recolectaron numerosas especies nuevas de erizos.

En el área del Mar de Bellingshausen, existen algunos registros de erizos recolectados en campañas anteriores a las campañas Bentart 2003 y 2006. En la campaña antártica belga “Belgica” (1897-1899), se encontraron especímenes de *Aporocidaris incerta* (Koehler, 1901), *Notocidaris mortenseni* (Koehler, 1900), *Amphipneustes lorioli* Koehler, 1901, *Trypilus cordatus* (Koehler, 1912), *Sterechinus antarcticus* Koehler, 1901 y *Sterechinus neumayeri* (Meissner, 1900). Y en la Deep Freeze Operation (Eastwind) de 1966, se encontró un ejemplar de *Pourtalesia debilis* Koehler, 1926.

En cuanto a estudios sobre erizos, existen numerosas publicaciones, unas enfocadas a aspectos como la filogenia y clasificación y otras a aspectos biológicos de estas especies. Las primeras publicaciones sobre erizos antárticos se referían a descripciones y a la clasificación de los ejemplares recogidos en diferentes campañas y de los depositados en diferentes colecciones. Así, son de gran importancia por el número de citas y especies nuevas, los trabajos de finales del siglo XIX y principios del XX de los siguientes autores: Agassiz (1863, 1872, 1879, 1881), Studer (1876), Bell (1908, 1917), Mortensen (1903, 1905, 1907, 1909, 1910, 1925, 1950a), Koehler (1900a, 1900b, 1901, 1906, 1907, 1908, 1911, 1912a, 1912b, 1917, 1926) y Grieg (1929).

5.3 Clase Echinoidea

En la segunda mitad del siglo XX, se realizaron numerosos trabajos acerca de otros aspectos de los erizos como la reproducción, alimentación, pero se continuó avanzando en la descripción de nuevas especies, en la taxonomía, clasificación y en la distribución, a partir del material que se seguía incorporando a las diferentes colecciones. La descripción de nuevas especies avanzó a un ritmo más acelerado debido a la mayor intensidad de los muestreos. De esta época, son importantes los trabajos de Arnaud (1964 y 1974), Bernasconi (1969) con su compendio y clave de los equinoideos de las Islas Shetlands del Sur, Fell (1953), Dawson (1970), Cherbonnier (1974), Cherbonnier y Guille (1974) y Fell (1976) con sus trabajos sobre cidarioideos, Larrain (1973, 1985a, 1985b) con sus descripciones de erizos irregulares, y McKnight (1967, 1974), Mironov (1974) y Schatt (1985a y 1985b) con los estudios de diferentes estructuras y la formación de éstas.

Más recientemente, se incorporan otros autores al estudio de equinoideos a nivel de descripción, taxonomía, filogenia y evolución así como al estudio de fósiles. Son relevantes los trabajos de: David y Mooi (1990), Branch *et al.* (1993), David y Mooi (2000), David *et al.* (2005a y 2005b), Chiantore *et al.* (2006). En el trabajo de David *et al.* (2005a) se elabora una base de datos interactiva que recoge todos los registros de equinoideos antárticos que existían hasta la época, incluyendo una clave taxonómica.

Son también de gran trascendencia los trabajos de Pawson (1968a, 1968b, 1969), el de Féral y Derelle (1991) que incorpora técnicas moleculares de análisis de RNA para sus estudios de filogenia, los trabajos de De Ridder *et al.* (1992), los de Mespoulhé (1992), Mespoulhé y David (1992), Pawson (1994), Féral *et al.* (1994), Mooi y David (1996), Madon-Senez (1998), el de Mooi *et al.* (2000) que describe 3 nuevas especies, Madon-Senez (2002), y el estudio de Díaz *et al.* (2011) sobre la evolución de los equinoideos.

En cuanto al estudio de fósiles de erizos antárticos se encuentran los trabajos de Hotchkiss y Fell (1972), Hotchkiss (1982), McKinney *et al.* (1988) centrado en los equinoideos del Eoceno y Néraudeau *et al.* (2000) que trabajan sobre los fósiles del Cretácico Superior.

Existen numerosos trabajos en el campo de la biología y de la ecología de los equinoideos antárticos. Sobre la reproducción y el desarrollo encontramos estudios tan antiguos como el de Agassiz (1876), aunque no es lo normal ya que, la mayoría de estos estudios empezaron a desarrollarse muy avanzado el siglo XX. Son importantes en estas áreas, los trabajos de: Pearse y Giese (1966) que estudian la alimentación y la reproducción, Magniez (1983), Lawrence *et al.* (1984) que tratan

5.3 Clase Echinoidea

del tema de las larvas, Yakovlev (1984), McClintock y Pearse (1986) que realizan un estudio del contenido orgánico y energético de los huevos de equinoideos. Existiendo numerosos estudios sobre la incubación como los de Magniez (1980a y b), Bosch *et al.* (1987), Bosh (1989), Pearse y McClintock (1990), Blake y Zinsmeister (1991), Schatt y Féral (1991), Mooi y David (1993), Schinner y McClintock (1993), Lockhart *et al.* (1994), Poulin y Féral (1996) y Poulin (1996).

En cuanto a los estudios sobre alimentación exclusivamente, destacan: De Ridder y Jangoux (1982), De Ridder y Lawrence (1982), McClintock (1994) y Jacob *et al.* (2003).

Belman y Giese (1974), Guille y Lasserre (1979) y Féral y Magniez (1988) analizan el consumo de oxígeno de diferentes especies de equinoideos antárticos.

Existen también estudios sobre dinámica de poblaciones (Brey 1991, Brey y Gutt 1991, Brey *et al.* 1995), otros sobre epibiontes (Bernard 1895, Brey *et al.* 1993, Linse *et al.* 2008), y sobre otros aspectos como la composición bioquímica (McClintock y Pearse 1987) o la respuesta de los equinoideos antárticos al cambio climático (Sewell y Hofmann 2011).

Aspectos anatómicos

Los erizos tienen un fuerte caparazón o testa, calcáreo, que está recubierto por un fino epitelio y por espinas que les sirven tanto para la locomoción como para protegerse. En algunos erizos de profundidad, el caparazón no es rígido para soportar las altas presiones a las que están sometidos.

Las placas que forman el caparazón se organizan formando 5 áreas ambulacrales e interambulacrales, constituidas cada una de estas áreas por dos filas de placas.

Entre las espinas se encuentran los pies ambulacrales que se usan para la captura del alimento y para fijarse al sustrato. La presencia de pedicelarios es una característica exclusiva de erizos y de estrellas, que son unos apéndices modificados que se encuentran sobre la superficie del caparazón, entre las púas (fig. 5.3.1). Se articulan sobre un pequeño mamelón con una pequeña placa. Se estructuran en cabeza, cuello y pedúnculo. La cabeza se compone de 3 valvas (más raramente pueden ser 2 o 4 e incluso más). En algunos pedicelarios, las valvas contienen la glándula del veneno. Cada una de las valvas se conecta a la otra a través de unos músculos potentes que son los que permiten que se abran o cierren. En la parte interna de cada valva, sobre una pequeña elevación, se encuentran unos finos pelos sensoriales que al ser rozados cierran automáticamente la valva. Los

5.3 Clase Echinoidea

pedicelarios constituyen una especie arma de defensa que captura cualquier organismo extraño que entre en contacto con el animal y también sirven para limpiar la superficie del erizo, pasando las partículas de un pedicelario a otro hasta que éstas quedan fuera.

En los erizos se diferencian cuatro tipos de pedicelarios:

- Trifoliados: de muy pequeño tamaño con 3 valvas en forma de hoja. Se distribuyen por todo el caparazón excepto en la zona del madreporito donde son más escasos.
- Tridentados: se reparten por todo el caparazón pero muestran variación en el tamaño. Son los de mayor tamaño y los más comunes. Tienen una varilla de carbonato cálcico que soporta el pedúnculo. La cabeza se encuentra sobre un cuello flexible y las valvas se tocan en la punta donde existen dos o tres proyecciones a modo de dientes (fig. 5.3.1a).

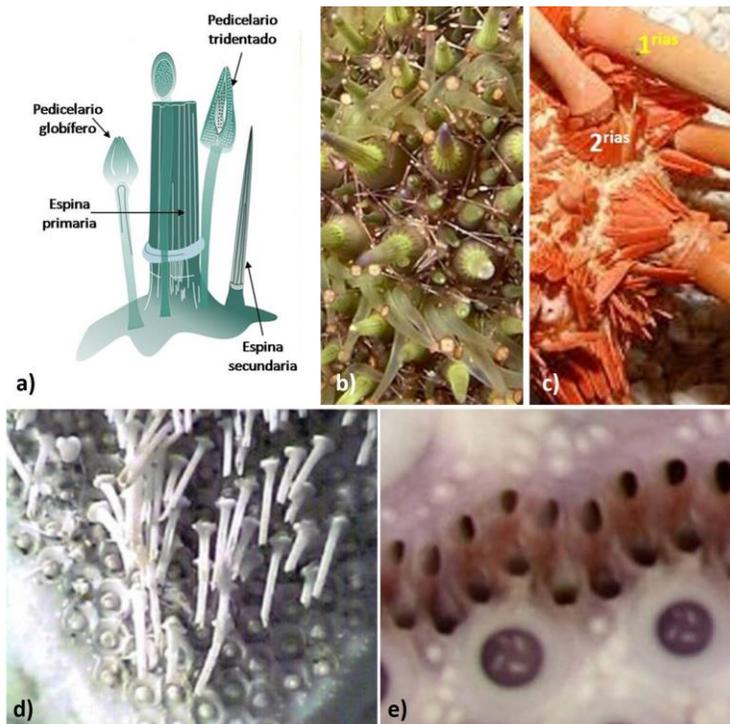


Figura 5.3.1 a) Esquema de la superficie del caparazón de un erizo con distintos tipos de pedicelarios y de espinas. Fotografías de las espinas de la superficie de un erizo de las familias: **b)** Echinidae, **c)** Cidaridae, **d)** Schizasteridae; y **e)** Fotografía de la región ambulacral del caparazón donde se visualizan los poros.

5.3 Clase Echinoidea

-Oficéfalos: se reparten por todo el caparazón. Son de tamaño pequeño y poseen dientes pequeños a lo largo de toda la longitud de la parte distal de cada mandíbula. Están preparados para retener entre sus mandíbulas los organismos que entran en contacto con el erizo (fig. 5.3.1a y 5.3.2).

-Globíferos, suelen llevar una glándula del veneno que sirve para defenderse de grandes predadores como gasterópodos o moluscos cefalópodos, peces y estrellas (fig. 5.3.1a y 5.3.2).

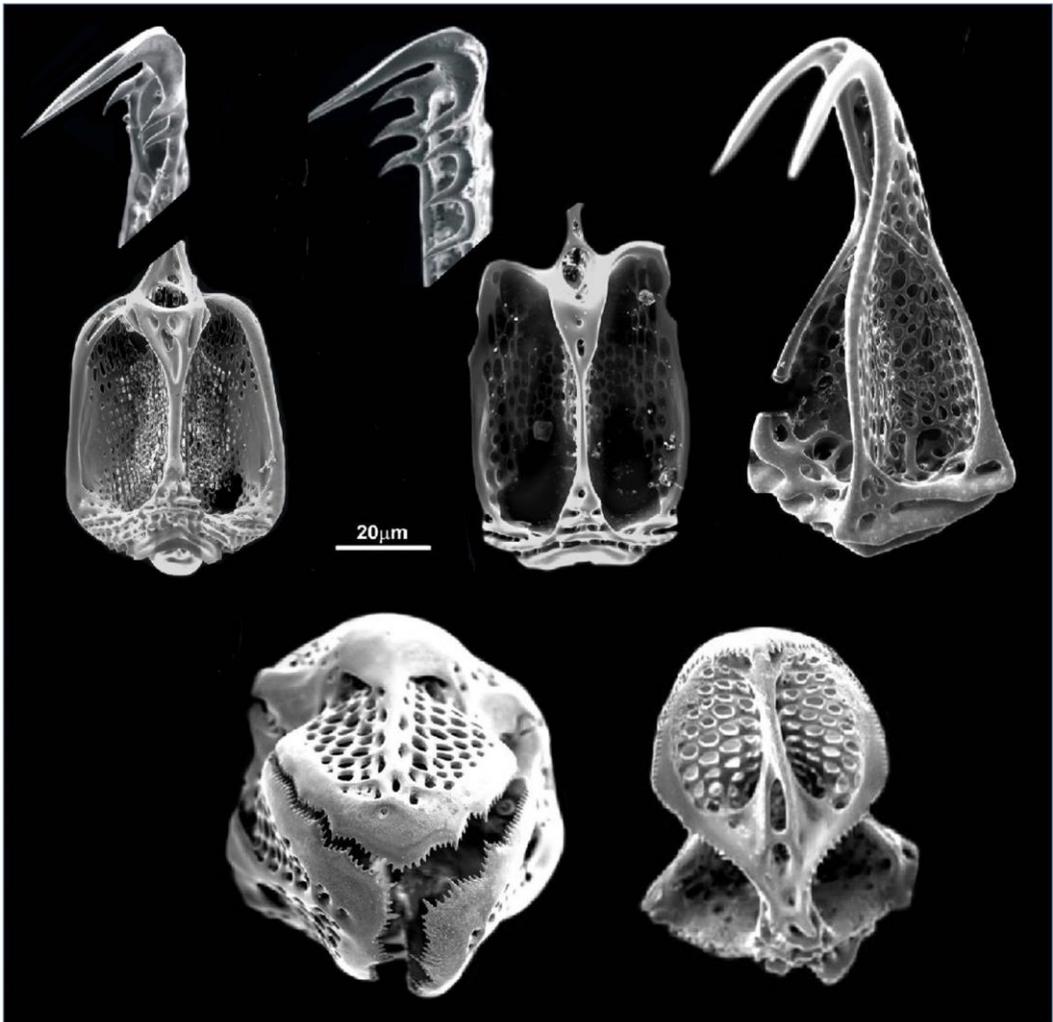


Figura 5.3.2 Imagen al microscopio electrónico de las valvas de diferentes pedicelarios globíferos (arriba) y pedicelarios oficéfalos (abajo).

5.3 Clase Echinoidea

Los erizos se clasifican en dos grandes grupos: regulares e irregulares (fig. 5.3.3).

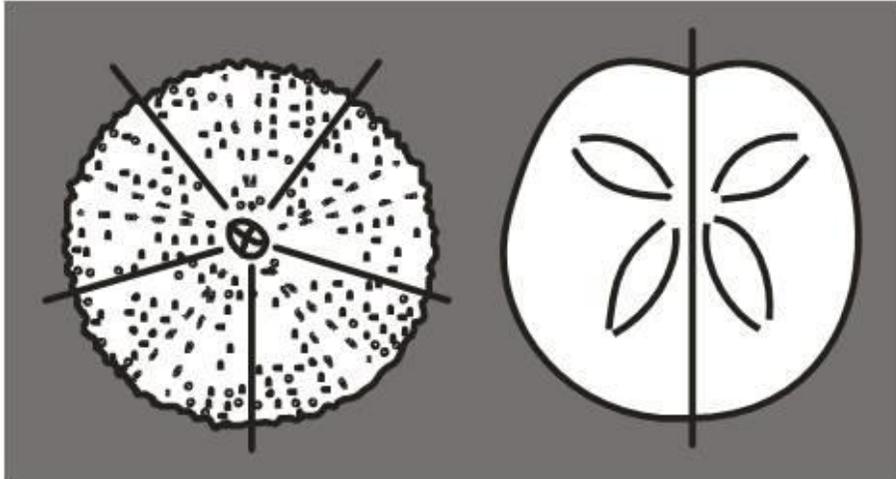


Figura 5.3.3 Esquema general de un equinoideo regular con la típica simetría pentarradial (izquierda) y de un equinoideo irregular con la típica simetría bilateral de este grupo (derecha).

Los erizos regulares tienen un modo de vida casi exclusivamente epifaunal, algunas especies pueden vivir dentro de rocas superficiales, excavando ellos mismos su madriguera. Poseen un sistema mandibular denominado linterna de Aristóteles compuesta por dientes y 40 elementos esqueléticos y que les sirve tanto para morder, como para chupar o raspar la superficie del sustrato sobre el que viven (alimentándose de organismos incrustantes y fijos, macroalgas o vegetales y también de animales), y que incluso puede funcionar como una pinza. Se distinguen 4 tipos de linternas, en función de la organización de sus elementos (cidarodea, stirodonta, camarodonta o aulodonta) (fig. 5.3.4).

Carecen de brazos, tienen diferentes morfologías desde formas globosas más o menos aplanadas en su eje oral-aboral, formas ovaladas o formas discoidales aplanadas. Poseen simetría pentámera y un esqueleto formado por numerosas placas perforadas por orificios o poros por los que salen los pies ambulacrales, y con tubérculos sobre los que se articulan espinas que son móviles.

El cuerpo se puede dividir en dos hemisferios. El hemisferio o polo oral, incluye la boca en el centro de la membrana peristomial y alrededor de ésta existen

5.3 Clase Echinoidea

cinco pares de pies ambulacrales bucales y cinco pares de branquias ramificadas que se sitúan en posición ambulacral (fig. 5.3.4).

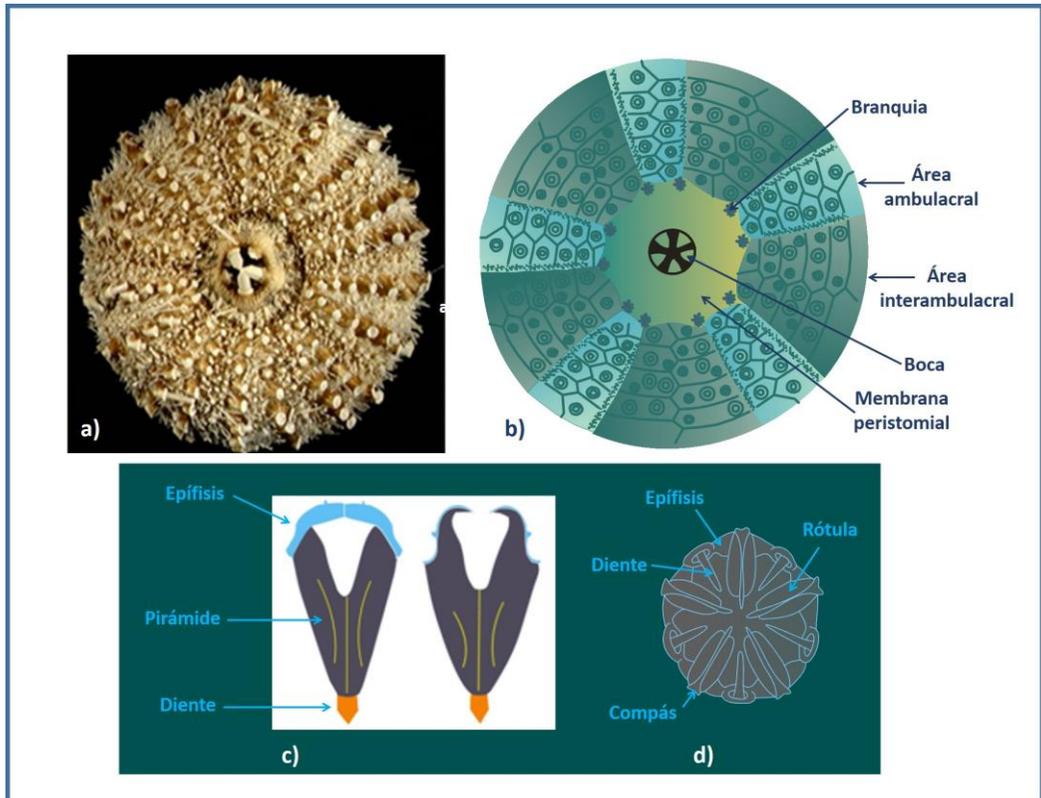


Figura 5.3.4 a, b) Cara oral de un erizo regular (gén. *Sterechinus*), c y d) Linterna de Aristóteles: c) Pirámides de tipo Camarodonta (izquierda) y de tipo Aulodonta (derecha), d) Vista inferior de la linterna.

En el polo aboral se localiza la región anal en la que se alojan el ano y el madreporito. En este polo, se encuentra una membrana llamada periprocto en la que se sitúan una serie de placas que constituyen el sistema apical: cinco placas genitales o interradales (de mayor tamaño), cada una con un gonoporo, sirviendo una de ellas de madreporito, y otras cinco que pueden portar un ocelo semejante al de estrellas que son las placas ocelares, oculares o radiales (fig. 5.3.5).

5.3 Clase Echinoidea

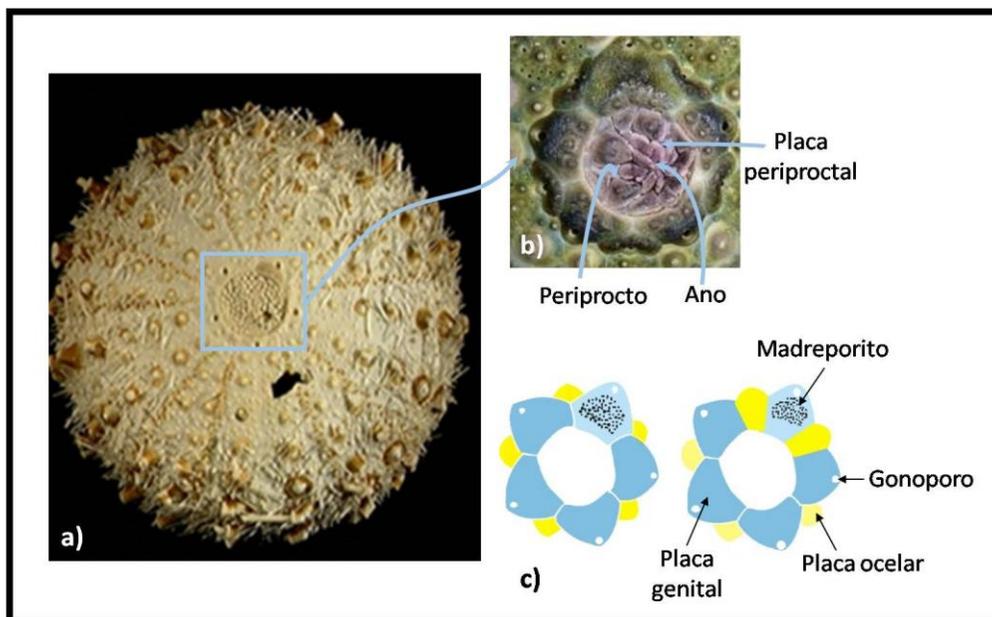


Figura 5.3.5 a) Cara aboral de un erizo regular (gén. *Sterechinus*) con detalle del sistema apical (b), y esquema de las placas del sistema apical (c). En c) dos tipos de sistemas apicales, izquierda: sistema apical con placas ocelares exertas, y derecha: sistema apical con placas ocelares insertas.

En las áreas ambulacrales, se alojan los pies ambulacrales que se organizan en dos series por cada zona ambulacral. Las espinas se reparten de forma homogénea por todo el cuerpo. Se pueden diferenciar dos tipos, las espinas primarias más grandes y las secundarias más cortas. Existe diversidad de formas según sea su función, los hábitos alimenticios y defensivos de la especie.

Además de los pedicelarios, presentan esferidios que son estructuras, de muy pequeño tamaño que se sitúan sobre la superficie del caparazón, en las zonas ambulacrales, se articulan sobre un pequeño tubérculo, poseen musculatura propia y están recubiertos por una epidermis ciliada. En su base, el plexo nervioso está muy desarrollado. Su función es dudosa pero se cree que son órganos del equilibrio y que funcionan como receptores de gravedad.

En los erizos regulares, los pies ambulacrales terminan en una ventosa en forma de disco. Pueden contener espículas de formas y en número variados.

Los erizos irregulares están adaptados a vivir enterrados en el sedimento y la adaptación a este ambiente ha favorecido las formas que han adquirido simetría bilateral. Las espinas de este tipo de erizos son mucho más pequeñas y se

5.3 Clase Echinoidea

encuentran distribuidas de forma más densa que en los erizos regulares. Las usan para excavar en el sedimento y para mantenerse limpios. Estos erizos tienen forma ovalada y al perder la esfericidad, ha aparecido un eje antero-posterior. Las zonas ambulacrales periféricas han desaparecido, apareciendo solo las zonas oral y aboral.

La región aboral es convexa y en ella el periprocto ha migrado a la parte posterior del cuerpo. El espacio que deja el ano en su migración, lo ocupa el madreporito. Los ambulacros tienen forma de pétalos de flor (ambulacros petaloideos) y en sus placas los poros aparecen ensanchados y sus pies ambulacrales se han especializado en el intercambio gaseoso (fig. 5.3.6). El ambulacro I se excava apareciendo un surco en el caparazón. Los pies de la superficie superior modificados, son largos, ramificados y salen del sustrato donde está enterrado el animal hasta el agua, para realizar la respiración. Los pies ambulacrales de los laterales del cuerpo son cortos y actúan como receptores táctiles, mientras que los de la parte anterior se han especializado en la excavación.

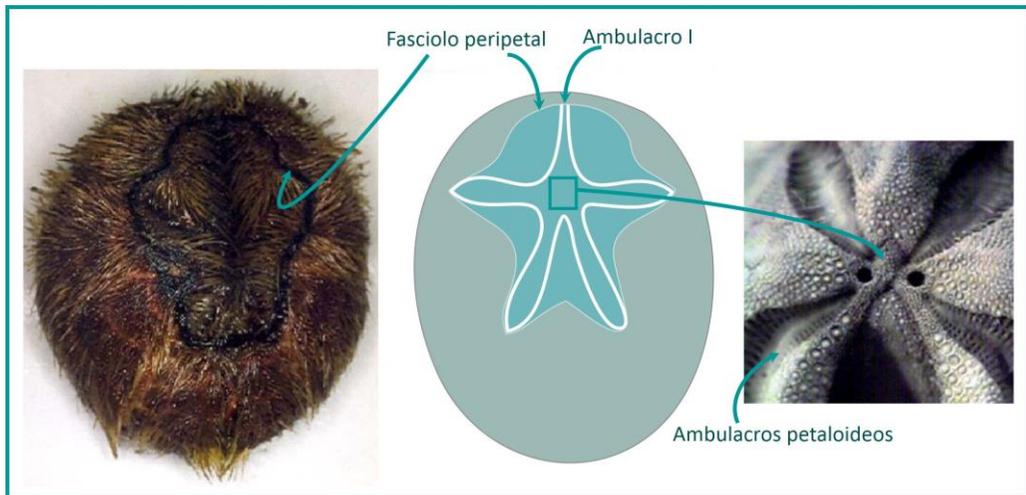


Figura 5.3.6 Cara aboral de erizo irregular, izquierda: fotografía de un ejemplar del género *Abatus*; centro: esquema de esta superficie donde se visualizan los ambulacros petaloideos y derecha: detalle de la zona central con los gonoporos.

La región oral es aplanada, la boca y estructuras adyacentes han migrado a la parte anterior del cuerpo. Los pies de las zonas ambulacrales se han especializado en la captura de alimento y se les denomina filópodos (fig. 5.3.7). La parte oral se organiza de manera que el interambulacro 5 que se denomina plastron, comprende una serie de placas que se identifican como labro, placas esternales, placas episternales y a veces dependiendo de la posición del periprocto también

5.3 Clase Echinoidea

comprende a las placas preanales (fig. 5.3.7). El plastrón puede ser de varios tipos, si el labro se continúa en una sola placa esternal, es de tipo meridosterno, si el labro se continúa en un par de placas esternales amplias, es del tipo anfisterno, y si en todo el interambulacro 5 existe solo una placa esternal, se denomina ortosterno. En algunos grupos, como los pourtalésidos, parte del interambulacro 5 sobresale desde el extremo posterior del cuerpo hacia el exterior, en una posición subanal, denominándose a esta estructura rostro.

Una estructura típica de los erizos irregulares antárticos es el fasciolo que es una banda estrecha de espinas miliare. El fasciolo puede presentarse en posición lateroanal, marginal, peripetaloideo y subanal (fig. 5.3.6 y 5.3.7).

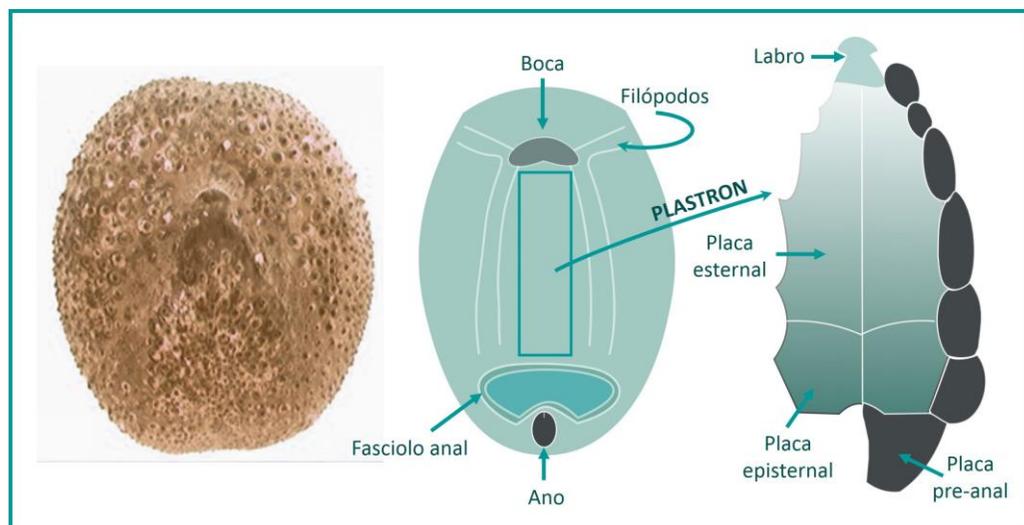


Figura 5.3.7 Cara oral, de izquierda a derecha: fotografía de la cara oral de un espatangoideo desnudo de espinas, esquema de la cara oral, y detalle del plastron (derecha), de un erizo irregular.

Los erizos irregulares no poseen linterna de Aristóteles y son detritívoros, alimentándose de partículas de sedimento y detritus.

El sistema ambulacral es semejante al de asteroideos. Del madreporito sale un canal que llega hasta el canal anular (situado sobre la linterna de Aristóteles en los erizos regulares y por encima del peristomio en los irregulares) del que salen cinco canales radiales. De las ampollas salen dos canales hacia el pie ambulacral que se unen antes de atravesar la placa ambulacral. El intercambio gaseoso se realiza principalmente, a través de los pies ambulacrales y el líquido celomático es el medio

5.3 Clase Echinoidea

circulatorio. En los erizos regulares, las branquias situadas en el peristomio son las encargadas del intercambio gaseoso (fig. 5.3.8).

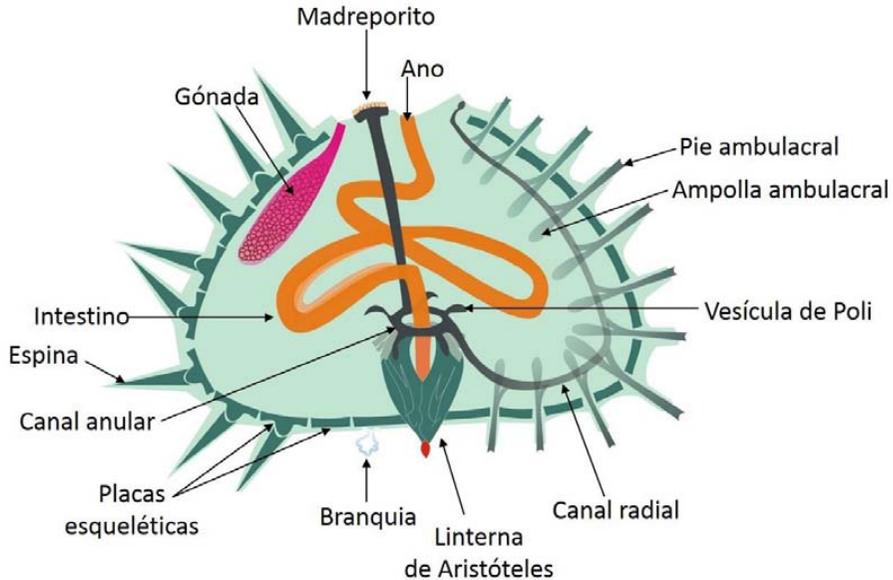


Figura 5.3.8 Esquema de un corte de erizo regular. En la parte izquierda se ha representado una zona interambulacral y en la derecha una zona ambulacral.

Los erizos poseen sexos separados y se reproducen sexualmente. Normalmente, descargan los espermatozoides y óvulos en las aguas circundantes donde se producirá la fecundación y el consiguiente desarrollo embrionario, dando lugar a una larva planctotrófica (Emlet *et al.* 1987). Existen también algunas especies, sobre todo de aguas profundas, que tienen huevos lecitotróficos con gran cantidad de vitelo que se desarrollan en una larva que no se alimenta (Harvey y Gage 1984, Tyler y Gage 1984). En las regiones antárticas y subantárticas el desarrollo directo y la incubación son un hecho común en numerosas especies de erizos. La incubación ha surgido independientemente en grupos tan diversos como los cidáridos, holasteroideos (dos especies de la familia Urechinidae: *Antrechinus mortenseni* y *A. nordenskjoldi*) y espatangoideos (27 especies de la familia Schizasteridae que se agrupan en 5 géneros: *Abatus*, *Amphipneustes*, *Delopatagus*, *Genicopatagus* y *Tripylus*). Sus huevos poseen un gran vitelo y dan lugar a juveniles que en los erizos irregulares se hospedan en unas bolsas o hendiduras en el caparazón de la hembra denominados marsupios (por lo que en ellos se da dimorfismo sexual) (David y Mooi 1990) y en los erizos regulares de la familia

5.3 Clase Echinoidea

Cidaridae se produce alrededor del peristomio, entre las espinas. En los cidáridos, la forma del caparazón no suele modificarse aunque en la especie *Rhynchocidaris triplopora* se produce una depresión anular alrededor del peristomio y *Ctenocidaris gileberti* tiene el peristomio con los bordes hundidos.

II. Material y métodos de identificación

Material

En las campañas Bentart 2003 y 2006 se recogieron un total de 2044 ejemplares de equinoideos de los que 1913 corresponden al área de estudio.

Los ejemplares muestreados en estas campañas fueron contados, pesados y clasificados a bordo, hasta donde se pudo. Se fijaron y conservaron para su posterior estudio en el laboratorio del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga. Cada muestra fue etiquetada con el acrónimo de la campaña y el localizador de la estación donde se recolectó.

Cuando existieron más de un ejemplar de la misma especie, alguno se secó ya que algunos caracteres se visualizan mejor de este modo. Otras veces, simplemente se sacaron del líquido conservante, se dejaron secar y una vez visualizados estos caracteres, los ejemplares se devolvieron a la disolución conservante.

Métodos de identificación

La determinación taxonómica se hizo en base a los caracteres morfológicos externos (tipo de simetría, localización, tipo y tamaño del periprocto y del peristomio, morfología y consistencia del caparazón, presencia y tipo de linterna de Aristóteles, tipo de tubérculos sobre los que se insertan las espinas primarias, tipo y tamaño de las espinas primarias, de las aborales y de las orales, tipo de espinas secundarias, presencia de espinas miliares, presencia, tipo, anchura y localización del fasciolo, tipo de pedicelarios globíferos, número de dientes o presencia de hombros en las valvas, presencia y forma del foramen en las valvas de los pedicelarios globíferos, tipología de los pedicelarios tridentados y oficéfalos, presencia de espículas en los pies ambulacrales, amplitud de los ambulacros, número y tipo de placas ambulacrales y de poros situados en ellas, forma de las series de placas ambulacrales posteriores, presencia de ambulacro frontal hundido, tipo de interambulacros y de placas interambulacrales, tipo de plastrón y tamaño de las placas que lo componen, presencia y tamaño del rostro, tipo de suturas interradales, presencia de escamas en la membrana peristomial, disposición de las

5.3 Clase Echinoidea

placas ocelares en el sistema apical, número de gonoporos, presencia de bolsas incubadoras o marsupios, presencia y tipo de ambulacros petaloideos y tamaño de los pétalos posteriores).

Para observar estos caracteres morfológicos se utilizó una lupa binocular, ciertas estructuras como los pedicelarios o las espinas miliares, necesitaron para su visualización el empleo del microscopio óptico e incluso del microscopio electrónico. En el caso de los pedicelarios, para ver la morfología de las valvas o en los pies ambulacrales para ver las espículas, se necesitó realizar previamente una ligera digestión con hipoclorito sódico. Y el estudio de la disposición de las placas requirió desvestir la superficie de espinas.

Para la identificación se emplearon las claves existentes, Mortensen (1927) y Tortonese (1965) como claves generales de la clase Echinoidea, Fell (1976) para los cidáridos antárticos, y la clave interactiva de David *et al.* (2005a) sobre todos los equinoideos antárticos. Se han utilizado también monografías sobre los equinoideos recolectados en diversas campañas antárticas (Koehler 1926, Mortensen 1928a y b, 1935, 1943a y b, 1950a y 1950b, 1951, y Hyman 1955) y artículos con las descripciones originales de las especies que podían aparecer o han aparecido en el área de estudio como el de Clark (1925) para *Tripylus abatooides*, los trabajos de Koehler (1901, 1908, 1912a, 1912b y 1926) y David y Mooi (2000) en los que aparecen las descripciones originales de *Sterechinus antarcticus*, *Amphipneustes lorioli*, *Abatus elongatus*, *Ctenocidaris perrieri*, *Tripylus cordatus*, *Sterechinus dentifer*, *Amphipneustes rostratus* *Pourtalesia debilis*, los trabajos de Larrain (1985a y b) y Mironov (1978) donde se describe a la especie *Plexechinus planus*, el de Mooi *et al.* (2000) con las descripciones de *Notocidaris lanceolata* y *Aporocidaris eltaniana*, y los artículos de Mortensen (1909, 1910 y 1936) con las descripciones de *Notocidaris gaussensis*, *Ctenocidaris speciosa* y *Amphipneustes similis*.

5.3 Clase Echinoidea

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Del total de las 32 estaciones del área de estudio en las que se ha muestreado durante las campañas Bentart 2003 y 2006, no se ha recolectado ni un solo ejemplar de erizo en las 6 estaciones de Isla de Pedro I. Se han recolectado un total de 1913 especímenes que pertenecen a 17 especies.

En general, los valores de abundancia de erizos por estación son bastante bajos, exceptuando la estación MB33 con una abundancia $N = 29.06\%$ y la MB37 con un 29.2% (fig. 5.3.9).

Los valores más altos en cuanto a riqueza específica (S), se han encontrado en las estaciones cercanas a la plataforma (6 especies en la estación MB34 y 5 especies en la MB36) (fig. 5.3.9).

Las familias Echinidae, Schizasteridae y Cidaridae son las que más frecuentemente se han encontrado en el área de estudio. La familia Echinidae se presenta en prácticamente todas las estaciones donde se han recogido erizos, exceptuando en las estaciones MB19 y MB29.

Las 17 especies que se han identificado en la zona pertenecen a 5 órdenes y 6 familias. Solo 3 familias de todas las que hay registradas en la Antártida están ausentes en el área de trabajo: Arbaciidae, Urechinidae y Temnopleuridae (Tabla 5.3.1).

De las 17 especies de la Clase Echinoidea que se han recolectado e identificado en este estudio, 3 son citas nuevas en el Mar de Bellingshausen: *Sterechinus dentifer* Koehler, 1926 (fig. 5.3.10a y 5.3.11b), *Kamptosoma asterias* (A. Agassiz, 1881) (fig. 5.3.10b y 5.3.11c), y *Plexechinus planus* (Mironov, 1978) (fig. 5.3.10c y 5.3.11d), de las que, hasta este trabajo existían algunos registros citados en la Antártida (David *et al.* 2005a). Con este estudio se amplía el área de distribución biogeográfica y el rango batimétrico conocido de estas especies (fig. 5.3.11).

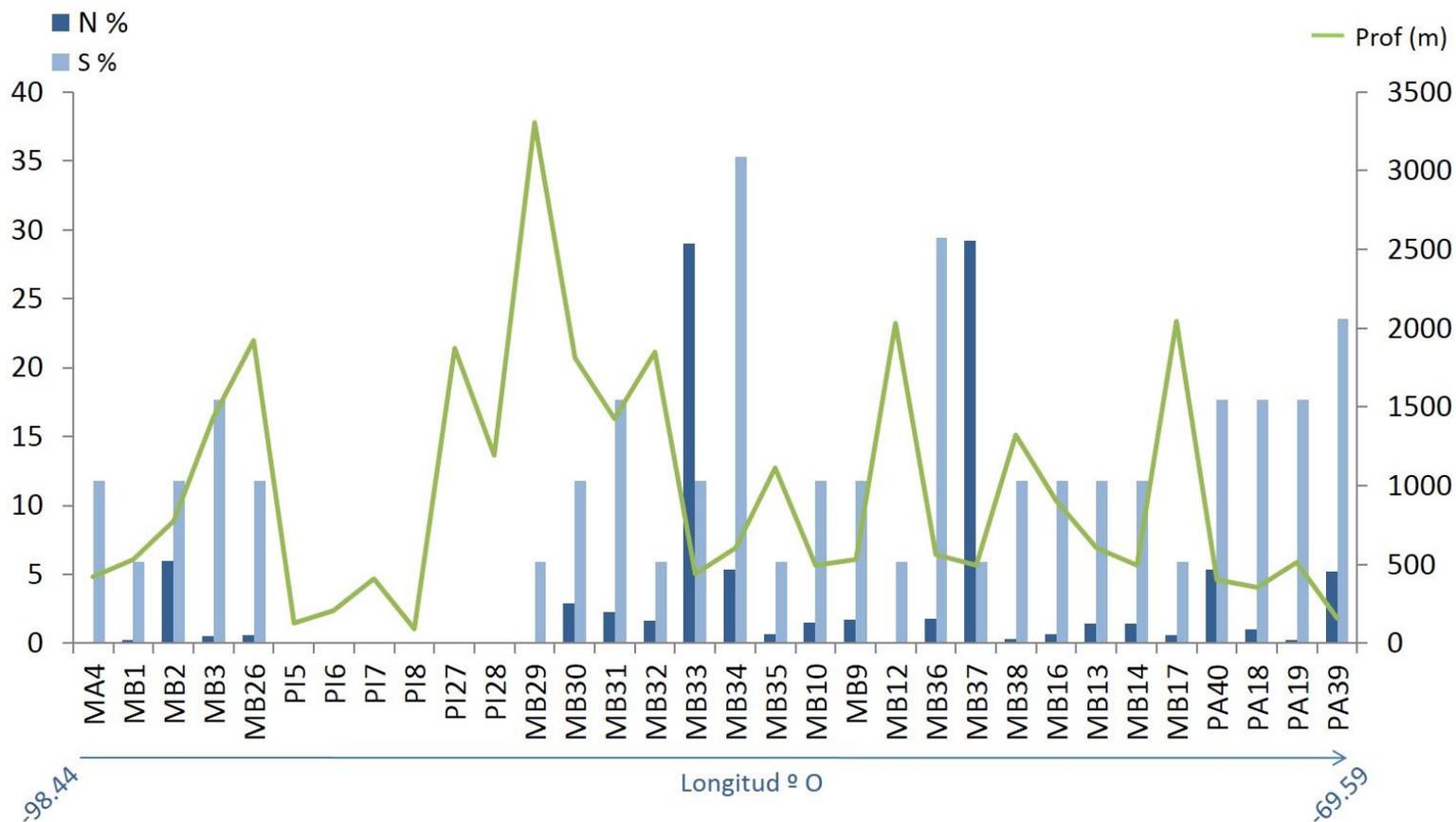


Figura 5.3.9 Abundancia (N) y riqueza específica (S), en porcentajes, en cada estación ordenada en función de la longitud (de Oeste a Este) y de los transectos.

Tabla 5.3.1 Posición taxonómica de las especies de la Clase Echinoidea en estudio.

Orden Cidaroida	
Familia Cidaridae Gray, 1825	<i>Aporocidaris eltaniana</i> Mooi, David, Fell & Choné, 2000 <i>Ctenocidaris perrieri</i> Koehler, 1912 <i>Ctenocidaris speciosa</i> Mortensen, 1910 <i>Notocidaris gaussensis</i> Mortensen, 1909 <i>Notocidaris lanceolata</i> Mooi et al., 2000 <i>Notocidaris mortenseni</i> (Koehler, 1900)
Orden Echinoida	
Familia Echinidae Gray, 1825	<i>Sterechinus antarcticus</i> Koehler, 1901 <i>Sterechinus dentifer</i> Koehler, 1926
Orden Echinothurioida	
Familia Echinothuriidae Thomson, 1872	<i>Kamptosoma asterias</i> (A. Agassiz, 1881)
Orden Holasteroida	
Familia Plexechinidae Mooi & David, 1996 Familia Pourtalesiidae A. Agassiz, 1881	<i>Plexechinus planus</i> (Mironov, 1978) <i>Pourtalesia debilis</i> (Koehler, 1926)
Order Spatangoida	
Familia Schizasteridae Lambert, 1905	<i>Abatus elongatus</i> (Koehler, 1908) <i>Amphipneustes lorioli</i> Koehler, 1901 <i>Amphipneustes rostratus</i> (Koehler, 1926) <i>Amphipneustes similis</i> Mortensen, 1936 <i>Tripylus cordatus</i> (Koehler, 1912) <i>Tripylus abatooides</i> (H. L. Clark, 1925)

5.3 Clase Echinoidea

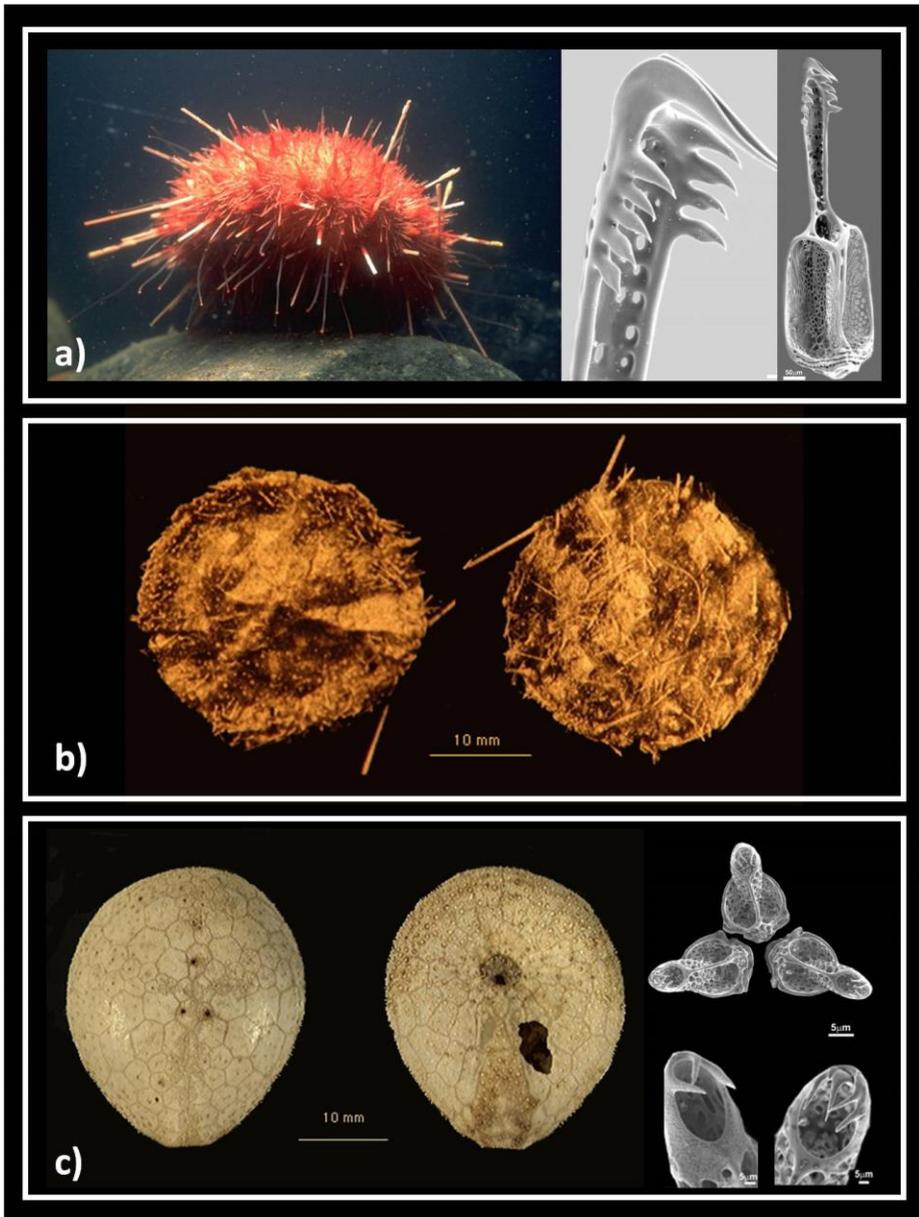


Figura 5.3.10 Nuevas citas **a)** ejemplar de *Sterechinus dentifer*, a la derecha: detalle de una valva de pedicelario globífero de esta especie y de los dientes del extremo distal de la valva, **b)** ejemplar de *Kamptosoma asterias*, **c)** ejemplar de *Plexechinus planus* y a la derecha detalle de las valvas un pedicelario de esta especie.

5.3 Clase Echinoidea

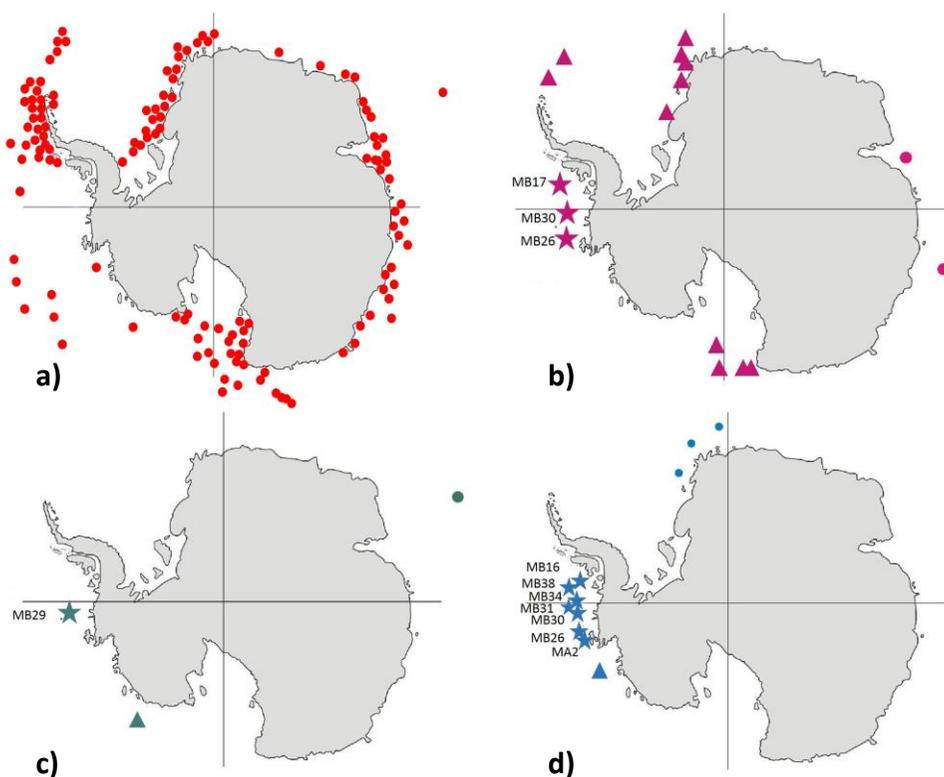


Figura 5.3.11 a) Mapa de distribución de los erizos en la Antártida (exceptuando los registros que suponen este trabajo), b) Distribución de la especie *S. dentifer*, c) distribución de *K. asterias* y d) distribución de *P. planus*. ● Registros conocidos de estas especies.

★ Registros aportados por este estudio, y los triángulos: registros que han visto la luz pública muy recientemente (OBIS 2015).

Los valores de abundancia que presentan las estaciones MB33 (29.06%) y MB37 (29.2%) se explica por una gran abundancia local de *Sterechinus antarcticus* (555 ejemplares en la estación MB33 y 559 en la MB37), representando esta especie el 86 % en abundancia del total de ejemplares recogidos en la zona (fig. 5.3.9). En este ranking de abundancias, le siguen *P. planus* (con 117 ejemplares) y *S. dentifer* (con 63 ejemplares) (fig. 5.3.12).

De las 17 especies encontradas, 3 de ellas se clasifican como ubicuas o permanentes (ocurrencia $O > 20\%$): *S. antarcticus*, *N. mortenseni* y *P. planus*, 3 se clasifican como muy comunes ($O = 10-20\%$): *A. lorioli*, *N. lanceolata* y *S. dentifer*, 3 como comunes ($O = 5-10\%$): *A. eltaniana*, *A. elongatus*, *T. cordatus*, y 8, que representan el 47% del total de especies, como raras o accidentales ($O < 5\%$): *C. perrieri*, *C. speciosa*, *N. gaussensis*, *K. asterias*, *P. debilis*, *A. rostratus*, *A. similis* y *T. abatoides* (fig. 5.3.12).

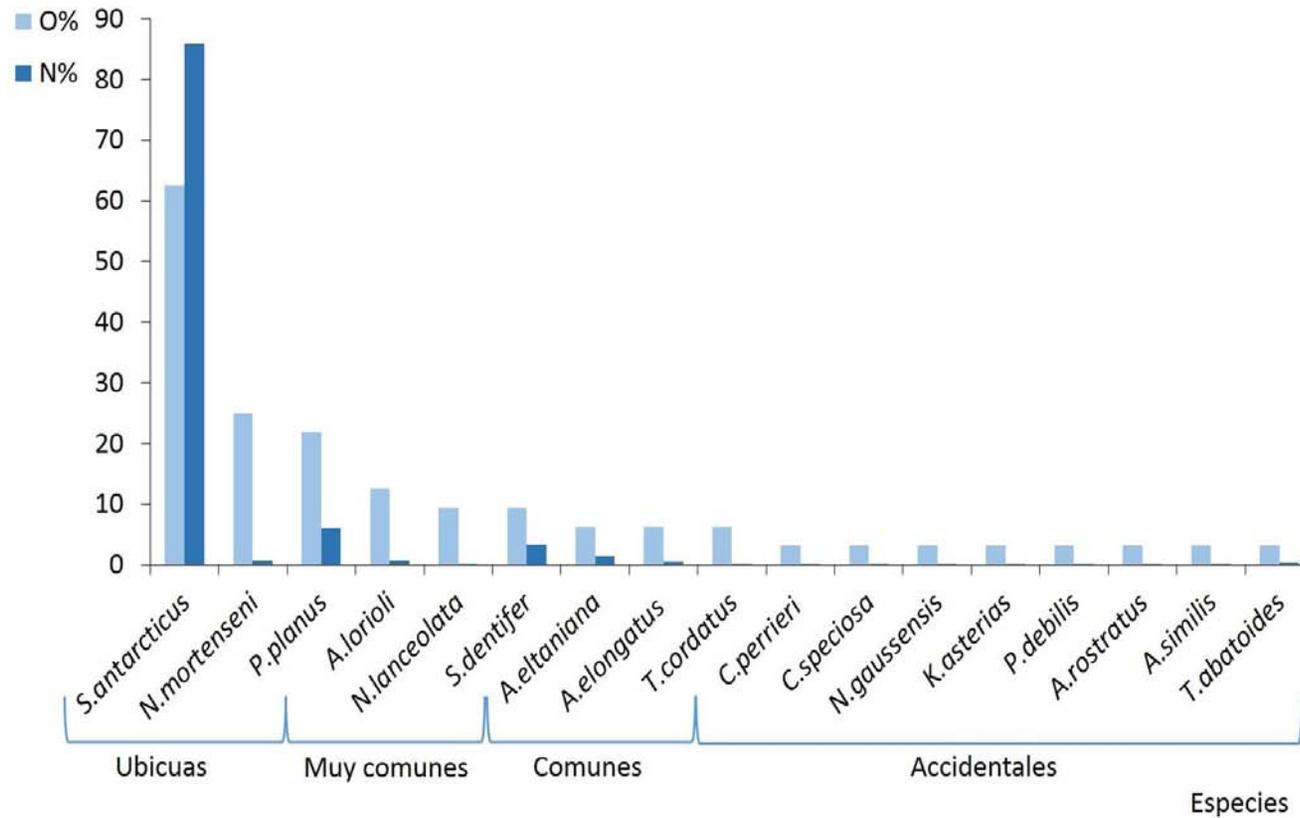


Figura 5.3.12 Abundancia (N%) y ocurrencia (O%), en porcentajes, de las especies de erizos recolectadas en las estaciones estudiadas.

5.3 Clase Echinoidea

Estructura de la comunidad

En el dendrograma de clasificación (fig. 5.3.13), se identifican claramente los nodos que constituyen las fronteras bióticas fuertes o fuertes y débiles, entre 6 agrupaciones. Estas agrupaciones, se pueden ver reflejadas en el mapa (fig. 5.3.14), donde las estaciones adoptan el mismo color que el de las agrupaciones.

La composición de estas agrupaciones es la siguiente:

A1 formada por la estación MB29 que es la única estación que se puede considerar como abisal y que se caracteriza por la presencia exclusiva de *K. asterias*.

A2 formada también por una única estación, la PA19 y que se caracteriza por la presencia de dos especies que no aparecen en ninguna otra estación de muestreo: *A. similis* y *C. perrieri* y una tercera especie *T. cordatus* que se presenta también en la agrupación A4 (MB34). En esta agrupación están ausentes las dos especies del género *Sterechinus*.

A3 constituida por 3 estaciones con valores bajos de abundancia numérica y de riqueza específica, y en la que se presenta la especie de profundidad *S. dentifer* y además la especie *P. planus*.

A4 formada por una sola estación (MB34) que se caracteriza por su elevada abundancia y riqueza específica (fig. 5.3.9). Esta riqueza de especies, la proporciona la familia Schizasteridae y los valores de abundancia se deben a *P. planus* y a *S. antarcticus*. Los cidáridos están ausentes en esta estación.

A5 En esta agrupación viene determinada por *S. antarcticus*, cuya abundancia en ambas es elevada, y por ello, se representan dos subagrupaciones: A5.1 y A5.2, aunque están separadas por fronteras fuerte y débil:

A5.1 Las estaciones que se agrupan aquí, se caracterizan por elevados valores de riqueza específica, sobre todo de especies de la familia Cidaridae, siendo común a las 8 estaciones *Notocidaris mortenseni*.

A5.2 La característica común de esta sub-agrupación es la baja riqueza específica por estación. Como máximo dos especies, asociadas a la especie ubicua *S. antarcticus* (en cada estación de la agrupación), siendo las más frecuentes *P. planus* o *A. lorioli* dependiendo de la profundidad.

5.3 Clase Echinoidea

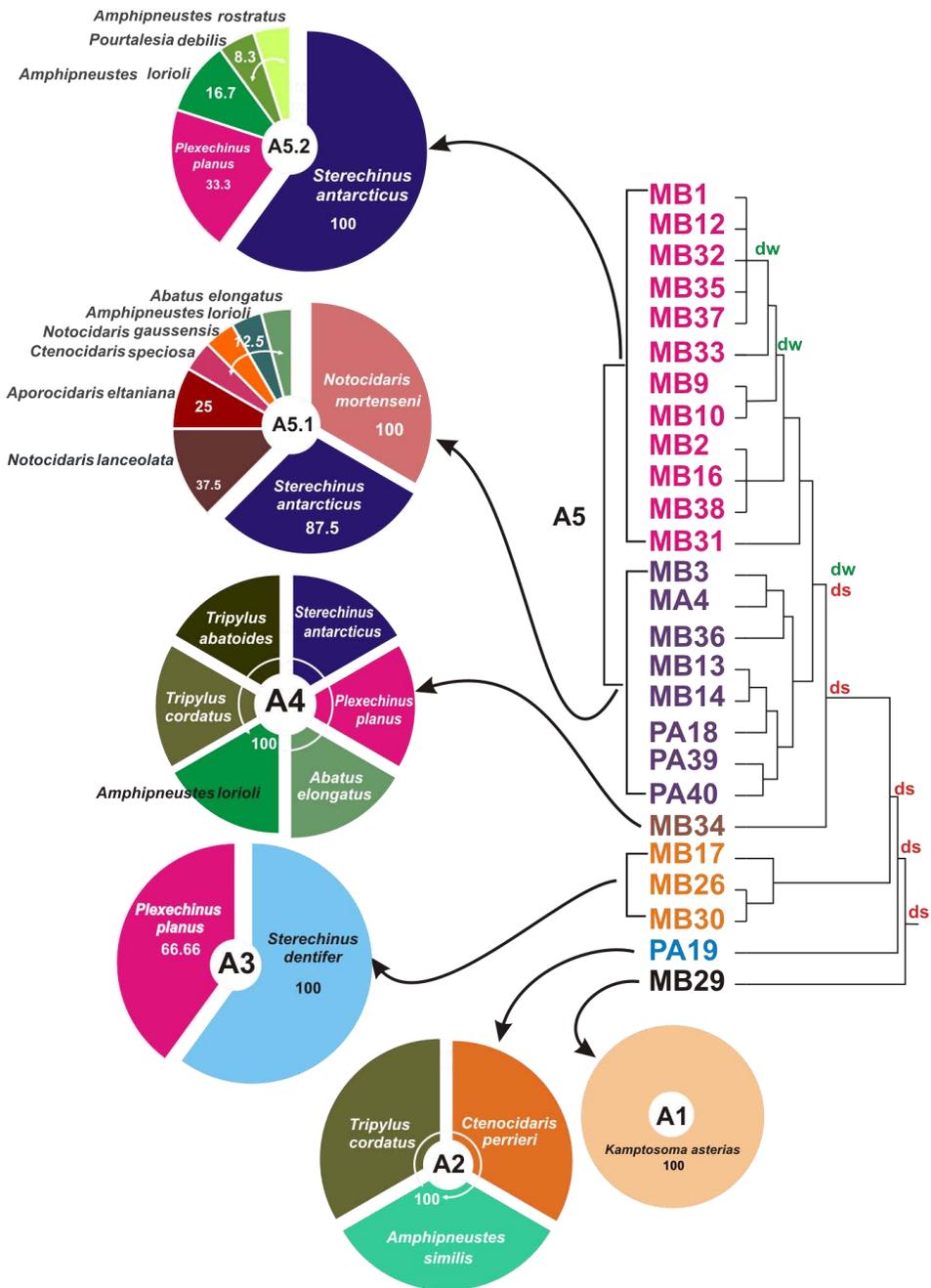


Figura 5.3.13 Dendrograma resultante del estudio de clasificación mediante el índice de similitud de Baroni-Urbani, en relación al contenido faunístico. Los diagramas de sectores muestran el porcentaje de ocurrencia de cada especie en cada agrupación.

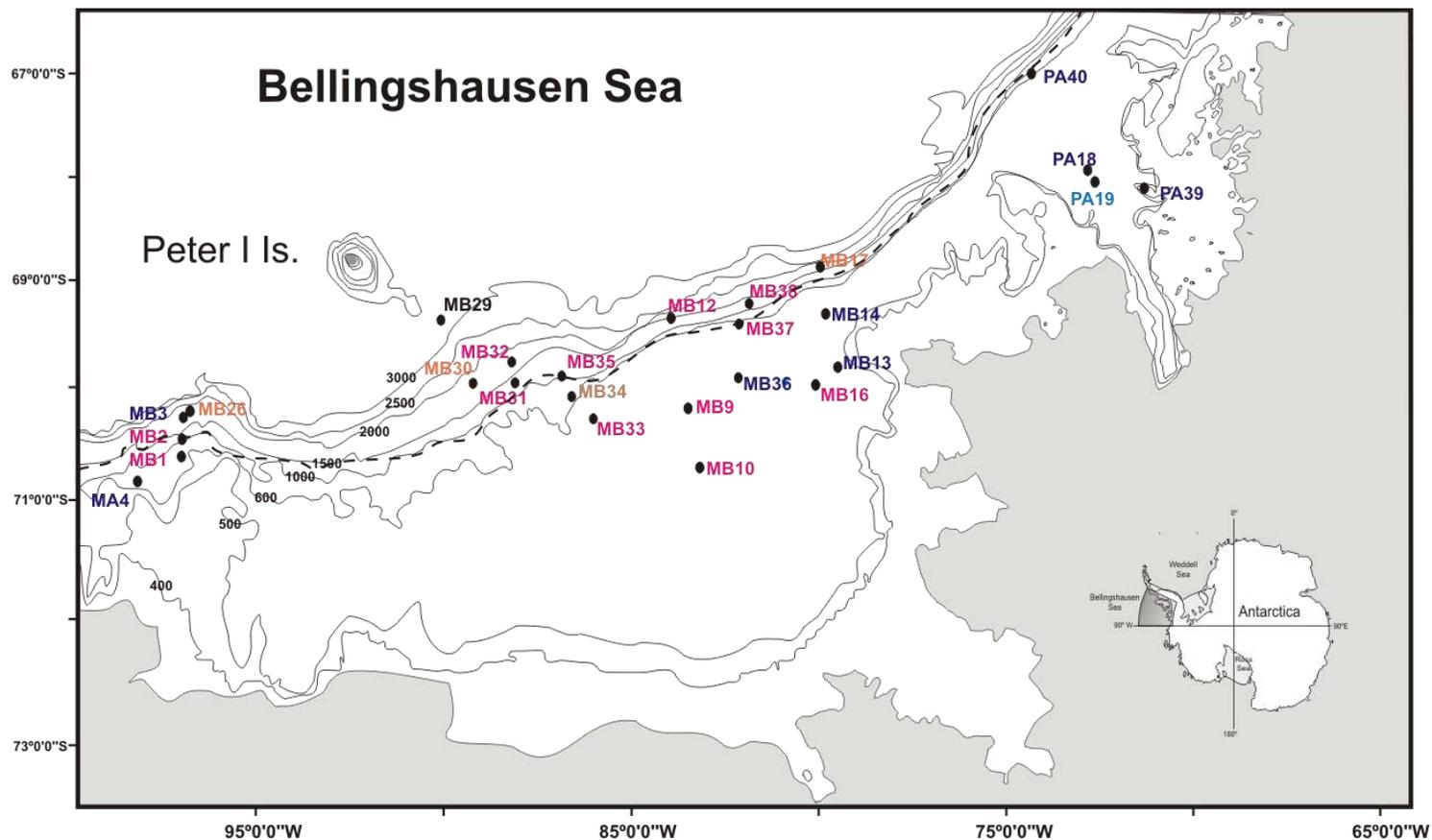


Figura 5.3.14 Mapa de las estaciones del área de estudio donde han aparecido erizos. Las estaciones están caracterizadas con los colores de las diferentes agrupaciones obtenidas en el dendrograma de clasificación. (Batimetría resumida).

5.3 Clase Echinoidea

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

Se ha aplicado el análisis ACC para explorar cuáles son las posibles relaciones entre la variabilidad espacial de las agrupaciones y los gradientes ambientales que las estructuran, así como para representarlas en el espacio multidimensional. Se han realizado 1000 permutaciones del test de Montecarlo. Cuando se realiza el ACC con la variable de geolocalización de longitud y con la profundidad, se obtiene que el eje I es significativo con el autovalor $\lambda_1 = 0.6$ y $p < 0.005$, el eje II como puede verse en la representación gráfica (fig. 5.3.15), no es significativo.

El eje I explica prácticamente el 100% de la varianza en los datos. La profundidad es el factor más importante en la separación de las diferentes agrupaciones de erizos.

Al representar gráficamente el ACC (fig. 5.3.16) con las variables profundidad, granulometría, contenido en materia orgánica y potencial Redox del sedimento, se obtiene que los cuatro primeros ejes son significativos. Se han representado los ejes I y III que explican el 36.45% y 22.2% de la varianza, respectivamente. Estos dos ejes muestran una buena correspondencia entre la variable profundidad, las 5 variables ambientales seleccionadas relacionadas con el sedimento y las agrupaciones de erizos. La representación nos muestra cómo las especies se ordenan en función de estas variables y como se pueden diferenciar las agrupaciones que se obtuvieron en el dendrograma de clasificación.

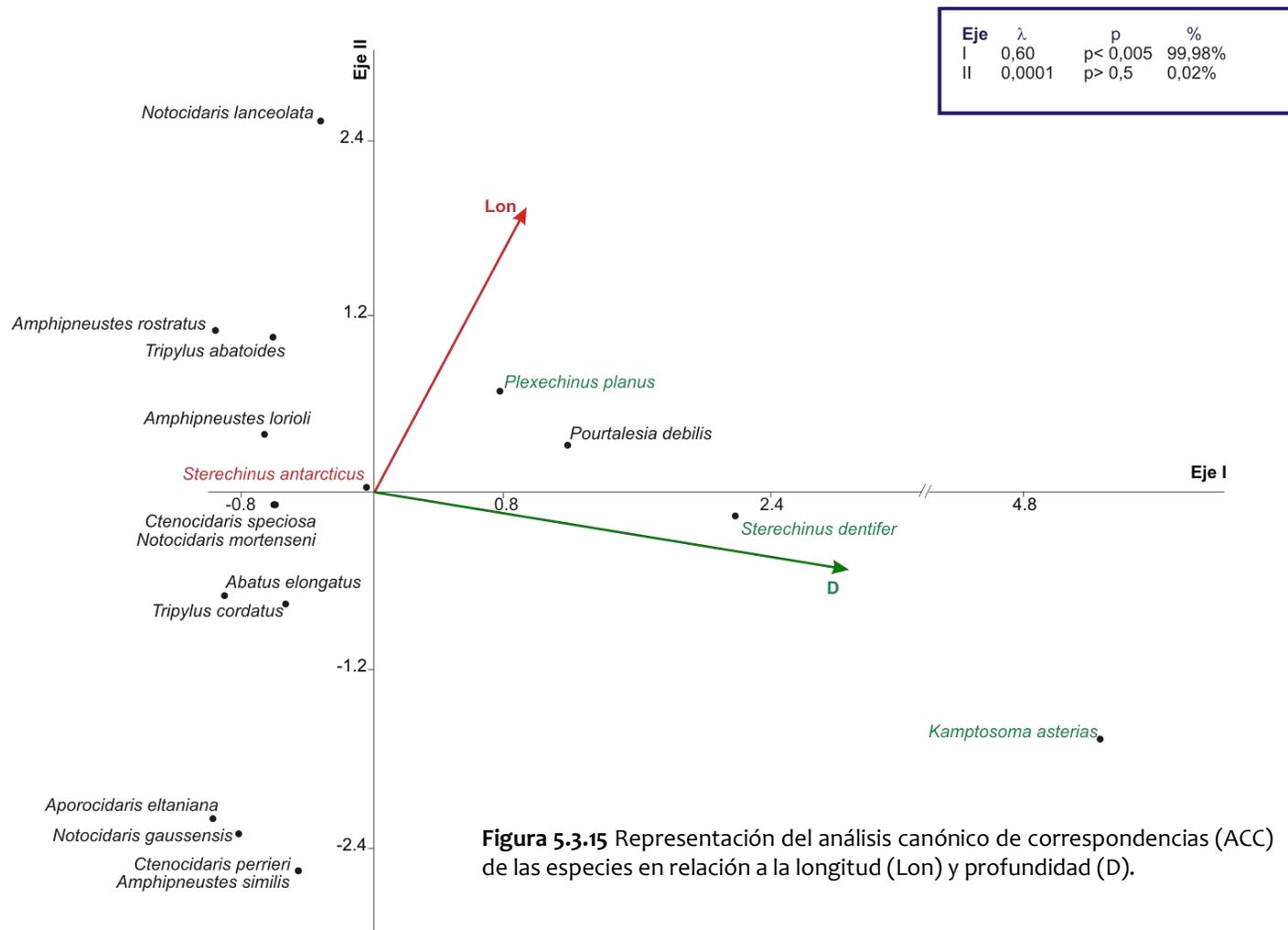


Figura 5.3.15 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las especies en relación a la longitud (Lon) y profundidad (D).

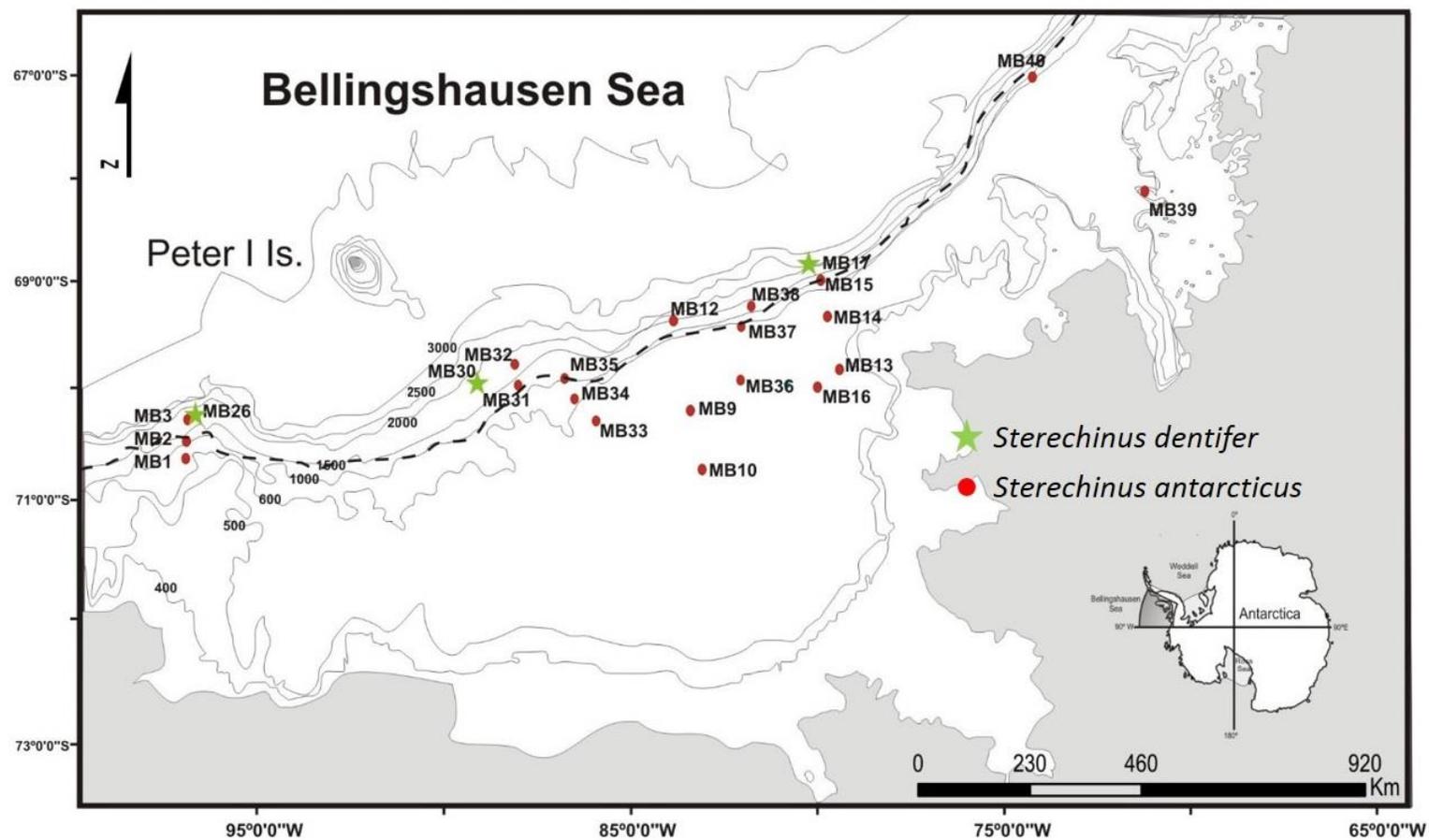


Figura 5.3.15 a) Mapa de distribución en el área de estudio de las dos especies del género *Sterechinus*. (Batimetría resumida).

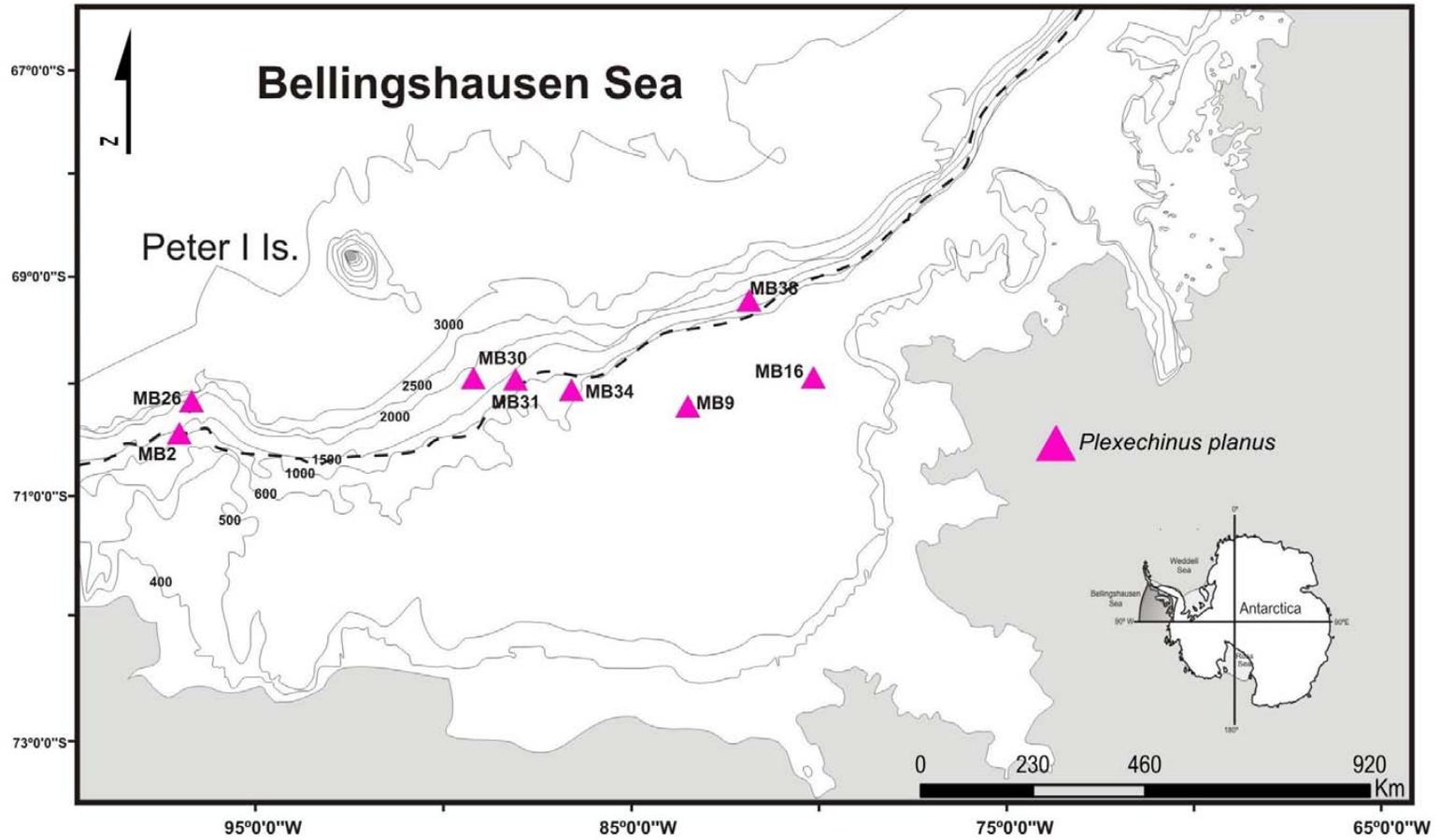


Figura 5.3.15 (Continuación), b) Mapa de distribución en el área de estudio de la especie *Plexechinus planus*. (Batimetría resumida).

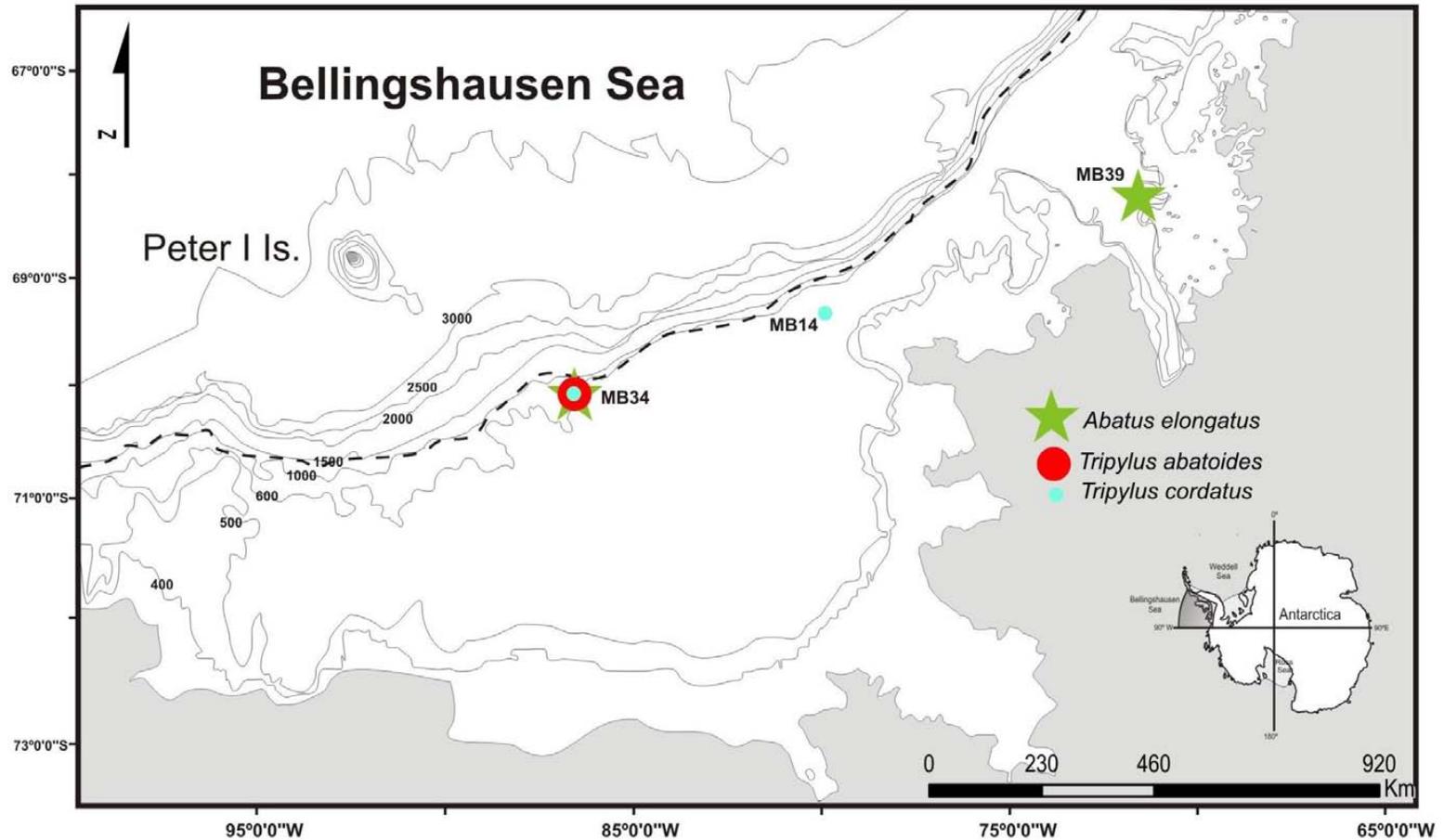


Figura 5.3.15 (Continuación), c) Mapa de distribución en el área de estudio de las especies *Abatus elongatus*, *Tripylus abatoides* y *Tripylus cordatus*. (Batimetría resumida).

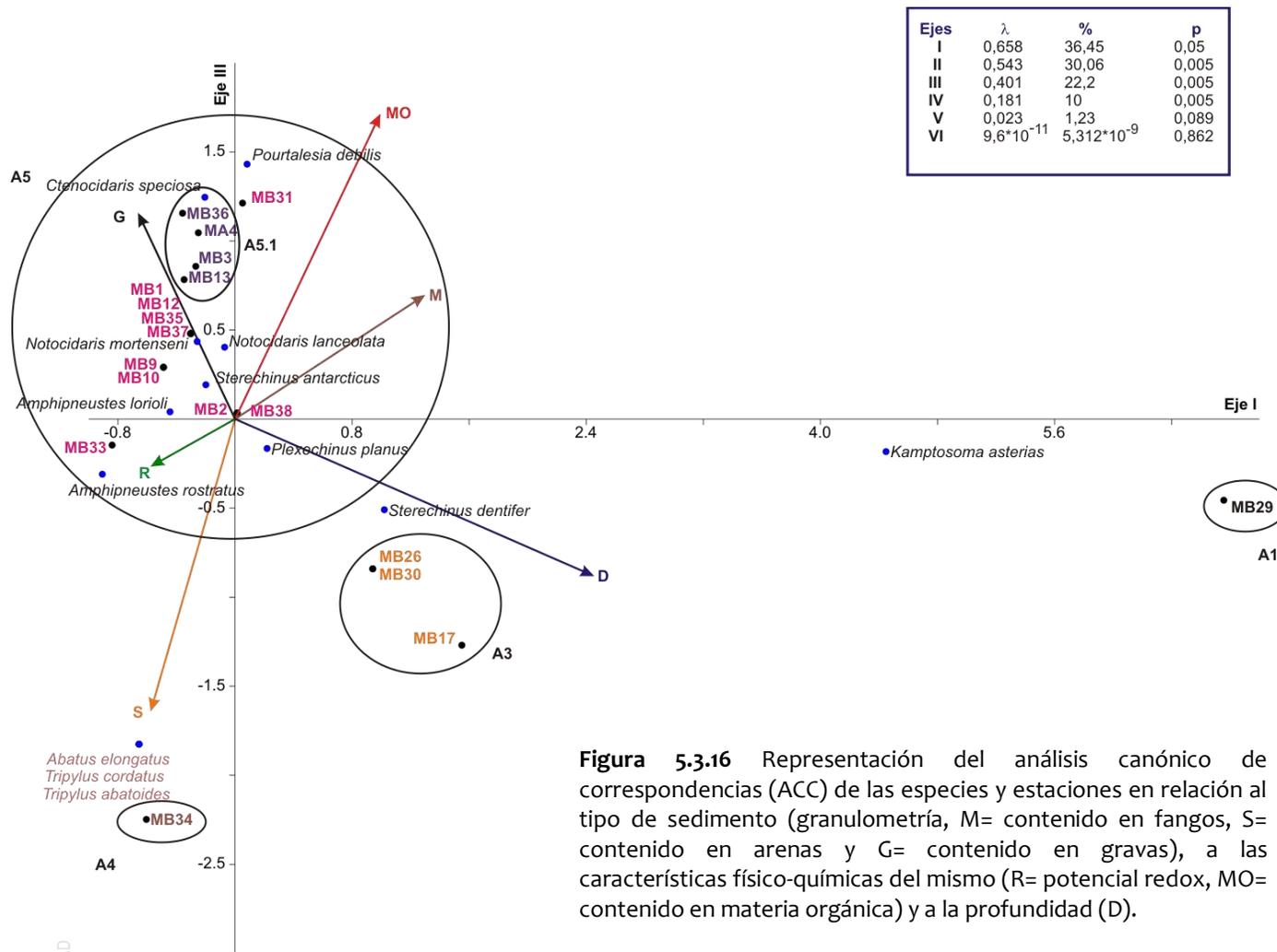


Figura 5.3.16 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las especies y estaciones en relación al tipo de sedimento (granulometría, M= contenido en fangos, S= contenido en arenas y G= contenido en gravas), a las características físico-químicas del mismo (R= potencial redox, MO= contenido en materia orgánica) y a la profundidad (D).

IV. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas

El género *Sterechinus* es el único grupo de erizos que ha tenido una revisión taxonómica reciente (Díaz *et al.* 2011, Saucède *et al.* 2015). En estos trabajos (que incluyen ejemplares recogidos como nueva cita en la estación MB30 de la presente memoria), se sugiere, en el primero y se confirma en el segundo, que *Sterechinus* es un género que contiene dos especies bien consolidadas: *S. neumayeri* que vive en aguas someras y *S. dentifer* cuyo hábitat generalmente se encuentra a mayor profundidad. El resto de especies del género: *S. antarcticus*, *S. agasizzi*, *S. diadema* han sido reorganizadas en un subclado (Díaz *et al.* 2011) en base a resultados moleculares y morfológicos concluyentes que, ponen en duda la existencia real de estas tres especies y que sugieren una revisión más profunda, que podría llevar a considerarlas una única especie.

S. bernasconiae ha sido sinonimizada con *Gracilechinus multidentatus* (H.L.Clark 1925) en base a estudios morfogenéticos muy recientes (Saucède *et al.* 2015), a pesar de que, algunos autores, incluso, dudan de la pertenencia de esta especie al género *Gracilechinus*, incluyéndola dentro del género *Echinus*, por considerar que la morfología del holotipo no apoya esa transferencia de un género a otro.

Caracterización de la taxocenosis

En el cómputo general de especies de erizos, las especies registradas en la Antártida representan el 8.1% de la riqueza del planeta, organizadas en 7 órdenes y 9 familias (Saucède *et al.* 2014). El 65% de estas especies pertenecen a dos familias: Cidaridae y Schizasteridae de las cuales el 81% y 67% respectivamente son especies endémicas (David *et al.* 2005b). Las 17 especies registradas en el presente estudio representarían el 21% de las especies antárticas. La lectura y fiabilidad de estos datos (como en capítulos anteriores) se discutirá en el capítulo 5 referido a todos los equinodermos del Mar de Bellingshausen.

Tres son las citas nuevas en el Mar de Bellingshausen. Hasta este estudio, se conocía la existencia de algunos ejemplares de *Sterechinus dentifer*, *Kamptosoma asterias* y *Plexechinus planus*, citados en la Antártida (David *et al.* 2005a). Con la publicación de este trabajo se amplía el área de distribución biogeográfica y el rango batimétrico conocido de estas especies (fig. 5.3.11).

5.3 Clase Echinoidea

Sterechinus dentifer. Se recolectaron ejemplares de esta especie, tanto en la campaña Bentart 2003 (en la estación MB17: 11 ejemplares), como en la Bentart 2006 (en la estación MB26: 48 ejemplares y en la MB30: 4 ejemplares). Con estos registros se amplía su rango de profundidad, pasando de una profundidad máxima de 1600m a 1947m.

Hoy día (Kroh 2015), se han hecho públicos 11 registros nuevos de la especie en la Antártida, en el Mar de Weddell, en el de Ross y en el Arco de Scotia. Estos registros proceden de muestreos realizados entre 2005 y 2012, e incluso uno de los registros del Mar de Ross fue recolectado en 1959, pero han sido incorporados muy recientemente a las bases de datos. Son registros proporcionados por distintos museos, especialmente el NMNH Smithsonian Institution, que han facilitado el acceso público a sus datos, y su inclusión en bases generales bien georeferenciadas como WoRMs, Biodiversity.AQ (SCAR) u OBIS. Con estos nuevos registros se amplía también el rango batimétrico, a un intervalo entre los 1266 y los 2400m (fig. 5.3.10a y 5.3.11b).

Kamptosoma asterias. Es una especie de distribución abisal de la que, se conocen 8 registros en el mundo: 5 registros en el Pacífico (4 en el Mar de Tasmania y uno frente a las costas de Perú), los otros 3 son registros en la Antártida. De los 3 registros en la Antártida, 2 registros están localizados en el cuadrante de Enderby (en aguas frente a la Tierra de MacRobertson), un registro en el Mar de Amundsen con dos ejemplares recolectados en 1965, identificados en 1969, depositados en el NMNH Smithsonian Institution, e incorporados recientemente a la base de datos SCARMARBIN/OBIS (Kroh 2015).

Con este trabajo, se incorpora una cita nueva de la especie en el Mar de Bellingshausen. Se recolectó un ejemplar en la estación MB29 a 3304 m de profundidad durante la campaña Bentart 2006. Este nuevo registro amplía también, el rango batimétrico de *K. asterias* (pasando de un intervalo de 4200-4225m a 3304-4225 m) (fig. 5.3.10b y 5.3.11c).

Plexechinus planus. A raíz de las campañas Bentart en el Mar de Bellingshausen, *P. planus* es nueva cita en el Mar de Bellingshausen. Se recolectó en las estaciones MB2 (9 ejemplares) y MB16 (1 ejemplar) durante Bentart 2003 y en las estaciones MB26 (7 ejemplares), MB30 (8 ejemplares), MB31 (36 ejemplares), MB34 (52 ejemplares) y MB38 (4 ejemplares) muestreadas durante Bentart 2006. Con estas citas, el intervalo de distribución batimétrica de *P. planus* se hace mayor pasando su límite inferior de 1152m a 603m. De modo que, ahora se

5.3 Clase Echinoidea

sabe que coloniza fondos que van de 603m a 2037m. Actualmente, se han hecho públicos en la base de datos SCARMARBIN/OBIS (Kroh 2015), 5 registros de esta especie, recolectados en el año 2008, en estaciones muy cercanas entre ellas y localizadas en el norte del Mar de Amundsen (fig. 5.3.10c y 5.3.11d).

Las citas nuevas, fruto de este estudio y las que se han publicado recientemente (Kroh 2015), elevan a 23 el número de especies de erizos citados en el Mar de Bellingshausen: *Sterechinus antarcticus*, *Sterechinus dentifer*, *Kamptosoma asterias*, *Aporocidaris eltaniana*, *Aporocidaris incerta* (Koehler, 1902), *Brachysternaster chesheri* Larrain, 1985, *Ctenocidaris nutrix* (Thomson, 1876), *Ctenocidaris perrieri*, *Ctenocidaris speciosa*, *Notocidaris gaussensis*, *Notocidaris lanceolata*, *Notocidaris mortenseni*, *Abatus curvidens* Mortensen, 1836, *Abatus elongatus*, *Abatus koehleri* (Thiéry, 1909), *Amphipneustes lorioli*, *Amphipneustes rostratus*, *Amphipneustes similis*, *Tripylus cordatus*, *Tripylus abatoides*, *Pilematechinus vesica* (A. Agassiz, 1879), *Plexechinus planus* y *Pourtalesia debilis*.

De estas 23 especies, 6 especies: *Abatus curvidens*, *Abatus koehleri*, *Aporocidaris incerta*, *Brachysternaster chesheri*, *Ctenocidaris nutrix* y *Pilematechinus vesica*, no se recolectaron en las campañas Bentart 2003 y 2006.

Con la actualización de los datos de especies de erizos en el Mar de Bellingshausen, éstas representan el 28.4% de las especies citadas en la Antártida.

Estructura de la comunidad

La estructura de la taxocenosis de equinoideos del MB está relacionada con la distribución y abundancia de las especies de la familia Echinidae: *S. dentifer* en el borde de la plataforma-talud y *S. antarcticus* en la plataforma continental (fig. 5.3.15a). *K. asterias* caracteriza la cuenca abisal.

La plataforma continental está también caracterizada por la abundancia de especies de las familias Schizasteridae y Cidaridae como era esperado. Sin embargo, estas especies no se recolectaron en zonas externas a la plataforma, aunque se conocen registros en aguas profundas en el Océano Antártico (David *et al.* 2005a). Los valores de abundancia, de riqueza y de diversidad de especies por estación, son bajos (Figura 5.3.9), pero no hay ninguna tendencia significativa de disminución de estos valores con la profundidad en la plataforma continental, aunque sí se aprecia una clara relación inversa en las zonas profundas más allá de la plataforma. Esto es consistente con resultados previos en bivalvos y gasterópodos (Troncoso y Aldea 2008).

5.3 Clase Echinoidea

La profundidad es el factor que mejor discrimina entre las especies de equinoideos, que viven en aguas profundas, fundamentalmente controladas por *S. dentifer* y *P. planus* (agrupación A3) (fig. 5.3.15a y b), y el resto de la comunidad de aguas más someras donde la especie más característica es *S. antarcticus* (agrupación A5- A5.1 y A5.2). Una peculiaridad es la estación MB34 (agrupación A4) que forma una comunidad única, muy parecida a la agrupación A3 pero al ser más superficial, carece de registros de la especie de profundidad *S. dentifer*, y las características del sedimento (muy oxidado) favorecen la presencia de distintas especies (fig. 5.3.15c) que contribuyen a que sea una estación con una riqueza específica muy alta. De hecho, la más alta de la zona de estudio.

En este sentido, la distribución de las distintas especies que pertenecen a las familias Schizasteridae y Cidaridae por un lado, y las de la familia Echinidae, están fundamentalmente basadas en el tipo de sedimento, el cual asimismo determina distintas estrategias alimenticias, reproductivas y por lo tanto ecológicas. Las especies del género *Sterechinus* tienen preferencias por sustratos con gravas (procedentes de los icebergs) y bastante oxidados. No tienen conductas incubadoras, sino que presentan larvas planctotróficas en su desarrollo. Son raspadores y en conjunto muy generalistas, aunque sus especies se distribuyen siguiendo un gradiente de profundidad tal y como ha sido descrito por otros autores (Brey y Gutt 1991; David et al. 2005b).

Las especies de la familia Schizasteridae (erizos irregulares) y de la familia Cidaridae, prefieren fondos con sedimentos blandos. Las de la familia Schizasteridae son detritívoras y prefieren zonas arenosas, menos oxigenadas y las de Cidaridae optan por fondos fangosos con alto contenido en materia orgánica y son en su mayoría de hábitos carroñeros (De Ridder y Lawrence 1982, David et al. 2005b). Sin embargo, ambos grupos son incubadores (David et al. 2005b). Los erizos irregulares que se entierran y crean madrigueras, realizan la incubación en cámaras adaptadas a tal efecto (marsupios), mientras que los erizos regulares cidáridos la llevan a cabo en la membrana peristomial, donde unos y otros protegen la descendencia hasta distintos niveles de desarrollo: en la mayoría hasta larvas que son lecitotróficas, que se quedan en zonas adyacentes y protegidas hasta alcanzar tallas de juveniles, o bien el desarrollo es directo a juveniles, que incluso permanecen con sus parentales durante un periodo más o menos largo siendo alimentados y transportados por estos. Los hábitos incubadores tan frecuentes en la Antártida, se pueden explicar por las condiciones de aislamiento que los han seleccionado frente a las especies planctotróficas. La incubación aumentó la

5.3 Clase Echinoidea

supervivencia de la descendencia en condiciones de hielo extremo y después ha limitado la diversificación de los grupos con estos hábitos (Poulin y Féral 1996), tanto a nivel de área de distribución como de flujo genético. En cualquier caso, es una explicación básica para comprender el grado de endemismo que se encuentra en estas latitudes.

La importancia de las especies de cidáridos en la zona, no solo reside en que son característicos en la plataforma por su frecuencia y abundancia, sino por lo que significan para la comunidad bentónica en general. Del mismo modo que, las comunidades bentónicas usualmente denominadas “3D” (referidas a fondos ricos en especies sésiles arbustivas: briozoos, corales, etc., con gran concentración de esponjas y/o ascidias de gran porte), los cidáridos también representan un sustrato fundamental para el asentamiento de diversas especies. Diferentes estudios en este campo, hablan en términos de epibiontes o de ectosimbiosis (Gutt y Schickan 1998, Hétérier *et al.* 2004, 2008, Hardy *et al.* 2011), debido a la microestructura que presentan las espinas de estos erizos, que favorecen el anclaje de los epibiontes (briozoos, hidrozoos y bivalvos) de una forma intrínseca al córtex de la misma (David *et al.* 2009). En muchos casos, sencillamente son ejemplos de mutualismo, como ocurre con muchas esponjas, u holoturias del género *Echinopsolus*. De esta forma, los cidáridos asociados a fondos pobres de profundidades medias, pueden ser el soporte que albergue una comunidad bentónica propia y en movimiento, que facilita la dispersión de los miembros de dicha comunidad.

La ausencia de equinoideos en la Isla de Pedro I se explicará en la discusión del capítulo donde se integran todas las clases, ya que, nos permitirá una visión más general y certera sobre este hecho tan sorprendente.

5.3 Clase Echinoidea

V. Bibliografía.- Clase Echinoidea

- Agassiz A (1863) List of the Echinoderms sent to different Institutions in exchange for other specimens, with annotations. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 1: 17–28
- Agassiz A (1876) On viviparous Echini from the Kerguelen Islands. *Proc Am Acad Arts Sci* 11:231–236
- Agassiz A (1872) Revision of the Echini. *Cat Mus Comp Zool Harvard* 7: 1-762
- Agassiz A (1879) Preliminary report on the Echini of the exploring expedition of H M S Challenger, Sir C Wyville Thomson chief of Civilian Staff. *Proc Natl Acad Arts Sci USA* 14: 190-212
- Agassiz A (1881) Report on the Echinoidea dredged by HMS "Challenger" 1873-76. *Rep Sci Res Voy HMS Challenger* 3: 1-321
- Agassiz L & Desor PJE (1846) Catalogue raisonné des familles, des genres, et des espèces de la classe des échinodermes. *Annales des Sciences Naturelles, Troisième Série, Zoologie* 6: 305-374
- Agassiz L & Desor PJE (1847a) Catalogue raisonné des espèces, des genres, et des familles d'échinides. *Annales des Sciences Naturelles, Troisième Série, Zoologie* 7: 129-168
- Agassiz L & Desor PJE (1847b) Catalogue raisonné des espèces, des genres, et des familles d'échinides. *Annales des Sciences Naturelles, Troisième Série, Zoologie* 8: 5-35, 355-380
- Arnaud PM (1964) Contribution a la bionomie marine benthique des regions Antarctiques et Subantarctiques. *Tethys* 6(3): 465-656
- Arnaud PM (1974) Les phenomenes d'incubation chez les invertébrés antarctiques et subantarctiques. *Thethys* 6: 577-588
- Arnaud PM, Lopez CM, Olaso I, Ramil F, Ramos-Espla AA (1998) Semi-quantitative study of macrobenthic fauna in the region of the South Shetland Islands and the Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 19(3): 160-166
- Barnes DKA & Brockington S (2003) Zoobenthic biodiversity, biomass and abundance at Adelaide Island, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 249: 145–155
- Beiras R, Vázquez E, Bellas J, Lorenzo JI, Fernández N, Macho G, Mariño JC, Casas L (2001) Sea urchin embryo bioassay for *in situ* evaluation of the biological quality of coastal sea water. *Estuar Coast Shelf Sci* 52: 29–32
- Bell FJ (1908) National Antarctic Expedition 1901-04. Echinoderma. *Nat History, Zoology (London) IV*: 1-16
- Bell FJ (1917) Echinoderma (part 1: Actinogonidiata). *British Antarct Exped Nat Hist Report, Zoology* 4(1): 1-10
- Belman BW & Giese AC (1974) Oxygen consumption of an asteroid and an echinoid from the Antarctic. *Biol Bull* 146(2): 157-164

5.3 Clase Echinoidea

- Bernard F (1895) Sur un lamellibranche nouveau (*Scioberetia australis*) commensal d'un Échinoderme. Comptes Rendues de l'Academie des Sciences 121(17): 569–571
- Bernasconi I (1969) Equinodermos Antárticos. 1. Echinoideos de Shetland del Sur y archipiélago Melchior. Rev Mus Argentino Ciencias Nat, Zoología 9(9): 197-210
- Blake DB & Zinsmeister WJ (1991) A new marsupiate cidaroid echinoid from the Maastrichtian of Antarctica. Palaeontology 34(3): 629-635
- Bosh IM (1989) Reproduction and development of shallow water asteroids and an echinoid in McMurdo Sound, Antarctica. PhD Thesis: 1-112
- Bosh I, Beauchamp KA, Steele ME, Pearse JS (1987) Development, metamorphosis, and seasonal abundance of embryos and larvae of the antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri*. Biological Bulletin 173: 126-135
- Branch ML, Jangoux M, Alva V, Massin C, Stampanato S (1993) The Echinodermata of subantarctic Marion and Prince Edward Islands. S Afr J Antarct Res 23(1): 37-70
- Brandt A, De Broyer C, De Mesel I, Ellingsen KE, Gooday A, Hilbig B, Linse K, Thomson M, Tyler P (2007a) The deep benthos. In: Rogers A (ed) Antarctic ecology: from genes to ecosystems vol B 362. Royal Society, London, pp 39–66
- Brandt A, Gooday AJ, Brix SB, Brökeland W, Cedhagen T, Choudhury M, Cornelius N, Danis B, De Mesel I, Diaz RJ, Gillan DC, Ebbe B, Howe J, Janussen D, Kaiser S, Linse K, Malyutina M, Brandao S, Pawlowski J, Raupach M (2007b) The southern ocean deep sea: first insights into biodiversity and biogeography. Nature 447:307–311
- Brey T (1991) Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* Echinodermata Echinoidea on the Weddell Sea shelf and slope Antarctica. Antarct Sci 3(3): 251-256
- Brey T & Clarke A (1993) Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? Antarc Sci 5(3):253-266
- Brey T & Gutt J (1991) The genus *Sterechinus* (Echinodermata, Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope (Antarctica) Distribution, abundance and biomass. Polar Biology 11: 227-232
- Brey T, Pearse J, Bosch L, McClintock J, Slattery (1995) Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. Mar Biol 124(2): 279-292
- Brey T, Starmans A, Magiera U, Hain S (1993) *Lissarca notorcadensis* (Bivalvia; Phyllobryidae) living on *Notocidarid* sp. (Echinoidea: Cidaridae): population dynamics in limited space. Polar Biol 13(2): 89-95
- Cherbonnier G (1974) Invertébrés marins des XI^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en Terre Adélie. Téthys 5(4): 601-610

5.3 Clase Echinoidea

- Cherbonnier G & Guille A (1974) Echinodermata. I. Holoturioidea and Echinoidea. II. Asterides et ophiurides. Comité National Français des Recherches Antarctiques CNFRA 35: 25-44
- Chiantore M, Guidetti M, Cavallero M, De Domenico F, Albertelli G, Cattaneo-Vietti R (2006) Sea urchins, sea stars and brittle stars from Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar Biology* 29: 467-475
- Clark HL (1925) A Catalogue of the Recent Sea-Urchins (Echinoidea) in the Collection of the British Museum (Natural History). Oxford University Press, London
- Clarke A & Crame JA (1989) The origin of the Southern Ocean marine fauna. In: Crame JA (ed) *Origins and evolution of the Antarctic biota*. Special Publications of Geological Society, London, pp 253–268
- Clarke A & Crame JA (1992) The Southern Ocean benthic fauna and climate change: a historical perspective. *Phil Trans R Soc Lond B* 338: 299-309
- David B, Choné T, Festeau A, Mooi R, De Ridder C (2005a) Biodiversity of Antarctic echinoids: a comprehensive and interactive database. *Scientia Marina* 69: 201-203
- David B, Choné T, Mooi R, De Ridder C (2005b) Antarctic Echinoidea. Synopses of the Antarctic benthos. Koeltz Scientific Books, Königstein
- David B & Mooi R (1990) An echinoid that "gives birth": morphology and systematics of a new Antarctic species, *Urechinus mortenseni* (Echinodermata, Holasteroidea). *Zoomorphology* 110: 75-89
- David B & Mooi R (1999) Comprendre les Échinodermes : la contribution du modèle extraxial-axial. *Bull Soc Géol France* 170: 91-101
- David B & Mooi R (2000) A new species of subantarctic *Plexechinus* and its phylogenetic position within the Holasteroidea (Echinodermata: Echinoidea). *Polar Biol* 23: 166-172
- David T, Mooi R, Néraudeau D, Saucède T, Villier L (2009) Evolution et radiations adaptatives chez les échinides. *Comptes Rendus Palevol* 8: 189-207
- Dawson EW (1970) Faunal relationship between the New Zealand plateau and the New Zealand sector of Antarctica based on echinoderms distribution. *NZJ Mar Freshwater Res* 4(2): 126-140
- De Ridder C, David B, Larrain A (1992) Antarctic and Subantarctic echinoids from 'Marion Dufresne' expeditions MD03, MD04, MD08 and from the 'Polarstern' expedition Epos III. *Bull Mus Nat Hist Nat Paris Sér 4* 14(A): 405-441
- De Ridder C & Jangoux M (1982) Structure and functions of digestive organs: Echinoidea (Echinodermata). In: Jangoux M & Lawrence JM (ed) *Echinoderm Nutrition*. Balkema Publ, Rotterdam, pp 213-214
- De Ridder C & Lawrence JM (1982) Food and feeding mechanism. In: Jangoux M & Lawrence JM (ed) *Echinoderm Nutrition*. Balkema Publ, Rotterdam, pp 57-115
- Diaz A, Féral JP, David B, Saucède T, Poulin E (2011) Evolutionary pathways among shallow and deep-sea echinoids of the genus *Sterechinus* in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II* 58: 205-211

5.3 Clase Echinoidea

- Durham JW (1966) Classification. In: Moore RC (ed) Treatise on Invertebrate Paleontology Part U. Echinodermata. Geological Society of America and University of Kansas Press, pp 270-295
- Durham JW & Melville RV (1957) A classification of echinoids. *Journal of Paleontology* 31: 242-272
- Emlet RB, McEdward LR, Strathmann RR (1987) Echinoderm larval ecology viewed from the egg. In: Jangoux M & Lawrence JM (eds) Echinoderms studies vol II. Bakelma, Rotterdam
- Fell HB (1953) Echinoderms from the subantarctic islands of New Zealand: Asteroidea, Ophiuroidea and Echinoidea. *Cape Exped Ser Bull* 18: 73-111
- Fell FJ (1976) The Cidaroida (Echinodermata: Echinoidea) of Antarctica and the southern oceans. PhD Thesis Univ of Maine at Orono, pp 1-294
- Féral JP & Derelle E (1991) Partial sequence of the 28S ribosomal RNA and the echinid taxonomy and phylogeny. Application to the Antarctic brooding schizasterids. In: Yanagisawa T et al (eds) *Biology of Echinodermata*, pp 331-337
- Féral JP, Derelle E, Philippe H (1994) Inferred phylogenetic trees of Antarctic brood-protecting schizasterid echinoids from partial 28S ribosomal RNA sequences. In: Beaumont AR (ed) *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*, pp 199-207
- Féral JP & Magniez P (1988) Relationship between rates of oxygen consumption and somatic and gonadal size in the subantarctic echinoid *Abatus cordatus* from Kerguelen. In: Burke RD, Mladenov PV, Lambert P, Parsley RL (eds) *Echinoderm Biology. Proceedings of the 6th International Echinoderm Conference*. Balkema, Rotterdam, pp 581-587
- Grieg JA (1929) Echinodermata from the Palmer Archipelago, South Shetlands, South Georgia, and the Bouvet Island. With description of a new species of the molluscan genus *Montacuta*. *Sci Res Norwegian Antarct Exped* 1(2): 1-16
- Guille A & Lasserre P (1979) Consommation d'oxygène de l'oursin *Abatus cordatus* (Verrill) et activité de son biotope aux "les Kerguelen. *Mém Mus Natl Hist Nat Paris sér C* (43): 211-219
- Gutt J & Schickan T (1998) Epibiotic relationships in the Antarctic benthos. *Antarctic Science* 10: 398-405
- Hardy C, David B, Rigaud T, De Ridder C, Saucède T (2011) Ectosymbiosis associated with cidaroids (Echinodermata: Echinoidea) promotes benthic colonization of the seafloor in the Larsen Embayments, Western Antarctica. *Deep-Sea Research II* 58: 84-90
- Harvey R & Gage JD (1984) Observations on the reproduction and postlarval morphology of pourtalesiid sea urchins in the Rockall Trough area (N.E. Atlantic Ocean). *Mar Biol* 82: 181-190
- Hétérier V, De Ridder C, David B, Rigaud T (2004) Comparative biodiversity of ectosymbionts in two Antarctic cidarid echinoids, *Ctenocidaris spinosa* and *Rhynchocidaris triplopora*. In: Heinzeller T, Nebelsick JH (eds) *Echinoderms: München*. Taylor and Francis, London, pp 201-205

5.3 Clase Echinoidea

- Hétérier V, David B, De Ridder C, Rigaud T (2008) Ectosymbiosis, a critical factor in establishing local benthic biodiversity in Antarctic deep sea. *Mar Ecol Prog Ser* 364:67-76
- Hotchkiss FHC (1982) Antarctic fossil echinoids: review and current research. In: Craddock C (ed) *Antarctic Geoscience*. Univ Wisconsin press, Madison 83, pp 679-684
- Hotchkiss FHC & Fell HB (1972) Zoogeographical implications of a Paleogene echinoid from East Antarctica. *J Royal Soc New Zealand* 2(3): 369-372
- Hyman LH (1955) *The Invertebrates: Echinodermata. The coelomata Bilateria*. McGraw-Hill Book Company Inc 763
- Jacob U, Terpstra S, Brey T (2003) High-Antarctic regular sea urchins - the role of depth and feeding in niche separation. *Polar Biology* 26, 99-104
- Jensen M (1982) Morphology and classification of Euechinoidea Bronn, 1860 – a cladistic analysis. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 143: 7-99
- Kanazawa KI (1992) Adaptation of test shape for burrowing and locomotion in Spatangoid echinoids. *Palaeontology* 35:733-750
- Koehler R (1900a) Note préliminaire sur les Échinides et les ophiures de l'Expédition Antarctique Belge. *Bull Acad R Bel.* 38: 814-820
- Koehler R (1900b) Les Échinides et les ophiures de l'Expédition Antarctique Belge. *C R Acad Sci Paris* 131: 1010-1012
- Koehler R (1901) Expédition Antarctique Belge. Résultats du voyage du S.Y. "Belgica" en 1897-98-99. *Zoologie. Echinides et Ophiures* 1-42
- Koehler R (1906) Expédition Antarctique Française (1903-1905). Echinodermes (stellérides, ophiures et Échinides). Joubin L (ed). Masson et Cie, Paris, pp 1-41
- Koehler R (1907) Astéries, ophiures et Échinides recueillis dans les mers australes par la Scotia 1902-1904. *Zool Anz* 32: 140-147
- Koehler R (1908) Astéries, ophiures et Échinides de l'Expédition Antarctique Nationale Ecossoise. *Trans Roy Soc Edin* 46(3/22): 529-647
- Koehler R (1911) Astéries, ophiures et Échinides (British Antarctic Expedition 1907-1909). *Brit Antarct Exped V2 (Biology)* 4: 25-66
- Koehler R (1912a) Echinodermes nouveaux recueillis dans les mers antarctiques par le Pourquoi-pas (astéries, ophiures et échinides). *Zool Anz* 39: 151-163
- Koehler R (1912b) Deuxième Expédition Antarctique Française (1908-1910). Echinodermes (astéries, ophiures et Échinides). Masson et Cie, Paris, pp 1-270
- Koehler R (1917) Echinodermes (astéries, ophiures et échinides) recueillis par M. Rallier du Baty, aux Iles de Kerguelen, en 1913-1914. *Annales Inst Océanogr Paris* 7(8): 1-87
- Koehler R (1926) Echinodermata Echinoidea. Australasian Antarctic expedition 1911-14. *Scientif Reports ser C* 3(3): 1-134
- Kroh A (2015) Echinoidea. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2015-09-30

5.3 Clase Echinoidea

- Kroh A & Smith AB (2010) The phylogeny and classification of postPalaeozoic echinoids. *J Syst Palaeontol* 8:147-212
- Larrain AP (1973) Los pedicelarios globíferos y el desarrollo de *Abatus agassizi* (Pfeffer) (Echinodermata, Hemiasteridae). *Bol Soc Biol Concepción* 44:53-63
- Larrain AP (1985a) A new species of subantarctic echinoid (Echinoidea: Schizasteridae). *Bol Soc Biol Concepcion* 56: 115-119
- Larrain AP (1985b) *Brachysternaster*, new genus, and *Brachysternaster chesheri*, new species of Antarctic echinoid (Spatangoida, Schizasteridae). *Polar Biol* 4: 121-124
- Lawrence JM, McClintock JB, Guille A (1984) Organic level and caloric content of eggs of brooding asteroid and an echinoid (Echinodermata) from Kerguelen (South Indian Ocean). *Int J Invertebr Reprod Develop* 7(4): 249-257
- Linse K, Walker LJ, Barnes DKA (2008) Biodiversity of echinoids and their epibionts around the Scotia Arc, Antarctica. *Antarctic Science* 20:227-244
- Lockhart S, O'Loughlin PM, Tuterá P (1994) Brood-protection and diversity in echinoids from Prydz Bay, Antarctica. In: David B et al. (eds) *Echinoderms through Time*. Balkema, Rotterdam, pp 749-756
- Madon-Senez C (1998) Disparité morphologique et architecturale des Schizasteridae incubants (Echinoidea, Spatangoida) des régions australes. Thèse Doctorat Univ Bourgogne, pp 1-261
- Madon-Senez C (2002) A new species of marsupiate Antarctic echinoid: *Amphipneustes davidi* (Echinodermata: Spatangoida: Schizasteridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(1): 51-56
- Magniez P (1980a) Modalités de l'incubation chez *Abatus cordatus* (Verrill), oursin endémique des îles Kerguelen. In: *Echinoderms: Present and Past*. Proc Europ Colloq Echinoderms, Bruxelles 3-8 sept 1979. Balkema, Rotterdam
- Magniez P (1980b) Le cycle sexuel d'*Abatus cordatus* (Echinoidea: Spatangoida): modalités d'incubation et Évolution histologique et biochimique des gonades. Thèse Univ P et M Curie, Paris 6: 1-82
- Magniez P (1983) Reproductive cycle of the brooding echinoid *Abatus cordatus* (Echinodermata) in Kerguelen (Antarctic Ocean): changes in the organ indices, biochemical composition and caloric content of the gonads. *Mar Biol* 74: 55-64
- McClintock JB (1994) Trophic biology of antarctic shallow-water echinoderms. *Mar Ecol Prog Ser* 111: 191-202
- McClintock JB & Pearse JS (1986) Organic and energetic content of eggs and juveniles of antarctic echinoids and asteroids with lecithotropic development. *Comp Biochem Physiol* 85A: 341-345
- McClintock JB & Pearse JS (1987) Biochemical composition of antarctic echinoderms. *Comparative Biochemistry and Physiology* 86B: 683-687
- McKinney ML, McNamara KJ, Wiedman LA (1988) Echinoids from the La Meseta Formation (Eocene), Seymour Island, Antarctica. *Mem Geol Soc Amer* 169: 499-503

5.3 Clase Echinoidea

- McKnight DG (1967) Echinoderms from Cape Hallett, Ross Sea. NZJ Mar Freshwater Res 1(3): 314-323
- McKnight DG (1974) Some Echinoids new to New Zealand waters. NZOI Records 2(3): 25-44
- Mespoulhé P (1992) Morphologie d'un échinide irrégulier subantarctique de l'archipel des Kerguelen: ontogenèse, dimorphisme sexuel et variabilité. Thèse Doctorat Univ Bourgogne 1-184
- Mespoulhé P & David B (1992) Stratégie de croissance d'un oursin subantarctique : *Abatus cordatus* des Iles Kerguelen. C R Acad Sci Paris sér 3, 314: 205-211
- Mironov AN (1974) Pourtalesiid sea urchins of the Antarctic and Subantarctic (Echinoidea: Pourtalesiidae). Trudy Inst Okeanol 98: 240-252
- Mironov AN (1978) Meridosternin Echinoids (Echinoidea: Meridosternina) collected during the 16th cruise of the R/V "DM. Mendelejev". Trudy Inst Okeanol 113: 208-226
- Mooi R, David B, Marchand D (1994) Echinoderm skeletal homologies: classical morphology meets modern phylogenetics. In: David B. et al. (eds) Echinoderms through Time. Balkema, Rotterdam, pp 87-95
- Mooi R & David B (1993) Ontogeny and origin of the brooding system in Antarctic urchinid sea urchins (Holasteroidea). Zoomorphology 113: 69-78
- Mooi R & David B (1996) Phylogenetic analysis of extreme morphologies: deep-sea holasteroid echinoids. J Natur Hist 30: 913-953
- Mooi R, David B, Fell JF, Chone T (2000) Three new species of bathyal cidaroids (Echinodermata: Echinoidea) from the Antarctic region. Proceedings of the Biological Society Washington 113: 224-237
- Mortensen T (1903) Echinoidea (part 1). Danish Ingolf-expedition. Bianco Luno impr, Copenhagen, pp 1-193
- Mortensen T (1905) Some new species of Echinoidea. Vid Medd Naturh Foren Kobenhavn 241-243
- Mortensen T (1907) Echinoidea (part 2). Danish Ingolf-Expedition. Bianco Luno impr, Copenhagen, pp 1-200
- Mortensen T (1909) Die Echinoiden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901/1903. Deutsche Südpolar-Expedition 1901-03 11(1): 1-113
- Mortensen T (1910) The Echinoidea of the Swedish South Polar Expedition. Schwedischen Südpolar Exp 1901-1903. Zool 2: 1-114
- Mortensen T (1925) On a small collection of echinoderms from the Antarctic Sea. Arkiv fšr Zoologi 17A (31): 1-12
- Mortensen T (1927) Report on the Echinoidea Collected by the United States Fisheries Albatross during the Philippine Expedition, 1907-1910. United States National Museum Bulletin 100: 241-312
- Mortensen T (1928a) New cidaridae, preliminary notice. In: Paper's from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916, 44. Vid Medd Dansk Nat Foren 85: 65

5.3 Clase Echinoidea

- Mortensen T (1928b) A monograph of the Echinoidea. Vol1 Cidaroidea. C A Reitzel, Copenhagen, pp 1-551
- Mortensen T (1935) A Monograph of the Echinoidea, Bothtiocidaroidea, Melonechinoidea, Lepidocentrida, Stirodonta. Reitzel CA & Oxford University Press, Copenhagen y London 647 pp
- Mortensen T (1936) Echinoidea and Ophiuroidea. Discovery Reports 12: 119-348
- Mortensen T (1940) A Monograph of the Echinoidea. III. 1. Aulodonta, with Additions to Vol. II (Lepidocentroida and Stirodonta). Reitzel CA, Copenhagen 370 pp
- Mortensen T (1943a) A Monograph of the Echinoidea. III, 2. Camarodonta. I. Orthopsidæ, Glyphocyphidæ, Temnopleuridæ and Toxopneustidæ. Reitzel CA, Copenhagen 553 pp
- Mortensen T (1943b) A monograph of the Echinoidea. III.3: Camarodonta II. Echinidae, Stroglyocentrotidae, Parasaleniidae, Echinometridae. Reitzel CA, Copenhagen 446 pp
- Mortensen T (1948a) A Monograph of the Echinoidea. IV, 1 Holectypoida, Cassiduloida. Reitzel CA, Copenhagen 371 pp
- Mortensen T (1948b) A Monograph of the Echinoidea. IV, 2. Clypeasteroida. Clypeasteridæ, Arachnoidæ, Fibulariidæ, Laganidæ and Scutellidæ. Reitzel CA, Copenhagen 471 pp
- Mortensen T (1950a) Reports of the BANZAR Antarctic Research Expedition 1929-1931. Echinoidea. The BANZAR Expedition Committee, Adelaide 4(10): 287-309
- Mortensen T (1950b) A monograph of the Echinoidea. Vol5 (1) Spatangoida I. Reitzel CA, Copenhagen 432 pp
- Mortensen T (1951) A monograph of the Echinoidea, Spatangoida. Reitzel CA, Copenhagen 2 593 pp
- Neraudeau D, Crame JA, Kooser M (2000) Upper Cretaceous echinoids from James Ross Basin, Antarctica. *Geobios* 33: 455-466
- Nichols D (1959) Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Phil Trans R Soc Ser B* 242(693):347-437
- Pawson DL (1968a) Echinoderms (Antarctic). *Austr nat Hist*: 129-133
- Pawson DL (1968b) The Echinozoan fauna of the New Zealand Subantarctic Islands, Macquarie Island, and the Chatham Rise. *N Zealand Oceanographic Inst Mem* 42: 9-33
- Pawson DL (1969) Echinoidea. In: Bushnell VC & Hedgpeth JW (eds). Distribution of selected groups of marine invertebrates in water south of 35°S latitude. *Amer Geograph Soc N Y, Antarctic map folio Ser* 11: 38-41
- Pawson DL (1994) Antarctic echinoderms: History, distribution, ecology, 1968-1993. In: David B et al (eds) *Echinoderms through Time*. Balkema, Rotterdam, pp 99-110

5.3 Clase Echinoidea

- Pearse JS & Giese AC (1966) Food, reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Biological Bulletin* 130: 387-401
- Pearse JS & McClintock JB (1990) A comparison of reproduction by the brooding spatangoid echinoids *Abatus shackletoni* and *A. nimrodi* in MacMurdo Sound, Antarctica. *Invertebrate Reproduction and Development* 17(3): 181-191
- Poulin E (1996) Signification adaptative et conséquences évolutives de l'incubation chez un invertébré marin benthique subantarctique, *Abatus cordatus* (Verill, 1876) Echinodermata : Spatangoida. Thèse Doctorat Univ Montpellier II: 1-186
- Poulin E & Féral JP (1996) Why are there so many species of brooding antarctic echinoids? *Evolution* 50: 820-830
- Royer JY & Coffin MF (1992) Jurassic to Eocene plate tectonic reconstructions in the Kerguelen Plateau region. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* 120: 917-928
- Sáiz JI, García FJ, Manjón-Cabeza ME, Parapar J, Peña-Cantero A, Saucède T, Troncoso J, Ramos A (2008) Community structure and spatial distribution of benthic fauna in the Bellingshausen Sea (West Antarctica). *Polar Biology* 31 (6): 735-743
- Saucède T, Pierrat B, David B (2014). Chapter 5.26. Echinoids. In: De Broyer C, Koubbi P, Griffiths HJ, Raymond B, d'Udekem d'Acoz C et al (eds). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp. 213-220
- Saucède T, Díaz A, Pierrat B, Sellanes J, David B, Féral JP, Poulin E (2015) The phylogenetic position and taxonomic status of *Sterechinus bernasconiae* Larrain, 1975 (Echinodermata, Echinoidea), an enigmatic Chilean sea urchin. *Polar Biology* 38(8): 1223-1237
- Schatt P (1985a) Développement et croissance embryonnaire de l'oursin incubant *Abatus cordatus* (Echinoidea: Spatangoida). Thèse Univ P et M Curie Paris VI, pp 1-151
- Schatt P (1985b) L'Édification de la face orale au cours du développement direct d' *Abatus cordatus*, oursin incubant subantarctique. In: Keegan BF & O'Connor BDS (eds). *Balkema*, Galway
- Schatt P & Féral JP (1991) The brooding cycle of *Abatus cordatus* (Echinodermata: Spatangoida) at Kerguelen Islands. *Polar Biol* 11: 283-292
- Schinner GO & McClintock JB (1993) Structural characteristics of marsupial brood pouches of the Antarctic sea urchins *Abatus nimrodi* and *Abatus shackletoni* (Echinoidea: Spatangoida). *J Morphol* 216: 79-93
- Sewell MA & Hofmann GE (2011) Antarctic echinoids and climate change: a major impact on the brooding forms. *Global Change Biology* 17: 734-744
- Smith AB (1981) Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Palaeozoic echinoids. *Palaeontology* 24: 779-801
- Smith AB (1984) *Echinoid Palaeobiology*. Allen & Unwin impr, London, 190 pp

5.3 Clase Echinoidea

- Studer TH (1876) Echinodermen aus dem antarktischen Meere und zwei neue seeigel von den Papua Inseln gesammelt auf der Reise S M S Gazelle um die Erde. Monats Kšnigl Preuss Akad Wiss Berlin: 452-465
- Tortonese E (1965) Fauna d'Italia. Echinodermata. Calderini, Bologna 422
- Troncoso JS & Aldea C (2008) Macrobenthic mollusc assemblages and diversity in the West Antarctica from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea. Polar Biol 31:1253–1265
- Troncoso JS, Aldea C, Arnaud P, Ramos A, García F (2007) Quantitative analysis of soft-bottom molluscs in the Bellingshausen Sea and around Peter I Island. Polar Res 26(2):126–134
- Thrush SF, Dayton PK, Cattaneo-Vietti R, Chiantore M, Cummings VJ, Andrew NL, Hawes I, Kim S, Kvitek R, Schwarz AM (2006) Broad-scale factors influencing the biodiversity of coastal benthic communities of the Ross Sea. Deep-Sea Research II 53: 959-971
- Tyler PA & Gage JD (1984) Seasonal reproduction of *Echinus affinis* (Echinodermata: Echinoidea) in the Rockall Trough, northeast Atlantic Ocean. Deep-Sea Res 31: 387-402
- Yakovlev SN (1984) Reproductive cycle of Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* in Davis Sea. Soviet J Mar Biol 9: 265-270



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Capítulo 5.4 CLASE HOLOTHUROIDEA

I. Introducción

Estudios previos más importantes en la Antártida

Aspectos anatómicos

II. Material y métodos de identificación

Material

Métodos de identificación

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

IV. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas

Caracterización de la taxocenosis

Estructura de la comunidad

V. Bibliografía.- Clase Holothuroidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5.4 Clase Holothuroidea

Capítulo 5.4 CLASE HOLOTHUROIDEA

I. Introducción

Los holoturoideos son un grupo de invertebrados marinos abundante y diverso, a pesar de ello, constituyen la clase de equinodermos menos estudiada. Hay descritas a nivel mundial, aproximadamente, 1400 especies (Pawson 2007), actualizadas a día de hoy a 1682 especies (WoRMS 2015), incluidas en 160 géneros.

Existe cierta controversia en la clasificación de la clase Holothuroidea, sobre todo en cuanto a los órdenes. Pawson y Fell (1965) crearon el Orden Dactylochirotida que no está bien definido a nivel morfológico. Actualmente, en base a análisis cladísticos basados en caracteres morfológicos se acepta que el orden Dactylochirotida está incluido dentro del O. Dendrochirotida (Kerr y Kim 1999, Kerr y 2001) (fig. 5.4.1). La clasificación de la clase Holothuroidea quedaría con 5 órdenes que son: Dendrochirotida, Aspidochirotida, Elasipodida, Apodida y Molpadida.

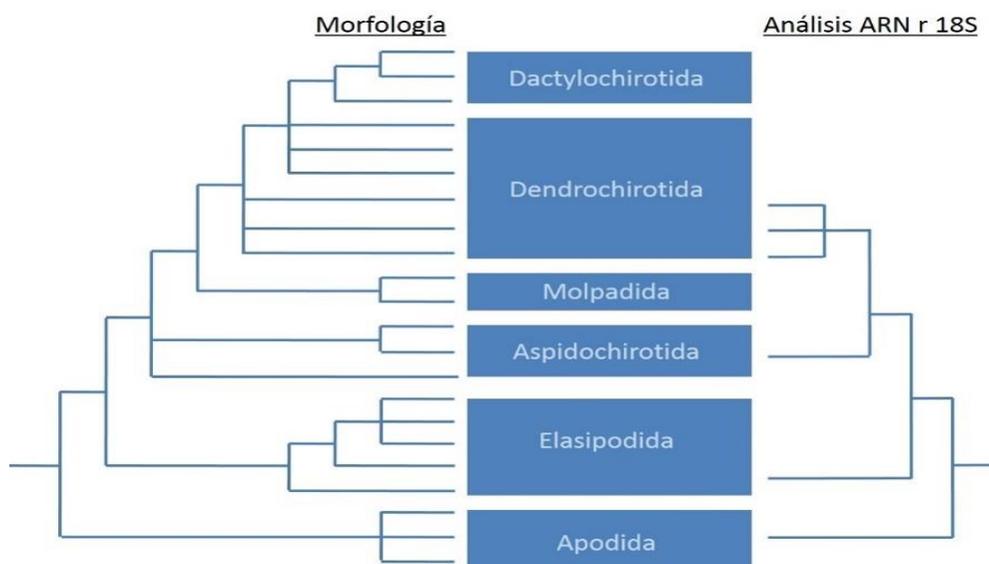


Figura 5.4.1 Filogenia de holoturoideos, según Kerr y Kim 1999, y Kerr 2001.

Los antepasados de los Apodida, Elasipodida y el linaje que conduce a los demás órdenes, se separaron a mediados o finales del Paleozoico, hace entre 350 y 250 millones de años. Los órdenes Aspidochirotida, Molpadida, Dendrochirotida y

5.4 Clase Holothuroidea

Dactylochirotida comenzaron a separarse algo más tarde, en el Triásico y Jurásico, hace unos 200 millones de años. La asignación a diferentes órdenes se basa en gran medida en la forma del anillo calcáreo y los tentáculos orales, así como la presencia de ciertos órganos, como los árboles respiratorios o los músculos que retráctiles de la región oral (Kerr 2000).

Las holoturias constituyen el grupo de equinodermos más diversificados, distribuyéndose desde zonas intermareales hasta zonas oceánicas profundas. Su ubicuidad en la mayoría de ecosistemas, incluyendo las planicies abisales, los convierte en uno de los grupos de animales dominantes sobre la tierra. Existen especies de aguas profundas como *Psychropotes longicauda* y *Oneirophanta mutabilis* tan ampliamente distribuidas que aparecen desde la planicie abisal de Porcupine en el Atlántico Nordeste hasta los fondos del mar de Weddell en el Atlántico Sur.

Son organismos bentónicos aunque son los únicos equinodermos que presentan especímenes holopelágicos (Miller y Pawson 1990), y pueden ser ectocomensales.

En la Antártida hay identificadas, entre 141 especies (de las que 91 están aceptadas (De Broyer *et al.* 2014)) y 136 especies de holoturias (O'Loughlin *et al.* 2011), lo que significa que al menos el 4% de especies (conocidas) del bentos son holoturias (Clarke y Johnston 2003). En las aguas antárticas, todos los órdenes de holoturias están representados, 13 de las 25 familias de holoturias están presentes y un amplio número de géneros y especies (O'Loughlin *et al.* 2011). En los muestreos realizados en la Antártida, las holoturias epibentónicas del orden de los elaspódidos son muy características por su gran tamaño y por aparecer en casi todos los arrastres de profundidad, mientras que aparecen en menor número las formas de pequeño tamaño como los apódidos infaunales (Bohn 2006).

En las holoturias antárticas, existen endemismos, 9 géneros de dendrochirótidos son endémicos. Los dendrochirótidos suelen ocupar aguas someras, lo que indica que la barrera que supone la Convergencia Antártica, actúa más fuertemente en aguas menos profundas (Brandt *et al.* 2007).

Estudios previos más importantes en la Antártida

Los primeros estudios sobre holothuroideos en la Antártida, se remontan a los trabajos del zólogo sueco Hjalmar Théel (1879, 1882 y 1886) que describe en

5.4 Clase Holothuroidea

varios tomos los descubrimientos realizados durante la expedición del HMS Challenger entre 1873 y 1876. Otro de los primeros trabajos sobre holoturias es el de Kurt Lampert (1886) a partir de las muestras recogidas en la estación polar alemana en los años 1882 y 1883. Desde entonces y a partir de las muestras recogidas en las sucesivas expediciones a la Antártida, se fueron publicando diversos trabajos de descripciones de holoturias: Hérouard publicó en 1901 y 1906, los resultados de sus estudios sobre las muestras procedentes de la expedición en el “S. Y. Belgica”. Bell, en 1902 y 1908, realiza el listado y descripción de los equinodermos muestreados en las campañas del Southern Cross 1898-1900 y Discovery 1901-1904, respectivamente. Perrier (1905) trabajó con muestras de holoturias antárticas depositadas en el museo de Historia Natural de Paris. Vaney (1906a, b y c, 1908, 1912, 1913, y 1914) realiza la descripción de las holoturias muestreadas en diferentes expediciones antárticas. MacBride (1912) describe los juveniles de holoturias recogidos en una campaña antártica. Desde entonces hasta la actualidad, importantes especialistas han ido aportando descripciones de nuevas especies antárticas como las de: Ekman (1925), Mortensen (1925), Ekman (1927), Ludwig y Heding (1935), Heding (1942), Agatep (1967), Pawson (1968), Dawson (1970), Cherbonier (1974), Belyaev (1975), Belyaev y Mironov (1982), Gebruk (1983), Arnaud *et al.* (1986), Hernández (1987), Gutt (1988), Belyaev (1989), Gutt (1990a y b), Gutt y Piepenburg (1991), Galeron *et al.* (1992), Massin (1992), Gebruk (1993), Arntz *et al.* (1994), O’Loughlin *et al.* (1994), Smirnov y Bardsley (1997), O’Loughlin (2002), Bohn (2003), Gebruk *et al.* (2003), Massin y Heterier (2004), O’Loughlin y Ahearn (2005 y 2008), O’Loughlin (2009), O’Loughlin *et al.* (2009), O’Loughlin y Whitfield (2010), O’Loughlin *et al.* (2011) y O’Loughlin *et al.* (2013).

Aspectos anatómicos

Las holoturias presentan un cuerpo cilíndrico, más o menos alargado según el eje oral-aboral. Tienen formas variables: vermiformes, cilíndricas globosas, fusiformes con una parte del cuerpo formando una cola, etc. (fig. 5.4.1).

La boca y el ano se sitúan en extremos opuestos. El eje oral-aboral suele ser horizontal y por él pasa un plano dorso-ventral de simetría bilateral que contiene el madreporito y el gonoducto. La simetría radial que caracteriza a los equinodermos se manifiesta aún en la disposición de las vesículas del sistema ambulacral, músculos radiales, nervios, etc., pero a la vez se disponen de modo que son simétricos bilateralmente respecto al citado plano dorso-ventral. La simetría pentámera se reconoce por la organización en cinco ambulacros o radios que

5.4 Clase Holothuroidea

discurren a lo largo del cuerpo desde la boca hasta el ano y a veces portan pies ambulacrales.

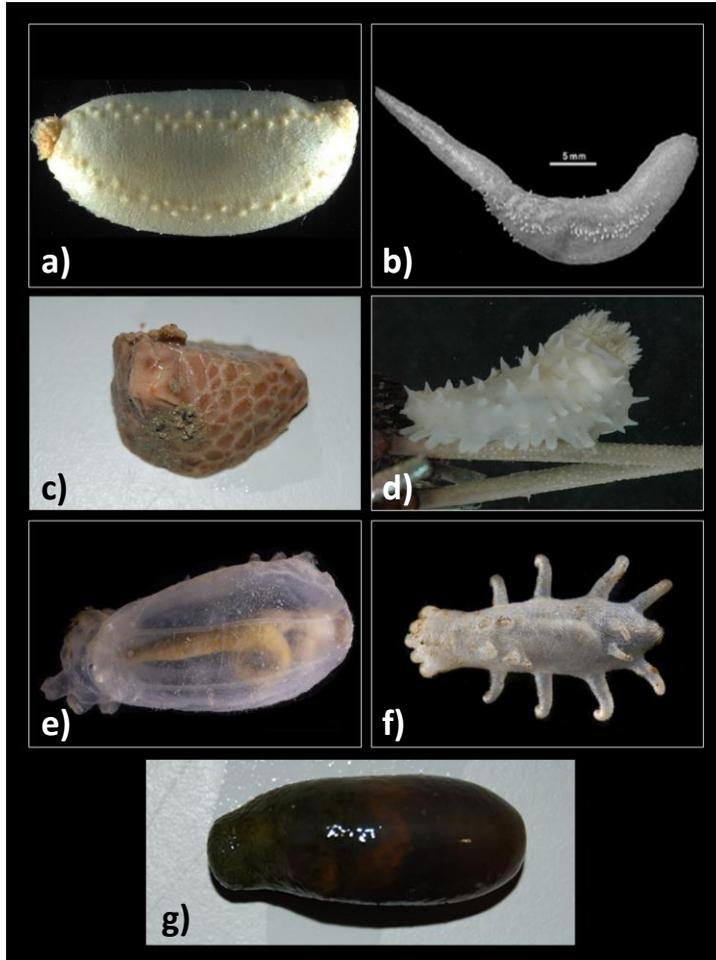


Figura 5.4.1 Fotografías de diferentes morfologías de holoturias **a)** y **b)** Ejemplares del O. Dendrochirotida, Fam. Cucumaridae, **c)** y **d)** Ejemplares del O. Dendrochirotida, Fam. Psolidae, **e)** y **f)** Ejemplares del O. Elapodida, Fam. Elpidiidae, y **g)** Ejemplar del O. Molpadida, Fam. Molpadidae. (Fuente: WoRMS 2015 para **a**, **d**, **e** y **f**).

Se caracterizan por tener un esqueleto formado por depósitos microscópicos (entre 20 y 600 μm) de carbonato cálcico, llamados osículos. Estos osículos se encuentran dispersos en la epidermis y representan un vestigio del esqueleto normal de los equinodermos. En la familia Psolidae del O. Dendrochirotida, se

5.4 Clase Holothuroidea

presenta una testa que es una cubierta de placas imbricadas que pueden englobar total o parcialmente el cuerpo del animal (fig. 5.4.1c).

Los osículos se encuentran también en la pared de algunos órganos internos. Las formas de los osículos son limitadas y taxonómicamente características para cada especie (Pawson 1982, Hendler *et al.* 1995). Los osículos pueden tener diferentes formas: tablas, torres, placas perforadas, anclas, ruedas, cestas, rosetas, botones, bastones, cuerpos trirradiados, tetrarradiados, cruciformes, cuerpos fusiformes y a veces se transforman en depósitos fosfáticos.

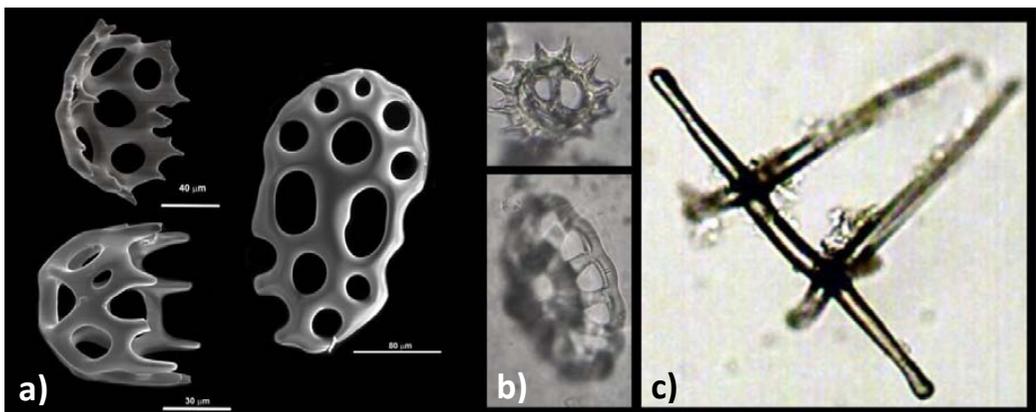


Figura 5.4.2 Ejemplos de algunos tipos de osículos: **a)** en forma de cesta (izquierda), placa perforada (derecha), **b)** de rueda y **c)** de bastón.

En las holoturias los pies ambulacrales son muy variables. Pueden estar presentes en todos los radios, ausentes en los interradios, o dispersos por los radios e interradios, y a veces forman llamativas bandas que van de la boca al ano. Suelen ser más numerosos ventralmente que dorsalmente. Muchas holoturias descansan sobre el sustrato por su cara ventral, que entonces se denomina trivium (formado por 3 ambulacros o radios). En algunos grupos (como en el *O. Aspidochirota*), la superficie ventral presenta numerosos pies ambulacrales con función locomotora y en algunas especies esta superficie se aplanan y forma la suela. La parte dorsal o bivium (formada por 2 radios) presenta pies ambulacrales modificados o papilas que normalmente tienen función sensorial.

Los pies ambulacrales pueden encontrarse reducidos y entonces también lo están las ampollas del sistema ambulacral, incluso hay especies (del Orden de los Apodida, y Molpadida) que carecen de ellos y entonces el sistema ambulacral queda reducido al canal anular, las vesículas y los tentáculos o pies ambulacrales bucales u

5.4 Clase Holothuroidea

orales. Los pies ambulacrales dorsales pueden estar modificados formando las denominadas papilas.

Los pies ambulacrales de las holoturias terminan en una ventosa, generalmente sostenida internamente por una placa o anillo calcáreo muy perforado. Las papilas han perdido dicha ventosa terminal y su aspecto tubular, quedando reducidas a una estructura cónica más o menos ensanchada.

Las holoturias poseen también unos pies ambulacrales muy modificados que son los tentáculos orales que forman un anillo que circunda la membrana bucal en cuyo centro se sitúa la boca que es circular. Estos tentáculos poseen extensiones del sistema ambulacral. El número de tentáculos varía según los grupos y según la edad de los individuos de algunas especies, mientras que la forma (pueden tener forma de escudo o de branquias, peltados, pinnados, digitados o dendríticos) es un carácter taxonómico asociado con el tipo de alimentación (Carney y Carey 1982) y con la filogenia del grupo (Pawson y Fell 1965, Pawson 1966, Roberts 1982) (fig. 5.4.3). Los tentáculos son extremadamente retráctiles y pueden ser retirados hacia el interior quedando encerrados por la pared del cuerpo adyacente cuando éste se contrae. Los ejemplares del O. *Dendrochirotida* poseen además una estructura llamada introverto que es un collar de tejido flexible situado detrás de los tentáculos orales que se repliega dentro del cuerpo gracias a unos músculos retractores.

El grosor de la pared del cuerpo varía mucho según los grupos y especies, dependiendo del grado de contracción del animal. La superficie está cubierta por una fina capa debajo de la cual se encuentra la epidermis. En la epidermis aparecen intercaladas células sensoriales y glandulares y gránulos de pigmento que determinan la coloración del cuerpo. Debajo de la epidermis hay una capa ancha de dermis formada por tejido conectivo laxo y que contiene a la mayoría de osículos y al plexo nervioso. Va seguida de otra capa dérmica más densa y a continuación, hay una capa de músculos circulares. Además de esta musculatura, existen cinco bandas anchas radiales de músculos longitudinales.

5.4 Clase Holothuroidea

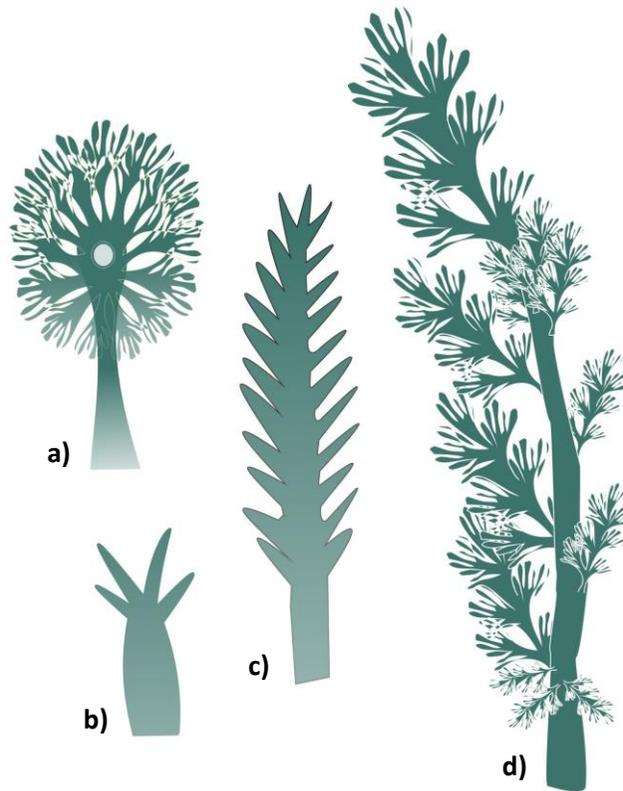


Figura 5.4.3 Diferentes tipos de tentáculos orales:

- a) con forma de escudo (Orden Aspidochirotida);
- b) digitados (O. Apodida, O. Molpadida);
- c) pinnados (O. Apodida);
- d) branquiados (O. Dendrochirotida).

En cuanto a la anatomía interna, la mayor parte de la cavidad interna está ocupada por el tubo digestivo, los árboles respiratorios en las holoturias que los poseen y la gónada. El tubo digestivo se inicia en la boca, se continúa en la faringe pasa a través del anillo calcáreo formado por 10 o más osículos de tamaño considerable. El anillo calcáreo sirve de soporte del anillo nervioso y de las vesículas del sistema ambulacral, y es un punto de inserción de las bandas de músculo longitudinales (fig. 5.4.4 y 5.4.5).

5.4 Clase Holothuroidea



Figura 5.4.4 Esquema de una placa inerradial de un anillo cálcereo (izquierda) y fotografía de un anillo cálcereo con proyecciones (derecha).

Por debajo del anillo calcáreo se encuentra el canal anular que es una parte del sistema ambulacral, de él parten las vesículas de Poli y el canal pétreo que sirve de unión entre el canal anular y el madreporito. Una característica de esta clase es que el madreporito es interno, no se abre al exterior. Por esta razón, el interior del sistema ambulacral está ocupado por líquido celomático y no por agua de mar. El tubo digestivo se continúa en un esófago corto y delgado hasta el estómago. El intestino debido a su longitud tiene numerosos pliegues, puede terminar en una expansión que es la cloaca y finalmente se abre al exterior en el ano que frecuentemente está rodeado por papilas (fig. 5.4.5).

En algunas especies, próximos al ano aparecen unos tubos blanquecinos denominados túbulos de Cuvier, el animal los expulsa al exterior cuando se siente en peligro.

El intercambio gaseoso se realiza a través de un sistema que está más desarrollado que en el resto de equinodermos y que consta de una serie de túbulos que forman dos árboles respiratorios. En algunos grupos (*O. Apodida*) estos árboles están ausentes. Los dos árboles se sitúan a los lados del tubo digestivo. Están formados por una rama principal que se comunica con la cloaca y una serie de ramas terminadas en vesículas. La circulación del agua se produce gracias a las contracciones de los músculos que rodean al sistema (fig.5.4.5).

El sistema hemal en holoturias está muy desarrollado. Consta de un anillo hemal que rodea a la faringe y de dos senos principales que se sitúan a lo largo del tubo digestivo. Del anillo hemal parten ramificaciones tanto hacia los tentáculos como hacia el resto del cuerpo.

5.4 Clase Holothuroidea

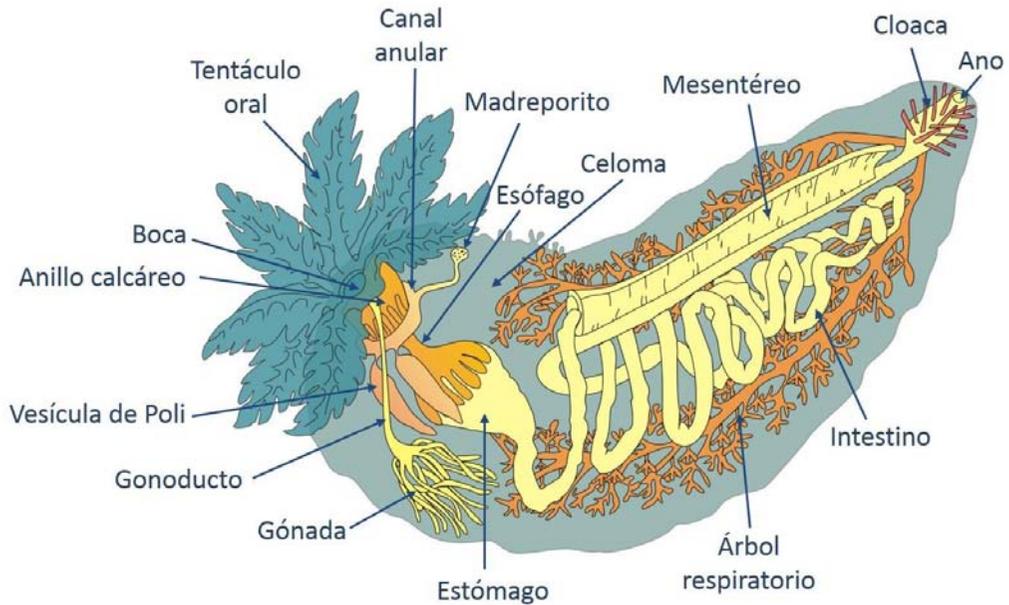


Figura 5.4.5 Esquema de la anatomía interna de una holoturia.

El sistema nervioso consta también de un anillo nervioso que se sitúa en la membrana bucal. De él parte un nervio ganglionado hacia el interior de cada tentáculo y un nervio radial hacia cada ambulacro, atravesando las placas radiales del anillo calcáreo. Se encuentran también, células neurosensoriales situadas en la epidermis y órganos sensitivos en el interior de los tentáculos, lo que les permite analizar el medio (Hyman 1955).

La mayoría de las especies de la clase Holothuroidea son dioicas y no existe un dimorfismo sexual aparente. Existen algunas especies hermafroditas (Hyman 1955). Poseen una única gónada formada por uno o dos haces de túbulos dispuestos a la izquierda, o a derecha e izquierda, del mesenterio dorsal. La salida al exterior tiene lugar mediante un gonoporo, con o sin papila genital, localizado en el interrradio mediodorsal, muy próximo a la corona tentacular.

En la mayoría de especies, cuando los gametos están maduros, se liberan directamente en el agua, pero como ocurre con erizos, ofiuras estrellas y crinoideos, existen especies incubadoras, que o bien capturan los huevos (después de la fecundación en el medio circundante), con los tentáculos para incubarlos en la zona dorsal, en la suela o en unas bolsas alrededor de la boca (marsupios). O la

5.4 Clase Holothuroidea

fecundación es interna y la incubación se produce en la gónada o en la cavidad celomática.

II. Material y métodos de identificación

Material

Se revisaron un total de 2444 ejemplares, de los que 2158 ejemplares se recogieron en la campaña Bentart 2003 y 286 en la Bentart 2006, y de todos ellos 2192 son los que pertenecían al área de estudio.

Métodos de identificación

Se siguieron los protocolos para el proceso de muestreo, separación, tamizado, narcotización, fijación y preservación de los ejemplares capturados con los diferentes artes empleados. Los ejemplares fueron manipulados con cuidado, y se narcotizaron sumergiéndolos en una disolución de agua de mar con cristales de mentol durante unas horas. La fijación se realizó con alcohol al 70%. Cuando los ejemplares eran de tamaño considerable y para optimizar el proceso de fijación, se les inyectó alcohol al 70% por la boca y el ano, con el fin de preservar las estructuras internas que también son importantes para la identificación. Para la preservación, los ejemplares fueron sumergidos en alcohol al 70% (tamponado) en frascos de boca ancha.

Para la determinación a nivel de orden así como para las descripciones se tuvieron en cuenta los siguientes caracteres externos: forma del cuerpo, posición de la boca y el ano, número y forma de los tentáculos orales, disposición y forma de los pies ambulacrales (O'Loughlin *et al.* 2009).

La descripción de la anatomía interna necesaria para la determinación a nivel de familia y género, se hizo mediante disección, excepto en aquellos ejemplares únicos. En los individuos que estaban completos, se tomaron en cuenta los siguientes caracteres: forma del anillo calcáreo, número y forma del o los canales ambulacrales, madreporitos, vesículas de Poli, así como la presencia o ausencia de órganos de Cuvier, presencia o ausencia de músculos retractores, número y disposición de las gónadas, forma y disposición de los árboles respiratorios y músculos longitudinales (O'Loughlin *et al.* 2009).

En la determinación a nivel especie, el carácter más importante fue la combinación y forma de los osículos. Se observaron y describieron las formas y combinaciones de los osículos; se cortaron pequeños trozos de diferentes zonas del cuerpo: piel (dorsal, ventral), tentáculos, pies ambulacrales, y en algunos casos de

5.4 Clase Holothuroidea

la cloaca. El corte de piel se colocó en un portaobjetos excavado donde se añadió una gota de hipoclorito de sodio durante unos segundos. De este modo quedaron los osículos al descubierto para su observación al microscopio. Se realizaron observaciones y microfotografías al microscopio óptico y electrónico de estas preparaciones de osículos (O'Loughlin *et al.* 2009).

La determinación se hizo en base a lo descrito en (O'Loughlin *et al.* 2009) y siguiendo los trabajos de Théel (1876, 1879 y 1886), Lampert (1885), Hérouard (1901), Vaney (1906a, 1906b, 1906c, 1908 y 1914), Ekman (1925 y 1927), Ludwig y Heding (1935), Cherbonnier (1941), Deichmann (1941), Heding (1942), Panning (1949 y 1955), Deichmann (1958), Pawson (1969 y 1970), Panning (1971), Cherbonnier (1974), Gutt (1990a y b), Massin (1992), O'Loughlin *et al.* (1994), O'Loughlin (2000 y 2002), O'Loughlin y Ahearn (2008).

III. Resultados

Caracterización de la taxocenosis

Del total de las 32 estaciones muestreadas durante las dos campañas en el área del Mar de Belingshausen, no se han recolectado holoturias en 7 estaciones: MB1, MB30, MB32, MB12, MB38, MB16 y MB17 que son todas estaciones del talud (906-2044m), a excepción de la estación MB1 situada en la parte más al oeste del área de estudio y que se localiza sobre la plataforma continental (534m). En las 25 estaciones del área de estudio donde se han recolectado holoturias, se han identificado un total de 2195 especímenes, de 30 especies diferentes. En la figura 5.4.6 se puede apreciar que los valores de abundancia de las especies de holoturias (N%) son muy bajos (no superan el 2.5%) exceptuando la estación PI5 que representa el 87% de la abundancia de holoturias debido a la presencia de un gran número de ejemplares de dos especies. Le siguen en abundancia la estación PI8 la estación MB39 pero estas tan solo presentan el 2.5 y 2.3% de la abundancia, respectivamente.

Los valores más altos en de riqueza específica (S), se han encontrado en la estación MB13 (con presencia de 8 especies) y en las estaciones MB40 y MB39 (con presencia de 6 y 7 especies diferentes, respectivamente) (fig. 5.4.6).

Las 30 especies identificadas pertenecen a 9 familias que se agrupan en los cinco órdenes que existen de holoturias (Tabla 5.4.1).

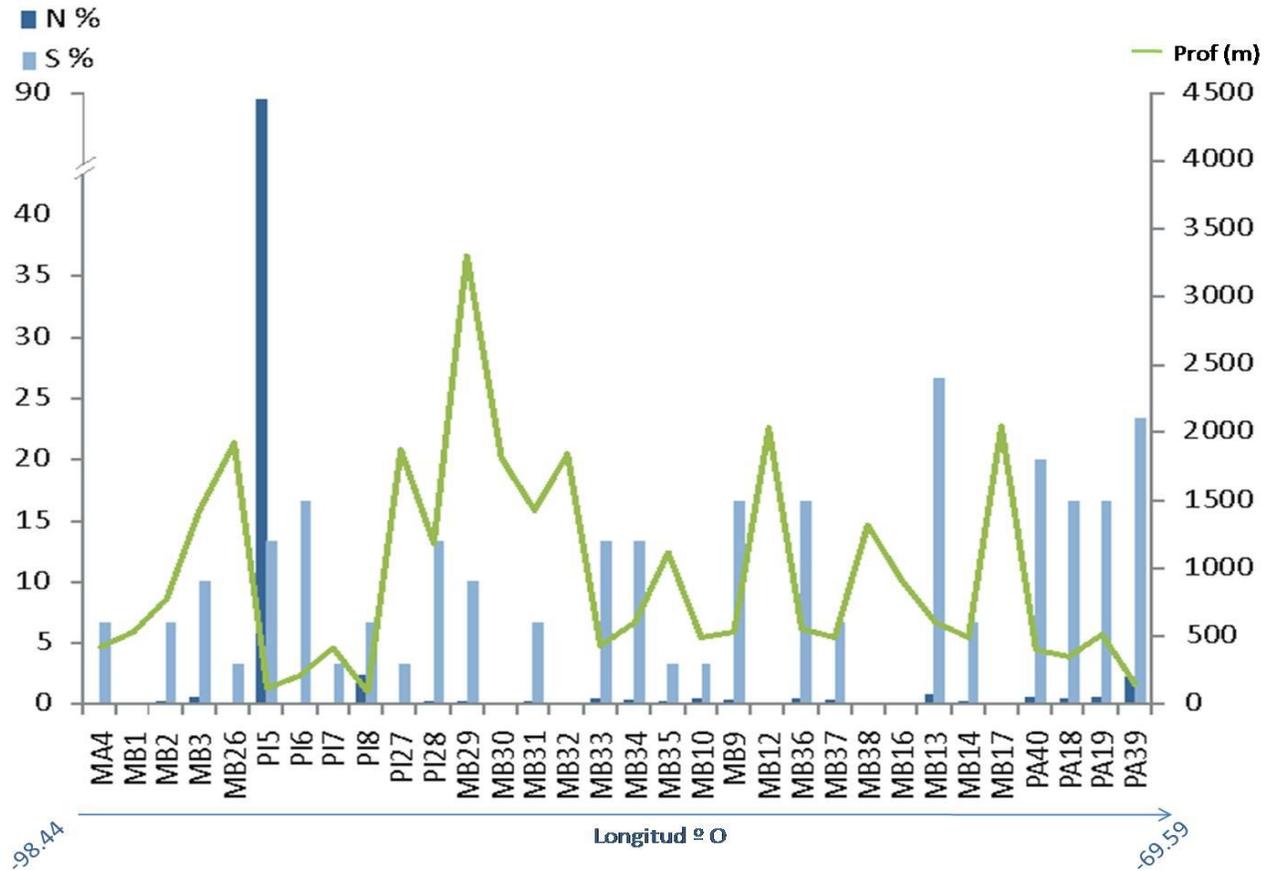


Figura 5.4.6 Abundancia (N%) y riqueza específica (S%), en porcentajes, en cada estación, ordenadas en función de la longitud, de Oeste a Este, y de los transectos.

Tabla 5.4.I: Posición taxonómica de las especies de la Clase Holothuroidea en estudio.

Orden Apodida

Familia Chiridotidae Östergren, 1898	<i>Paradota weddellensis</i> Gutt, 1990
--------------------------------------	---

Orden Aspidochirotida

Familia Mesothuriidae Smirnov, 2012	<i>Mesothuria bifurcata</i> Hérouard, 1901
-------------------------------------	--

Familia Synallactidae Ludwig, 1894	<i>Bathyplores bongraini</i> Vaney, 1914 <i>Bathyplores gourdoni</i> (Vaney, 1914) <i>Bathyplores moseleyi</i> (Théel, 1886) <i>Bathyplores</i> sp.
------------------------------------	--

Orden Dendrochirotida

Familia Cucumariidae Ludwig, 1894	<i>Cucumaria georgiana</i> (Lampert, 1886) <i>Cucumaria dudexa</i> O’Loughlin y Manjón-Cabeza, 2009 <i>Cucamba psolidiformis</i> (Vaney, 1908) <i>Heterocucumis denticulata</i> (Ekman, 1927) <i>Heterocucumis steineni</i> (Ludwig, 1898) <i>Staurocucumis liouvillei</i> (Vaney, 1914) <i>Trachythyone bouvetensis</i> (Ludwig & Heding, 1935) <i>Echinopsolus charcoti</i> (Vaney, 1906) <i>Echinopsolus koehleri</i> (Vaney, 1914)
-----------------------------------	--

Tabla 5.2.I: Continuación

Orden Dendrochirotida (Cont.)	
Familia Paracucumidae Pawson & Fell, 1965	<i>Crucella hystrix</i> Gutt, 1990 <i>Paracucumis turricata</i> (Vaney, 1906)
Familia Psolidae Burmeister, 1837	<i>Psolidium pawsoni</i> O'Loughlin y Ahearn 2008 <i>Psolidium tenue</i> Mortensen 1925 <i>Psolidium whittakeri</i> (O'Loughlin y Ahearn, 2008) <i>Psolus antarcticus</i> Philippi, 1857 <i>Psolus</i> sp.
Orden Elaspodida	
Familia Elpidiidae Théel, 1882	<i>Elpidia glacialis</i> Théel, 1876 <i>Peniagone incerta</i> (Théel, 1882) <i>Peniagone vignioni</i> Hérouard, 1901 <i>Protelpidia murrayi</i> (Théel, 1879)
Familia Psychropotidae Théel, 1882	<i>Benthodytes sanguinolenta</i> Théel, 1882 <i>Psychropotes longicauda</i> Théel, 1882
Orden Molpadida	
Familia Molpadiidae Müller, 1850	<i>Molpadia musculus</i> (Risso, 1826) <i>Molpadia</i> sp.

5.4 Clase Holothuroidea

En el Mar de Bellingshausen hasta este trabajo había citadas 29 especies de la clase Holothuroidea: *Abyssocucumis abyssorum* (Théel, 1886), *Bathyplores bongraini*, *Bathyplores gourdoni*, *Benthodytes sanguinolenta*, *Ellipinion facetum* (Hansen, 1975), *Ellipinion papillosum* (Théel, 1879), *Elpidia glacialis*, *Elpidia gracilis* Belyaev, 1975, *Laetmogone violacea* Théel, 1879, *Laetmogone wyvillethomsoni* Théel, 1879, *Mesothuria bifurcata*, *Molpadia discors* Pawson, 1977, *Molpadia liska* Pawson, 1977, *Molpadiodemas villosus* (Théel, 1886), *Oneirophanta mutabilis* Théel, 1879, *Paracucumis turricata*, *Peniagone purpurea* (Théel, 1882), *Pseudostichopus mollis* Théel, 1886, *Pseudostichopus spiculiferus* (O'Loughlin, 2002), *Psolidium tenue*, *Psolus dubiosus* Ludwig & Heding, 1935, *Psychropotes longicauda*, *Psychropotes scotiae* (Vaney, 1908), *Rhipidothuria racovitzai* Hérouard, 1901, *Scotoplanes globosa* (Théel, 1879), *Sigmodota contorta* (Ludwig, 1875), *Staurocucumis liouvillei*, *Staurocucumis turqueti* (Vaney, 1906), *Zygothuria lactea* (Théel, 1886) (fig. 5.4.7a) (OBIS 2015, Paulay 2015, y Van de Putte et al. 2015)

En el presente estudio, se han registrado 4 nuevas citas de especies de holoturias para el Mar de Bellingshausen: *C. hystrix*, *H. denticulata*, *P. pawsoni* y *P. whittakeri* (fig. 5.4.7b y 5.4.8). Se describe además una nueva especie para la ciencia: *Cucumaria dudexa* O'Loughlin y Manjón-Cabeza sp. nov. (O'loughlin et al. 2009) (fig. 5.4.9).

Tres de las especies identificadas en nuestro estudio permanecen como sp: *Bathyplores* sp., *Psolus* sp. y *Molpadia* sp. porque son especies diferentes a las del mismo género que han aparecido en el área de estudio (O'loughlin et al. 2009, O'loughlin y Van Den Spiegel 2010, O'loughlin et al. 2011, O'loughlin et al. 2013), pero aún están pendientes de ser descritas como nuevas especies.

5.4 Clase Holothuroidea

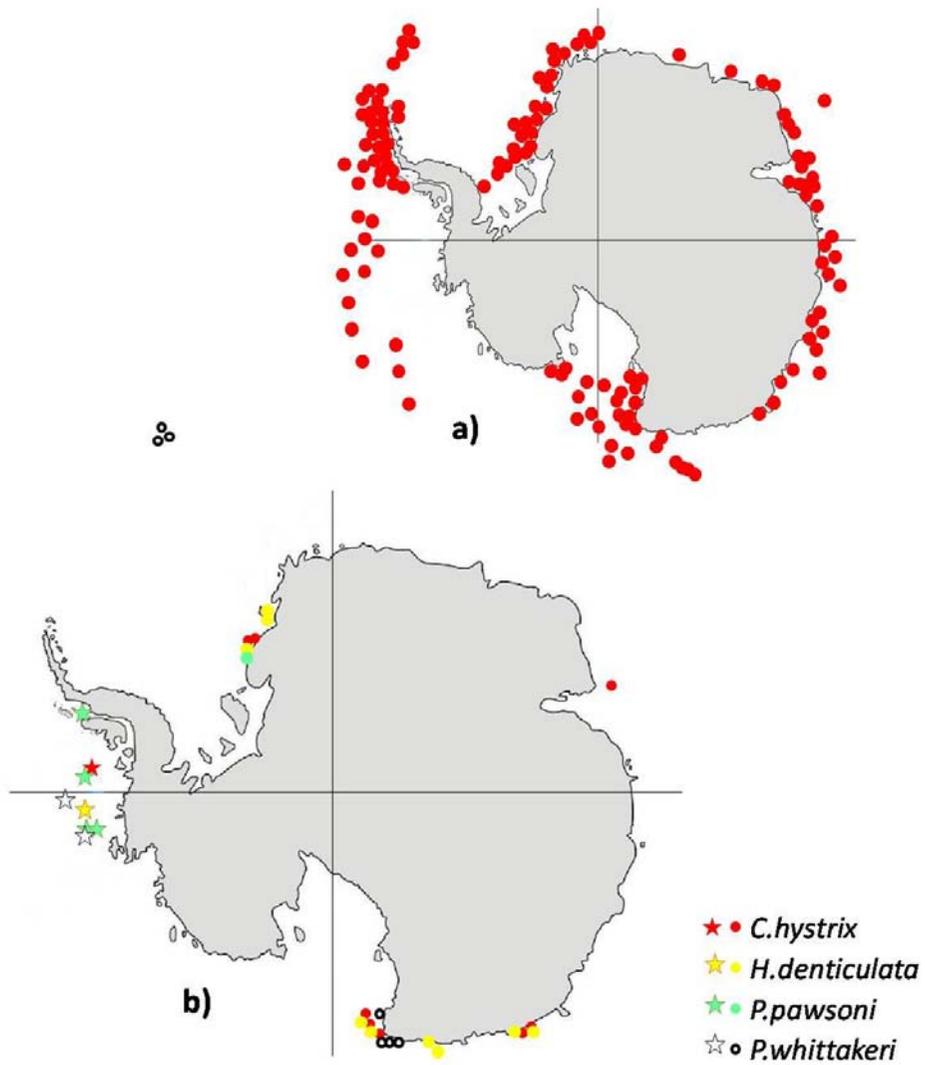


Figura 5.4.7 Mapas de distribución de a) todas las especies de holoturias citadas antes de este estudio en la Antártida, y b) de las nuevas citas (● : distribución conocida de las especies que son nuevas citas, hasta este trabajo, y ★ : localización de las nuevas citas).

5.4 Clase Holothuroidea

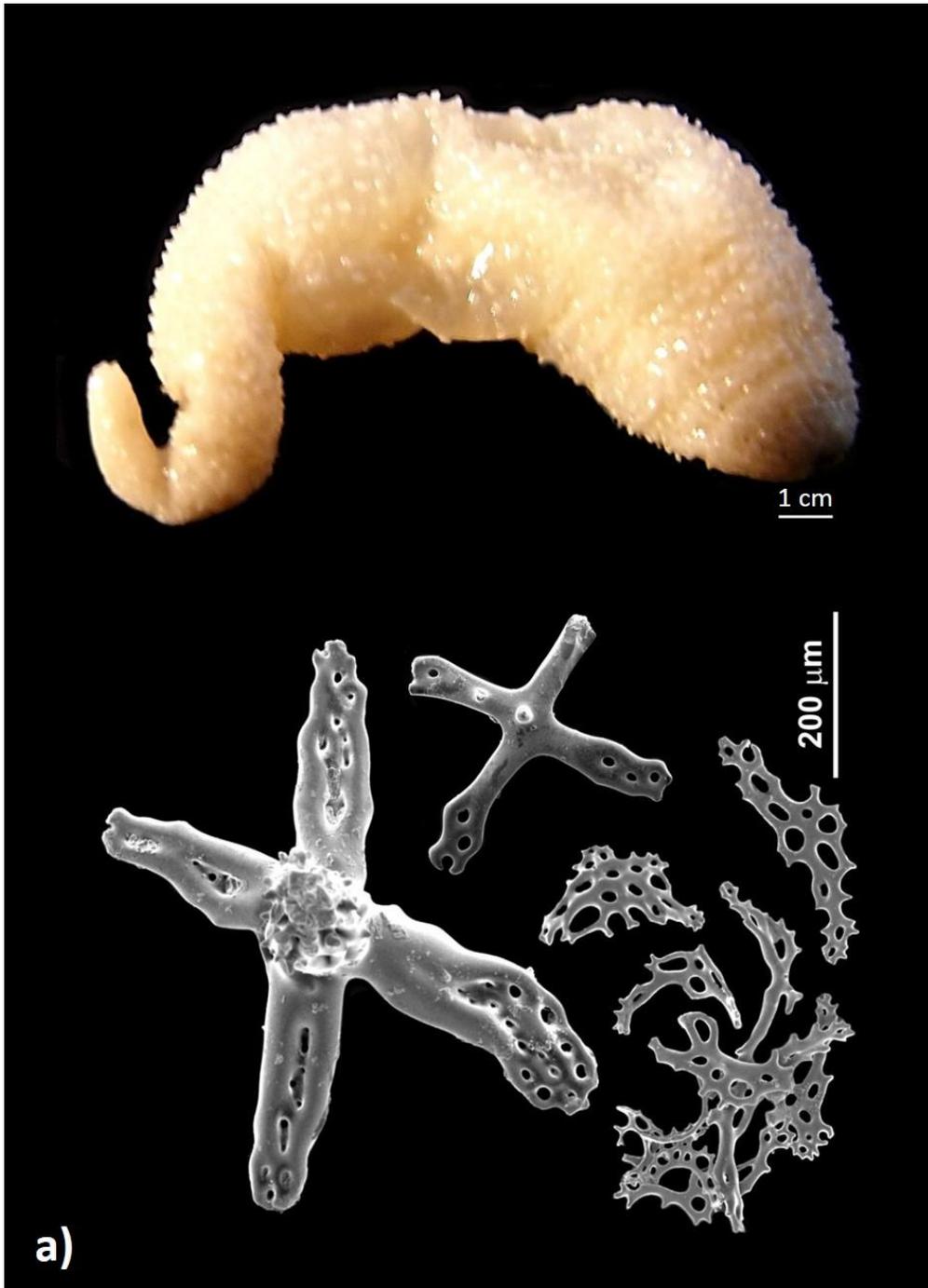


Figura 5.4.8 Fotografías de las especies que son citas nuevas en el Mar de Bellingshausen, a) Ejemplar de *Crucella hystrix*, e imagen de microscopía electrónica de sus osículos.

5.4 Clase Holothuroidea

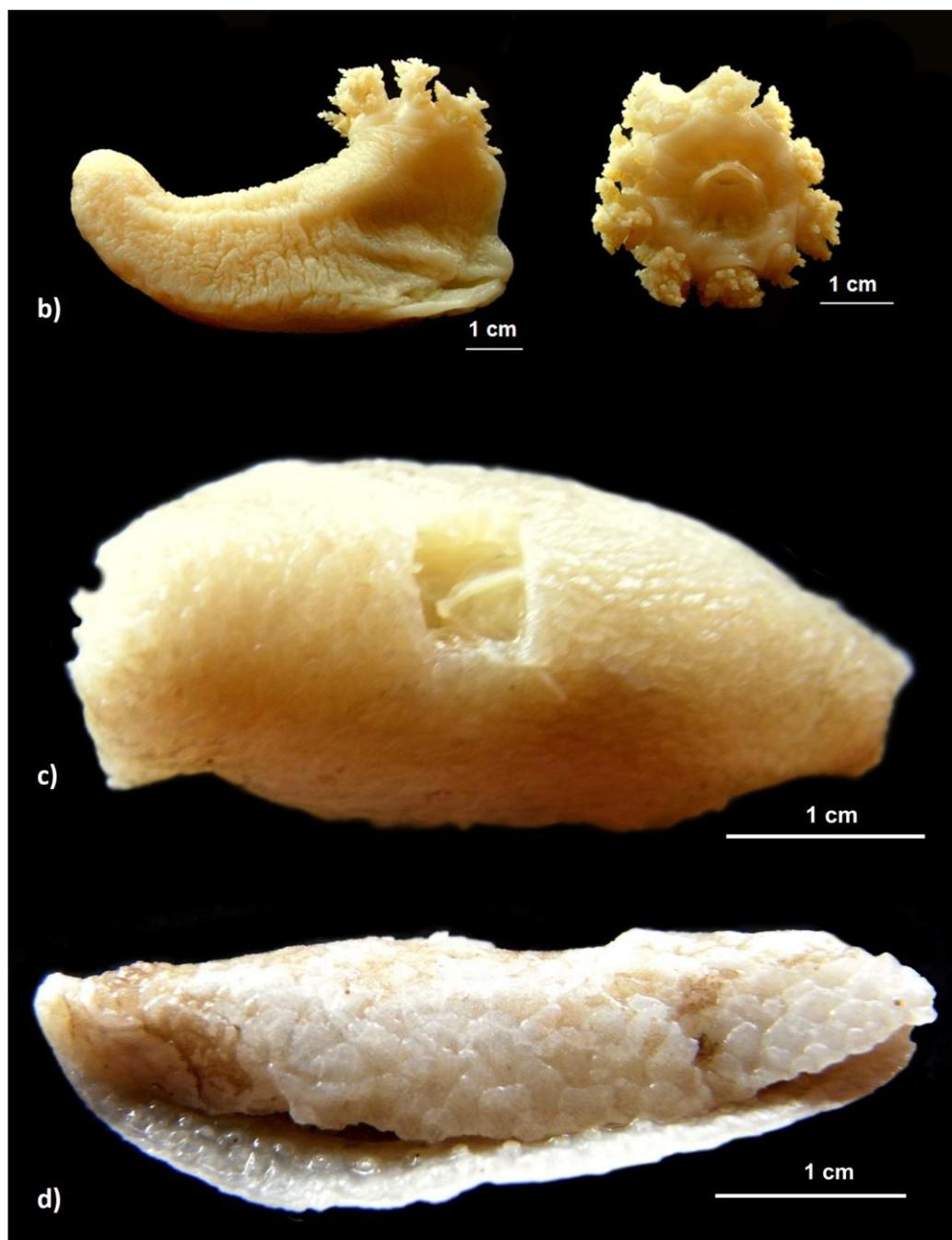


Figura 5.4.8 (continuación) Fotografías de las especies que son citas nuevas en el Mar de Bellingshausen **b)** *Heterocucumis denticulata*, **c)** *Psolidium pawsoni*, **d)** *Psolidium whittakeri*.

5.4 Clase Holothuroidea

Cucumaria dudexa O'Loughin & Manjón-Cabeza sp. nov.

Figura 5.4.9

Material examinado. Holotipo. Este del Mar de Bellingshausen, R/V Hespérides, BENTART–2003, estación MB13, latitud 69.82°S y longitud 77.83°O, 605 m de profundidad, 15 Febrero de 2003, MNCN 29.04/125; fotografía de un osículo tentacular NMV F161512; fotografía de osículos de la parte dorsal del cuerpo F161513 y F161515; fotografía de osículos de la parte ventral del cuerpo F161514.

Diagnosis. El ejemplar analizado mide 35 mm de longitud (el árbol tentacular se conserva), el cuerpo tiene forma casi cilíndrica con un diámetro mayor de 6mm. La pared del cuerpo es delgada, flexible, calcárea y con aspecto apergaminado. Posee una suela ventral y en el conjunto de la forma del ejemplar se aprecia una ligera “panza”. El cono oral tiene una ligera curvatura que le da un aspecto recurvado. Posee dos papilas orales dorso-laterales de 0.6 mm de longitud. El cono anal es largo, delgado, mide 18 mm de longitud, distalmente redondeado y también curvado. Existen 5 papilas anales radiales de 0.6mm de longitud. El árbol tentacular posee 10 tentáculos dendríticos, de los que un par ventral es pequeño. Los pies ambulacrales están confinados en los radios, existen unas series pares que están bien desarrolladas y bordean la suela latero-ventralmente, otras series se encuentran algo más dispersas en el centro de la cara ventral. El interrradio ventral aparece desnudo. Los pies ambulacrales radiales están algo menos dispersos en los conos oral y anal. El anillo calcáreo contiene 10 placas. Las placas radiales tienen digitaciones y son delgadas en la parte anterior, y anchas en la posterior. Poseen además una muesca triangular. Las placas interradales son alargadas en la parte anterior, delgadas, cónicas y en la parte posterior son anchas, teniendo el margen curvo.

Los osículos de la pared del cuerpo son placas ligeramente imbricadas entre sí, tienen formas irregulares, predominantemente alargadas, gruesas, lisas y perforadas, con un tamaño que puede superar las 400 μm de longitud y con ambas caras similares. Poseen hasta 24 perforaciones que pueden ser de tamaño variable. Estas placas carecen de gránulos y espinas. Alguna vez se pueden encontrar placas con ramificaciones digitiformes y pequeñas perforaciones en uno de los extremos. Los pies ambulacrales tienen pequeñas placas terminales de 176 μm de longitud. Los osículos tentaculares son de diferentes tamaños y formas, curvados convexos o cóncavos, suelen ser placas perforadas sin barras, con tamaño superior a las 208 μm

5.4 Clase Holothuroidea

de longitud y con denticulaciones marginales en punta, no tienen ni botones ni espinas. El color del ejemplar conservado es blanquecino.

Distribución. Esta especie se distribuye por la parte Este de la Antártida, en el Mar de Bellingshausen, y se ha encontrado a 605 m de profundidad.

Etimología. Su nombre procede del griego *dudexa* (doce) en honor a la familia Manjón-Cabeza en la que, ese número tiene especial significado.

Características. Esta especie nueva del O. Dendrochirotida se incluye en el género *Cucumaria* Blainville por poseer 10 tentáculos dendríticos de los que el par ventral es de pequeño tamaño. Los pies ambulacrales se confinan en los radios. El anillo calcáreo carece de la proyección posterior. Las placas de este anillo tienen expansiones anteriores estrechas y dentición posterior. La pared del cuerpo posee osículos que son placas perforadas en un solo plano. Las especies antárticas del género *Cucumaria* descritas hasta la fecha han sido reagrupadas por Gutt (1988) y Massin (1992) en una única especie *Cucumaria georgiana* (Lampert, 1886).

Cucumaria dudexa O'Loughin & Manjón-Cabeza sp. nov. comparte con *Cucumaria georgiana* la combinación de 8 tentáculos largos y dos cortos, la distribución radial de los pies ambulacrales y las placas de la pared del cuerpo perforadas y en un solo plano. *Cucumaria dudexa* O'Loughin y Manjón-Cabeza sp. nov. se distingue del grupo de especies que se agruparon en *Cucumaria georgiana* por un extremo anal cónico característico, por la presencia de una suela discreta y por la ausencia de botones y espinas en las placas osiculares perforadas.

Solo se recolectó un ejemplar de esta especie pero estaba en muy buenas condiciones y sus caracteres eran muy distintivos.

5.4 Clase Holothuroidea

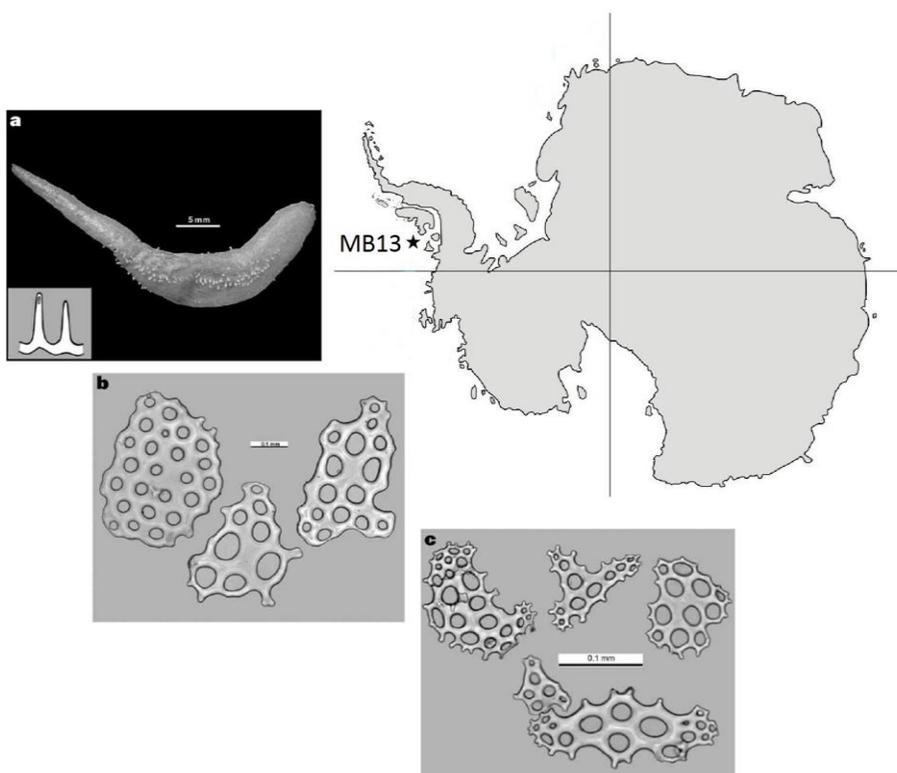


Figura 5.4.9 a) vista lateral del holotipo de *Cucumaria dudexa* (escala= 5mm), con detalle esquemático de una placa interradianal del anillo calcáreo, b) osículos de la pared del cuerpo y c) osículos de los tentáculos, de esta especie.

Como se aprecia en la gráfica (fig. 5.4.10), las especies dominantes en la zona son *C. georgiana* (N= 56.8%) y *S. liouvillei* (N= 34.6%), les sigue en abundancia *P. vignoni* que solo representa el 1.5%.

En el área de estudio aparecen 3 especies ubicuas ($O > 20\%$): *P. weddellensis* que es la especie más constante ($O = 30\%$), *P. vignoni* ($O = 27\%$) y *M. bifurcata* ($O = 24\%$). Seis de las 30 especies de holoturias: *P. pawsoni*, *S. liouvillei*, *B. bongraini*, *B. gourdoni* y *P. turricata* y *P. tenue* se clasifican como especies muy comunes ($10\% < O < 20\%$). Otras seis especies son comunes ($5\% < O < 10\%$) en el área muestreada: *P. murrayi*, *P. antarcticus*, *M. musculus*, *C. georgiana*, *C. psolidiformis*, *H. steineni*, *P. whittakeri* y el resto, 14 especies, que representan el 46,7% de las especies aparecidas se clasifican como accidentales o raras ($O < 5\%$): *B. moseleyi*, *Bathyploetes* sp., *B. sanguinolenta*, *E. glacialis*, *P. incerta*, *P. longicauda*, *Molpadia* sp., *C. hystrix*, *C. dudexa*, *H. denticulata*, *E. charcoti*, *E. koehleri*, *Psolus* sp. y *T. bouvetensis*) (fig. 5.4.10).

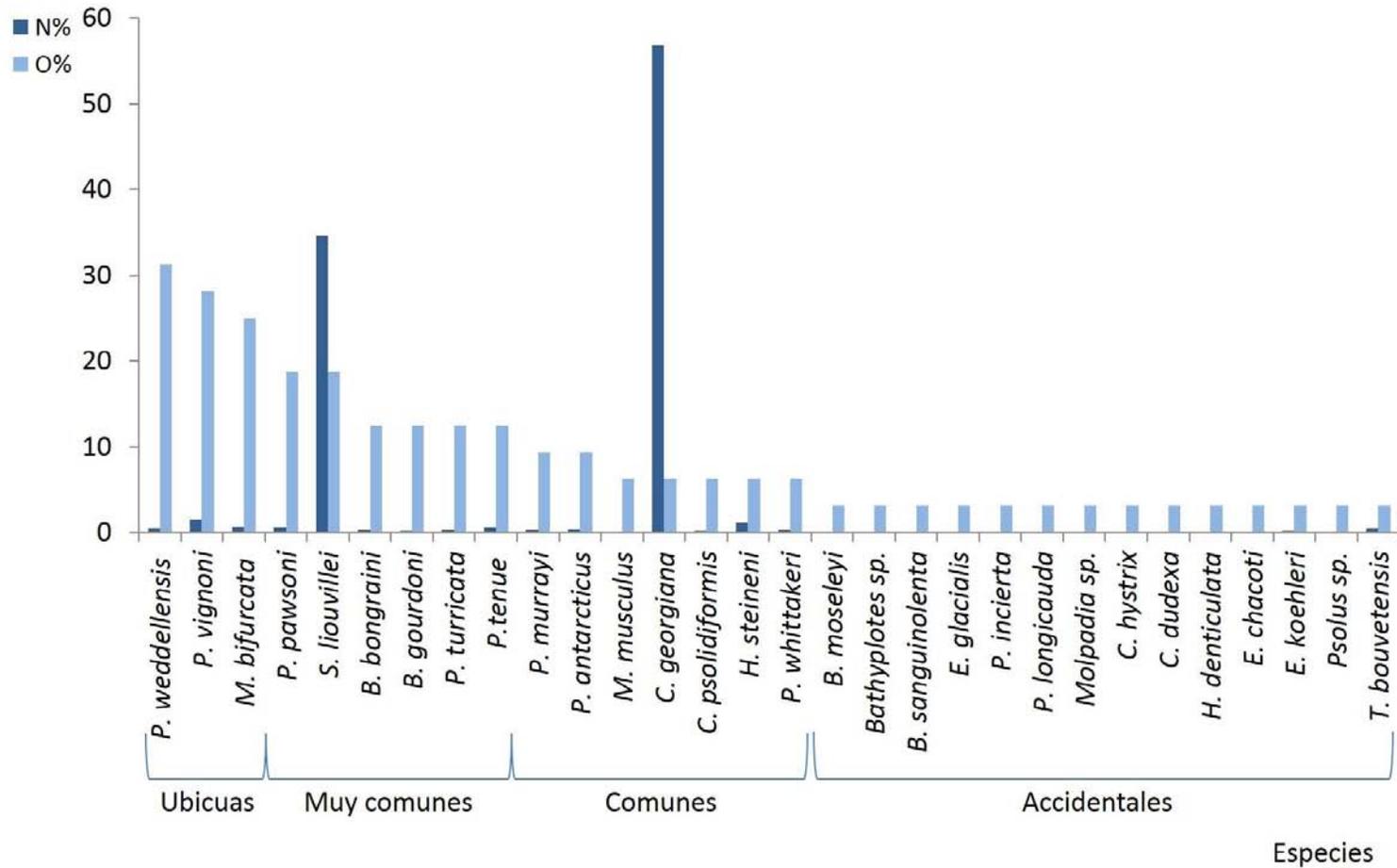


Figura 5.4.10 Abundancia (N%) y ocurrencia (O%), en porcentajes, de las especies de holoturias recolectadas en el área de estudio.

5.4 Clase Holothuroidea

Estructura de la comunidad

En el dendrograma de clasificación (fig. 5.4.11) se identifica un primer nodo que separa a la **agrupación A1**, en la que solo se incluye la estación MB29, del resto de estaciones. La estación MB29 es la que alcanza mayor profundidad de toda el área muestreada (3304m). En esta agrupación se agrupan 3 especies: *B. sanguinolenta*, *P. longicauda* y *P. incerta*.

La **agrupación A2**, está formada por las estaciones PA18, PA39, PA40, MB3 y MB34 que son todas, a excepción de la estación MB3, estaciones localizadas sobre la plataforma continental. La estación MB3 se sitúa en la zona de ruptura de la pendiente. En esta agrupación aparecen 13 especies diferentes (fig. 5.4.11), siendo la especie que la caracteriza *P. pawsoni*. Cuatro de las especies son exclusivas de esta agrupación, no habiéndose recolectado en ninguna otra localidad: *H. steineni*, *E. charcoti*, *Bathyploetes* sp. y *Crucella hystrix*.

La **agrupación A3** está formada por las estaciones MB31 y MB35 situadas a más de 1000m de profundidad, en la zona media del área estudiada. En esta agrupación se presentan tan solo dos especies *M. bifurcata* y *P. antarcticus*.

La **agrupación A4** incluye 11 estaciones que presentan 14 especies, de las que *Peniagone vignoni* y *Mesothuria bifurcata* son las más ocurrentes. En esta agrupación se puede diferenciar, por una lado, una subagrupación de 5 estaciones someras (situadas en la plataforma continental) y en la que se presentan 8 especies, siendo *P. vignoni* la especie representativa, ya que aparece en las 5 estaciones. Y por otro lado, otra subagrupación formada por MB9, MB33 y MB13 que son estaciones de plataforma localizadas en la parte media-este del área muestreada y por las estaciones MB2, MB26 y MA4 con profundidades dispares pero situadas en la radial más al Oeste de la zona de estudio. En esta subagrupación *M. bifurcata* es la especie más ocurrente.

Las diferentes agrupaciones de estaciones de este dendrograma pueden verse diferenciadas en el mapa de la figura 5.4.12.

5.4 Clase Holothuroidea

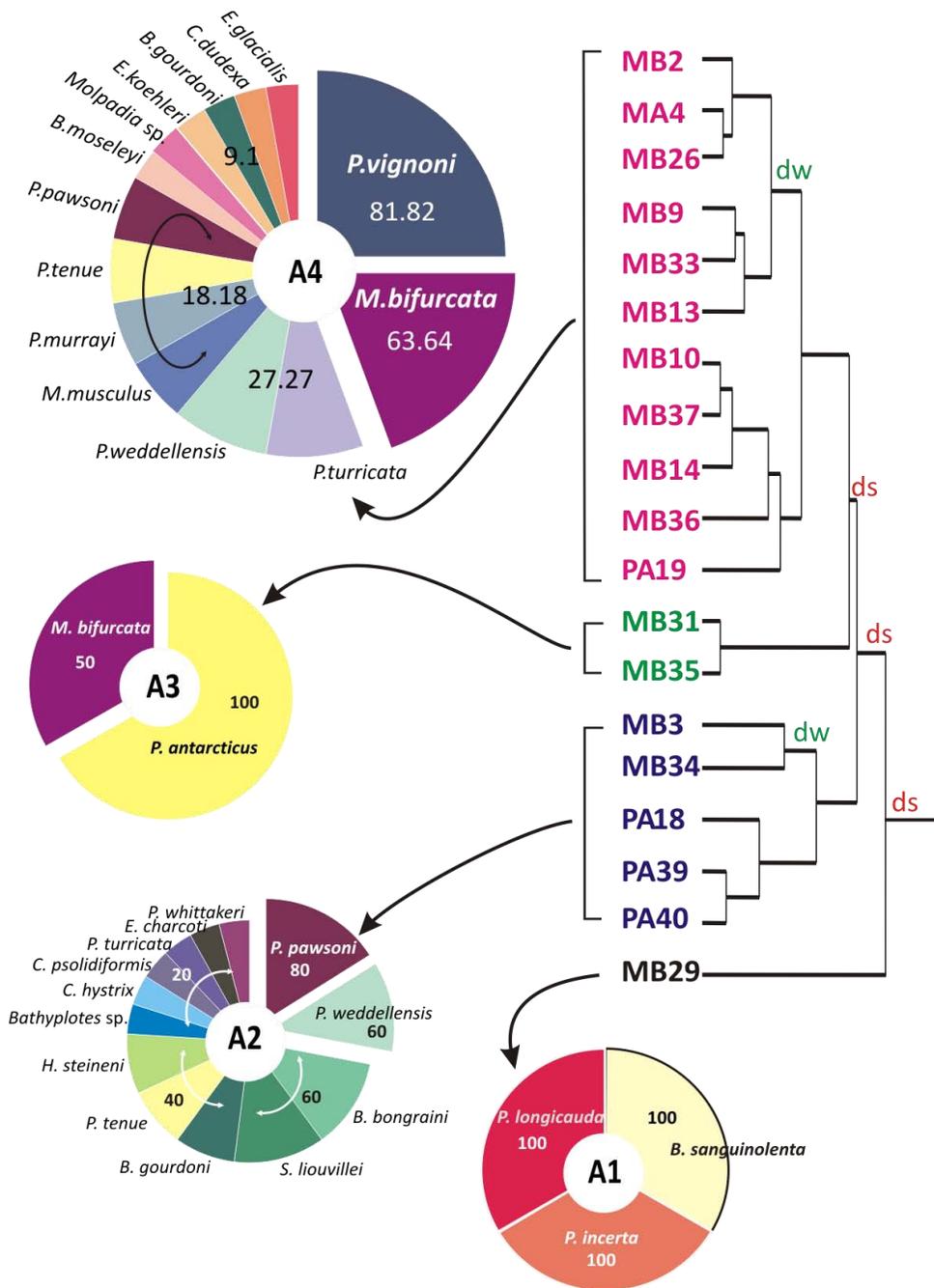


Figura 5.4.11 Dendrograma resultante del estudio de clasificación mediante el índice de similitud de Baroni-Urbani, en relación con el contenido faunístico. En los diagramas de sectores se representa el porcentaje de ocurrencia de las especies presentes en cada agrupación.

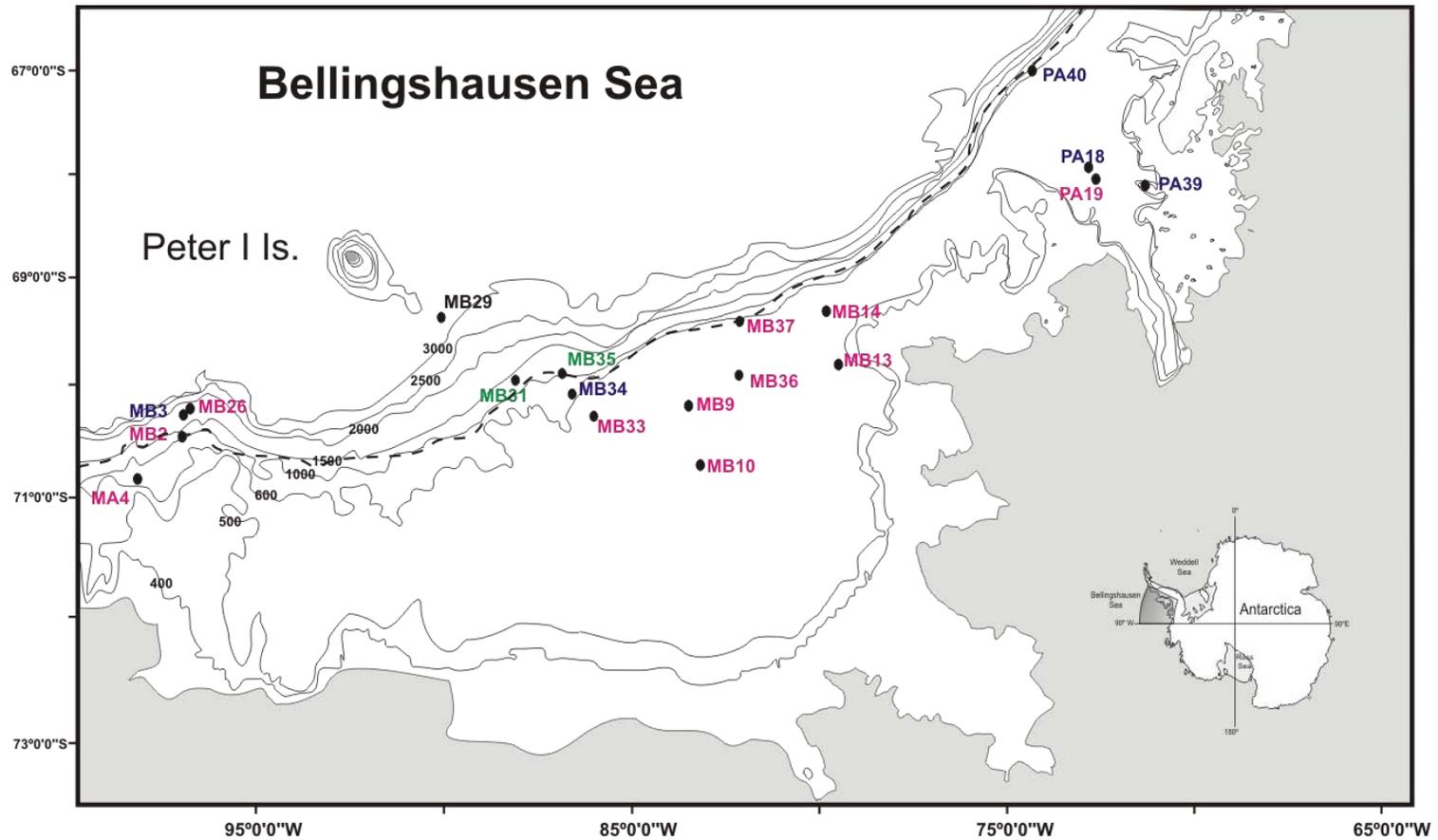


Figura 5.4.12 Localización en el área de estudio de las agrupaciones obtenidas en el dendrograma de clasificación utilizando el índice de similitud de Baroni. (Batrimetría resumida).

5.4 Clase Holothuroidea

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

Se han aplicado una serie de análisis ACC para explorar cuáles son las posibles relaciones entre la variabilidad espacial de las agrupaciones y los gradientes ambientales que las estructuran, así como para representarlas en el espacio multidimensional (fig. 5.4.13 y 5.4.14).

Se ha trabajado con las variables espaciales como longitud y profundidad (fig. 5.4.13) y variables que describen el sedimento (fig. 5.4.14).

En el primer análisis ACC realizado se pueden ver representadas la profundidad y la longitud (fig. 5.4.13). Este primer ACC (realizado sobre 1000 permutaciones), la variable profundidad es la que mejor se ajusta al eje I que explica prácticamente el 100% de la varianza de los datos con un autovalor $\lambda_1=0.86$ ($p<0.001$) (fig. 5.4.13) y que mejor explica la ordenación de las especies en el área (fig. 5.4.15 a, b c y d). El eje II no es significativo y además explica muy poco la distribución de las especies en el área de estudio.

Se realiza como se viene haciendo en las demás clases, un ACC (fig. 5.4.14) para analizar la ordenación de las especies y estaciones en relación al tipo de sedimento, a su granulometría (contenido en gravas, arenas o fangos), materia orgánica y potencial Redox. Se realizan 1000 permutaciones del test de Montecarlo y se obtiene que el eje I es significativo ($p=0.028$) y que posee un autovalor $\lambda_1=0.926$, explicando el 44.13% de la varianza de los datos. Las variables que mejor se correlacionan con este eje son profundidad, contenido en fango y en materia orgánica del sedimento, y en menor medida y en sentido negativo, las variables de contenido en arenas y gravas, y potencial Redox del sedimento. El resto de ejes no fueron significativos.

La ordenación de las estaciones y especies se ajustarían también a las distintas agrupaciones obtenidas en el estudio de clasificación, analizados con anterioridad (fig. 5.4.11).

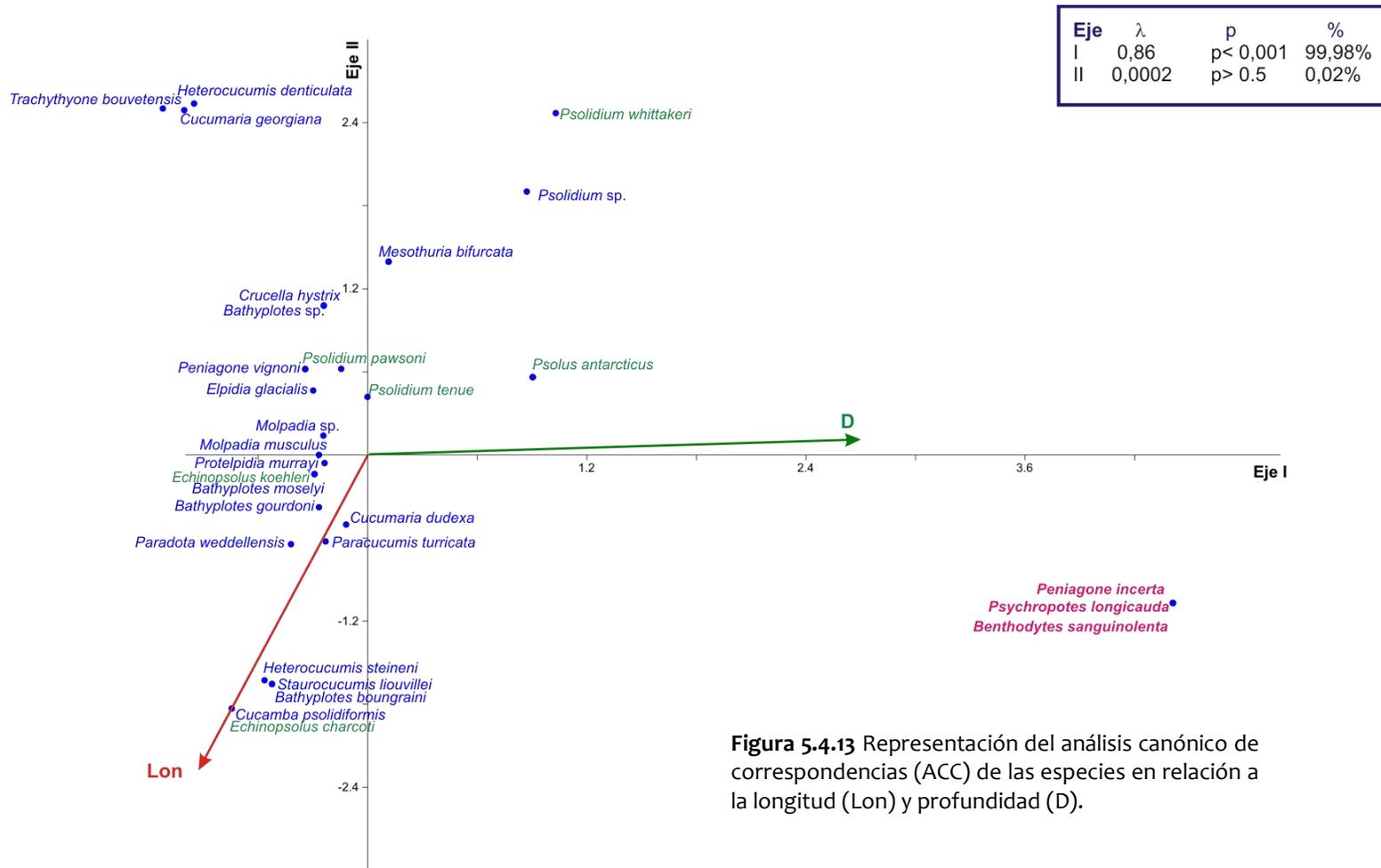


Figura 5.4.13 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las especies en relación a la longitud (Lon) y profundidad (D).

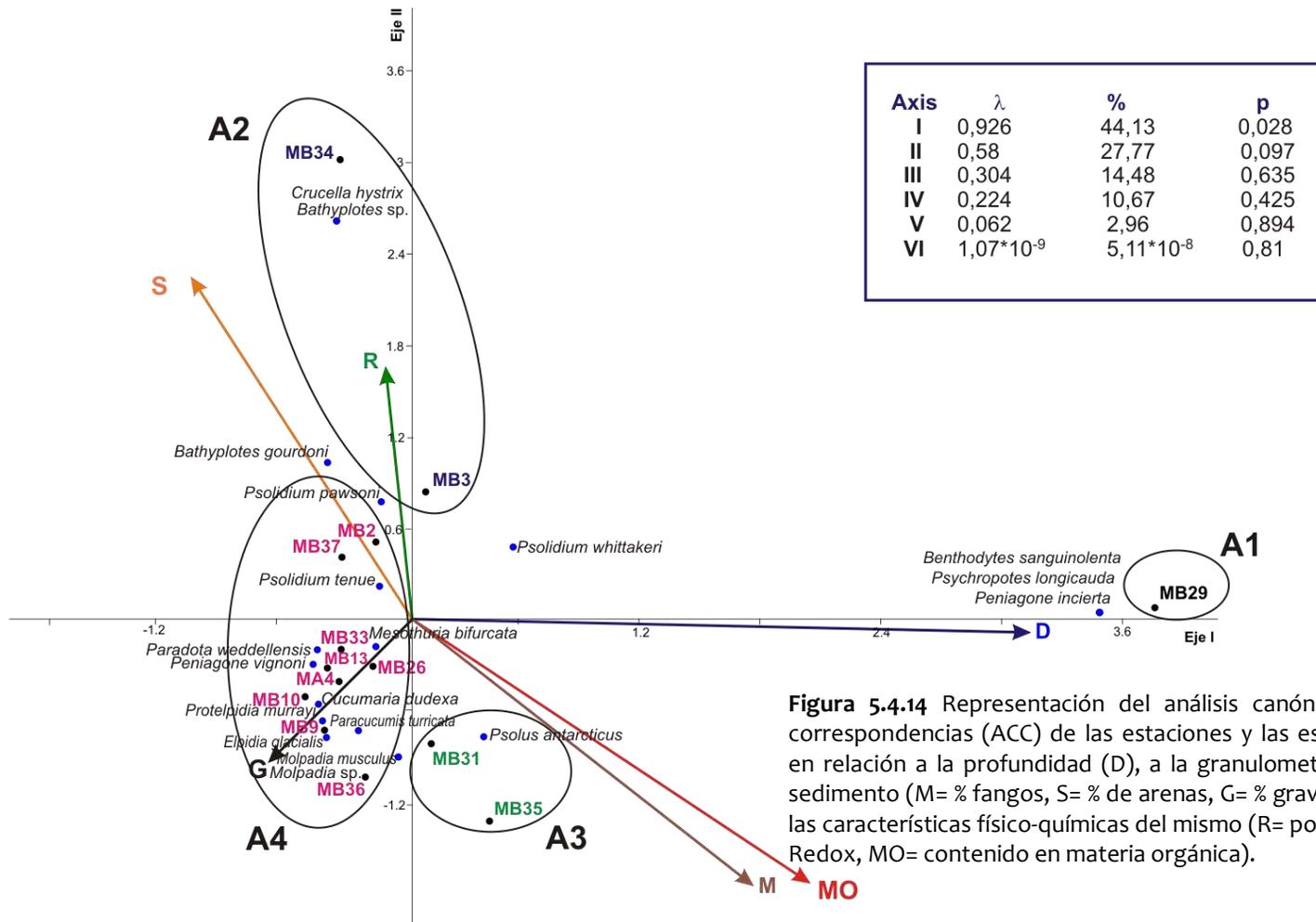


Figura 5.4.14 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las estaciones y las especies en relación a la profundidad (D), a la granulometría del sedimento (M= % fangos, S= % de arenas, G= % gravas) y a las características físico-químicas del mismo (R= potencial Redox, MO= contenido en materia orgánica).

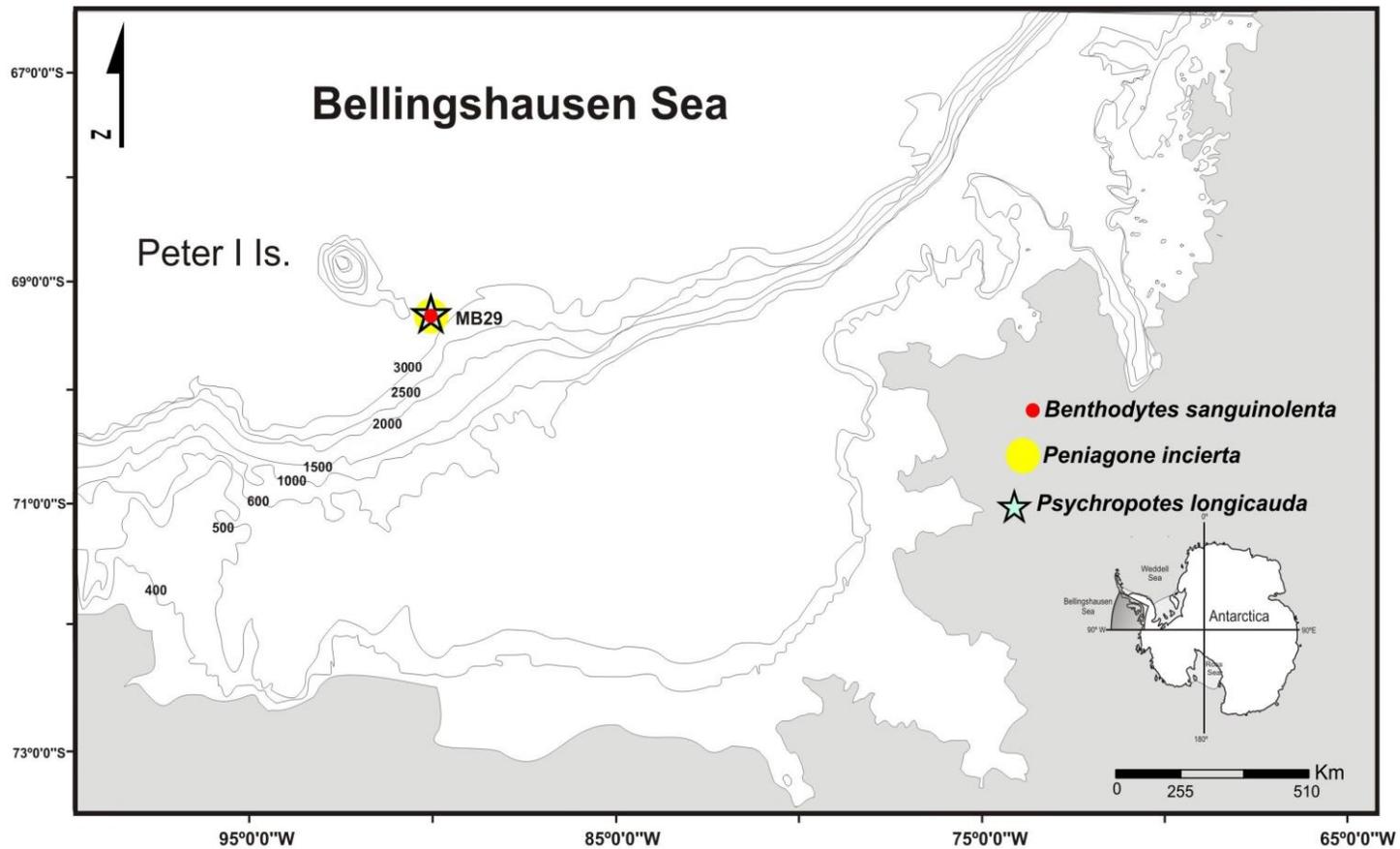


Figura 5.4.15 a) Mapa de distribución de *Benthodytes sanguinolenta*, *Peniagone incerta* y *Psychropotes longicauda* en el área de estudio. (Batimetría resumida).

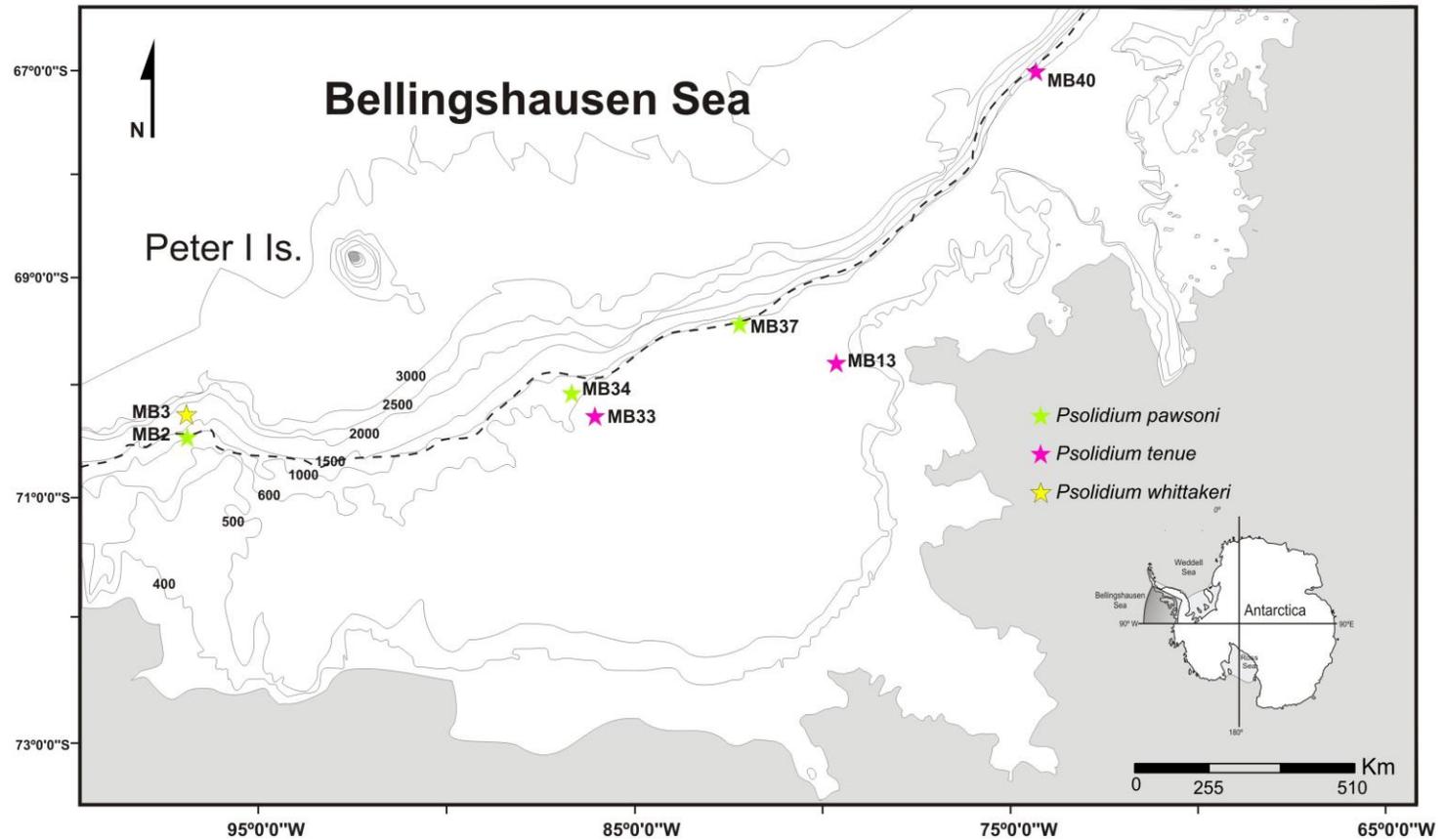


Figura 5.4.15 Continuación, b) Mapa de distribución de *Psolidium pawsoni*, *Psolidium tenue* y *Psolidium whittakeri* en el área de estudio. (Batimetría resumida).

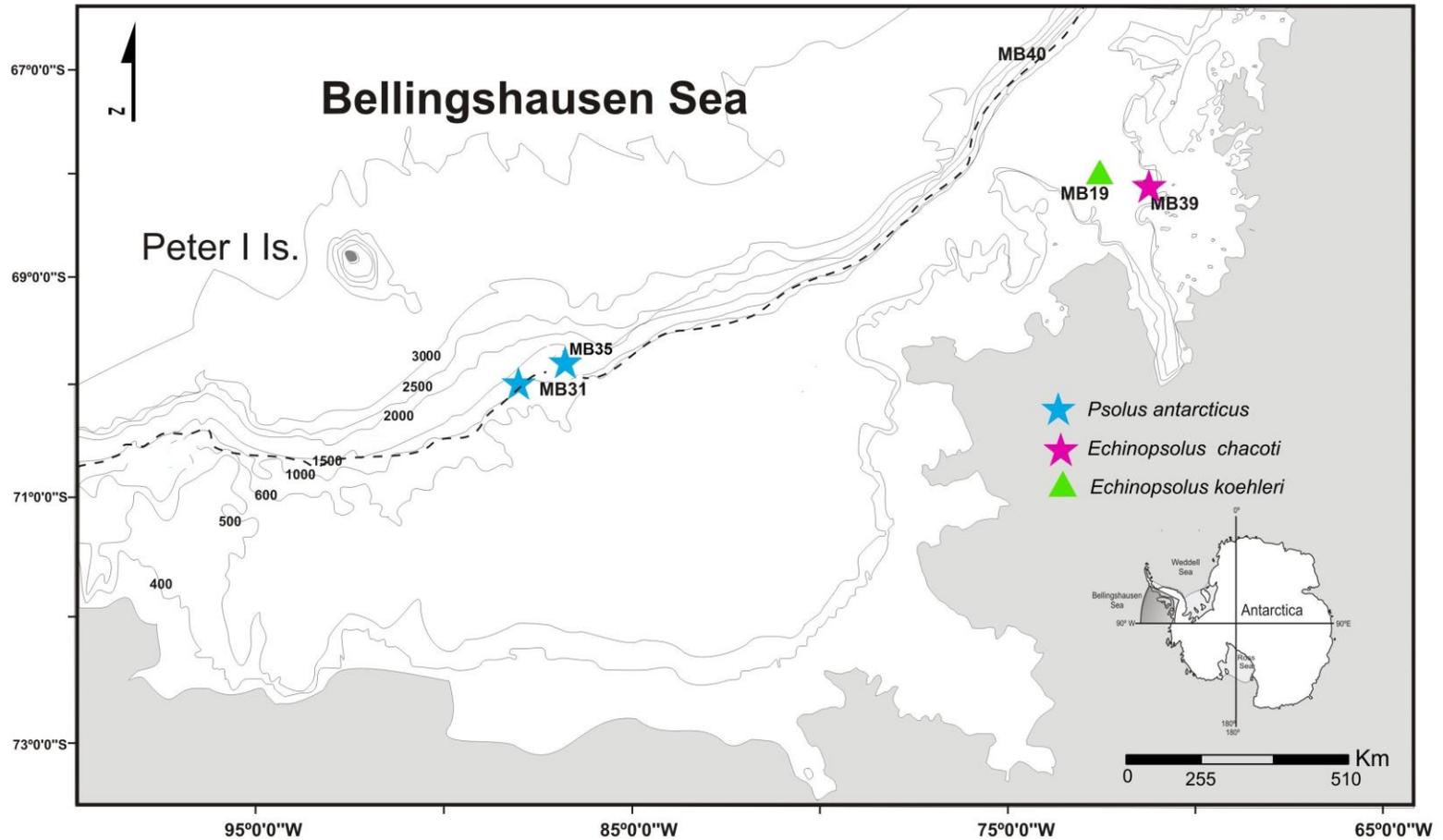


Figura 5.4.15 Continuación, c) Mapa de distribución de *Psolus antarcticus*, *Echinopsolus charcoti* y *Echinopsolus koehleri* en el área de estudio. (Batrimetría resumida).

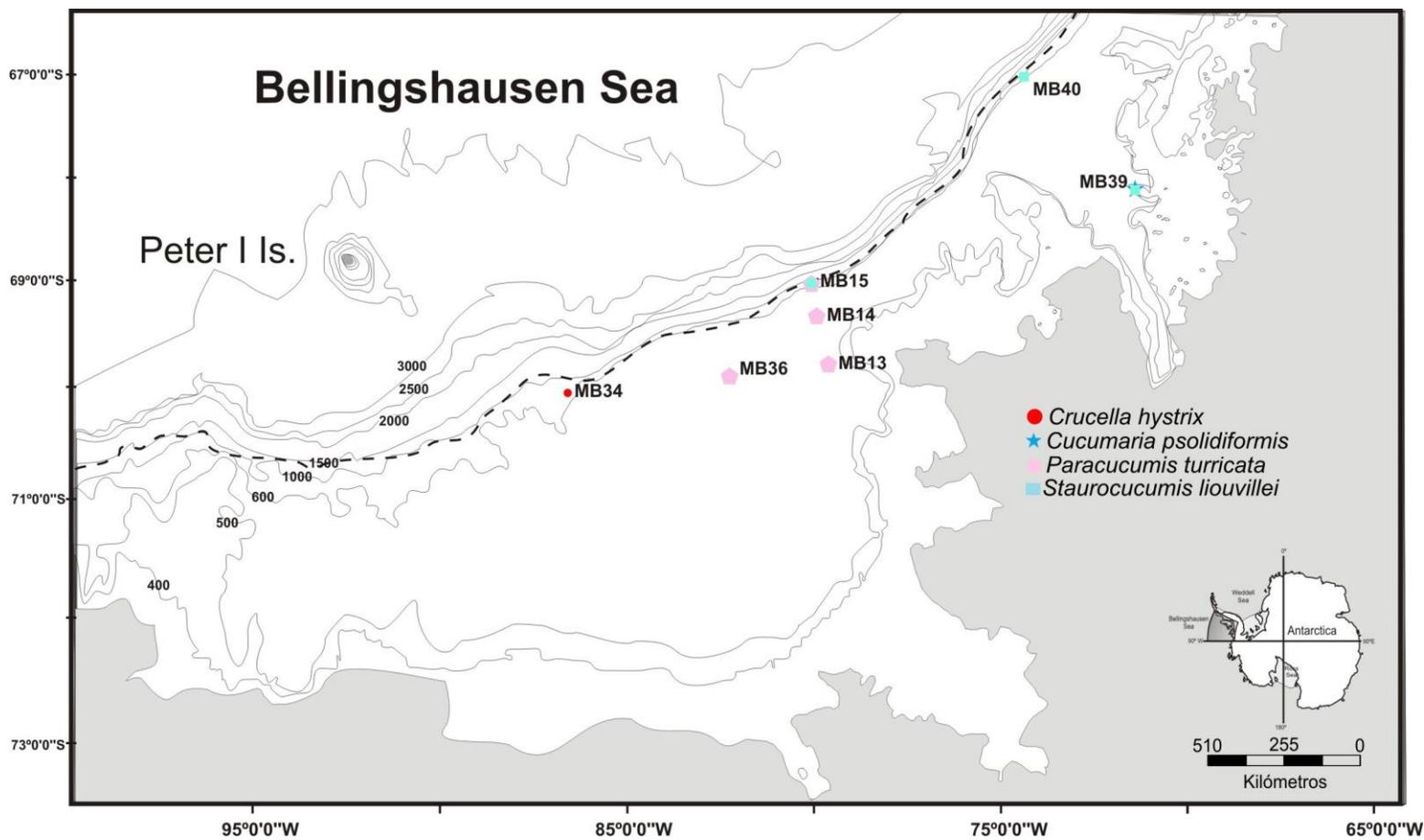


Figura 5.4.15 Continuación, d) Mapa de distribución de *Crucella hystrix*, *Cucumaria psolidiformis*, *Paracucumis turricata* y *Staurocucumis liouvillei* en el área de estudio. (Batimetría resumida).

5.4 Clase Holothuroidea

VI. Discusión

Algunas consideraciones taxonómicas de interés

La presente memoria, analiza los resultados obtenidos en la publicación O'Loughlin, Manjón-Cabeza y Moya (2009) que describe los hototuroideos recogidos en el MB durante las campañas Bentart 2003 y 2006. De ellos, 4 ejemplares de tres especies diferentes quedaron a la espera de revisión y comparación con otras colecciones de especies (identificadas con anterioridad por los autores, incluida la autora de la presente memoria), para determinar si son nuevas especies. Esta revisión se ha podido realizar tras la publicación de los resultados de campañas realizadas en zonas cercanas (Linse *et al.* 2013) y se ha autenticado que son posibles nuevas especies, lo que justifica su inclusión de forma independiente en la base de datos. Se procederá en un futuro próximo, a la descripción de las mismas.

Se ha revisado la clasificación ya que, en los últimos años, los estudios genéticos han sido numerosos y han generado una profunda reorganización de los taxones, de holoturias en particular y de equinodermos en general. El único cambio sustancial que afecta a las especies aquí estudiadas, se refiere las especies *Psolus charcoti* y *Psolus koehlerii*, actualmente incluidas en el género *Echinopsolus* Gutt, 1990, que cambian de familia dentro del Orden Dendrochirotida, pasando de la familia Psolidae a la familia Cucumariidae (Bohn y Hess 2014). Este cambio y por lo tanto nueva combinación, afecta a 3 especies más: *Cucumaria acuta* Massin 1992, *Microchoerus splendidus* Gutt 1990, *Pseudocolochirus mollis* Ludwig & Heding 1935, que junto con las 2 especies descritas e incluidas directamente en el género, *Echinopsolus acanthocola* Gutt 1990 y *Echinopsolus parvipes* Massin 1992, constituyen un total de 7 especies incluidas en *Echinopsolus*.

Estas nuevas combinaciones están fundamentadas en caracteres basados en aspectos reproductivos como: forma y tamaño de la papila genital (en machos y hembras), número y localización de los marsupios o bolsas incubadoras del introverto, forma de las colas de aglutinamiento, las espermatogonias, morfología de los espermatozoos (cabeza y flagelo), entre otros (Bohn y Hess 2014). Sin embargo, estas nuevas combinaciones no están completamente aceptadas por diferentes autores (Manjón-Cabeza y O'Loughlin, comunicación personal) ya que, aunque consideran que los caracteres propuestos por estos autores son válidos, éstos no se utilizan de forma habitual para la identificación de las holoturias (ver

5.4 Clase Holothuroidea

capítulo de introducción). Hasta ahora, las diferencias basadas en los caracteres tradicionales eran suficientes, por lo que deberían incluirlos y discutirlos en base a los nuevos descubrimientos. En cualquier caso, y a la espera de un estudio genético, aceptamos las especies ya mencionadas en su nueva combinación, aunque con reservas.

Caracterización de la comunidad

En la actualidad, el número de especies de holoturias presentes en la Antártida está en discusión. O'Loughlin *et al.* (2011) proponen la existencia de 136 especies de holoturias conocidas (más 51 especies, que están por describir) en la región antártica mientras que, recientemente, De Broyer *et al.* (2014) defienden que solo 91 están aceptadas. Esta diferencia numérica, se debe a la constante entrada de especies nuevas en las distintas bases de datos, ya que en los últimos años, distintos especialistas han identificado y registrado muchas especies nuevas para la ciencia, procedentes de distintas campañas con muestreos intensivos e incluyendo estaciones en un rango de profundidad muy amplio. En cualquier caso, las holoturias representarían el 3.32% de las especies bentónicas antárticas (Clarke y Johnston 2003).

Las holoturias están representadas por unas 1682 especies en todo el mundo lo que supone el 24.03 % de los equinodermos mundiales, y dado el número consensuado de holoturias antárticas expuesto en los párrafos anteriores, estas constituirían el 8% de la riqueza específica de holoturias mundiales y un 21.9% de los equinodermos censados en la Antártida. En este contexto, en el MB hasta nuestro trabajo (O'Loughlin *et al.* 2009), estaban censadas 29 especies. En las campañas Bentart en el MB, se han recogido 30 especies, de las que 9 ya se habían registrado en este mar. De modo que, actualmente hay registradas un total de 50 especies de holoturoideos en el MB, lo que representa el 36.76% de las holoturias antárticas, de las cuales 4 son nuevos registros aportados por este estudio, una ha sido descrita como nueva especie para la ciencia y 3 son probables nuevas especies que serán descritas próximamente.

En este nuevo catálogo del MB, se amplía la distribución de 4 especies que son nuevas citas y el rango batimétrico de 5 especies: *Paradota weddellensis*: esta especie era conocida por vivir en un rango batimétrico de 59-655m que se amplía a 1191m de profundidad en Isla Pedro I; *Bathyploetes bongraini* se le conoce hasta ahora un rango de 243-667m, en el presente trabajo se ha encontrado en la misma

5.4 Clase Holothuroidea

isla a 1873m; *Bathyploetes gourdoni* citada entre 283-1271m, se ha registrado también en Isla Pedro I a 86m; *Psolidium pawsoni*, nueva cita, hasta ahora con un rango batimétrico de 513 -1227m, amplía por ambos extremos a 167 y 1432m respectivamente; *Psolidium whittakeri* es cita nueva para el MB y amplía su rango de profundidad desde los 144-665m a 1431m cerca del Mar de Amundsen. Además de las ya mencionadas, se consideraron nuevas citas a *Crucella hystrix* y *Heterocucumis denticulata*. El resto de especies (13 especies) aunque nunca fueron citadas en el MB son de distribución general, bien en todo el continente o bien son cosmopolitas, por lo que en este sentido no son de interés para el presente estudio.

Estructura de la comunidad

Las holoturias del MB constituyen una taxocenosis estructurada en tres agrupaciones distintas en función de su riqueza específica, y controladas por distintos factores bióticos y abióticos, y una cuarta agrupación con una sola estación determinada por la profundidad (A1). En todas ellas, exceptuando la agrupación A3 que es un caso excepcional, forman comunidades fundamentadas en la presencia de dos grupos de especies bien definidos. Por un lado, los dendroquirótidos y aspidoquirótidos y por otro, los elaspódidos.

Los elaspódidos forman parte de la fauna profunda clásica. En la Antártida, se cree que proceden de una invasión desde las llanuras abisales de Sudamérica (Gebruk *et al.* 2003), son sedimentívoros, tienen un tamaño de huevo por encima de la media y en muchos casos presentan distintas estrategias nadadoras relacionadas con la disponibilidad de alimento o la dispersión.

MB29 (A1) con más de 3000m de profundidad presenta especies de elaspódidos con rangos batimétricos entre los 200m y los 4000m de profundidad. Es la única estación representante de las zonas batiales más profundas y su contenido faunístico es más característico de las llanuras abisales que batiales. Las especies que caracterizan esta estación, *Benthodytes sanguinolenta*, *Psychropotes longicauda* y *Peniagone incerta*, son exclusivas de este tipo de comunidad.

P. longicauda tiene unos patrones de dispersión muy amplios, posee grandes huevos con desarrollo directo (Hansen 1975, Tyler y Billett 1987), cuyos juveniles viven en la columna de agua (entre los 17m y los 1000m sobre el fondo) por algún tiempo hasta cierta talla, posteriormente caen a fondos de más de 2000m de profundidad, donde encuentran su hábitat natural. Estas migraciones verticales en la columna de agua, favorece su carácter cosmopolita (esta especie se encuentra en

5.4 Clase Holothuroidea

los fondos muy profundos de todos los océanos), ya que aumentan de una forma considerable su capacidad de dispersión (Tyler y Billett 1987, Gebruk *et al.* 1997). Sin embargo, en el caso del género *Peniagone*, las especies pueden vivir en un amplio rango de profundidad, no siendo exclusivas de fondos batiales y/o abisales, aunque es un género con muchas especies cosmopolitas.

Benthodytes sanguinolenta es una especie usualmente nadadora, que se impulsa mediante la ondulación de la zona antero dorsal (Pawson 1982, Miller y Pawson 1990). Suele dejar una huella zigzagueante en los fondos blandos donde habita como consecuencia del arrastre de su cuerpo mientras se alimenta de sedimento. Eso favorece su dispersión, así como la de sus larvas.

Se producen también cambios de zona ya que, los elaspódidos tienen cierta tendencia a agregarse en un número elevado y al compartir zona de alimentación, éstas quedan esquilgadas.

Las comunidades de la plataforma y el talud reúnen estaciones profundas y superficiales en función de su contenido faunístico y de las variables ambientales. Por un lado, encontramos la comunidad nerítica (agrupación A4, a excepción de la estación MB26) cuyas especies características son *Peniagone vignoni* y *Mesothuria bifurcata*, con la riqueza específica más alta tanto de aspidoquirotas como de dendroquirotas. Es una comunidad rica en especies, donde se pone de manifiesto la originalidad de las plataformas continentales de la Antártida, ya que *Peniagone vignoni* es un elaspódido de gran amplitud batimétrica que le permite caracterizar una comunidad con un rango batimétrico muy amplio.

La Antártida y especialmente el MB parece ser el único lugar en el mundo donde los taxones de profundidad se encuentran en lo que consideramos geomorfológicamente una plataforma continental, ya que, esta alcanza profundidades de hasta 1000m (Galley *et al.* 2008).

Los fondos son mixtos de arenas y fangos que se ordenan según su mayor o menor contenido en gravas y contienen especies de todos los órdenes, con distintas estrategias, tanto de alimentación como de reproducción, (suspensívoras, sedimentívoras, epibentónicas e infaunales, incubadoras o no). *P. vignoni* es un elaspódido que no tiene marsupios ni se conoce que incuba en ninguna otra zona del cuerpo, tiene una alta fecundidad, con una puesta con un número elevado de huevos de gran tamaño, mayor que el tamaño de huevo de especies del mismo género de áreas templadas. Son huevos planctónicos y lecitotróficos (Emlet *et al.* 1987). Estas características del huevo, generalmente son

5.4 Clase Holothuroidea

atribuidas a especies que incuban, con desarrollo directo y con una puesta continua. Sin embargo, esta especie presenta una puesta sincrónica y estacional, más propia de especies planctotróficas (Young 2003). Este comportamiento reproductivo se ha constatado en numerosas especies de aguas más someras en la Antártida. El asentamiento de las larvas, se produce 2 a 3 meses más tarde, coincidiendo con los máximos de depósito de materia orgánica sobre la plataforma continental donde encuentran una gran concentración de clorofila (Smith 2008).

En la agrupación A3, los elaspódidos están ausentes, se presentan dos especies *Psolus antarcticus* (dendroquirola) y *Mesothuria bifurcata* (aspidoquirola). Está constituida por dos estaciones del borde de la plataforma/ parte alta del talud. Es la única agrupación donde aparece *P. antarcticus*. Esta especie presenta un amplio rango de distribución batimétrica (21-1500m), pero la mayoría de los registros se enmarcan en el Arco del Scotia y Mar de Ross. La exclusividad de la presencia de *P. antarcticus* en esta agrupación (solo registrada en estas dos estaciones y en la Pl28), podría estar relacionada con el asentamiento de sus larvas procedentes de la corriente costera y sea un intento de colonización. Ya que, estas estaciones se encuentran en una zona muy esquilada por el arrastre de los icebergs que produce extinciones locales y estacionales a lo largo del año, y donde existen constantes intentos de colonización (Gutt 2001, Conlan y Kvittek 2005, Barnes y Conlan 2007, Gut et al. 2011).

La agrupación A2 representa una comunidad bien definida y caracterizada también por la ausencia de elaspódidos. Las estaciones que conforman esta agrupación son más someras (exceptuando la MB3) y tres de ellas con longitudes geográficas menores. Distintos factores son los que determinan esta comunidad, pero dos son comunes a todas ellas, se trata de estaciones de fondos arenosos en su mayoría y oxidados, que favorecen valores altos de riqueza específica, sobre todo con un contenido faunístico caracterizado por especies de la familia Psolidae, aunque dendroquirolas y aspidoquirolas también tienen una representación importante. Estas especies, parecen vivir en los márgenes de los cañones que dejan habitualmente los icebergs (Scheuer et al. 2006, Dowdeswell et al. 2008) y que constituyen un hábitat propio y más estable, al menos durante una época determinada del año (Clarke 1988, Barnes y Conlan 2007).

5.4 Clase Holothuroidea

V. Bibliografía.- Clase Holothuroidea

- Agatep CP (1967) Some elasipodid holothurians of Antarctic and Subantarctic seas. In: Llano GA & Schmidt WL (eds) *Biology of the Antarctic Seas 3*. American Geophysical Union, Washington DC. Antarctic Research Series 3: 49-71
- Arnaud PM, Jazdzewski K, Presler P, Sicinski J (1986) Preliminary survey of benthic invertebrates collected by Polish Antarctic expeditions in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica). *Polish Polar Research* 7 (1-2): 7-24
- Arntz WE, Brey T, Gallardo VA (1994) Antarctic zoobenthos. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* 32: 241-304
- Barnes DKA & Conlan KE (2007) Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities. *Phil Trans R Soc B* 362: 11–38
- Bell FJ (1902) Echinoderma. Being Chapter viii of Report on the Collections of Natural History made in the Antarctic Regions during the voyage of the SOUTHERN CROSS, pp 214-220
- Bell FJ (1908) Echinoderma. National Antarctic Expedition. *Natural History* 4: (16)
- Belyaev GM (1975) New species of holothurians of the genus *Elpidia* from the south part of the Atlantic Ocean. *Akademia Nauk SSSR. Trudy Instituta Okeanologie* 103: 259-280
- Belyaev GM (1989) Deep water of oceanic trenches and its fauna. Vinagrodov ME (ed). *Akademia Nauka, Moscow*
- Belyaev GM & Mironov AN (1982) The holothurians of the family Myriotrochidae (Apoda): Composition, distribution, and origin. *Trudy Instituta Okeanologie Akademia Nauk SSSR* 117: 81-120
- Bohn JM (2003) Apodid holothurians. *Berichte Polarforschung Meeresforschung* 470: 115– 120
- Bohn JM (2006) Crinoidea and Holothuroidea (Echinodermata) of the abyssal Angola Basin—Results of the DIVA-1 expedition of FS “Meteor” (Cruise M48/1). *Zootaxa* 1276:1–31
- Bohn JM & Hess M (2014) The Antarctic holothurian genus *Echinopsolus* Gutt, 1990 (Dendrochirotida, Cucumariidae): brood pouches, spermatozoa, permatozeugmata and taxonomic implications. *Zootaxa* 3841:573-591
- Brandt A, Gooday AJ, Brandao SN, Brix S, Brokeland W, Cedhagen T, Choudhury M, Cornelius N, Danis B, De Mesel I, Diaz R J, Gillan DC , Ebbe B, Howe JA, Janussen D, Kaiser S, Linse K, Malyutina M, Pawlowski J, Raupach M, Vanreusel A (2007) First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature* 447: 307–311
- Carney RS & Carey AG (1982) Distribution and diversity of holothuroids (Echinodermata) on Cascadia Basin and Tufts Abyssal Plain. *Deep-Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 29(5): 597-607

5.4 Clase Holothuroidea

- Cherbonnier G (1941) Note sur *Cucumaria spatha* n. nom. (= *C. grandis* Vaney) et *Cucumaria turqueti* Vaney (Holothuriales). Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle Paris 2(13)6: 571-574
- Cherbonnier G (1974) Invertébrés marins des XIIème et XVème expéditions antarctiques Françaises en Terre Adélie 15. Holothuriales. Tethys 5(4): 601-610
- Clarke A (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. Comp Biochem Physiol 90(B): 461-473
- Clarke A & Johnston NM (2003) Antarctic marine benthic diversity. Oceanography and Marine Biology an Annual Review 41: 47-114
- Conlan KE & Kvitek RG (2005) Recolonization of Ice Scours on an Exposed Arctic Coast. Marine Ecology Progress Series 286: 21-42
- Dawson EW (1970) Faunal relationships between the New Zealand plateau and the New Zealand sector of Antarctica based on echinoderm distribution. New Zealand Journal Marine Freshwater Research 4: 126-140
- De Broyer C, Koubbi P, Griffiths H, Raymond B, d'Udekem d'Acoz C, Van de Putte AP, Danis B, David B, Grant S, Gutt J, Held C, Hosie GW, Huettmann F, Post A, Robert-Coudert Y (2014) Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, 498 pp
- Deichmann E (1941) The Holothuroidea collected by the VELERO III during the years 1932-1938. Part I. Dendrochirota. Allan Hancock Pacific Expeditions 8(3): 61-195
- Deichmann E (1958) The Holothuroidea collected by the VELERO III and IV during the years 1932 to 1954. Part II. Apsidochirota. Allan Hancock Pacific Expeditions 11(2): 239-349
- Dowdeswell JA, Cofaigh CO, Noormets R, Larter RD, Hillenbrand CD, Benetti S, Evans J, Pudsey CJ (2008) A major trough-mouth fan on the continental margin of the Bellingshausen Sea, West Antarctica: The Belgica Fan. Marine Geology 252: 129-140
- Ekman S (1925) Holothurien. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. PA. Norstedt & Söner, Stockholm 1(6)
- Ekman S (1927) Holothurien der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903 aus der Ostantarktis und von den Kerguelen. Deutsche Südpolar Expedition. Zoology 11: 359-419
- Emler RB, McEdward LR, Strathmann RR (1987) Echinoderm larval ecology viewed from the egg. In: Lawrence J (ed) Echinoderm Studies, Balkema, Rotterdam
- Galeron J, Herman RL, Arnaud PH, Arntz WE, Hain S, Klages M (1992) Macrofaunal communities on the continental shelf and slope of the southeastern Weddel Sea, Antarctica. Polar Biology 12(2): 282-290
- Galey EA, Tyler PA, Smith CR, Clarke A (2008) Reproductive biology of two species of holothurian from the deep-sea order Elasipoda, on the Antarctic continental shelf. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 55 (22-23): 2515-2526

5.4 Clase Holothuroidea

- Gebruk AV (1983) *Protelpidia*, a new genus of abyssal holothurians (Elasipoda, Elpidiidae). *Zoologicheskii Zhurnal* 62(7): 1038-1043
- Gebruk AV (1993) New data on elasipodid fauna of the South Atlantic and Antarctic. *Trudy Instituta Okeanologii* 127: 228-244
- Gebruk AV, Bohn JM, Wigham BD (2003) Antarctic deep-sea holothurians. *Berichte Polar Meeresforschung* 470: 115-120
- Gebruk AV, Tyler PA, Billett DSM (1997) Pelagic juveniles of the deep-sea elasipodid holothurians: new records and review. *Ophelia* 46 2: 153-164
- Gutt J (1988) Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken (Holothuroidea, Echinodermata) im Weddell meer (Antarktis). *Berichtezur Polarforschung*, 41: 1-87
- Gutt J (1990a) New Antarctic holothurians (Echinodermata). Five new species with four new genera of the order Dendrochirotida. *Zoologica Scripta* 19(1): 119-127
- Gutt J (1990b) New Antarctic holothurians (Echinodermata). II. Four species of the orders Aspidochirotida, Elasipoda and Apodida. *Zoologica Scripta* 19(1): 119-127
- Gutt J, Piepenburg D (1991) Dense aggregations of three deep-sea holothurians in the southern Wedell Sea, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 68, 277-285
- Gutt J (2001) On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biology* 24(8): 553-564
- Gutt J, Barratt I, Domack E, d'Udekem d'Acoz C, Dimmler W, Grémare A, Heilmayer O, Isla E, Janussen D, Jorgensen E, Kock KH, Lehnert LS, López-González P, Langner S, Linse K, Manjón-Cabeza ME, Meißner M, Montiel A, Raes M, Robert H, Rose A, Sañé Schepisi E, Saucède T, Scheidat M, Schenke HW, Seiler J, Smith C (2011) Biodiversity change after climate-induced ice-shelf collapse in the Antarctic. *Deep-Sea Research Part II* 58: 74-83
- Hansen B (1975) Systematics and biology of the deep-sea Holothurians. Part 1. *Elasipoda*. *Galathea Rep* 13: 1-262
- Heding SG (1942) Holothurioidea. Part II. Aspidochirota - Elasipoda - Dendrochirota. *The Danish Ingolf Expedition 1895-1896*. Hagerup, Copenhagen 4(13): 3-39
- Hendler G, Miller JE, Pawson DL, Kier PM (1995) sea stars, sea urchins, and alliens. *Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington pp 390
- Hernández DA (1987) *Trachythyone baja* sp. n., a new species from Antarctic waters (Echinodermata: Holothurioidea). *Mitteilungen Hamburgischen Zoologischen Museum Institut* 84: 161-165
- Hérouard E (1901) Note préliminaire sur les holothuries rapportées par l'Expédition Antarctique Belge. *Archives Zoologie Expérimentale Générale*. Notes Revue 3(9): 39-48
- Hérouard E (1906) Holothuries. *Expédition Antarctique Belge. Résult. Voyage SY. BELGICA*. *Zoologie* pp 16
- Hyman L H (1955) *The invertebrates Volume 4: Echinodermata. The coelomate bilateria*. McGraw-Hill, New York, pp 763

5.4 Clase Holothuroidea

- Kerr A (2000). Evolution and Systematics of Holothuroidea (Echinodermata). Thesis, Yale University
- Kerr AM & Kim J (1999) Bi-penta-bi-decaradial symmetry: a review of evolutionary and developmental trends in Holothuroidea (Echinodermata). *Journal Experimental Zoology* 285: 93-103
- Kerr AM (2001) Phylogeny of the Apodan Holothurians (Echinodermata) inferred from morphology. *Zoological Journal Linnean Society* 133(1): 53-62
- Lampert K (1885) Die Seewalzen, eine Systematische Monographiemit Bestimmungs und Verbreitungs Tabellen. In: *Reisen im Archipel der Philippinen. Zweiter Teil. (Semper C) Wissenschaftliche Resultate, Wiesbaden* 4(3): 311 pp
- Lampert K (1886) Die Holothurien von Süd-Georgiennach der Ausbeute der Deutschen Polar station in 1882 und 1883. *Jahrbuch Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten* 3: 11-22
- Ludwig H & Heding SG (1935) Die holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. 1. Fusslose und dendrochiroteformen. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem dampfer Valdivia 1898–1899* 24: 123–214
- MacBride EW (1912) On a collection of young Holothuroids. *National Antarctic Expedition. 1901-1904. Natural History* 6: 1-9
- Massin C (1992) Three new species of Dendrochirotida (Holothuridea, Echinodermata) from the Weddell Sea (Antarctica). *Bulletin Institut Royal Sciences Naturelles Belgique Biologie* 62: 179-191
- Massin C & Hétérier V (2004) On a new species of apodid, *Taeniogyrus magnibaculus* n. sp. (Echinodermata, Holothuroidea), from Antarctica, living on the spines of cidarid echinoids. *Polar Biology* 27: 441–444
- Miller JE & Pawson DL (1990) Swimming sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea): a survey, with analysis of swimming behaviour in four bathyal species. *Smithsonian Contributions Marine Sciences* 35:1–18
- Mortensen T (1925) On a small collection of echinoderms from the Antarctic Sea. *Arkiv Zoologie, Stockholm* 17 A: 1-12
- OBIS (2015) Distribution records of Class Holothuroidea. Available: Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. <http://www.iobis.org>. Accessed: 2015-09-30
- O' Loughlin PM (2000) A review of the cucumariid genus *Psolidiella* Mortensen (Echinodermata, Holothuroidea). *Memoirs Museum Victoria* 58: 25-37
- O'Loughlin PM (2002) Report on selected species of BANZARE and ANARE Holothuroidea, with reviews of *Meseres Ludwig* and *Heterocucumis Panning* (Echinodermata). *Memoirs Museum Victoria* 59(2): 297–325
- O'Loughlin PM (2009) BANZARE holothuroids (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2196: 1–18
- O'Loughlin PM & Ahearn C (2005) A review of pygal-furrowed Synallactidae (Echinodermata: Holothuroidea) with new species from the Antarctic and Pacific oceans. *Memoirs Museum Victoria* 62(2): 147–179

5.4 Clase Holothuroidea

- O'Loughlin PM & Ahearn C (2008) Antarctic and Sub-Antarctic species of *Psolidium* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Memoirs of Museum Victoria* 65: 23-42
- O' Loughlin PM, Bardsley TM, O'Hara TD (1994) A preliminary analysis of diversity and distribution of Holothuroidea from Prydz Bay and the MacRobertson Shelf, eastern Antarctica. In: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (eds) *Echinoderms through time Proceedings of the Eighth International Echinoderm Conference, Dijon, France, 6-10 September 1993*. Balkema Press, Rotterdam, 549-555 pp
- O'Loughlin PM, Manjón-Cabeza ME, Moya F (2009) Antarctic holothuroids from the Bellingshausen Sea, with descriptions of new species (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2016: 1–16
- O'Loughlin P M, Paulay G, Davey N, Michonneau F (2011) The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep-Sea Research II* 58: 264–275
- O'Loughlin P M, Stępień A, Kuźniak M, Van den Spiegel D (2013) A new genus and four new species of sea cucumbers (Echinodermata) from Admiralty Bay, King George Island. *Polish Polar Research* 34(1): 67–86
- O'Loughlin PM & Van den Spiegel D (2010) A revision of Antarctic and some Indo-Pacific apodid sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea: Apodida). *Memoirs of Museum Victoria* 67: 61–95
- O'Loughlin PM & Whitfield E (2010) New species of *Psolus* Oken from Antarctica (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Zootaxa* 2528: 61-68
- Panning A (1949) Revision of the family Cucumariidae, Holothuroidea, Dendrochirotida. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie Geographie Tiere* 78: 1-111
- Panning A (1955) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). *Mitteilungen Hamburgischen Zoologischen Museum Institut* 53: 33-47
- Panning A (1971) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) 6 Teil (Schluß) Die Gattungen um *Ocnus* Forbes 1841 und um *Pentacta* Goldfuss 1820. *Mitteilungen Hamburgischen Zoologischen Museum Institut* 67: 29-51
- Paulay G (2015). Holothuroidea. Accessed through: De Broyer C, Clarke A, Koubbi P, Pakhomov E, Scott F, Vanden Berghe E, Danis B (eds) *Register of Antarctic Marine Species* at <http://www.marinespecies.org/> on 2015-09-30
- Pawson DL (1966) Phylogeny and evolution of holothuroids. *Treatise on Invertebrate Paleontology Part U. Echinodermata* 3(2): 641-646
- Pawson DL (1968) Antarctica: Echinoderms. *Australian Natural History*. 16: 129-133
- Pawson DL (1969) Holothuroidea. In: Be AWH, Boschma H, Lowe TP, Bullivant JS, Dawson EW, Dearborn JH, Rommel JA *et al.* (eds) *Distribution of selected groups of marine organisms in waters South of 35°S latitude*. American Geographical Society, New York, pp 44

5.4 Clase Holothuroidea

- Pawson DL (1970) The Marine Fauna of New Zealand: Sea Cucumbers. New Zealand Oceanographic Institute Memoir N° 52. Bulletin New Zealand Department Scientific Industrial Research 201: 1-69
- Pawson DL (1982) Holothuroidea. In: Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill, New York, pp 1232
- Pawson DL (2007) Phylum Echinodermata. In: Zhang ZQ, Shear WA (eds) Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. Zootaxa, 1668: 1–766
- Pawson DL & Fell HB (1965) A revised classification of the dendrochirote holothurians. Breviora 214: 1-7
- Perrier R (1905) Holothuries antarctiques du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Annales Sciences Naturelles, Zoologie 9(1): 146 pp
- Roberts D (1982) Classification and holothurian tentacle. In: Lawrence JM (ed) International Echinoderms Conference, Tampa Bay. Balkema Press, Rotterdam, pp 117-120
- Scheuer C, Gohl K, Larter RD, Rebesco M, Udintsev G (2006) Variability in Cenozoic sedimentation along the continental rise of the Bellingshausen Sea, West Antarctica. Mar Geol 227: 279–298
- Smirnov AV & Bardsley TM (1997) *Myriotrochus antarcticus* sp. nov. (Apodida: Myriotrochidae), a new holothurian species from eastern Antarctica. Proceedings of the Royal Society of Victoria 109(1): 109–111
- Théel H (1876) Expedition polaire suédoise. Holothurie nouvelle. Archives Zoologie Experimental Générale 5: 11-14
- Théel H (1879) Preliminary report on the Holothuridae of the exploring voyage of HMS. CHALLENGER, Preliminary report on the Holothuridae of the exploring voyage of HMS. Challenger, under Professor Sir C. Wyville Thomson. 1. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlinga 5(19): 20 pp no está en el texto
- Théel H (1882) Report on the Holothurioidea dredged by HMS CHALLENGER during the years 1873-1876. Part I. Scientific results of HMS. CHALLENGER 1873-1876. Zoology IV(13): 176 pp
- Théel H (1886) Report on the Holothurioidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Report on the scientific results of the voyage of H M S Challenger. Zoology 14(39): 1–290
- Tyler PA & Billet DSM (1987) The reproductive ecology of Elasiopodid holothurians from the northeast Atlantic. Biological Oceanography 5: 273–296
- Vaney C (1906a) Deux nouvelles holothuries du genre Thyone provenant des Orcades du Sud. Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, Paris 12: 400–402
- Vaney C (1906b) Note préliminaire sur les holothuries recueillies per l'Expédition Antarctique Française du Dr Charcot. Bulletin du Muséum D'Histoire naturelle de Paris, 12: 402–407
- Vaney C (1906c) Holothuries Expédition Antarctique Française (1903–1905). Sciences Naturelles: Documents Scientifiques 30 pp

5.4 Clase Holothuroidea

- Vaney C (1908) Les Holothuries de l'Expédition Antarctique Nationale Écossaise. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 46: 405–441
- Vaney C (1912) Les Holothuries de l'Expédition Antarctique Nationale Écossaise. Scientific Results Voyage SCOTIA Antarctic 6 (Part 1): 1-38
- Vaney C (1913) Holothuries et Crinoïdes recueillis par le POURQUOI PAS? dans les mers arctiques. Bulletin Muséum National Histoire Naturelle Paris 1913: 31-34
- Vaney C (1914) Holothuries. Deuxième Expédition Antarctique Française 1908-1910, commandée par le Dr. J. Charcot, Sciences Naturelles: Documents Scientifiques: 54 pp
- Van de Putte AP, Youdjou N, Danis B (2015) The Antarctic Biodiversity Information Facility. World Wide Web publication, available online at biodiversity.aq
- WoRMS Editorial Board (2015) World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2015-09-30
- Young CM (2003) Reproduction, development and life-history traits. In: Tyler PA (ed) Ecosystems of the World, pp 381–426

Capítulo 5.5 CLASE CRINOIDEA

I. Introducción

Estudios previos más importantes en la Antártida

Aspectos anatómicos

II. Material

III. Resultados

IV. Bibliografía.- Clase Crinoidea



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5.5 Clase Crinoidea

Capítulo 5.5 CLASE CRINOIDEA

I. Introducción

Los crinoideos son los equinodermos menos conocidos a pesar que existen numerosos e importantes restos fósiles de estos organismos.

Su existencia se remonta al Ordovícico Inferior y han sufrido varias radiaciones durante el Paleozoico. En algunos lugares, la gran cantidad de restos de material esquelético de crinoideos hacen que éstos controlen el ambiente sedimentario. Estos restos son de una amplia variedad morfológica, habiéndose descrito más de 5000 especies fósiles.

Actualmente, existen aproximadamente 80 especies de crinoideos pedunculados que se localizan en profundidades superiores a 200m. El 85% de los crinoideos actuales son no-pedunculados, comatúlidos. Los comatúlidos se incluyen en la subclase Articulata (Simms 1988). Cerca del 65% de los comatúlidos se localizan en profundidades inferiores a 200m.

Los crinoideos están bien representados en la Antártida (42 especies Eléaume *et al.* 2014). Existe una gran abundancia de algunas especies de crinoideos con una amplia distribución por todo el Océano Sur (Eléaume 2006, Hemery 2011, Eléaume *et al.* 2014). Pueden llegar a constituir a nivel local el mayor componente mega-epibentónico teniendo un papel importante en el funcionamiento de algunos ecosistemas (Eléaume *et al.* 2014).

Los crinoideos antárticos son polifiléticos, no constituyen un único clado que se originara a partir de un solo ancestro. Parece que los crinoideos antárticos se han originado a partir de ancestros procedentes de diferentes cuencas oceánicas, incluido el Océano Sur.

Estudios previos más importantes en la Antártida

Los trabajos más antiguos sobre crinoideos antárticos son de Carpenter (1884 y 1888) que estudió los crinoideos muestreados en la campaña a bordo del buque H.M.S. Challenger entre 1873 y 1876. Bather en 1908 describió como nueva especie a *Ptilocrinus antarcticus* nov. sp. a partir del material de la expedición antártica belga (1897-1899), y en ese mismo año Vaney publica un trabajo sobre la especie *Ptilocrinus brucei*. Mortensen, en 1917, publica un trabajo en el que estudia el material recogido durante la campaña antártica sueca (1901-1903) y describe un nuevo género y una nueva especie de crinoideo (*Notocrinus virilis* n. g., n. sp.). La

5.5 Clase Crinoidea

siguiente publicación sobre crinoideos antárticos data de 1937 en la que Clark publica un informe científico sobre la expedición antártica australiana (1911-1914). En 1939, Vaney y John también describen los crinoideos incluidos en el material de la campaña antártica BANZ (British Australia New Zealand) que se lleva a cabo entre 1921 y 1931 y los crinoideos de la campaña en el buque S.Y. Scotia (1902 y 1904), respectivamente.

Existe un período de tiempo en el que no se publican trabajos sobre crinoideos antárticos y no es hasta 1963 cuando aparece una nueva publicación científica de Marr y en 1969 de Deaborn y Rommel. La siguiente publicación no llega hasta 1983 con el trabajo de Speel y Deaborn sobre crinoideos recolectados en las campañas a bordo del buque R/V Eltanin. En 1987, McClintock y Pearse realizan un trabajo sobre la biología reproductiva de una especie de crinoideo antártico y en 2007 Wilson *et al.* estudian la filogenia de la especie antártica *Promachocrinus kerguelensis*.

En la actualidad se vienen publicando numerosos estudios sobre fósiles de crinoideos antárticos como el de Bowden *et al.* (2010), el de Eléaume *et al.* (2011) sobre especies de montañas submarinas, y los trabajos de Hemery *et al.* (2012), Hemery *et al.* (2013) y Eléaume *et al.* (2014) sobre filogenia y biogeografía de crinoideos.

Aspectos anatómicos

Los Crinoideos son organismos pentámeros. Pueden ser pedunculados o no pedunculados (fig. 5.5.1). En algún momento de su vida todos los crinoideos presentan pedúnculo que pueden perder o ser sustituido por otro método de fijación como los cirros. El pedúnculo sale desde el centro de la superficie aboral de la teca y soporta el cuerpo, sirviendo de fijación de éste al sustrato. La estructura central del pedúnculo es la columna constituida por osículos columnales que pueden tener diferentes formas y tamaños.

La estructura básica del cuerpo de un crinoideo consta de un pequeño cuerpo central denominado teca, desde el que salen 5 radios ramificados o brazos con forma de pluma. La teca y los radios forman la corona. La teca consiste en un cáliz o copa en la que se localizan las vísceras y sobre la que se sitúa una membrana que a veces puede estar calcificada (fig. 5.1.1). Esta membrana se denomina tegmen y porta la boca, el ano y los hidroporos del sistema ambulacral que proceden de la fragmentación del madreporito. La boca y el ano se sitúan en la cara oral del animal.

5.5 Clase Crinoidea

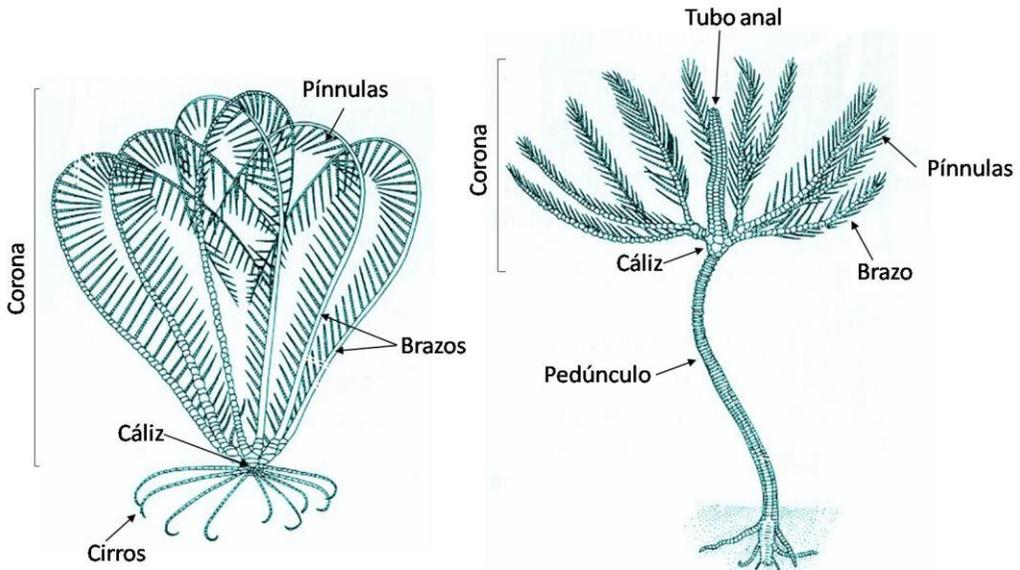


Figura 5.5.1 Crinoideo no pedunculado (izquierda) y crinoideo pedunculado (derecha)

El cáliz está formado por 2 o 3 anillos de piezas esqueléticas calcáreas. Partiendo del cáliz, existen también una serie de cirros constituidos por placas esqueléticas, que sirven para la fijación al sustrato.

Cada brazo se extiende hacia fuera del cuerpo y consta de una serie de osículos. Estos brazos contienen extensiones del celoma, de los nervios, del sistema ambulacral, del sistema reproductor y además tienen un surco flanqueado por pies ambulacrales que se emplean en la alimentación suspensiva.

Todos los crinoideos actuales son pinnulados, lo que significa que portan unas ramas o pinnulas alternativamente en los lados de los osículos que se encuentran a lo largo de los brazos. Estas pinnulas son las que portan los pies ambulacrales con función en el acopio de partículas de alimento. Sobre los pies ambulacrales se adhieren las partículas de alimento, éstas son envueltas en las secreciones mucosas y desde la base del surco los cilios las transportan hasta la boca. En los lados del surco se encuentran unos sáculos (engrosamientos epiteliales) con función de excreción y respiración (fig. 5.5.2).

5.5 Clase Crinoidea

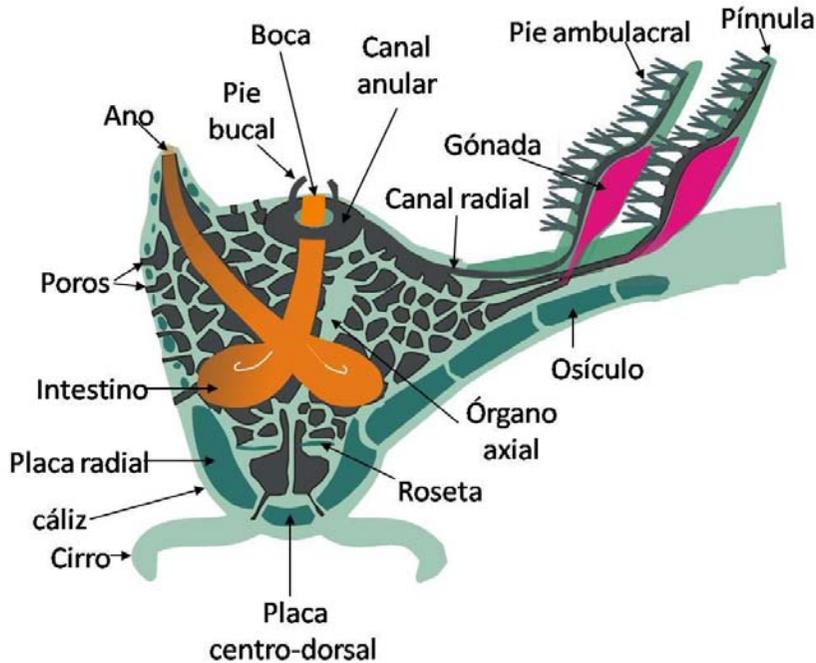


Figura 5.5.2 Esquema de un crinoideo: teca con el cáliz y la masa visceral y esbozo de un brazo con pinnulas

La dieta de los crinoideos se basa en fito y zooplancton y partículas detríticas, dentro de un rango de tamaño que va de las 50 a 400 micras.

La mayoría de los crinoideos tiene sexos separados. No existen caracteres sexuales secundarios excepto en la forma de las gónadas. La fecundación es externa y presentan desarrollo larvario a través de larva planctotrófica o son incubadores. En la Antártida, se conocen al menos 6 especies que son incubadoras.

La clase Crinoidea actual se agrupa del siguiente modo:

- Subclase Inadunata: existen unas 80 especies vivas actuales de esta subclase, de aguas profundas.
- Subclase Articulata: aquí se incluyen prácticamente todas las especies vivas de crinoideos, entre 500 y 600 especies. En las especies de esta subclase las placas del cáliz están soldadas formando una sola placa. En esta subclase se agrupan los órdenes:
 - O. Comatulida
 - O. Cyrtocrinida
 - O. Hyocrinida
 - O. Millecrinida

5.5 Clase Crinoidea

II. Material

En las campañas Bentart 2003 y 2006 se recogieron un total de 26 ejemplares de crinoideos de los que 13 corresponden al área de estudio.

Los ejemplares muestreados en estas campañas fueron contados, pesados y clasificados a bordo, hasta donde se pudo. Se fijaron (en alcohol al 70%) y conservaron (en alcohol al 70%, tamponado) para su posterior estudio en el laboratorio del Museo de Historia Natural de París por la especialista en taxonomía de crinoideos: Dra. Nadia Améziane. Cada muestra fue etiquetada con el acrónimo de la campaña y el localizador de la estación donde se recolectó.

III. Resultados

Del análisis de los ejemplares recogidos en las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006 se han obtenido los siguientes resultados (tabla 5.5.1).

En el área de estudio han aparecido 13 ejemplares en 3 estaciones, dos de ellas en Bahía Paraíso (estaciones PA19 y PA39) y la tercera es la estación profunda MB29 (3304m de profundidad). Estos 13 ejemplares pertenecen a 4 especies de la misma familia, familia Antedonidae (tabla 5.5.1).

En el área de estudio, se han recolectado 4 especies diferentes quedando dos de ellas como sp. (*Isometra* sp. y *Phrixometra* sp.) por encontrarse un único ejemplar de cada una de ellas y en un estado de conservación inadecuado para llegar su determinación a nivel de especie. Ambas especies se recolectaron en la estación PA19 a 517m de profundidad durante la campaña Bentart2003.

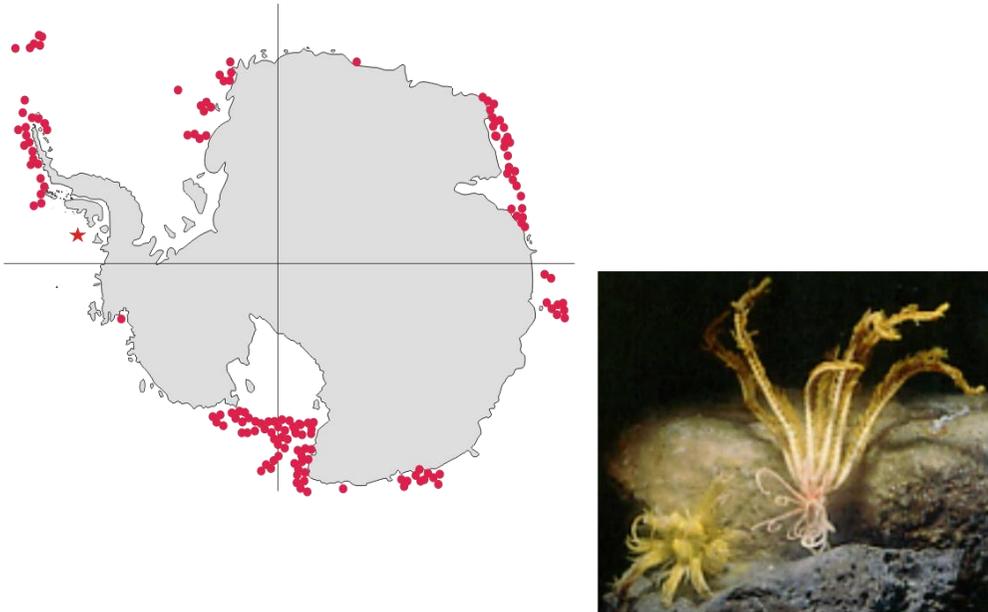
Se recolectaron además, 4 ejemplares de la especie *Anthometrina adriani* en la estación PA39 a 157m de profundidad durante la campaña Bentart 2006, 4 de la especie *Promachocrinus kerguelensis* en PA39, 2 ejemplares de esta misma especie en PA19 durante la campaña Bentart 2003 y uno en la estación MB29 a 3304m de profundidad durante la campaña Bentart 2006.

Los crinoideos recogidos en las campañas Bentart en el Mar de Bellingshausen, constituyen el 9.5% de los crinoideos antárticos (42 especies (Eléaume 2014, Messing 2015)), constituyendo las especies *Promachocrinus kerguelensis* y *Anthometrina adriani* nuevas citas para el Mar de Bellingshausen (fig. 5.5.3).

Tabla 5.5.I Posición taxonómica de las especies de la Clase Crinoidea en estudio.

Subclase Articulata	
Orden Comatulida	
Familia Antedonidae Norman, 1865	<i>Anthometrina adriani</i> (Bell, 1908)
	<i>Isometra</i> sp. AH Clark, 1908
	<i>Phrixometra</i> sp. Clark, 1921
	<i>Promachocrinus kerguelensis</i> Carpenter, 1879

5.5 Clase Crinoidea



- *Anthometrina adriani*
- *Promachocrinus kerguelensis*

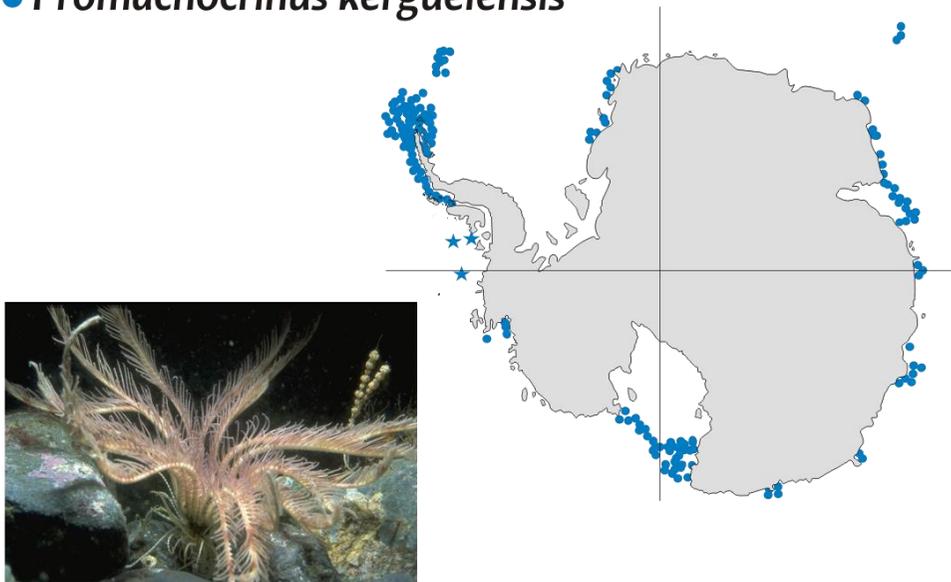


Figura 5.5.3 Mapa de distribución de los registros que existen de crinoideos en la Antártida. Los símbolos ★ representan las estaciones donde se han recolectado las citas nuevas de *Anthometrina adriani* y *Promachocrinus kerguelensis*. Los ● representan los registros que existen de esas especies en la Antártida.

5.5 Clase Crinoidea

IV. Bibliografía.- Clase Crinoidea

- Bather FA (1908) *Ptilocrinus antarcticus* n. sp. a crinoid dredged by the Belgian Antarctic expedition. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique 3: 296–299
- Bowden DA, Schiaparelli S, Clark MR, Rickard GJ (2010) A lost world Archaic crinoid-dominated assemblages on an Antarctic seamount. Deep-Sea Research II 58(1–2): 119–127
- Carpenter (1884) Report upon the Crinoidea collected during the voyage of H.M.S. CHALLENGER during the years 1873–1876. Part I, General morphology with descriptions of the stalked crinoids. Rep Sci Results Explor Voyage H.M.S. CHALLENGER. Zoology 11(32): 1–442, 62 pls
- Carpenter PH (1888) Report on the Crinoidea collected during the voyage of H.M.S. Challenger, during the years 1873–76, Part II –The Comatulæ. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger, Zoology, London, pp 1–399
- Clark (1937) Echinodermata. Crinoidea. Scient. Rep. Australas Antarct Exped C8 (4): 5-18
- Dearborn JH & Rommel JA (1969) Crinoidea. In: Distribution of selected groups of marine invertebrates in waters south of 350 S latitude. Antarctic Map Folio Series, American Geographical Society, pp 35-36
- Eléaume M (2006) Approche morphométrique de la variabilité phénotypique: conséquences systématiques et évolutives. Application aux crinoïdes actuels (Crinoidea: Echinodermata). PhD dissertation, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
- Eléaume M, Hemery LG, Bowden DA, Roux M (2011) A large new species of the genus *Ptilocrinus* (Echinodermata, Crinoidea, Hyocrinidae) from Antarctic seamounts. Polar Biology 34: 1385-1397
- Eléaume M, Hemery LG, Roux M, Améziane N (2014) Southern Ocean crinoids. In: De Broyer C, Koubbi P, Griffiths HJ, Raymond B, d'Udekem d'Acoz C et al. (eds), Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge
- Hemery LG (2011) Diversité moléculaire, phylogéographie et phylogénie des Crinoïdes (Echinodermes) dans un environnement extrême: l'océan Austral. PhD dissertation, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
- Hemery LG, Eléaume M, Roussel V, Améziane N, Gallut C, Steinke D, Cruaud C, Couloux A, Wilson NG (2012) Comprehensive sampling reveals circumpolarity and sympatry in seven mitochondrial lineages of the Southern Ocean crinoid species *Promachocrinus kerguelensis* (Echinodermata). Molecular Ecology 21: 2502-2518
- Hemery LG, Roux M, Améziane N, Eléaume M (2013) High-resolution crinoid phyletic interrelationships: a preliminary study. Cahiers de Biologie Marine 54(4): 511-523

5.5 Clase Crinoidea

- Marr JWS (1963) Unstalked crinoids of Antarctic continental shelf –notes on their natural history and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 246: 327–379
- McClintock JB & Pearse JS (1987) Reproductive biology of the common Antarctic crinoid *Promachocrinus kerguelensis* (Echinodermata, Crinoidea). *Marine Biology* 96: 375–383
- Messing C (2015). *Anthometrina adriani* (Bell, 1908). In: Messing C World List of Crinoidea. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/> on 2015-10-30
- Mortensen T (1917) *Notocrinus virilis* n. g., n. sp. a new viviparous crinoid from the Antarctic Sea. *Videnskabelige Meddelelser Naturhistorisk Foreningi København* 68: 205–208
- Simms MJ (1988) The phylogeny of Post-Paleozoic crinoids. In: Paul CR & Smith AB (eds) *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Clarendon Press, Oxford, pp 270–284
- Speel JA & Dearborn JH (1983) Comatulid crinoids from the R/V Eltanin cruises in the Southern Ocean. *Antarctic Research Series* 38: 1–60
- Vaney C (1908) *Ptilocrinus brucei*. In: Wilton DW (ed) *Résultats de l'Expédition nationale Antarctique du S.Y. Scotia, 1902–1904*. 4. *Zoologie* 1: 1–133.
- Vaney C & John DD (1939) Scientific results of the voyage of S.Y. Scotia, 1902–04: The Crinoidea. *Transactions of the Royal Society of Edinburg* 59: 661–672
- Wilson NG, Hunter RL, Lockhart SJ, Halanych KM (2007) Multiple lineages and absence of panmixia in the “circumpolar” crinoid *Promachocrinus kerguelensis* from the Atlantic sector of Antarctica. *Marine Biology* 152: 895–904



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

5. Filo Echinodermata

5. IV. Resultados. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen

Caracterización de la taxocenosis

En las 32 estaciones del área de estudio, se han revisado y determinado 5510 ejemplares de equinodermos que pertenecen a un total de 126 especies diferentes.

Como puede verse en la figura 5.2, los equinodermos son una parte importante del bentos en el Mar de Bellingshausen, tanto a nivel de abundancia, de riqueza de especies como de ocurrencia en las estaciones de muestreo realizadas en el área. Esta figura representa solo la parte de megaepifauna (>10mm) recolectada con draga de Agassiz en el área del Mar de Bellingshausen exceptuando las estaciones de Isla de Pedro I. Las abundancias proceden de estimaciones a partir de submuestras de 50l de volumen y 5 a 10 minutos de arrastre siguiendo la metodología de Arnaud *et al.* 1990. Son datos preliminares recogidos del informe de la campaña Bentart 2003 (Ramos y Moya 2003) y datos preliminares de la campaña Bentart 2006 (Ramíl *et al.* 2006 a y b).

Puede apreciarse que, la abundancia numérica de equinodermos (excluidos los ejemplares de las clases Asteroidea y Crinoidea) es del 16% y la biomasa (excluyendo a los ofiuroides y crinoideos) es del 15% sobre el total de la fracción de bentos recogido con la draga de Agassiz. En cuanto a la ocurrencia de los distintos taxones en las localidades de muestreo en la zona, las clases Ophiuroidea, Holothuroidea y Echinoidea son las más constantes detrás de los peces, y no muy lejos les sigue la Clase Asteroidea. La clase Crinoidea sin embargo, tiene poca constancia en el área de muestreo. Los datos que nos proporcionan estos informes preliminares concuerdan con los analizados en este estudio.

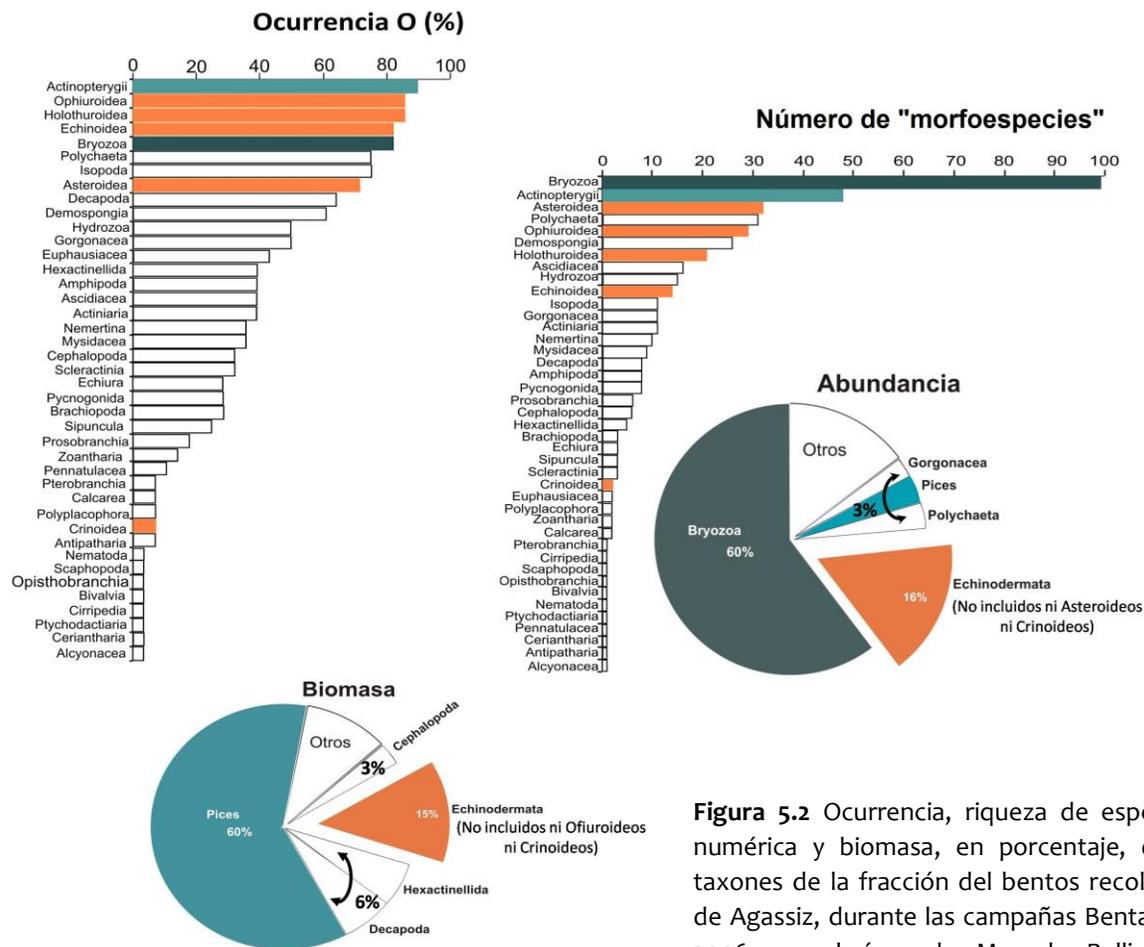


Figura 5.2 Ocurrencia, riqueza de especies, abundancia numérica y biomasa, en porcentaje, de los diferentes taxones de la fracción del bentos recolectada con draga de Agassiz, durante las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006, en el área de Mar de Bellingshausen (datos preliminares de campaña).

5. Filo Echinodermata

En el área de estudio que compete a este trabajo, la abundancia numérica de equinodermos, se distribuye de modo que, las holoturias dominan representando el 40% de los ejemplares recogidos, seguidas de erizos (35%), ofiuras (21%) y muy por debajo con un 4% de la abundancia se encuentran las estrellas, seguidas de un porcentaje casi inapreciable de crinoideos. En cuanto a la riqueza específica, se han encontrado 42 especies de estrellas representando el 33% del total de especies de equinodermos recolectadas en el área de estudio, 33 especies de ofiuras que suponen el 26%, 17 especies de erizos que representan el 14%, 30 especies de holoturias que suponen un 24% y 4 especies de crinoideos que constituyen el 3% del total de especies de equinodermos recolectadas en el área de estudio (fig. 5.3).

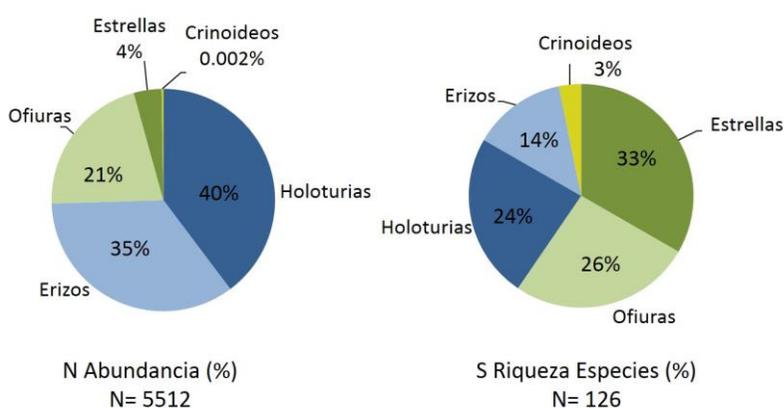


Figura 5.3 Abundancia numérica en porcentaje (N%) de cada una de las clases de equinodermos (izquierda) y riqueza de especies en porcentaje (S%) (derecha), en el área de estudio.

En la figura 5.4, puede apreciarse que la mayor abundancia numérica se da en la estación PI5 mientras que los valores más altos de riqueza de especies de equinodermos se dan en las estaciones PA39, MB34 y PA40 con 31.8%, 27.8% y 19%, respectivamente. Exceptuando estas estaciones, en general los valores de abundancia y riqueza de especies de equinodermos se mantiene constante por debajo del 12% y 19 %, respectivamente.

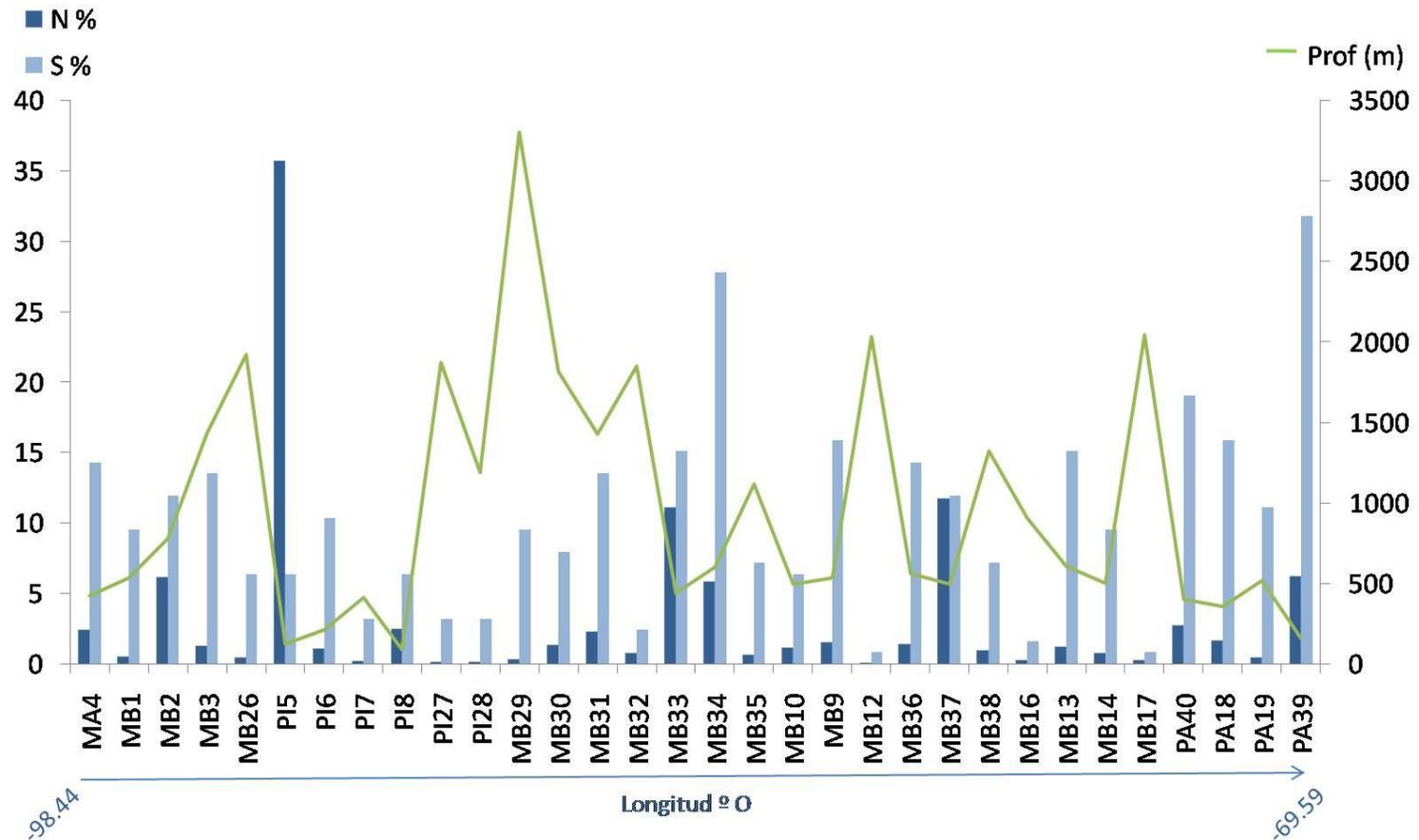


Figura 5.4 Abundancia (N%) y riqueza de especies (S%), en porcentaje, de equinodermos en cada una de las estaciones de muestreo del área de estudio. Las estaciones están ordenadas en sentido Oeste-Este de la zona de estudio y siguiendo los transectos.

5. Filo Echinodermata

Sobre estos valores de abundancia numérica y de riqueza en especies se puede observar en las figuras 5.5 a y b el peso de cada una de las clases por estación.

En la figura 5.5a, se aprecia que la abundancia en la estación PI5 que esta abundancia se debe casi en un 100% a la presencia masiva de las holoturias. Las siguientes estaciones en orden de abundancia de equinodermos (fig. 5.4) son las estaciones MB37 y MB33 (cada una supone en torno a 11% de la abundancia total) y ésta se debe a la presencia casi exclusiva de erizos (88.4 y 93% de abundancia en esas dos estaciones, respectivamente) (fig. 5.5a). Las estaciones MB2, MB34 y PA39 presentan un 6% de la abundancia de equinodermos que se reparte entre erizos y ofiuras.

En dos de las estaciones con más riqueza de especies, MB34 y PA40, aparecieron especies de todas las clases excepto de crinoideos, siendo las ofiuras las que mayor porcentaje de riqueza de especies aportan en la estación MB34. En otra de las estaciones más ricas en especies, PA39, son las estrellas en PA39 las que mayor porcentaje aportan a esta riqueza. En la estación PA39 se presentaron equinodermos de las 5 clases (fig. 5.5b)

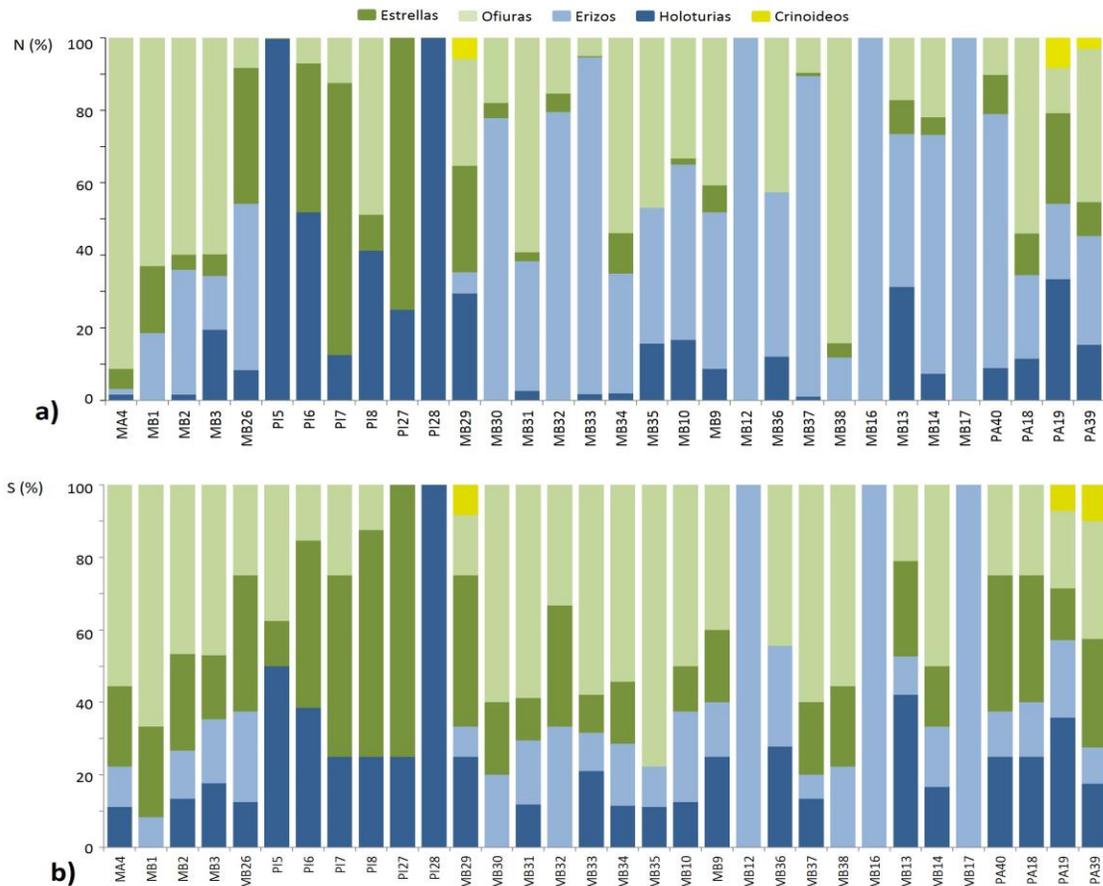
En las gráficas de la figura 5.4 se aprecia que las ofiuras aun no teniendo el mayor número total de especies (26%), aparecen bien representadas tanto a nivel de abundancia como de riqueza de especies en el área de estudio exceptuando 5 estaciones. Estas 5 estaciones son PI27 en la que solo se presentan holoturias y estrellas, PI28 colonizada solo por holoturias y MB12, MB16 y MB17 donde solo aparecen erizos.

Las estrellas aparecen mejor representadas a nivel de riqueza de especies como puede observarse en la figura 5.4b que a nivel de abundancia, a lo largo del área estudiada, estando ausentes en 6 de las estaciones de muestreo.

Los erizos están muy bien representados a nivel de abundancia numérica a lo largo del área de estudio, a excepción de las 6 estaciones de Isla Pedro I (fig. 5.5a) y son los únicos equinodermos presentes en las estaciones MB12, MB16 y MB17.

Las holoturias están ausentes en 7 estaciones, son los únicos equinodermos presentes en la estación PI28 y representan 99.6% de la abundancia en la estación PI5.

Los crinoideos solo se han recolectado en 3 estaciones (PA19 y PA39 y MB29). Aparecen representados por 4 especies y poseen una muy baja abundancia (13 ejemplares para toda el área de estudio).



5. Filo Echinodermata

En Isla Pedro I, se realizaron 6 estaciones de muestreo, apareciendo en ellas 29 especies que se distribuyen en las 6 estaciones como puede verse en la figura 5.6. La estación PI5 presenta la mayor abundancia de equinodermos mientras que PI6 es la que mayor riqueza de especies posee (fig. 5.6a). Las estrellas representan el 45%, las holoturias el 38% y las ofiuras el 17% de la riqueza de especies en Isla Pedro I (fig. 5.6b). En las figuras 5.6c y 5.6d puede verse que tanto a nivel de abundancia como de riqueza de especies dominan las estrellas y holoturias, las ofiuras tienen una presencia más discreta y no aparecen ni erizos ni crinoideos en la zona. El número de especies estrellas de Isla Pedro I suponen un 31% de todas las que han aparecido en el área de estudio y el de holoturias de esta isla, el 36.6% del número total. Entre las estrellas aparecidas en Isla Pedro I, 6 de ellas no han sido muestreadas en ninguna otra localidad (*D. brandti*, *H. hyadesi*, *N. anomalus*, *O. validus*, *O. meridionalis*, y *P. aurorae*) y de 4 de las especies de holoturias recolectadas en la isla, no han aparecido en ninguna otra localidad (*C. georgiana*, *H. denticulata*, *Psolus sp.* y *T. bouvetensis*).

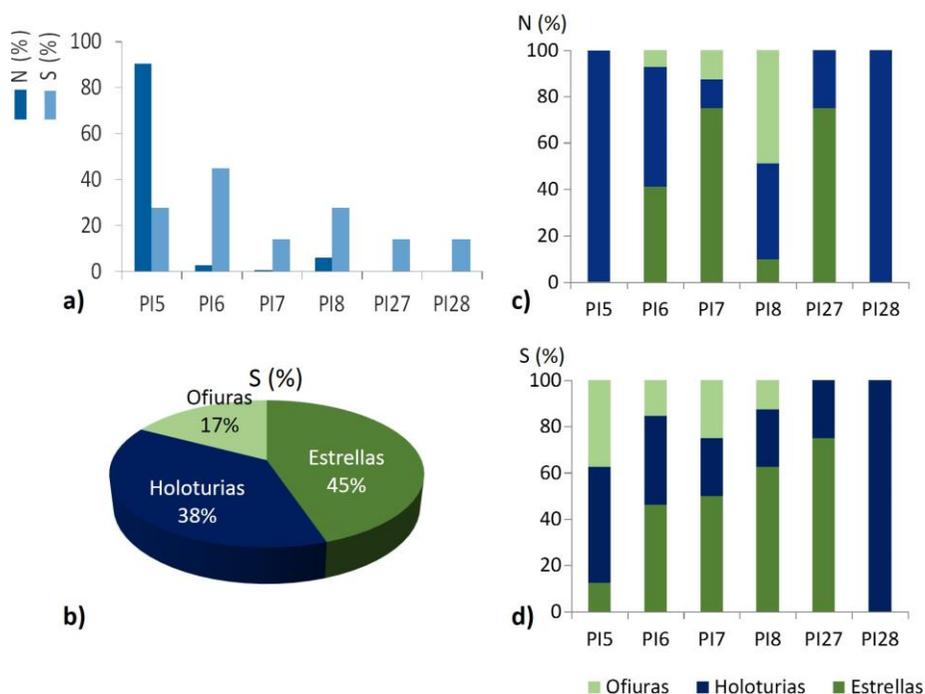


Figura 5.6 Isla de Pedro I: **a)** Abundancia (N%) y riqueza de especies (S%) de equinodermos en porcentaje, **b)** Porcentaje de riqueza de especies que representa cada clase; **c)** abundancia (N%) por clase y **d)** riqueza de especies (S%) por clase.

5. Filo Echinodermata

En la figura 5.7, se representa el porcentaje de ocurrencia de todas las especies aparecidas en el área de estudio. Aparecen 19 especies ubicuas ($O > 20\%$), de las cuales el 52% son ofiuras, otras 19 especies son muy comunes ($20\% > O > 10\%$) en toda el área, de las cuales el 42% son ofiuras y el 32% holoturias, 39 especies son comunes ($10\% > O > 5\%$) y las 49 restantes son especies clasificadas como accidentales ($O < 5\%$) y en este caso solo han aparecido en una localidad, de ellas el 37 % son estrellas, el 29% holoturias, el 16%e rizos, el 12% ofiuras y el 6% son crinoideos. En cuanto a la ocurrencia por clases dentro de esta clasificación, las ofiuras son las que mayor constancia presentan en todas las categorías.

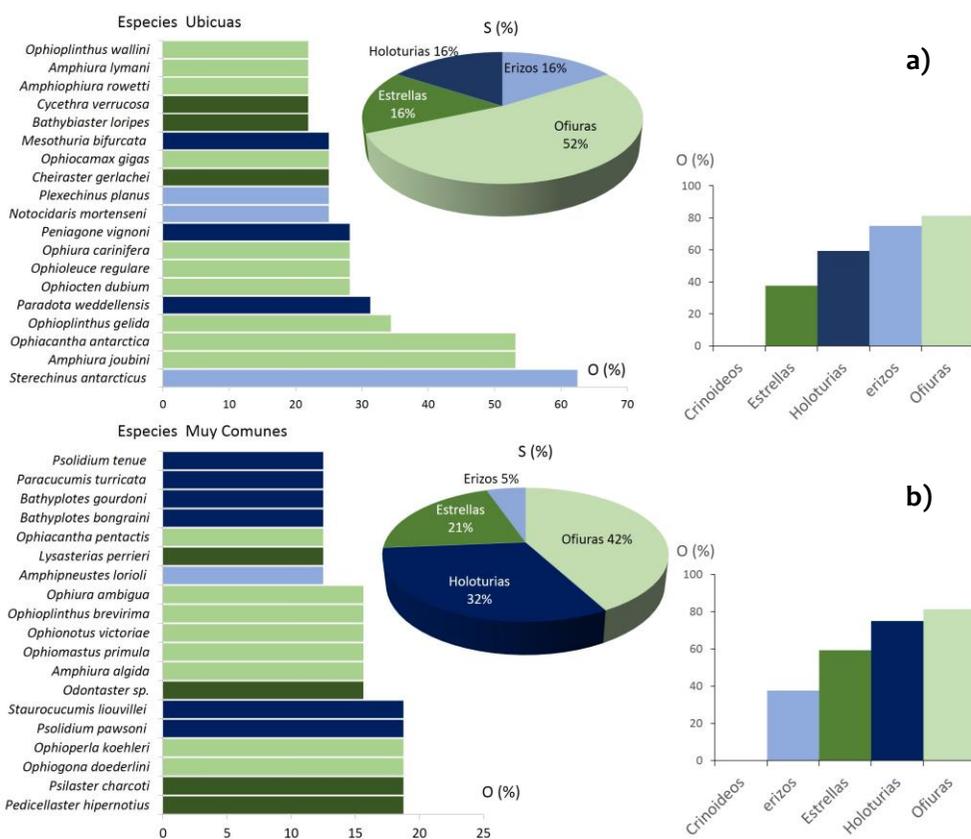


Figura 5.7 (izquierda) Porcentaje de ocurrencia de las especies recolectadas en el área de estudio (O%), diagrama de sectores de la riqueza en especies (S%) de cada clase y diagrama de barras de la ocurrencia (O%) por clase para las **a)** especies ubicuas, **b)** especies muy comunes

5. Filo Echinodermata

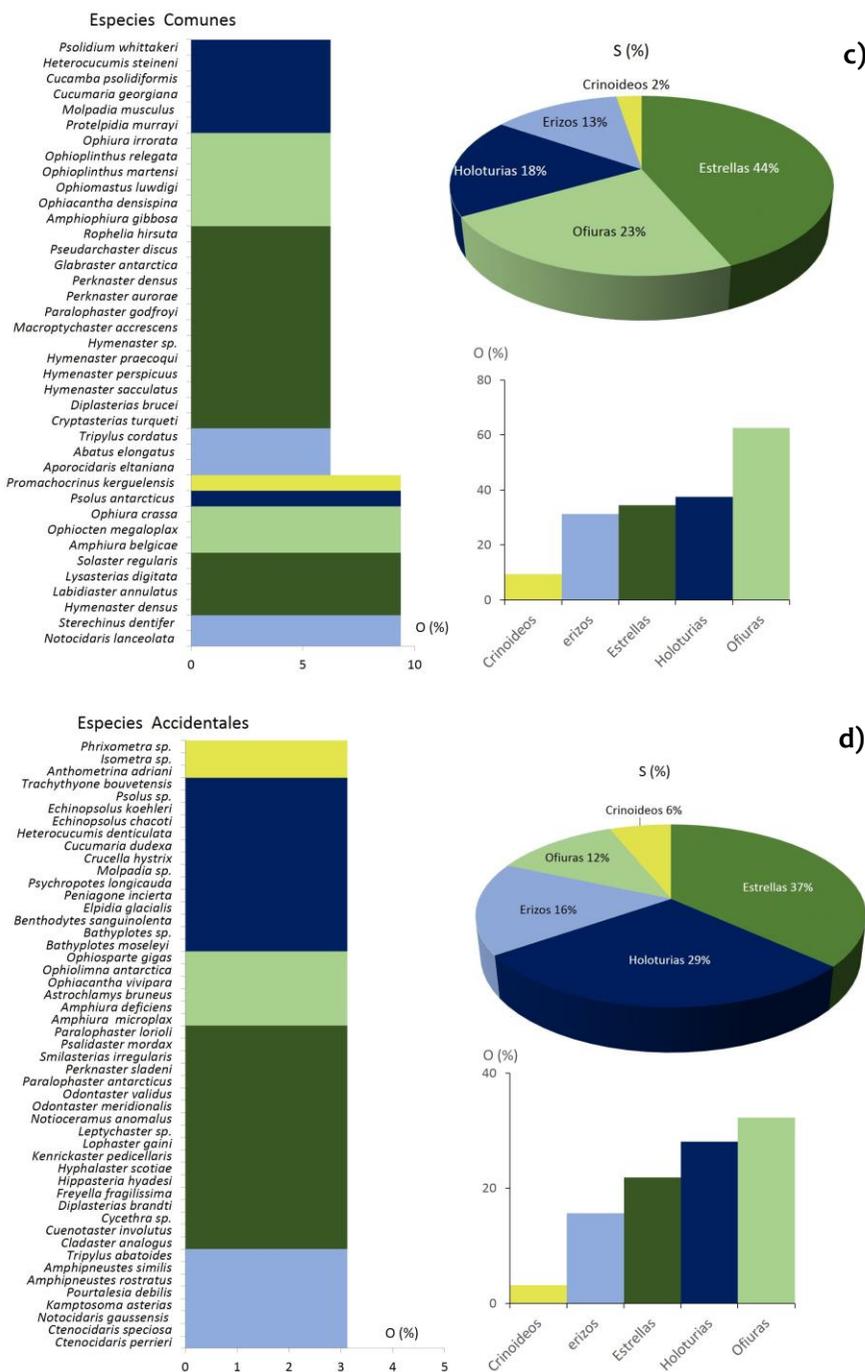


Figura 5.7 continuación (izquierda) Porcentaje de ocurrencia de las especies recolectadas en el área de estudio (O%), diagrama de sectores de la riqueza en especies (S%) de cada clase y diagrama de barras de la ocurrencia (O%) por clase para las c) especies comunes y d) especies accidentales.

5. Filo Echinodermata

Estructura de la comunidad

El dendrograma de clasificación que resulta del análisis cluster (Fig. 5.8) organiza las estaciones en 7 agrupaciones separadas todas ellas por fronteras fuertes y algunas de ellas por fronteras que son a la vez fuertes y débiles. Estas agrupaciones de las estaciones de muestreo del área de estudio se pueden visualizar en el mapa (fig. 5.9).

- La agrupación **A1**

Formada por dos estaciones profundas, MB26 y MB17. La agrupación presenta 8 especies (fig. 5.8). El erizo *S. dentifer* se presenta en las dos estaciones de la agrupación. Y el resto de especies (*P. planus*, *C. turqueti*, *F. fragilissima*, *Leptychaster* sp., *O. wallini*, *O. ambigua*, *M. bifurcata*) solo se presentan en la estación MB26.

- La agrupación **A2**

Está formada por 5 de las 6 estaciones de Isla Pedro I, queda fuera de esta agrupación la estación PI27. En esta agrupación se presentan 23 especies (fig. 5.8). De ellas, el 42% son especies de estrellas y el 38.5% son holoturias. En todas ellas se presentan holoturias, compartiendo 4 de ellas a *P. weddellensis*.

- La agrupación **A3**

En ella se encuentran 3 estaciones: PI27, PA19 y MB29, 3 estaciones separadas geográficamente y con profundidades dispares. Presenta un total de 26 especies con una ocurrencia que puede verse en la figura 5.8. En esta agrupación dominan a nivel de riqueza específica las holoturias, siguiéndoles las estrellas. Ambas clases se presentan en las 3 estaciones. Las estaciones MB29 y PA19 presentan el crinoideo *P. kerguelensis* y también tienen en común a la ofiura *Ophiacantha antarctica*. MB29 y PI27 comparten *P. charcoti*. La estación PI27 comparte a *B. loripes* con PA19. La estación PA19 presenta 14 especies de las 5 clases, siendo 4 de ellas exclusivas de esta estación (*C. perrieri*, *A. similis*, *B. moseyeli*, *E. koehlerii*).

- La agrupación **A4**

Formada por 3 estaciones: MB32, MB12 y MB16 que se localizan en la parte central del Mar de Bellingshausen, con profundidades dispares pero superiores a los 900m. Es una agrupación con baja riqueza de especies (fig. 5.8), solo aparecen 4 especies que además son comunes a otras agrupaciones. Las 3 estaciones comparten al erizo *S. antarcticus*. No se presentan ni holoturias ni crinoideos.

5. Filo Echinodermata

- La agrupación **A5**

Formada por las estaciones MB2, MB30, MB31, MB34, MB35 y MB38 que cubren gran parte del área de estudio. Dos de las estaciones MB2 y MB34 son estaciones situadas sobre la plataforma continental y el resto está en el talud. El nexo de unión entre estas estaciones es la ofiura *A. joubini* que se presenta en todas las estaciones de la agrupación y que es muy común en todo el área de estudio y los erizos *S. antarcticus* y *P. planus* compartidos por 5 de las 6 estaciones. En esta agrupación dominan en número de especies las ofiuras con un 54.5% (fig. 5.8). No aparecen crinoideos. De las 48 especies que aparecen en esta agrupación 11 son exclusivas de ella.

- La agrupación **A6**

Formada solo por 3 estaciones de la parte más al Este del área de estudio, en Bahía Margarita. Es una agrupación con una elevada riqueza de especies (56 especies). Se presentan especies de las 4 clases de equinodermos en las 3 estaciones de la agrupación (fig. 5.8). Ocho especies son comunes a las tres estaciones (*N. mortenseni*, *S. antarcticus*, *C. verrucosa*, *Ophiacantha antarctica*, *O. pentactis*, *B. bongraini*, *P. weddellensis* y *S. liouvillei*). Catorce de las 56 especies son exclusivas de esta agrupación (*N. gausensis*, *A. eltaniana*, *P. densus*, *R. hirsuta*, *C. involutus*, *Cyathra* sp., *K. pedicellaris*, *L. gaini*, *P. antarcticus*, *S. irregularis*, *P. mordax*, *P. lorioli*, *B. bongraini* y *S. liouvillei*), siendo 10 de ellas estrellas.

En esta agrupación las estrellas representan un 37.5% de riqueza específica (21 especies), le siguen ofiuras, holoturias, erizos y crinoideos.

De las 56 especies de la agrupación, 39 se recolectaron en la estación PA39, 24 en la estación PA40, y 20 en la estación PA18.

- La agrupación **A7**

Es la agrupación formada por mayor número de estaciones, 10 estaciones que se reparten por el área de estudio, situadas todas sobre la plataforma, excepto MB3 que es una estación del talud. Posee la mayor riqueza específica, en ella se presentan un total de 57 especies, el 45% del total de especies de equinodermos en el área de estudio. Nueve de las estaciones comparten al erizo *S. antarcticus*, 8 comparten a las ofiuras *O. gelida* y *Ophiocamax gigas*, y a la holoturia *P. vignoni*. Doce especies de las que se presentan en esta agrupación, son exclusivas de ella (*C. speciosa*, *N. lanceolata*, *A. rostratus*, *C. analogus*, *L. digitata*, *M. accrescens*, *P. sladeni*, *G. antarctica*, *Ophiocamax gigas*, *A. deficiens*, *E. glacialis*, *Molpadia* sp., *C. dudexa*).

5. Filo Echinodermata

Influencia de las variables ambientales en la estructura de la comunidad

Para asegurarnos de las variables que se podían utilizar de entre todas las posibles, se realizó un análisis de correlación primero entre todas las variables de características del sedimento y la profundidad, y segundo entre todas las variables de biomasa de las comunidades de filtradores bentónicos. Se realizó este análisis de correlación sobre las dos matrices utilizando el coeficiente de correlación no paramétrico τ (Tau) de Kendall y con el fin de testar la independencia de estas variables. Las variables empleadas en los dos ACC, son por tanto, las que han quedado después de descartar las que mostraron correlación.

En la figura 5.10, se muestra la ordenación de todas las estaciones del área de estudio según el tipo de sedimento: granulometría (contenido en gravas, arenas o fangos), contenido en materia orgánica, potencial redox y la profundidad. Los ejes I y II son muy significativos ($p < 0,005$). Ambos ejes suman el 59.4% de explicación de la variabilidad de los datos. Las variables contenido en gravas y en materia orgánica del sedimento así como el potencial Redox y la profundidad, muestran una buena correlación con el eje I, mientras que el contenido en arenas y en fangos, la tienen con el eje II. Se han sobrepuesto al diagrama tridimensional las agrupaciones obtenidas en el análisis de clasificación (Figuras 5.8 y 5.9). La estación MB29 está totalmente controlada por el contenido en materia orgánica del sedimento mientras que las estaciones someras de Isla de Pedro primero lo están por el bajo contenido en materia orgánica y el bajo potencial Redox de los sedimentos.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

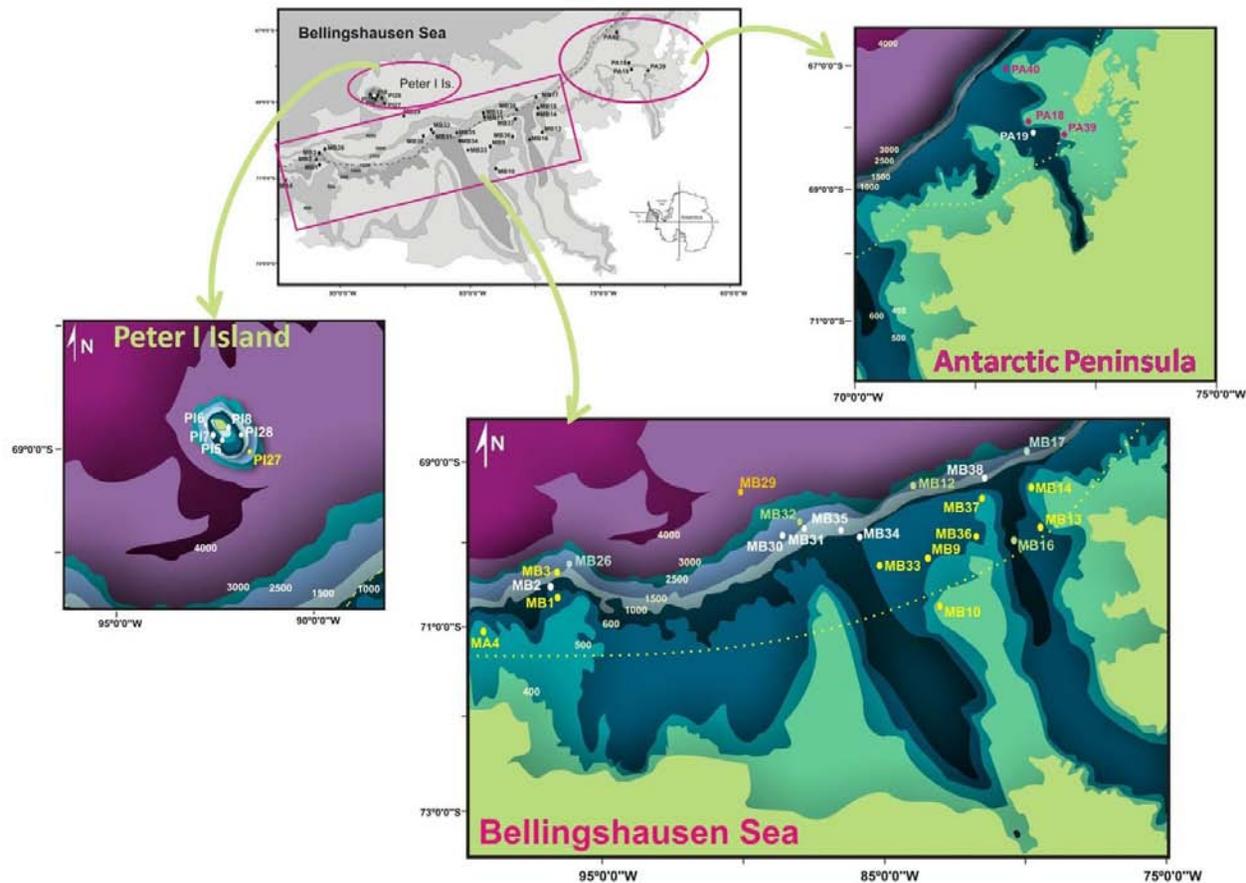


Figura 5.9 Mapa de distribución de las estaciones muestreadas donde han aparecido equinodermos, caracterizadas con diferentes colores para diferenciar las agrupaciones que se han obtenido en el dendrograma de clasificación. La batimetría y morfología de los mapas esquematizan la información recogida en Glasby (1990), O’Cofaigh et al. (2005), Scheuer et al. (2006), Dowdeswell et al. (2008), Noormets et al. (2009), Graham et al. (2011).

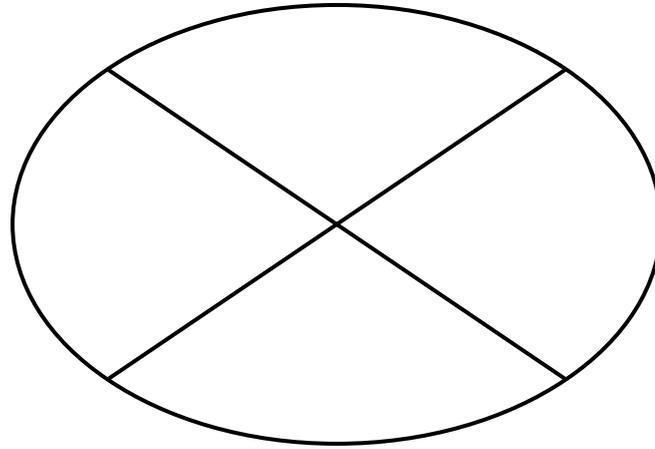


UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Figura 5.9 MAPA TAMAÑO A3





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

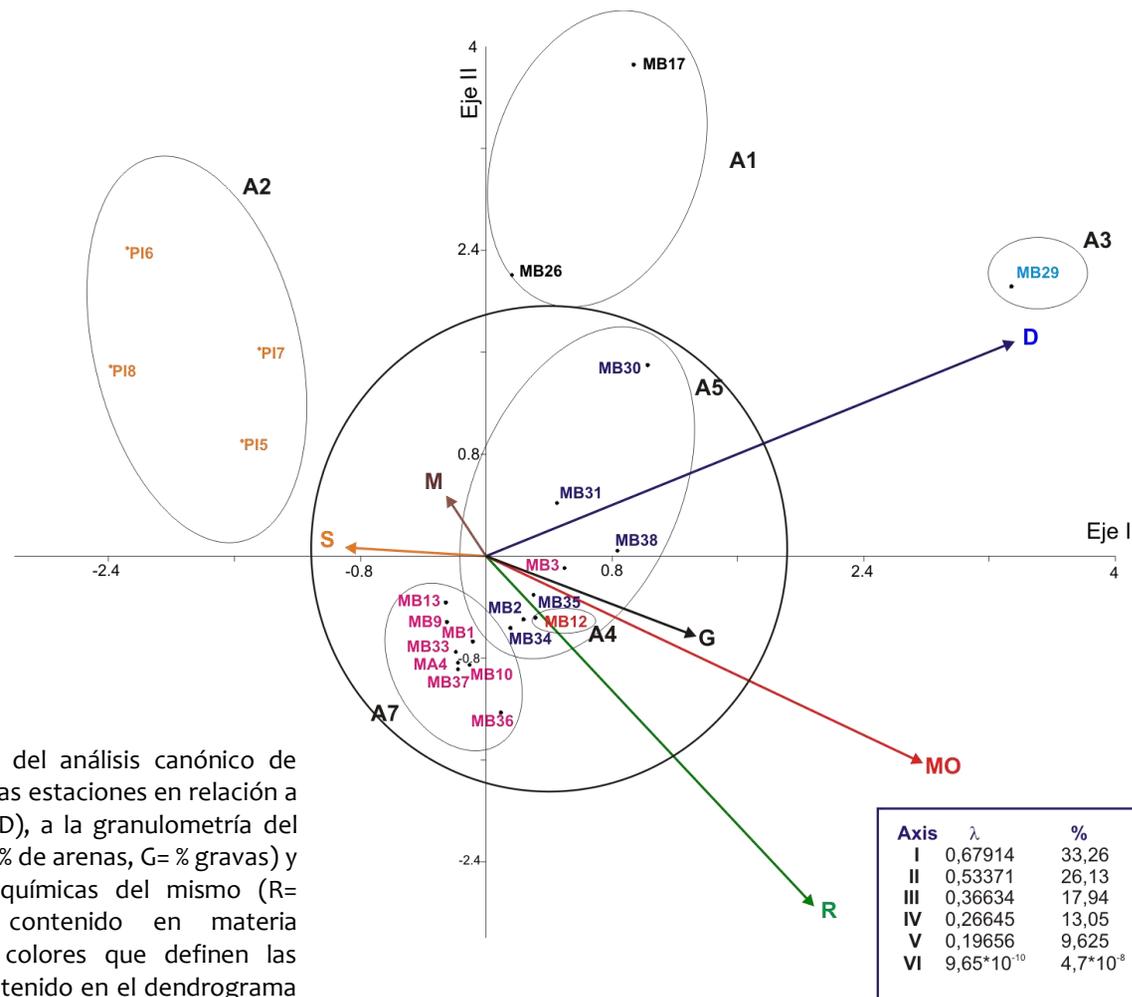


Figura 5.10 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las estaciones en relación a la profundidad en metros (D), a la granulometría del sedimento (M= % fangos, S= % de arenas, G= % gravas) y a las características físico-químicas del mismo (R= potencial Redox, MO= contenido en materia orgánica). con los mismos colores que definen las agrupaciones que se han obtenido en el dendrograma

5. Filo Echinodermata

En el segundo ACC que se presenta en este capítulo (fig. 5.11) se representan como variables explicativas de las agrupaciones de localizaciones de muestreo y de la presencia en ellas de las especies de equinodermos, a los diferentes grupos taxonómicos que conforman las comunidades bentónicas de organismos filtradores. Como ya se explicó en el capítulo 4 de Material y Métodos, solo se ha podido hacer uso de los datos de la campaña Bentart 2003. En ese capítulo también se explica de qué manera se ha cuantificado la abundancia de esos organismos para poder utilizar los datos en este ACC.

Los ejes I y II son significativos ($p < 0.05$) y en conjunto suman el 53% de la explicación de la varianza de los datos. La variable “comunidad de esponjas hexáctinélidas” está muy correlacionada con el eje II y la profundidad y la “comunidad de ascidias”, lo están con el eje I.

En estas figuras, se observa cómo se ordenan las diferentes estaciones y especies en función de las comunidades que forman las esponjas hexáctinélidas, las demosponjas, las ascidias, las gorgonias y las escleractinias, así como la profundidad. Las esponjas hexáctinélidas tienen gran influencia sobre las especies que se presentan en la estación PA19, mientras que las escleractinias la tienen sobre las especies de la estación MB2. Las ascidias controlan las especies de equinodermos presentes en las estaciones someras de Isla de Pedro I.

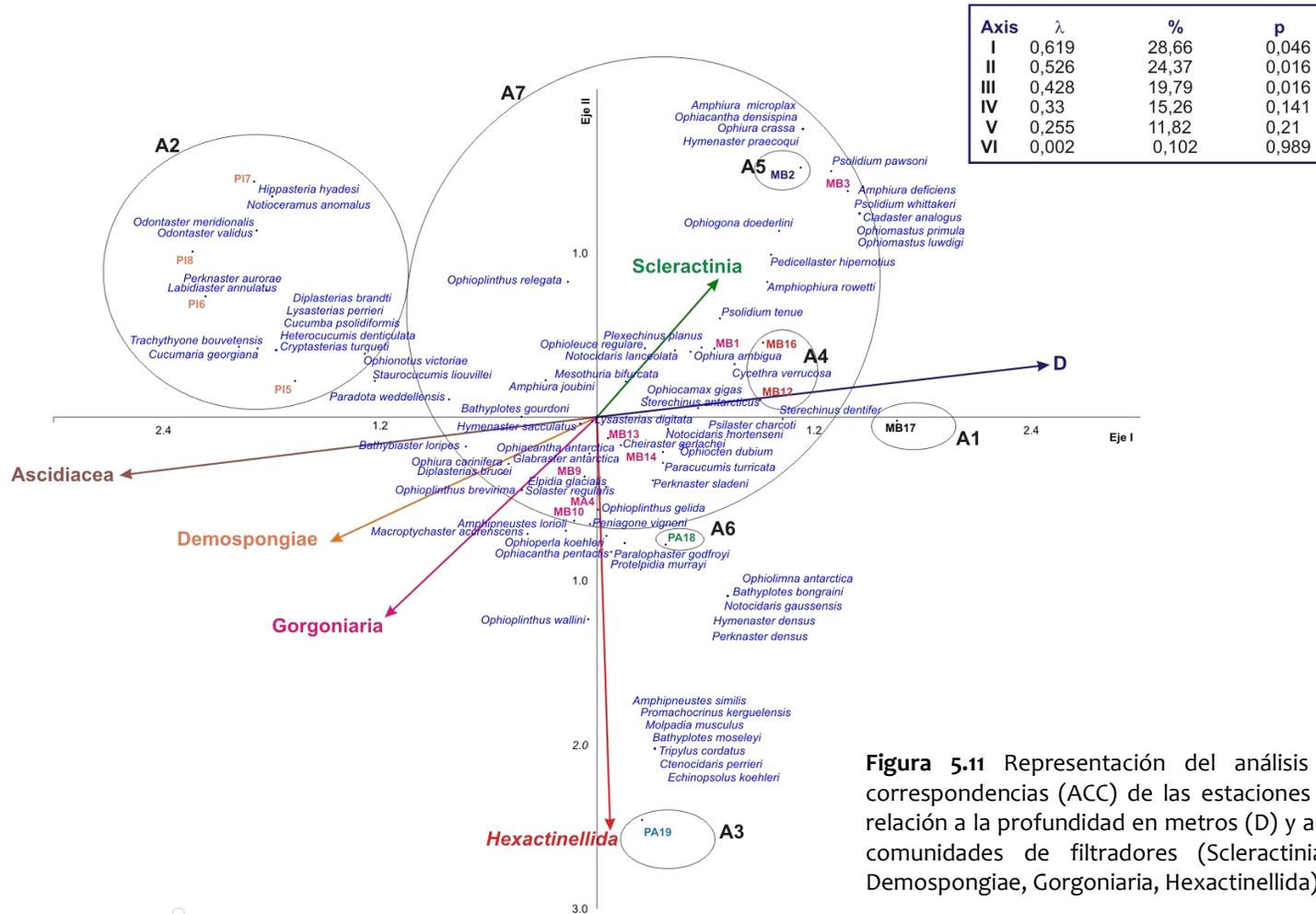


Figura 5.11 Representación del análisis canónico de correspondencias (ACC) de las estaciones y especies en relación a la profundidad en metros (D) y a la biomasa de comunidades de filtradores (Scleractinia, Ascidiacea, Demospongiae, Gorgoniaría, Hexactinellida).

5. Filo Echinodermata

5. V. Discusión. Los Equinodermos del Mar de Bellingshausen

La Antártida “hotspot” de diversidad de equinodermos “versus” Mar de Bellingshausen un desierto bentónico.

Los equinodermos antárticos están representados por 620 especies (el 8.9% de la diversidad mundial en equinodermos). En los resultados obtenidos del estudio del MB, se registraron 126 especies de equinodermos (el 20.3% de la riqueza de equinodermos en la Antártida), 24 de las cuales suponen nuevas citas para el mar en estudio y una, es nueva especie para la ciencia. Si a estas 126 especies que se han registrado en este estudio, se le suman las especies que ya estaban citadas y que no se han vuelto a recolectar, el resultado arroja un total de 167 especies (26.9% de los equinodermos antárticos y el 2.4% a nivel mundial). Las razones que explicarían la importancia de los equinodermos en la Antártida se han basado en aspectos reproductivos (muchos presentan incubación de la puesta y desarrollo directo), o en sus hábitos alimenticios oportunistas (Dearborn 1977, McClintock 1994). Sin embargo, en la actualidad también se tienen en cuenta otros argumentos como su capacidad para regular la presión (euribatía), o la ausencia de depredadores durófagos que disminuye la presión por depredación (Aronson y Blake 2001, Gili et al. 2006, Aronson et al. 2009).

Si comparamos estos porcentajes de riqueza específica con los registrados en el resto de mares importantes del continente antártico, encontramos las siguientes relaciones:

El Mar de Weddell registra 206 especies, es decir, el 33.22% de la riqueza específica en la Antártida (Gutt 1991, Piepenburg et al. 1997, Dahm 1999, O’Loughlin et al. 2011, Gutt et al. 2014, Saucède et al. 2015).

En el Mar de Amundsen se citan 78 especies, el 12.58% de la riqueza específica (Linse et al. 2013, Sands et al. 2012).

El Mar de Ross contiene unas 157 especies y por tanto, el 25.32% de la riqueza específica de equinodermos en la Antártida (McKnight 1967, Cattaneo-Vietti et al. 2000, Chiantore et al. 2006, De Domenico et al. 2006, Rehm et al. 2006, Cameron et al. 2012).

Por tanto, hablar del “Mar de Bellingshausen como un desierto” (Ramíl et al. 2006a, Ramíl et al. 2007, Troncoso et al. 2007, Sáiz et al. 2008, Troncoso y Aldea

5. Filo Echinodermata

2008, Parapar *et al.* 2011), al menos para el filo de los equinodermos, no se ajusta a la realidad. El Mar de Bellingshausen es más bien una zona de riqueza específica moderadamente alta, descripción ya discutida en estudios previos (Moya *et al.* 2012, Peña y Manjón-Cabeza 2014).

Otro aspecto que nos permite evaluar la importancia de los equinodermos en el conjunto del megabentos epifaunal del MB, es la comparación de su abundancia y ocurrencia con los datos obtenidos de los taxones más representativos (fig. 5.2, datos procedentes de las campañas Bentart 2003 y 2006, solo resultados de los muestreos con draga de Agassiz, Ramos y Moya 2003, Ramíl *et al.* 2006a y b). De esta forma, se constata que es el taxón más importante con el 16% de abundancia numérica y con un 15% de la biomasa, después de briozoos y peces, y el primero en biomasa si nos referimos solo a los invertebrados. Esto datos concuerdan con los procedentes del Mar de Weddell (Dahm 1999) donde los equinodermos constituyen el 42% de la biomasa de la fauna recolectada o los del Amundsen, donde los equinodermos representan el mayor porcentaje en abundancia numérica (Linse *et al.* 2013).

La taxocenosis de los equinodermos del MB

Los equinodermos en el MB están caracterizados por la abundancia de holoturoideos (40%), seguidos por los erizos, las ofiuras, las estrellas con tan solo un 4% y los crinoideos con un porcentaje casi despreciable. Sin embargo, si se atiende a la riqueza específica, se han recolectado 126 especies en todo el área de estudio, de las que las estrellas representan un 33%, las ofiuras un 26%, las holoturias un 24%, los erizos un 14% y finalmente los crinoideos tan solo el 3% (fig.5.3). Estos datos sobre la riqueza específica de las diferentes clases se ajustan a los encontrados para otras zonas, siendo las estrellas (Lawrence 2013, Danis *et al.* 2014) y las ofiuras (Griffiths *et al.* 2008, Sands *et al.* 2012) los elementos más importantes dentro de los equinodermos del bentos antártico.

El análisis de clasificación nos muestra claramente la segregación de las estaciones localizadas en Isla de Pedro I (agrupación A2: **comunidad de la Isla Pedro I**), y las de la PA (agrupación A6: **comunidad de la Península Antártica**) con respecto al resto de estaciones localizadas en el MB (agrupaciones A1, A4, A5 y A7: **comunidades del interior del Mar del Bellingshausen**), a excepción de la agrupación A3 (PI27, MB29 y PA19) que será tratada en párrafos posteriores. Estas

5. Filo Echinodermata

tres comunidades se relacionan ente si tal y como se indica en el diagrama de la siguiente figura:

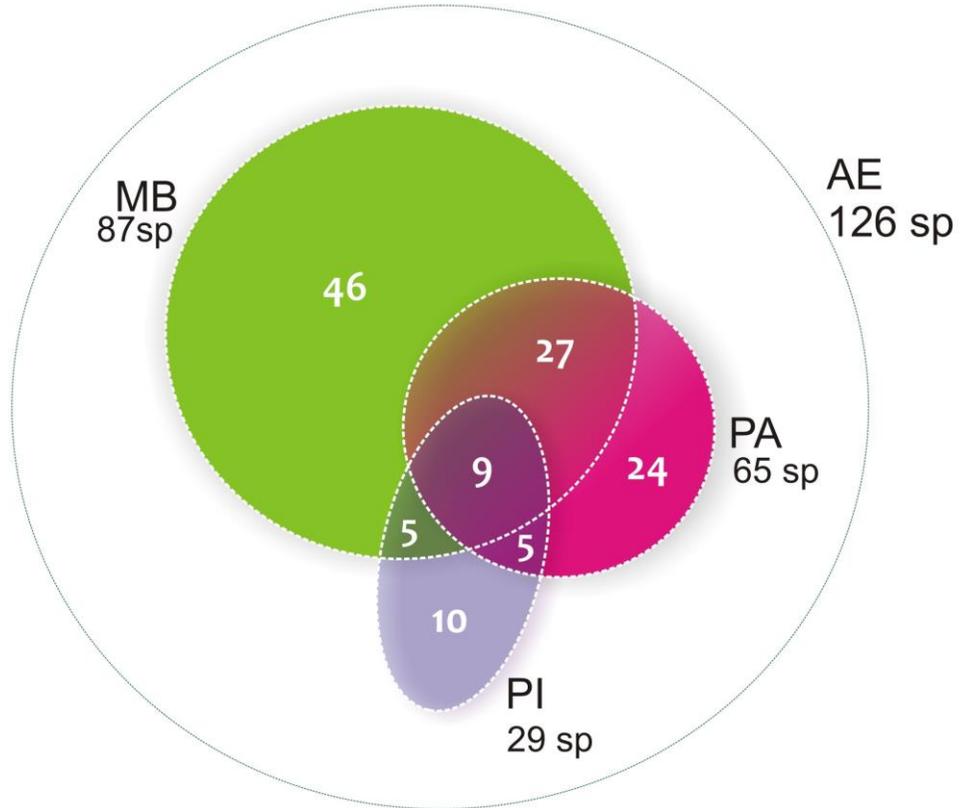


Figura 5.12 Representación del número de especies (sp) que se presentan en cada una de las comunidades. **AE: área de estudio** con un total de 126 especies de equinodermos; **MB: comunidad del Mar de Bellingshausen** en la que se presentan un total de 87 especies, de las que 46 son exclusivas de esta zona, 27 especies son compartidas con PA, 5 con PI y 9 son comunes a las tres zonas; **PI: comunidad de Isla de Pedro I**, en ella se presentan un total de 29 especies de equinodermos, 10 son exclusivas, 9 compartidas con las otras zonas, 5 comunes con MB y otras 5 comunes con PA; **PA: comunidad de la Península Antártica**, con un total de 65 especies de las que 24 son exclusivas, 9 son comunes con las otras dos zonas, 5 son compartidas con PI y 27 con MB.

5. Filo Echinodermata

La comunidad de la Isla de Pedro I

La agrupación de las estaciones localizadas alrededor de la Isla de Pedro I podría deberse a un conjunto de factores entre los que encontramos: la profundidad, pues la mayoría de las estaciones de la isla son poco profundas (de 90 a 410m), que permite el asentamiento de esponjas, gorgonias y corales (comunidades 3D), el tipo de fondo (algunas de fondos duros) y el perfil morfológico de la misma (la isla es de origen volcánico y las estaciones se encuentran en pendientes muy inclinadas). De esta forma, la Isla de Pedro I parece ser una comunidad independiente del resto del MB, tal y como ocurre en otros taxones como picnogónidos o moluscos (Ramíl *et al.* 2006b, Troncoso y Aldea 2008, Sáiz *et al.* 2013, Munilla y Soler-Membrives 2014). En algunos de estos trabajos, se comenta que la Isla de Pedro I presenta un aislamiento considerable desde el punto de vista infaunal (Troncoso y Aldea 2008, Sáiz *et al.* 2013). Sin embargo, otros taxones como los hidrozoos se estructuran siguiendo un gradiente de profundidad más estricto (Peña y Manjón-Cabeza 2014) y no manifiestan un aislamiento tan evidente. Los estudios de este tipo en ambientes marinos son poco frecuentes (Benedetti-Cecchi *et al.* 2003, Cartes *et al.* 2004) y menos aún, cuando se trata de comparar islas con zonas continentales cercanas o adyacentes. A pesar de ello, algunos autores como Kier *et al.* (2009), consideran que si se evalúa de una forma global la diversidad terrestre entre islas y continentes, las primeras son 9 veces más valiosas que un sector de continente de igual tamaño.

Sin duda, las respuestas a muchas de las preguntas que se plantean en la presente memoria serán materia de estudio para trabajos posteriores dentro de un contexto biogeográfico, en el que se incluyan otras zonas adyacentes como el Mar de Amundsen (MA) y el Arco de Scotia (AS).

Los equinodermos de esta isla están representados por 29 especies de equinodermos (23% de la riqueza específica de la zona de estudio) de las cuales 10 son exclusivas de la isla, 6 asteroideos: *Diplasterias brandti* (en PA y AS), *Hippasteria phrygiana* (después de su sinonimia con otras *Hippasteria*, es cosmopolita), *Notioceramus anomalus* (en AS y MW), *Odontaster meridionalis* (de distribución antártica y subantártica), *Odontaster validus* (en AS y MW) y *Perknaster aurorae* (en AS y MW) y 4 holoturoideos: *Cucumaria georgiana* (en AS y MW), *Heterocucumis denticulata* (en el MW) *Trachythyone bouvetensis* (MW) y *Psolus* sp. Como puede verse, estas 10 especies exclusivas, son comunes en latitudes mucho mayores, y por tanto, de influencia subantártica. Las restantes especies presentes en la isla son

5. Filo Echinodermata

comunes con PA (5 especies), y con MB (5 especies), siendo 9 especies compartidas entre las 3 zonas.

La riqueza específica aportada por cada una de las clases ha variado con respecto a lo que ocurre en el total del área de estudio. La mayor riqueza específica, la aportan las estrellas (45%) (fig. 5.6) igual que en todo el área, pero en segundo lugar, se encuentran las holoturias (38%), mientras que en el área completa eran las ofiuras (que en esta zona tienen una representación menor); los erizos y los crinoideos están ausentes. La importancia de las estrellas y de las holoturias en Isla Pedro I, se ve reflejada en que, en las 6 estaciones, son las que aportan mayor abundancia numérica y mayor riqueza específica (fig. 5.6 c y d). En las estaciones más profundas, ambas clases son dominantes, apareciendo como únicos representantes de los equinodermos en la estación PI27 y solo la clase Holothuroidea en la estación PI28. Estas dos últimas estaciones son de mayor profundidad y con escasa representación.

Pero lo más llamativo, es la ausencia de erizos ya que, en el caso de los crinoideos, éstos presentan una baja ocurrencia en todo el área de estudio. Estas ausencias están constatadas ya que, no aparecieron ejemplares de estas clases, ni en las estaciones muestreadas en la isla durante la campaña Bentart 2003 ni durante la campaña de 2006, con tres años de diferencia y localidades muy próximas. Esta ausencia reafirma las características especiales de la isla y explica su segregación del resto de estaciones del MB. Lo que no está tan claro, son los motivos por los que esos fondos no son favorables para el asentamiento de erizos y solo cabe describir las condiciones ambientales e hipotetizar sobre las causas:

(1) Las condiciones biológicas son desfavorables para el asentamiento de las larvas.

La incubación de la puesta es una característica común entre los equinodermos antárticos y entre ellos los equinoideos, lo que constituiría un impedimento para su dispersión. Así en el Mar de Weddell existen numerosas especies incubadoras pero las que han sido capaces de ocupar las áreas de recolonización, tras alteraciones tan importantes en el medio como la rotura de la banquisa de hielo y de la alteración de los fondos producida por el arrastre de los icebergs, son especies con desarrollo indirecto, que por su capacidad de dispersión han sido capaces de llegar a la zona esquilmada (Saucède 2008).

5. Filo Echinodermata

Las especies más frecuentes en el área como *S. antarcticus*, *S. dentifer* y *P. planus* tienen desarrollo indirecto y larva planctotrófica (Brey y Gutt 1991, David et al. 2005, Saucède 2008), lo que favorecería la ocurrencia de estas especies en la zona, ya que sus larvas serían arrastradas por las corrientes (Matallanas y Olaso 2007). Pero las corrientes de profundidad que existen en la zona, con dirección hacia el oeste se encuentran con la Isla de Pedro I que actúa como una barrera topográfica (Scheuer et al. 2006), y por su morfología, de origen volcánico y con inclinadas pendientes, no permitiría el asentamiento de suficientes larvas como para la supervivencia de la especie.

No obstante, analizando otras clases, parece que este ambiente sí se muestra favorable para el asentamiento de las larvas de otras especies muy ocurrentes en toda el área como son: *Ophiacantha antarctica* (la especie de ofiura más abundante en las plataformas antárticas (Gutt 2014)), *Amphiura joubini*, *Ophionotus victoriae* y *Ophiura carinifera*, que son especies generalistas que pueden convivir fácilmente en diferentes tipos de comunidades. Esto mismo ocurre con otros taxones como peces (Matallanas y Olaso 2007), decápodos (García Raso et al. 2005), moluscos (Aldea et al. 2008, Troncoso y Aldea 2008) o diversos grupos del suprabentos (San Vicente et al. 2009).

Por otro lado, la disponibilidad espacial es importante para el asentamiento de las larvas de muchos taxones que compiten por el espacio o en caso contrario, que necesiten un sustrato adecuado sobre el que vivir (Gutt 2001, Peña y Manjón-Cabeza 2014). En estas estaciones, el fondo está tapizado por una comunidad de filtradores compuesta por ascidias y demosponjas principalmente (fig. 5.11), que están prácticamente ausente en el resto del Mar de Bellingshausen, tal como observaron en sus trabajos (Starmans et al. 1999, Starmans y Gutt 2002, Raguá-Gil et al. 2004). Esta riqueza de especies hace suponer que existe suficiente aporte de alimento en la zona como para soportarla. Una caída de materia orgánica particulada desde la parte superior de la columna de agua podría ser aprovechada por esta comunidad de filtradores y suspensívoros tanto sésil como vágil (Gallardo 1987, Barnes y Hughes 1988), pero impediría su caída en el sedimento y lo empobrecería. En Sáiz et al. (2013) se sugiere y el trabajo de Scheuer et al. (2006) confirma, que la isla, al ser tan abrupta, actuaría como barrera topográfica en el flujo de las corrientes oceánicas. Este hecho enriquecería la zona en nutrientes y llevaría al aumento en la producción primaria de la zona. Esta idea vendría refrendada por los datos analizados en Ameneiro et al. (2012), donde se observan valores altos de concentración de oxígeno y de biomasa de fitoplancton para las

5. Filo Echinodermata

estaciones de Isla de Pedro I, y valores altos de producción neta que, se explican por las intrusiones de la masa de agua CDW en esta zona. Siendo la CDW, la masa de agua más importante en la CCA y la que constituye la mayor fuente de aporte de nutrientes en el Océano Sur.

Este hecho también podría influir en el asentamiento de las larvas de equinoideos.

(2) Las condiciones ambientales no son óptimas para la supervivencia de las larvas.

La isla debe poseer unas características (bajo contenido en materia orgánica o sedimentos reducidos) que la podrían hacer inhóspita para el asentamiento de las larvas de erizos. Las estaciones someras muestreadas en la isla presentan unas características especiales en cuanto al sedimento, de tipo fangoso mezclado con un porcentaje en arenas finas que varía de una estación a otra, con un potencial Redox bajo (los valores más bajos encontrados en el área de estudio) y un contenido en materia orgánica también muy pobre (fig. 5.10). Estos valores tan bajos de potencial Redox podrían deberse a la actividad de los microorganismos del sedimento que convierten la MO (refractaria) en alimento de más calidad (Boetius y Lochte 1996, Konckle *et al.* 2000, Smith *et al.* 2006, Sáiz *et al.* 2013). Otros autores indican que grandes fluctuaciones del potencial Redox en el sedimento están asociadas a elevadas bioturbaciones por la actividad de organismos invertebrados (Rosenberg *et al.* 2001). Este fenómeno, en la Isla de Pedro I podría deberse a la actividad de los bivalvos infaunales, que producirían cambios en las propiedades químicas del sedimento (Sáiz *et al.* 2013).

Así pues, hasta el momento, la hipótesis más plausible sería que la ausencia de erizos en la Isla Pedro I es debido a que las condiciones ambientales de estos fondos, caracterizados por un bajo contenido en materia orgánica, baja salinidad y bajo potencial Redox, de alguna forma, impiden el asentamiento y/o supervivencia de las larvas.

Al carecer de datos apoyados por publicaciones científicas que caractericen la comunidad zooplanctónica de la zona, no podemos conocer a ciencia cierta cómo influyen dichas condiciones ambientales en las larvas.

La comunidad de la Península Antártica

En la zona más al este del área de estudio, en Bahía Margarita, se localizan 4 estaciones someras (157-517m de profundidad). Esta zona, por su morfología,

5. Filo Echinodermata

propicia la formación de microgiros (Ameneiro et al. 2012) y en sus fondos se encuentra una rica comunidad de filtradores sésiles: esponjas hexactinélidas, demosponjas y briozoos (estaciones PA18 y PA19).

Tres de las estaciones (PA18, PA39 y PA40), presentan una riqueza de especies superior al 16%, llegando al 32% en la estación PA39 (son 3 de las estaciones con mayor riqueza específica del área de estudio), mientras que PA19 presenta un valor algo inferior de riqueza específica ($S= 11\%$) (fig. 5.4). Las estaciones PA18, PA39 y PA40 se agrupan en A6 (fig. 5.8).

En la estación PA 39, aparecieron ejemplares de las 5 clases de equinodermos y en PA40 aparecieron especies de todas las clases excepto de crinoideos, siendo las ofiuras las que aportan el mayor porcentaje de riqueza específica en PA39 y las estrellas en PA40.

Esta comunidad contiene 65 especies, de las cuales 24 son exclusivas (en relación al área de estudio, no presentándose en ninguna otra estación), y de estas, 12 especies las aporta la estación PA39. Comparte 27 especies con la comunidad del MB, solo 5 con PI, 9 son comunes a las 3 zonas o comunidades.

La zona está caracterizada por las especies *Ophiacantha antarctica* que se presenta en las 4 estaciones, *Cheiraster gerlachei* (ausente en PA39) y *Ophioperla koehleri* (ausente en PA18), y por las 7 especies siguientes: *Notocidaris mortenseni*, *Sterechinus antarcticus*, *Cycethra verrucosa*, *Ophiacantha pentactis*, *Bathyplothes bongraini*, *Paradota weddellensis* y *Staurocucumis liouvillei* (todas ausentes de la estación PA19, hecho que explicaría la segregación de esta estación de la agrupación en el dendrograma de clasificación).

Esta comunidad es un poco artificial, ya que se incluye dentro de este estudio por unos criterios un tanto arbitrarios y por convención de ciertos autores (Fairbridge 1966, Turner y Owens 1995, Grotov et al. 1998, Stonehouse 2002) que se basan en razones oceanográficas más que biogeográficas para incluir la zona en el Mar de Bellingshausen. Por esto, y a la vista de los resultados, estas estaciones se incluirán en estudios más concretos de la PA, donde se trabajará con las estaciones de distintas campañas BENTART y de otras campañas como GEBRAP (Ramil y Ramos 1997, Vericad y Cacho 1997) y CIEMAR (Troncoso et al. 2006) de las que disponemos del material y de la base de datos geo-referenciada. Y que permitirá un estudio global en el que, enmarcar el MB de una forma más correcta desde el punto de vista biogeográfico.

5. Filo Echinodermata

Las comunidades del interior del MB

El diseño de las campañas Bentart 2003 y Bentart 2006 se planificó con el objetivo de cubrir el área de muestreo, llevando a cabo muestreos en una serie de estaciones organizadas perpendicularmente a la costa. En el mapa del área de estudio (fig. 3.4), se puede observar como de oeste a este, las estaciones siguen aproximadamente los transectos (no todos, debido a las condiciones meteorológicas, a la presencia de hielo o al desconocimiento de la batimetría) que se diseñaron originalmente (Ramos y Moya 2003). Estos transectos en la zona interior del MB, manifestarían un cierto patrón repetitivo en el que la riqueza de especies disminuye en profundidad como ocurre en la mayoría de los taxones bentónicos (Brandt et al. 2007a y b, Griffiths 2010, Griffiths et al. 2011, Linse et al. 2013).

En nuestro caso el 61.5% de las estaciones muestreadas se localizan en la plataforma y presentan mayor riqueza en especies, aunque alguna de las profundas como MB31, MB3 o MB29, presentan una riqueza de especies mayor de lo esperado dada su profundidad (fig.5.4).

La zona alberga un total de 87 especies de equinodermos (el 69% de las especies del área de estudio, de las que 46 (el 36.5%) son exclusivas de la zona, 9 (el 7.14%) las comparte con las otras dos zonas, 27 (el 21.43%) las comparte con PA y tan solo 5 (3.97%) con PI. Las especies características, con presencia en más del 50% de las estaciones que forman esta zona, son: *Sterechinus antarcticus*, *Amphiura joubini*, *Ophiacantha antarctica* y *Ophioplinthus gelida*.

La zona alberga distintas comunidades (comunidad de la plataforma, comunidades del talud y comunidades de aguas profundas) que dependen de la morfología de los fondos, de las características de los sedimentos (granulometría, potencial Redox y contenido en materia orgánica) y de la profundidad. Las propiedades de la columna de agua no resultaron ser significativas, y la epibiota a la que está asociada solo discrimina entre las estaciones de la campaña Bentart 2003 representantes de las agrupaciones obtenidas en el estudio de clasificación, ya que no se dispone de los datos recogidos en la campaña Bentart 2006.

1. Comunidad de la plataforma

Esta comunidad está definida por las estaciones más someras que se localizan sobre la plataforma (excepto la estación MB3 de 1431m) y que constituyen la agrupación A7 (excepto la MB16 que no forma parte de esa agrupación y que se

5. Filo Echinodermata

explicará en párrafos posteriores). MB3 aún situándose en el talud posee un contenido en especies muy similar al de las estaciones de la plataforma, ya que comparte con ellas el 70.6% de las especies.

Esta plataforma es, sin duda, una de las más profundas del planeta, pudiendo sobrepasar incluso los 1000m de profundidad, y es también una de las más amplias (de 150 a 400Km según Raguá-Gil 2004) del territorio antártico y también del resto del mundo. La inusual profundidad de esta plataforma (ya tratada en capítulos anteriores) y sus repercusiones en los hábitos de los organismos que allí viven, ha sido tema interés para muchos autores. Estos organismos han sido descritos como euríbatas en base a dos hipótesis bien argumentadas:

(1) Clarke y Crame (1992), Brey *et al.* (1996), Aronson y Blake (2001), Galey *et al.* (2008), entre otros, han determinado que muchas de las especies bentónicas que viven en la plataforma antártica, se han registrado en otros lugares del mundo a profundidades batiales. Esto implicaría procesos evolutivos más o menos complejos (Clarke 1983, Brey y Clarke, 1993, Poulin y Féral 1996, McClintock y Baker 1997, Aronson *et al.* 2007), que llevan a una gestión muy eficiente de la presión hidrostática (Clarke 2003). No olvidemos la posición y significado evolutivo de los equinodermos y del sistema acuífero (ver capítulo de introducción). Un buen ejemplo de ello son los conocidos erizos de cuero (Equinotúridos), muy primitivos y con importantes adaptaciones a la vida a grandes profundidades, gracias a las modificaciones de su esqueleto y sistema ambulacral.

(2) Otros autores argumentan que el origen de estas adaptaciones está en los ciclos glaciales, que han obligado a la mayoría de los taxones a realizar movimientos hacia el interior y el exterior de la plataforma. En períodos de avance del hielo, los organismos bentónicos o se extinguían o migraban hacia zonas más profundas donde buscar refugio (Kaiser *et al.* 2007, Kaiser *et al.* 2013). De modo que, estos organismos han tenido que adaptarse a los cambios batimétricos continuos, aumentando su tolerancia a la presión hidrostática, siempre ayudados por la ausencia de un fuerte gradiente termal en la Antártida. Otras pruebas relacionadas, son los procesos de recolonización encontrados en un periodo de 5 años, que se describen en los últimos estudios realizados con motivo del colapso de la banquisa de hielo permanente en la zona de Larsen (MW). En estos estudios, se ha verificado, que especies que se encontraron con anterioridad restringidas a fondos más profundos en zonas cercanas, ahora se han registrado como colonizadores de estas

5. Filo Echinodermata

nuevas áreas abiertas, lo que confirma la permanencia de estas capacidades de adaptación en la actualidad (Gutt *et al.* 2011).

En este tipo de plataformas por su amplitud, la velocidad de las corrientes suele ser menor (Gutt 2000) y por tanto, pueden presentar sedimentos con mayor cantidad de fitodetritus, que permanece fresco y preservado por las bajas temperaturas (Orejas *et al.* 2000, Gili *et al.* 2006, Isla *et al.* 2006, Smith *et al.* 2006, Piera 2014). Por lo tanto, en ellas existe disponibilidad de alimento, aun en los meses en los que la cubierta de hielo y la falta de luz impiden la producción primaria. Estos depósitos son aprovechados por los sedimentívoros, piezas clave en la recolonización o bien, este fitodetritus podría ser resuspendido por corrientes laterales (Dunbar *et al.* 1989, Grebmeier y Barry 1991, Sokolova 1997, Gili *et al.* 2000, Gili *et al.* 2006, Wurzburg *et al.* 2014) y por tanto beneficiar de igual forma a los suspensívoros.

Esta comunidad se presenta en las zonas más superficiales de las depresiones que se encuentran en la plataforma (fig. 5.9). Es en una zona con variabilidad en sus condiciones ambientales, con bajas salinidades en épocas de deshielo por el aporte de agua dulce desde la banquisa. Los fondos de la zona están formados por sedimentos mixtos de arenas y fangos o fangos y gravas, con potencial Redox bastante alto donde se dan procesos de oxidación, y con un contenido medio en materia orgánica, características que benefician el asentamiento de briozoos, que se alternan con demosponjas, ascidias, gorgonias y corales (Ramos y Moya 2003). Estas comunidades, como ya ha sido descrito en otros trabajos en aguas poco profundas (Manjón-Cabeza *et al.* 2003), propician el aumento de la riqueza específica (Gutt 2001) que en este caso varía entre el 9.3-16% de equinodermos y de ellos las más favorecidas son las ofiuras (38% de la riqueza específica en esa zona), sobretodo del género *Ophiacantha* que en muchos casos se asocian a demosponjas y/o sobre gorgonias, desde donde extienden sus brazos para capturar alimento (zooplancton, ver Deaborn 1977, Jangoux y Lawrence 1982). Por otro lado, la especificidad de muchas de estas especies provoca que existan doce especies que viven de forma exclusiva en la plataforma (3 de erizos y 3 de holoturias, 5 especies de estrellas y 1 de ofiura). Las especies más características, sin embargo, son *S. antarcticus* y *O. gelida*, siendo la primera una de las especies más frecuentes en todo la zona de estudio, *Ophiocamax gigas* y *P. vignoni* también caracterizan a esta comunidad, siendo *O. gigas* una de las especies exclusivas de esta comunidad.

5. Filo Echinodermata

La comunidad encontrada en la plataforma es la más estable del MB, a pesar de estar sometida a una presión ambiental considerable, ya que la mayoría de estas estaciones sufren la cobertura de hielo (Ramos y Moya 2003, San Vicente *et al.* 2009), durante el invierno y su retroceso durante los meses estivales (Clarke y Johnston 2003). A pesar de ello, ya se conocen muchos datos que apoyan la idea de que los equinodermos sobreviven a los meses invernales (tal y como se ha explicado con anterioridad), ya que la banquisa, en muchas zonas, no llega hasta el fondo, dejando una zona de refugio y supervivencia (Saucède 2008). Durante la primavera y verano austral, se produce un incremento de la intensidad lumínica y el deshielo que aporta nutrientes al medio, produciéndose los máximos de producción planctónica (Peck *et al.* 2006), cuyo valor energético se incorpora para los procesos reproductivos bien directamente para las especies con ciclos acoplados estacionalmente, o bien indirectamente, para las especies con larvas demersales, para las que presentan larvas en el meroplancton durante todo el año (Bowden *et al.* 2009, Sewell y Jury 2011, Ameneiro *et al.* 2012), o para las que poseen un desarrollo a través de larvas lecitotróficas, o con desarrollo directo que dependen más estrechamente de los recursos energéticos del bentos (Smith *et al.* 2006).

2. Comunidades del talud

Estas comunidades se alojan en el talud, hasta los 2500 m. Presentan una riqueza específica media-baja (7-13%) dependiendo del tipo de sustrato y de la profundidad. Son fondos con sedimentos mucho menos oxidados, que los de la plataforma y están caracterizados por su contenido en arenas fangosas con contenido alto en gravas y en materia orgánica. Están sometidos a mucha presión ambiental, debido fundamentalmente a la posición que ocupan, justo en el borde del talud y en las depresiones o gargantas (ver mapa fig. 5.9) por donde circulan el grueso de los icebergs en su camino hacia mar abierto. En nuestra zona de estudio, la “Depresión del Belgica” se continúa en el “Abanico sedimentario del Belgica”, y junto con la depresión en la zona de Bahía Margarita son las estructuras más importantes del área. Estos fenómenos de alteración en los sedimentos crean una distribución de éstos a parches y explica las diferencias que se presentan entre las estaciones del área de estudio, como puede apreciarse en los mapas (fig. 3.4 (capítulo 3. Área de estudio) y en la fig. 5.9) en los que se ha realizado una composición a partir de las diferentes descripciones que existen del fondo del área de estudio (Glasby 1990, Scheuer *et al.* 2006, Dowdeswell *et al.* 2008, Noormets *et al.* 2009, Graham *et al.* 2011).

5. Filo Echinodermata

Este fenómeno de alteración, también ocurre en estaciones como MB16 que se encuentra dentro de una de las depresiones menores, lo que explicaría su bajo contenido en especies bentónicas en general y de equinodermos en particular, a pesar de que, aparentemente, es una estación que debería asociarse con sus vecinas de la plataforma. En sentido opuesto, la estación MB34 que se encuentra en los márgenes de la Depresión del Belgica, parece estar fuera de la parte central del lecho por donde discurre el hielo. La presencia de erizos de la familia Schizasteridae apoya la idea de que se encuentra en una zona de menor alteración. Esta zona ha sido aprovechada por muchas especies de ofiuras (del género *Amphiura*), muchas de ellas con hábitos semienterradores o infaunales. Todos estos organismos que aprovechan el sedimento para vivir y/o alimentarse serían los responsables del bajo contenido en materia orgánica y del alto valor de potencial Redox, cuestión muy relacionada con la bioturbación. La estación MB34 viene mostrando características especiales también para otros grupos taxonómicos. Así en Troncoso y Aldea (2008), donde se estudian los moluscos de esta zona, esta estación presenta una gran riqueza de especies. En el estudio del suprabentos de la zona (San Vicente *et al.* 2009) la estación MB34 presenta la mayor riqueza específica y es la cuarta en cuanto a abundancia. Corberá *et al.* (2009) estudian a los crustáceos peracáridos del Orden Cumacea (que forman parte del suprabentos) y encuentran en esta estación la mayor riqueza en especies de este orden. Parapar *et al.* (2011) observan que esta estación tiene una riqueza específica alta en poliquetos, y cuando analizan las estaciones agrupándolas por zonas, es la segunda con mayor riqueza en el área central del Mar de Bellingshausen, agrupándose junto a otras dos estaciones de este área (MB31 y MB36), con las estaciones de mayor riqueza específica: las de la Península Antártica y las de Isla de Pedro I. Peña Cantero y Manjón-Cabeza (2014) en su estudio de los hidrozoos, también encuentran la máxima riqueza específica en esta estación (en este trabajo solo se analizan las estaciones del Mar de Bellingshausen hasta el límite de la Isla Alejandro I). En el estudio de Ameneiro *et al.* (2012), en cuanto a las variables ambientales, se observa un valor alto de Clorofila a total aportada en un 78% por fitoplancton de mayor tamaño (fracción $>5\mu\text{m}$) aunque los valores de concentración de oxígeno ($\mu\text{mol de O}_2/\text{Kg}$) y la producción neta ($\text{mmol O}_2 \text{ m}^2/\text{día}$) son bajos. A lo largo de estos trabajos, el único intento de explicación de esta rica diversidad en esta estación se da en Parapar *et al.* (2011) donde se atribuye este hecho a que esta estación junto a MB31 y MB36 pudiera encontrarse en una zona de menor alteración y mayor estabilidad en los

5. Filo Echinodermata

sedimentos como les sugiere la presencia de poliquetos maldánidos que son típicos de fondos más estables.

La erosión producida por el hielo en la zona de estudio es indiscutible y es un factor muy importante en la distribución heterogénea de las especies (De Domenico *et al.* 2006, Palma *et al.* 2007) ya que, se producen fenómenos de extinción y recolonización locales de forma frecuente, como son los casos de las estaciones MB32 y MB12, con fondos muy erosionados, y localizadas en los cañones verticales y accidentados del talud, donde solo encontramos *S. antarcticus*, una especie generalista, e indicadora de una colonización inminente (Saucède 2008). Sin embargo, las estaciones de la parte alta del talud (agrupación 5) son más diversas debido a que, al estar sobre los depósitos sedimentarios, las especies encuentran un hábitat más estable. Estos fondos están constituidos por sedimentos de arenas y fangos con parches de gravas procedentes de los icebergs. Son fondos ricos en materia orgánica. En este tipo de sustrato de grano mayor proliferan los erizos irregulares, de hábitos enterradores y sedimentívoros, así como, las ofiuras del género *Ophiophlirtus*, *Ophiomastus*, y distintos géneros de la familia Amphiuridae. Sin embargo, no parecen ser los ambientes preferidos por las holoturias, con una ocurrencia limitada.

Las alteraciones provocadas por el hielo en el medio, tienen además efectos a escala evolutiva, seleccionando diferentes formas de reproducción. Así los organismos incubadores y con huevos lecitotróficos han tenido éxito a una escala evolutiva y en una escala ecológica actual tienen éxito los que dispersan gran cantidad de larvas planctotróficas. El tener una fase de larva pelágica en gran parte de los equinodermos antárticos más abundantes lleva a un uso amplio de diferentes ambientes que han sido recientemente alterados (Barnes y Brockington 2003, Raguá-Gil *et al.* 2004, Saucède 2008). Los invertebrados con más movilidad y sobre todo con larvas pelágicas son más frecuentes en zonas muy alteradas mientras que los menos móviles incluyendo las especies incubadoras son más comunes en zonas menos alteradas y más estables (Palma *et al.* 2007) y esto es lo que observamos con algunas de las especies de equinodermos.

En una escala de tiempo ecológico, en las zonas poco alteradas se encuentran comunidades de filtradores sésiles y son más homogéneas que las zonas donde existe arrastre del hielo en el fondo (Gutt 2000). En esta clasificación, podría encuadrarse la zona de la Península Antártica.

5. Filo Echinodermata

Pero, las zonas que han sufrido erosión pueden presentar diversidades semejantes a la de estructuras que no la han sufrido debido a que, existen una serie de especies pioneras y oportunistas que primero llegan a esas zonas alteradas, una vez que se asientan, otras especies más especializadas se van acercando, es decir, se producen procesos de recolonización (Gutt 2000, Gutt et al. 2011).

Esta situación de estabilidad ambiental versus erosión y por lo tanto, alteración del fondo marino a escalas espaciales y temporales diferentes, es la teoría más apoyada en la actualidad para explicar la elevada diversidad y la heterogeneidad de hábitats existentes en la Antártida, mucho más elevada de lo que cabría esperar en una zona aislada geográfica y ambientalmente (De Domenico et al. 2006, Gutt et al. 2011).

3. Comunidades de aguas profundas

Corresponden a la fauna asociada a estaciones de profundidades entorno a los 2000m.

La estación más profunda del área de estudio (MB29) se agrupa con las estaciones PI27 y PA19 (en la agrupación A3) de una forma artificial, debido a la baja riqueza específica que presentan y las peculiaridades que ya se discutieron en párrafos anteriores.

La agrupación A1 (MB26 y MB17) incluye 8 especies de las 4 clases (no se presentan crinoideos) compartiendo ambas tan solo al erizo de profundidad *S.dentifer*, que sería la especie característica de esta agrupación, aunque no es exclusiva de ella, ya que, se presenta también en la estación MB30 (fig. 5.8).

Las especies que se presentan en la estación MB26 (estación del talud, 1920m de profundidad) son todas, capaces de vivir en un amplio rango batimétrico pudiendo alcanzar profundidades abisales, a excepción de la estrella *C. turqueti* que, hasta ahora solo se le conocía en fondos máximos de 500m. Dos especies de estrellas son exclusivas de esta estación: *F. fragilissima* y *Leptychaster* sp. Esta baja riqueza específica está influida por la profundidad, pero también podría estar determinada por los sedimentos de tipo arenoso, oxidados y pobres en materia orgánica, diferenciándose de los fondos encontrados en las estaciones cercanas (con sedimentos mixtos pero con un contenido alto en fangos y materia orgánica).

La estación MB17, es una de las estaciones más pobres en la zona central del Mar de Bellingshausen, es una estación del talud (2044m). En ella solo se

5. Filo Echinodermata

recolectaron 11 ejemplares de *S. dentifer*. Esta estación presenta un sedimento mixto de fangos con una parte importante de gravas, un bajo contenido en materia orgánica y donde se dan procesos de oxidación. En esta estación la riqueza en poliquetos y moluscos es baja (Troncoso y Aldea 2008, Parapar 2011).

Ambas estaciones (MB26 y MB17), parecen tener características intermedias entre comunidades realmente profundas como la de MB29 y el resto de estaciones del talud, que aunque profundas, tienen características sedimentarias muy distintas. Las dos estaciones se encuentran en los abanicos sedimentarios (fig. 5.9) que son consecuencia de la erosión de los cañones de pequeño tamaño que caracterizan ambas zonas (Dowdeswell et al. 2008, Noormets et al. 2009, Graham et al. 2011). La presencia de *S. dentifer*, de *F. fragillissima* y de *Leptychaster* sp en la misma estación (MB26) es de difícil explicación. La profundidad es el único factor que explicaría su asociación. *S. dentifer* es un erizo del que se tienen pocos registros por lo que, sus hábitos alimenticios y ciclo de vida son poco conocidos (Saucède et al. 2014). *Freyella fragillissima* es una especie muy estratega, que ocupa un amplio rango de profundidades, aunque sus óptimos siempre rondan los 2000m, con alimentación suspensívora y con puestas pequeñas de huevos de gran tamaño y hasta donde se conoce planctotrófica y *Leptychaster* es un género con especies de gran tamaño, con preferencia por fondos mixtos de arena y fango.

La estación MB29 es la más profunda de las que se han muestreado en el área de estudio, presenta 12 especies, una riqueza específica que podría considerarse anómala para la profundidad que alcanza. Según Ameneiro et al. (2012), es la única estación además de las de Isla Pedro I, que recibía (durante la campaña Bentart 2006) la influencia de la masa de agua CDW, y ésta puede ser una de las explicaciones de que sea la estación con mayor contenido en materia orgánica en su sedimento (de todas las muestradas) y de la riqueza de especies que presenta. Algunas de esas especies son típicas de aguas profundas, como *K. asterias*, *H. sacculatus*, *H. perspicuus*, *H. scotiae*, *B. sanguinolenta*, *P. incerta*, ó *P. longicauda*. De estas especies, *K. asterias*, *H. scotiae*, *B. sanguinolenta*, *P. incerta* y *P. longicauda* son exclusivas de ella. En la estación MB29, las holoturias del orden Elaspodida son comunes y tienen características de alimentación, reproductivas y de desarrollo larvarios muy peculiares y exclusivas. Éstas y su implicación en la comunidad de aguas profundas del MB han sido explicadas con mayor detalle en el capítulo correspondiente.

5. Filo Echinodermata

5. VI. Conclusiones generales

Las conclusiones que se pueden extraer de esta memoria en función de los objetivos planteados son:

Objetivo 1.- Revisar los estudios previos y los más recientes de los equinodermos en el MB, con el fin de obtener un cartografiado preciso de las especies presentes en este mar:

Primera conclusión. En la presente memoria se han aportado las citas de 126 especies de equinodermos en el Mar de Bellingshausen. De éstas, 42 especies corresponden a la clase Asteroidea, 33 a la clase Ophiuroidea, 17 a la clase Echinoidea, 30 a la clase Holothuroidea y 4 de esas especies pertenecen a la clase Crinoidea.

Las 126 especies aportadas en esta memoria, sumadas a las que ya se conocían, dan un total de 167 especies de equinodermos en el Mar de Bellingshausen, que se desglosan de la siguiente manera: 50 especies de la clase Asteroidea, 40 de la clase Ophiuroidea, 23 de la clase Echinoidea, 50 de la clase Holothuroidea y 4 de la clase Crinoidea

Objetivo 2.- Detectar las especies nuevas para la ciencia, las que no han sido citadas en la zona con anterioridad, y/o las posibles ampliaciones de sus rangos batimétricos:

Segunda conclusión. Se aporta la descripción de una nueva especie para la ciencia: *Cucumaria dudexa* O' Loughlin & Manjón-Cabeza sp. nov., y otras 5 especies más: *Psolus* sp., *Bathyploetes* sp., *Molpadia* sp., *Cycethra* sp. y *Odontaster* sp. serán posiblemente descritas como nuevas especies para la ciencia, en un breve plazo de tiempo.

Tercera conclusión. En el presente estudio se han registrado 126 especies de equinodermos, 80 no habían sido citadas anteriormente en el MB pero de ellas se consideran citas nuevas para la zona, a 24 especies; el resto son especies que están ampliamente distribuidas alrededor de la Antártida y/o en otros mares del planeta. Las 24 citas nuevas corresponden a 7 especies de la clase Asteroidea, 8 de la clase Ophiuroidea, 3 de la clase Echinoidea, 4 de la clase Holothuroidea y 2 de la clase Crinoidea.

Cuarta conclusión. Se amplía el rango batimétrico de 22 especies de equinodermos (8 de la clase Asteroidea, 6 de la clase Ophiuroidea, 3 de la clase Echinoidea y 5 de la clase Holothuroidea).

5. Filo Echinodermata

Objetivo 3.- Caracterizar la taxocenosis de equinodermos del Mar de Bellingshausen, analizando su abundancia y riqueza específica a nivel de Clase, a nivel de Filo, y en relación con el resto de taxones del epibentos:

Quinta conclusión. La caracterización de la comunidad refleja que, los equinodermos en el Mar de Bellingshausen presentan un porcentaje de riqueza específica del 26.9% respecto a todo el Océano Antártico, superior a la riqueza específica de equinodermos del Mar de Amundsen (12.58%), a la del Mar de Ross (23.5%), e inferior a la del Mar de Weddell (33.22%), rompiéndose la corriente que ha existido en las publicaciones sobre el bentos en este mar que lo consideraban como un desierto en la Antártida. Cada una de las clases por separado supone el siguiente porcentaje de riqueza específica del MB, respecto a cada una de ellas en la zona Antártica: la clase Asteroidea supone el 21.3%, la clase Ophiuroidea el 31.73%, la clase Echinoidea el 28.4%, la clase Holothuroidea el 36.76% y la clase Crinoidea el 9.5%.

Sexta conclusión. En el área de estudio, los equinodermos en relación al conjunto del epibentos constituyen un grupo muy importante, tanto a nivel de biomasa y abundancia numérica, como de número de especies o de ocurrencia en la zona.

Objetivo 4.- Describir la estructura de la taxocenosis de equinodermos, a nivel de Clase o en su conjunto, en función del contenido faunístico, así como de los factores biológicos y ambientales que pudieran influir o controlar el sistema de comunidades y hábitats, si existieran:

Séptima conclusión. Los equinodermos de la zona se estructuran en 3 comunidades diferenciadas: la de la Isla de Pedro I, la de la Península Antártica y las comunidades del interior del Mar de Bellingshausen. Las comunidades del interior del MB se estructuran a su vez en: la comunidad de la plataforma, la comunidad del talud y la comunidad de aguas profundas.

Esta estructura también se encuentra en el estudio por clases, siendo los erizos los que marcan o ejercen el control en la existencia de estas comunidades, con su ausencia en la Isla de Pedro I y su presencia exclusiva en 3 estaciones del Mar de Bellingshausen. Y encontrándose en las ofiuras una excepción a este patrón de estructura, ya conforman prácticamente una única comunidad.

Octava conclusión. Se han encontrado relaciones significativas entre la profundidad, la estructura física del hábitat (características de los sedimentos) y el sustrato biológico, con el contenido de especies y la estructura de la comunidad (de asteroideos, de ofiuroideos, de equinoideos, de holoturoideos), o de la comunidad de equinodermos, que se ha encontrado. Estando las variables

5. Filo Echinodermata

características de los sedimentos y sustrato biológico, muy influidas por las alteraciones que provocan el hielo y la estacionalidad.

5. Filo Echinodermata

5. VII. Bibliografía general

- Abmann K (2003) Variability of the sea-ice system in the Pacific sector of the Southern Ocean. Tesis doctoral, Alfred Wegener Institut für Polar und Meeresforschung, 1-164
- Aldea C, Olabarria C, Troncoso JS (2008) Bathymetric zonation and diversity gradient of gastropods and bivalves in West Antarctica from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Research I* 55: 350–368
- Aldea C, Olabarria C, Troncoso JS (2009) Spatial patterns of benthic diversity in molluscs from West Antarctica. *Antarctic Science* 21 (4): 341-353
- Aldea C & Troncoso JS (2008) Systematics and distribution of shelled mollusks (Gastropoda, Bivalvia and Scaphopoda) from the South Shetland Island to the Bellingshausen Sea, West Antarctica. *Iberus* 26 (2): 43–117
- Ameneiro J, Mouriño-Carballido B, Parapar J, Vázquez E (2012) Abundance and distribution of invertebrate larvae in the Bellingshausen Sea (West Antarctica). *Polar Biol* 35:1359–1373
- Anderson JB (1999) *Antarctic Marine Geology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Arnaud PM, Galeron J, Arntz W, Petersen GH (1990) Semiquantitative study of macrobenthic assemblages on the Weddell Sea shelf and slope using trawl catch subsamples. In: The Expedition ANTARKTIS VII/4 (EPOS leg 3) and VII/5 of RV "Polarstern" in 1989. Arntz W, Ernst W, Hempel I (eds). *Ber Polarforsch* 68: 98-104
- Arntz WE, Brey T, Gallardo VA (1994) Antarctic zoobenthos. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32: 241-304
- Arntz WE & Clarke A (2002) *Ecological studies in the Antarctic sea ice zone*. Springer-Verlag, Berlin
- Arntz WE, Gutt J, Klages M (1997) Antarctic marine biodiversity: an overview. *Antarctic Communities: Species, Structure and Survival*. In: Arntz WE, Gutt J, Klages M (eds) Cambridge University Press, Cambridge UK, pp 3-13
- Aronson RB, Thatje S, Clarke A, Peck LS, Blake DB, Wilga CD, Seibel BA (2007) Climate Change and Invasibility of the Antarctic Benthos. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 38: 129-54
- Aronson RB & Blake DB (2001) Global climate change and the origin of modern benthic communities in Antarctica. *Am Zool* 41: 27-39
- Aronson RB, Moody RM, Ivany LC, Blake DB, Werner JE, Glass A (2009) Climate change and trophic response of the Antarctic bottom fauna. *PLoS ONE* 4: e4385. doi:10.1371/journal.pone.0004385
- Bale AJ & Kenny AJ (2005) Sediment analysis and seabed characterisation. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell, Oxford, pp 43–86

5. Filo Echinodermata

- Balguerías E (1989) Biología pesquera. In: MAPA (ed) Resultados de la campaña "ANTÁRTIDA 8611. Publ Espec Inst Esp Oceanogr nº 2, Madrid, pp 267-484
- Barnes DKA (2008) A benthic richness hotspot in the Southern Ocean: slope and shelf cryptic benthos of Shag Rocks. *Antarctic Science* 20: 263-270
- Barnes DKA & Arnold R (2001) A growth cline in encrusting benthos along a latitudinal gradient within Antarctic waters. *Mar Ecol Prog Ser* 210: 85-91
- Barnes DKA & Brockington S (2003) Zoobenthic biodiversity, biomass and abundance at Adelaide Island, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 249: 145-155
- Barnes DKA & Conlan KE (2007) Disturbance, colonization and development of Antarctic benthic communities. *Phil Trans R Soc B* 362: 11-38
- Barnes DKA & Griffiths HJ (2008) Biodiversity and biogeography of southern temperate and polar bryozoans. *Global Ecology & Biogeography*, 17: 84-99
- Barnes RD & Hughes S (1988) An introduction to marine ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Barnes PW & Lien R (1988) Icebergs rework shelf sediments to 500 m off Antarctica. *Geology* 16: 1130-1133
- Baroni-Urbani C & Buser MW (1976) Similarity of binary data. *Syst Zool* 25: 251-9
- Bather FA (1900) The Echinodermata. In: Lankester RR (ed) Part III, A and C of A Treatise on Zoology. Black, London
- Benedetti-Cecchi L, Maggi E, Bertocci I, Vaselli S, Micheli F, Osio GC, Cinelli F (2003) Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. *J Exp Mar Biol Ecol* 293: 193-215
- Boetius A & Lochte K (1996) High proteolytic activities of deep-sea bacteria from oligotrophic polar regions. *Arch Hydrobiol* 48:269-276
- Bowden DA, Clarke A, Peck L (2009) Seasonal variation in the diversity and abundance of pelagic larvae of Antarctic marine invertebrates. *Mar Biol* 156: 2033-2047
- Brandt A (2005) Evolution of Antarctic biodiversity in the context of the past: the importance of the Southern Ocean deep sea. *Antarctic Science* 17: 509-521
- Brandt A (2012) Southern Ocean deep-sea isopod biodiversity research: From census to ecosystem functioning. In: Di Prisco G et al. (ed) Adaptation and Evolution in Marine Environments Volume 1. The Impacts of Global Change on Biodiversity From Pole to Pole, pp. 21-34
- Brandt A, De Broyer C, De Mesel I, Ellingsen KE, Gooday A, Hilbig B, Linse K, Thomson M, Tyler P (2007a) The biodiversity of the deep Southern Ocean benthos. In: Rogers A (ed) Antarctic ecology: from genes to ecosystems, vol B 362. Royal Society, London, pp 39-66 (Phil Trans Roy Soc)
- Brandt A, Gooday AJ, Brix SB, Brökeland W, Cedhagen T, Choudhury M, Cornelius N, Danis B, De Mesel I, Diaz RJ, Gillan DC, Ebbe B, Howe J, Janussen D, Kaiser S, Linse K, Malyutina M, Brandao S, Pawlowski J, Raupach M (2007b) The southern

5. Filo Echinodermata

- ocean deep sea: first insights into biodiversity and biogeography. *Nature* 447: 307–311
- Brey T & Clarke A (1993) Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? *Antarc Sci* 5(3):253-266
- Brey T & Gutt J (1991) The genus *Sterechinus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope (Antarctica): distribution, abundance and biomass. *Polar Biology* 11 (4): 227-232
- Brey T, Dahm C, Gorny M, Klages M, Stiller M, Arntz WE (1996) Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy? *Antarctic Science* 8 (1): 3-6
- Briggs JC (1974) *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York
- Bruguière JG (1791) *Tableau encyclopédique et méthodique de trois règnes de la nature*, vol. 7. Contenant l'helminthologie, ou les vers infusoires, les vers intestins, les vers mollusques. Panckoucke, Paris
- Cameron A, Campbell S, Christian C, Nicoll R (2012) *Antarctic Ocean Legacy: A marine reserve for the Ross Sea*. Antarctic Ocean Alliance, 24 pp
- Cartes JE, Maynou F, Moranta J, Massutí E, Lloris D, Morales NB (2004) Patterns of bathymetric distribution among deep-sea fauna at local spatial scale: comparison of mainland vs. insular areas. *Progress in Oceanography* 60: 29-45
- Cattaneo-Vietti R, Chiantore M, Gambi MC, Albertelli G, Cormaci M, Di Geronimo I (2000) Spatial and vertical distribution of benthic littoral communities in Terra Nova Bay. In: Faranda F, Guglielmo L, Ianora A (eds) *Ross Sea Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 503–514
- Cerrano C, Bavestrello G, Calcinaì B, Cattaneo-Vietti R, Sarà A (2000) Asteroids eating sponges from Tethys Bay, East Antarctica. *Antarctic Science* 12: 431–432
- Chia FS & Walker CW (1991) Echinodermata: Asteroidea. In: Giese A, Pearse J, Pearse V (eds) *Reproduction of marine invertebrates*, vol VI, Boxwood Press, California, pp 301–353
- Chiantore M, Guidetti M, Cavallero M, De Domenico F, Albertelli G, Cattaneo-Vietti R (2006) Sea urchins, sea stars and brittle stars from Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar Biology* 29: 467-475
- Clarke A (1983) Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 21: 341–453
- Clarke A (1990) Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. In: Kerry KR & Hempel G (eds) *Antarctic ecosystems*. Springer, Heidelberg, pp 9–22
- Clarke A (1996) The influence of climate change on the distribution and evolution of organisms. In: Johnston IA y Bennett AF (eds) *Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 375-407

5. Filo Echinodermata

- Clarke A (2003) Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 573-581
- Clarke A (2008) Antarctic marine benthic diversity: patterns and processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 48-55
- Clarke A, Arntz WE, Smith CR (2006) EASIZ: Ecology of the Antarctic Sea Ice Zone. *Deep-Sea Research, Part II*. Elsevier, Oxford, 338 pp
- Clarke A, Barnes DKA, Hodgson DA (2005) How isolated is Antarctica? *Trends in Ecology and Evolution* 1: 1-13
- Clarke A & Crame JA (1989) The origin of the Southern Ocean marine fauna. In: Crame JA (ed) *Origins and evolution of the Antarctic biota*, vol. 47, Special Publications of Geological Society, London UK, pp 253-268
- Clarke A & Crame JA (1992) The Southern Ocean benthic fauna and climate change: A historical perspective. *Phil. Trans Roy Soc Lond B* 338: 299-309
- Clarke A & Crame AJ (2010) Evolutionary dynamics at high latitudes: speciation and extinction in polar marine faunas. *Philos Trans R Soc B* 365:3655-3666. doi:10.1098/rstb.2010.0270
- Clarke A, Griffiths HJ, Barnes DKA, Meredith MP, Grant SM (2009) Spatial variation in seabed temperatures in the Southern Ocean: implications for benthic ecology and biogeography. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 114
- Clarke A, Griffiths HJ, Linse K, Barnes DKA, Crame JA (2007) How well do we know the Antarctic marine fauna? A preliminary study of macroecological and biogeographical patterns in Southern gastropod and bivalve molluscs. *Diversity and Distribution* 13: 620-632
- Clarke A & Johnston NM (2003) Antarctic marine benthic diversity. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 47-114
- Clarke A, Prothero-Thomas E, Beaumont JC, Chapman AL, Brey T (2004) Growth in the limpet *Nacella concinna* from contrasting sites in Antarctica. *Polar Biol* 28: 62-71
- Corbera J, San Vicente C, Sorbe JC (2009) Cumaceans (Crustacea) from the Bellingshausen Sea and off the western Antarctic Peninsula: a deep-water link with fauna of the surrounding oceans. *Polar Biology* 32: 611-622
- Crame JA (1997) An evolutionary framework for the Polar Regions. *Journal of Biogeography* 24: 1-9
- Crame JA (1999) An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica. *Scientia Marina* 1: 1-14
- Cuénot L (1948) Anatomie, éthologie et systématiques des échinodermes. In: Grasse, PP (ed) *Traité de Zoologie*, vol. XI. Masson, Paris, pp 3-275
- Cunningham SA (2005) Southern Ocean circulation. *Archives of natural history* 32 (2): 265-280
- Dahm C (1999) Ophiuroids (Echinodermata) of southern Chile and the Antarctic: taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species. *Scientia Marina* 63: 427-432

5. Filo Echinodermata

- David B, Choné T, Mooi R, De Ridder C (2005) Antarctic Echinoidea. Synopses of the Antarctic benthos. Koeltz Scientific Books, Königstein
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol Monogr* 41: 351-389
- Dayton PK (1990) Polar benthos. In: Smith WO (ed) *Polar Oceanography, Part B: Chemistry, Biology and Geology*. Academic Press, London, pp 631-685
- Dell RK (1972) Antarctic benthos. *Adv Mar Biol* 10: 1-216
- Dayton PK, Robilliard GA, Paine RT, Dayton LB (1974) Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecological Monography* 44: 105-128
- Deaborn JH (1977) Food and feeding characteristics of antarctic asteroids and ophiuroids. In: Llano GA (ed.) *Adaptations within antarctic ecosystems*. Gulf Publ Co, Houston, pp 293-326
- Deacon GER (1937) The Hydrology of the Southern Ocean. *Discovery Reports* 15: 3-122
- De Broyer C, Koubbi P, Griffiths H, Raymond B, d'Udekem d'Acoz C, Van de Putte AP, Danis B, David B, Grant S, Gutt J, Held C, Hosie GW, Huettmann F, Post A, Ropert-Coudert Y (eds) (2014) *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Scientific Committee on Antarctic Research: Cambridge. ISBN 978-0-948277-28-3.
- De Domenico F, Chiantore M, Buongiovanni S, Ferranti MP, Ghione S, Thrush S, Cummings V, Hewitt J, Kroeger K, Cattaneo-Vietti R (2006) Latitude versus local effects on echinoderm assemblages along the Victoria Land coast, Ross Sea, Antarctica. *Antarctic Science* 18 (4): 655-662
- Dell RK (1972) Antarctic Benthos. *Advances in Marine Biology* 10: 1-216
- Díaz A, Féral JP, David B, Saucède T, Poulin E (2011) Evolutionary pathways among shallow and deep-sea echinoids of the genus *Sterechinus* in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II* 58: 205-211
- Diekmann B (2007) Sedimentary patterns in the late Quaternary Southern Ocean. *Deep Sea Research II* 54: 2350-2366
- Dongseon K, Dong-Yup K, Ji-Soo P, Young-June K (2005) Interannual variation of particle fluxes in the eastern Bransfield Strait, Antarctica: A response to the sea ice distribution. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 52 (11): 2140-2155
- Dowdeswell JA, Cofaigh CO, Pudsey CJ (2004) Continental slope morphology and sedimentary processes at the mouth of an Antarctic palaeo-ice stream. *Mar Geol* 204: 203-214
- Dowdeswell JA, Cofaigh CO, Noormets R, Larter RD, Hillenbrand CD, Benetti S, Evans J, Pudsey CJ (2008) A major trough-mouth fan on the continental margin of the Bellingshausen Sea, West Antarctica: The Belgica Fan. *Marine Geology* 252: 129-140

5. Filo Echinodermata

- Dunbar RB, Leventer AR, Stockton WL (1989) Biogenic sedimentation in Mc Murdo Sound, Antarctica. *Mar Geol* 85: 155-179
- Eagles G, Gohl K, Larter RB (2004) High resolution animated tectonic reconstruction of the South Pacific and West Antarctica margin. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. doi: 10.1029/2003GCO080657
- Eakin RR, Eastman JT, Matallanas J (2008) New species of *Pogonophryne* (Pisces, Artedidraconidae) from the Bellingshausen Sea, Antarctica. *Polar Biol* 31: 1175–1179
- Ekman S (1967) Zoogeography of the sea. Sidgwick and Jackson Watergate, London
- Eleftheriou A & McIntyre A (2005) Methods for the study of marine benthos. Blackwell, Oxford
- Elliot H & Gracanian TM (1983) In: Oliver R, James P & Jago J (eds) Antarctic Earth Science. Cambridge University Press, pp 303-307
- Fairbridge RW (1966) Encyclopedia of Oceanography. Reinhold, New York
- Fell HB & Pawson DL (1966a) Order Diadematoidea. In: Moore RC (ed) Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U, Echinodermata 3(2). University of Kansas Press, Lawrence, pp 350–365
- Fell HB & Pawson DL (1966b) Echinacea. In: Moore RC (ed) Treatise on invertebrate Paleontology. Part U, Echinodermata 3(2). University of Kansas Press, Lawrence, pp 367–440
- Fogg GE (1992) A history of Antarctic Science. Studies in Polar Reserch. Cambridge University Press
- Galey EA, Tyler PA, Smith CR, Clarke A (2008) Reproductive biology of two species of holothurian from the deep-sea order Elaspoda, on the Antarctic continental shelf. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55 (22–23): 2515–2526
- Gallardo VA (1987) The sublittoral macrofaunal benthos of the Antarctic shelf. *Environ Int* 13: 71-81
- García MA, Blade I, Cruzado A, Velasquez Z, García H, Puigdefabregas J & Sospreda J (2002) Observed variability of water properties and transports on the World Ocean Circulation Experiment SR1b section across the Antarctic Circumpolar Current. *J Geophys Res* 107 (C10): 3162–3181
- García-Raso JE, Manjón-Cabeza ME, Ramos A, Olaso I (2005) New record of Lithodidae (Crustacea Decapada, Anomura) from the Antarctic (Bellingshausen Sea). *Polar Biology* 28: 642-646
- Gili JM, Arntz WE, Palanquesa A, Orejas C, Clarke A, Dayton PK, Isla E, Teixidó N, Rossia S, López-González P (2006) A unique assemblage of epibenthic sessile suspension feeders with archaic features in the high-Antarctic. *Deep-Sea Research II* 53: 1029-1052
- Gili JM, Orejas C, Ros J, López-González P, Arntz WE (2000) La vida en los fondos antárticos. *Investigación y Ciencia*: 64-74

5. Filo Echinodermata

- Glasby GP (1990) Antarctic Sector of the Pacific. Elsevier, Amsterdam
- Glemarec M (1969) Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Tesis Doctoral, Universidad de Brest
- Gordon AL (1967) Structure of Antarctic waters between 20°W and 170°W. In: Bushnell VC (ed) Antarctic Map Folio Series. Am Geogr Soc, New York
- Gordon AL (1971) Oceanography of Antarctic Waters. Antarctic Research Series 15: 169-203
- Graham AGC, Nitsche FO, Larter RD (2011) An improved bathymetry compilation for the Bellingshausen Sea, Antarctica, to inform ice-sheet and ocean models. The Cryosphere 5 (1): 95-106
- Grebmeier J y Barry J (1991) The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: a benthic perspective. J Mar Syst 2: 495-518
- Griffiths H (2010) Antarctic marine biodiversity—What do we know about the distribution of life in the Southern Ocean? PLoS One 5:e11683
- Griffiths H, Bruno D, Andrew C (2011) Quantifying Antarctic marine biodiversity: The SCAR-MarBIN data portal. Deep Sea Research Part II 58: 18-29
- Griffiths HJ, Linse K, Barnes DKA (2008) Distribution of macrobenthic taxa across the Scotia Arc, Southern Ocean. Antarct Sci 20: 213–226
- Grotov AS, Nechaev DA, Panteleev GG, Yaremchuk MI (1998) Large-scale circulation in the Bellingshausen and Amundsen seas as a variational inverse of climatological Data. J Geophys Res 103: 13011–13022
- Gutt J (1991) On the distribution and ecology of holothurians in the Weddell Sea (Antarctica). Polar Biology 11: 145-155
- Gutt J (2001) Some “driving forces” structuring communities of the sublittoral Antarctic macrobenthos. Antarctic Science 72 (3): 297-373
- Gutt J (2001) High latitude antarctic benthos: a coevolution of nature conservation and ecosystem research? Ocean and Polar Research 23(4): 411-417
- Gutt J & Piepenburg D (2003) Scale-dependent impact on diversity of Antarctic benthos caused by grounding of icebergs, Marine ecology-progress series 253: 77-83
- Gutt J, Piepenburg D, Voß J(2014) Asteroids, ophiuroids and holothurians from the southeastern Weddell Sea (Southern Ocean). ZooKeys 434: 1–15
- Gutt J, Sirenko BI, Smirnov IS, Arntz WE (2004) How many macrozoobenthic species might inhabit the Antarctic shelf? Antarctic Science 16: 11-16
- Gutt J, Barratt I, Domack E, d’Udekem d’Acoz C, Dimmler W, Grémare A, Heilmayer O, Isla E, Janussen D, Jorgensen E, Kock KH, Lehnert LS, López-González P, Langner S, Linse K, Manjón-Cabeza ME, Meißner M, Montiel A, Raes M, Robert H, Rose A, Sañé Schepisi E, Saucède T, Scheidat M, Schenke HW, Seiler J, Smith C (2011) Biodiversity change after climate-induced ice-shelf collapse in the Antarctic, Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58 (1–2): 74-83

5. Filo Echinodermata

- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD (2008) PAST Palaeontological STatistics, ver 1.81: 1-88
- Hedgpeth JW (1969) Introduction to Antarctic Zoogeography. In: Bushnell VC, Hedgpeth JW (eds) Antarctic Map Folio Series, Folio 11. American Geophysical Union, New York, pp 1-9
- Hempel G (1985) Antarctic marine food webs. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer, Berlin Heidelberg, pp 266-270
- Hofmann EE, Klinck JM (1998) Hydrography and circulation of the Antarctic continental shelf: 150°E to the Greenwich Meridian. In: Robinson AR, Brink KH (eds) The Sea vol 11. Wiley, New York, pp 997-1042
- Howe JA, Shimmield TM, Diaz R (2004) Deep-water sedimentary environments of the northwestern Weddell Sea and South Sandwich Islands, Antarctica. Deep-Sea Research II 51: 1489-1515
- Huybrechts P (2002) Sea-level changes at the LGM from ice-dynamic reconstructions of the Greenland and Antarctic ice sheets during the glacial cycles. Quaternary Science Reviews 21 (1): 203-231
- Hyman, LH (1955) The invertebrates: Echinodermata. McGraw-Hill, New York
- Isla E, Gerdes D, Palanques A, Gili JM, Arntz WE (2006) Particle flux near the continental ice edge on the eastern Weddell Sea shelf. Deep-Sea Res Part II 53: 866-874
- Jangoux & Lawrence (1982)
- Janies D (2001) Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes. Canadian Journal of Zoology 79: 1232-1250
- Janies D & Mooi R (1999) *Xyloplax* is an asteroid. In: Candia Carnevali C & Bonasoro F (eds) Echinoderm Research 1998. Balkema, Rotterdam, pp 311- 316
- Kaiser S, Barnes DKA, Brandt A (2007) Slope and deep-sea abundance across scales: southern Ocean isopods show how complex the deep sea can be. Deep-Sea Res Pt II 54:1776-1789
- Kaiser S, Brandao SN, Brix S *et al.* (2013) Patterns, processes and vulnerability of Southern Ocean benthos: a decadal leap in knowledge and understanding. Mar Biol doi 10.1007/s00227-013-2232-6
- Kier G, Kreft H, Lee TM, Jetz W, Ibsch PL, Nowicki C, Mutke J, Barthlott W (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. PNAS 106: 9322-9327
- Kim SL & Thurber A (2007) Comparison of seastar (Asteroidea) fauna across island groups of the Scotia Arc. Polar Biology 30:415-425
- Kirwan LP (1965) Historia de las exploraciones polares. Luis de Caralt, Barcelona
- Klages M, Gutt J, Starmans A, Bruns T (1995) Stone crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murrayi* Henderson, 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68°51'S, 90°51'W). Polar Biol 15: 73-75

5. Filo Echinodermata

- Klein JT (1734) Naturalis disposition echinodermatium. Accesseit Lucubrationum aculeis echinorum marinarum, cun Spicilegio de belemnitis. Liutteris Schreiberianis, Gedani
- Klinck JM (1998) Heat and salt changes on the continental shelf west of the Antarctic Peninsula between 624 January 1993 and January 1994. *J Geophys Res* 103(C4). doi: 10.1029/98JC00369
- Klinck JM, Hofmann EE, Beardsley RC, Salihoglu B y Howard S (2004) Water-mass properties and circulation on the west Antarctic Peninsula Continental Shelf in Austral Fall and Winter 2001. *Deep-Sea Research II* 51: 1925–1946
- Knox GA (1994) *The biology of the Southern Ocean*. Cambridge University Press, London
- Knox GA (2007) *Biology of the Southern Ocean*. Marine Biology. CRC Press, Boca Raton
- Kröncke I, Vanreusel A, Vincx M, Wollenburg J, Mackensen A, Liebezeit G, Behrends B (2000) Different benthic size compartments and their relation to sediment chemistry in the deep Eurasian Arctic Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 199: 31–41
- Lamarck JBP (1801) *Système des animaux sans vertèbres*. Maillard, Paris, 432 pp
- Larter RD, Cunningham AP, Barker PF, Gohl K, Nitsche FO (2002) Tectonic evolution of the Pacific margin of Antarctica. Late Cretaceous tectonic reconstructions. *J Geophys Res* 107: 2345. doi: 10.1029/2000JB000052
- Legendre P & Legendre L (1998) *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam
- Lawver LA & Gahagan LM (2003) Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198 (1): 11–37
- Leuckart R (1854) Bericht über die Leistungen in der naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1848- 1853. *Archiv für Naturgeschichte* 20(2): 289–473
- Levin LA (2003) Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr Mar Biol* 41:1–45
- Linnaeus C (1758) *Systema naturae*. 10th edition. Lucae, Juntiniana, pp. 3–376
- Linse K, Cope T, Lörz AN, Sands C (2007) Is the Scotia Sea a center of Antarctic marine diversification? Some evidence of cryptic speciation in the circum-Antarctic bivalve *Lissarca notorcadensis* (Arcoidea: Philobryidae). *Polar Biology*, 30: 1059-1068
- Linse K, Griffiths HJ, Barnes DKA, Brandt A, Davey N, David B, DeGrave S, d’Udekem d’Acoz C, Eléaume M, Glover AG, Hemery LG, Mah C, Martín-Ledo R, Munilla T, O’Loughlin M, Pierrat B, Saucède T, Sands CJ, Strugnell JM, Enderlein P (2013) The macro- and megabenthic fauna on the continental shelf of the eastern Amundsen Sea, Antarctica. *Continental Shelf Research* 68: 80–90
- López E, Parapar J, Laborda A, Núñez J (2005) Biodiversity and distribution patterns of soft bottom polychaetes from South Shetland Islands to Bellingshausen Sea.

5. Filo Echinodermata

- Preliminary results of BENTART-2003. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 507: 158–159
- Ludwig H (1889–1907) Echinodermen. In: Bronn HG (ed) *Klassen und Ordnungen des Tierreichs* 2 (3). Winter, Leipzig
- Lutjerhams JRE & Valentine HR (1984) Southern Ocean thermal fronts south of Africa. *J Phys Oceanogr* 18: 761-774
- Mah CL (2006) A new species of *Xyloplax* (Echinodermata: Asteroidea: Concentricycloidea) from the northeast Pacific: comparative morphology and a reassessment of phylogeny. *Invertebrate Biology* 125(2): 136–153
- Manjón-Cabeza ME y García Raso JE (1994) Estructura de una población del cangrajo ermitaño *Cestopagurus timidus* (Crustacea, Decapoda, Anomura) de fondos de *Posidonia oceanica* del SE de España = Structure of a population of the hermit crab *Cestopagurus timidus* (Crustacea, Decapoda, Anomura) from *Posidonia oceanica* of SE Spain. *Cah Biol Mar* 35(2): 225-236
- Manjón-Cabeza ME, Lirio Y, Ramos A (2001) Distribution of asteroid genera (Echinodermata) off South Shetland Islands and the Antarctic Peninsula *Bol Inst Esp Oceanogr* 17 (3-4): 263-270
- Manjón-Cabeza ME & Ramos A (2003) Ophiuroid community structure of the South Shetland Islands and Antarctic Peninsula region. *Polar Biol* 26:691–699
- Márquez AL, Real R, Vargas JM, Salvo AE (1997) On identifying common distribution patterns and their causal factors: A probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *J Biogeogr* 24: 613–31
- Matallanas J (2009) Description of *Gosztomyia antarctica*, a new genus and species of Zoarcidae (Teleostei: Perciformes) from the Antarctic Ocean. *Polar Biol* 32: 15-19
- Matallanas J & Olaso I (2007) Fishes of the Bellingshausen Sea and Peter I Island. *Polar Biol* 30:333–341
- McClintock JB (1994) Trophic biology of antarctic shallow-water echinoderms. *Marine Ecology Progress series* 111: 191-202
- McClintock JB & Baker BJ (1997) A review of the chemical ecology of antarctic marine invertebrates. *Amer Zool* 37: 329–342
- McCoy ED, Bell SS, Walters K (1986) Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology* 67: 749–59
- McEdward LR, Janies DA (1997) Relationships among development, ecology, and morphology in the evolution of Echinoderm larvae and life cycles. *Biol J Linn Soc* 60: 381-400
- McEdward LR & Miner BG (2001) Larval and life-cycle patterns in echinoderms. *Can J Zool* 79:1125–1170. doi: 10.1139/cjz-79-7- 1125
- McKnight DG (1975) Classification of somasteroids and asteroids (Asterozoa: Echinodermata). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 5:13-19

5. Filo Echinodermata

- Mincks S, Smith C, DeMaster D (2005) Persistence of labile organic matter and microbial biomass in Antarctic shelf sediments: evidence of a sediment “food bank”. *Marine Ecology Progress Series* 300: 3–19
- Mooi R & David B (2000) What a new model of skeletal homologies tells us about asteroid evolution. *American Zoologist* 40:326-339
- Moore RC (1966–1978) (ed) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part S Echinodermata 1, Volumes 1, 2 1967; Part T Echinodermata 2, Volumes 1,2,3 1978; Part U, Echinodermata 3 Volumes 1,2 1966. University of Kansas Press, Lawrence
- Mora J (1980) Poblaciones bénticas de la Ría de Arousa. Dissertation, Universidad de Santiago de Compostela
- Mortensen T (1921) *Studies of the Development and larval forms of Echinoderms*. GEC Gad, Copenhagen
- Moya F (2006) Estudio de la hidrología y caracterización de masas de agua en una zona del mar de Bellingshausen. Series Monográficas, trabajos de investigación tutelada. Universidad de Málaga, Málaga. ISBN: 84-690-3170-8
- Moya F, Márquez AL, Manjón-Cabeza ME (2008) Estudio de la comunidad de equinoideos del Arco de Scotia. In: Leal R & Márquez AL (eds) *Biogeografía Scientia Biodiversitatis*, Málaga, pp 185-196
- Moya F, Ramos A, Manjón-Cabeza ME (2003) Distribution and ecology of *Ophionotus victoriae* Bell, 1902 (Ophiuroidea, Echinodermata) in the South Shetland Islands area (Antarctica). *Bol Inst Esp Oceanogr* 19 (1-4): 49-55
- Moya F, Saucède T, Manjón-Cabeza ME (2012) Environmental control on the structure of echinoid assemblages in the Bellingshausen Sea (Antarctica) *Polar Biol*. doi 10.1007/s00300-012-1176-5
- Munilla T & Soler-Membrives A (2014) Pycnogonida from the Bellingshausen and Amundsen seas: taxonomy and biodiversity. *Polar Biol* doi: 10.1007/s00300-014-1585-8
- Nonato EF, Brito TAS, De Paiva PC, Petti MAV, Corbisier TN (2000) Benthic megafauna of the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, South Shetland Islands, Antarctica): depth zonation and underwater observations. *Polar Biol* 23: 580-588
- Noormets R, Dowdeswell JA, Larter RD, O’Cofaigh C, Evans J (2009) Morphology of the upper continental slope in the Bellingshausen and Amundsen seas – implications for sedimentary processes at the shelf edge of West Antarctica. *Mar Geol* 258: 100–114
- OBIS (2015) Antarctic Global maps (Available: Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. <http://www.iobis.org>)
- O’Cofaigh C, Larter RD, Dowdeswell JA, Hillenbrand CD, Pudsey CJ, Evans J, Morris P (2005) Flow of the West Antarctic Ice Sheet on the continental margin of the Bellingshausen Sea at the Last Glacial Maximum. *J Geophys Res* 110, B11103, doi: 10.1029/2005JB003619

5. Filo Echinodermata

- O'Loughlin PM, Manjón-Cabeza ME, Moya F (2009) Antarctic holothuroids from the Bellingshausen Sea, with descriptions of new species (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2016: 1–16
- O'Loughlin PM, Paulay G, Davey N, Michonneau F (2011) The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep-Sea Research II* 58: 264–275
- Olivero J, Real R y Vargas JM (1998) Distribution of breeding, wintering, and resident waterbirds in Europe: biotic regions and the macroclimate. *Ornis Fennica* 75: 153-175
- Orejas C, Gili JM, Arntz WE, Ros JD, Lopez P, Teixido N, Filipe P (2000) Benthic suspension feeders, key players in Antarctic marine ecosystems. *Contrib to Sci* 1: 299-311
- Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD (1995) On the Meridional Extent and Fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Res I* 42(5): 641-673
- Orsi AH, Johnson GC & Bullister JL (1999) Circulation, mixing, and production of Antarctic Bottom Water. *Progress in Oceanography* 43: 55–109
- Parapar J, López E, Gambi MC, Núñez J, Ramos A (2011) Quantitative analysis of soft-bottom polychaetes of the Bellingshausen Sea and Gerlache Strait (Antarctica). *Polar Biol* 34: 715–730
- Pawson DL (1966) Phylogeny and evolution of holothuroids. In: Moore RC (ed) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U, Echinodermata* 3(2). University of Kansas Press, Lawrence, pp 641–646
- Pawson, DL (2007) Phylum Echinodermata. In: Zhang ZQ & Shear WA (eds) *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. Zootaxa* 1668: 1–766
- Peck LS, Convey P, Barnes DKA (2006) Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: tempos, timings and predictability. *Biological Reviews* 81: 75-109
- Peña Cantero A & Manjón-Cabeza ME (2014) Hydroid assemblages from the Bellingshausen Sea (Antarctica): environmental factors behind their spatial distribution. *Polar Biol* 37(12):1733-1740
- Piepenburg D, Voß J, Gutt J (1997) Assemblages of sea stars (Echinodermata: Asteroidea) and brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Weddell Sea (Antarctica) and off Northeast Greenland (Arctic): a comparison of diversity and abundance. *Polar Biology* 17 (4): 305-322
- Piera FE (2014) Biomarkers of benthic-pelagic coupling in Antarctica: A spatio-temporal comparison in the Weddell Sea. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona
- Pierrat B (2011) Macroécologie des échinides de l'océan Austral. Distribution, Biogéographie et Modélisation. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne
- Poulin E, Palma AT, Féral JP (2002) Evolutionary versus ecological success in Antarctic benthic invertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 218-222

5. Filo Echinodermata

- Poulin E & Féral JP (1996) Why are there so many species of brooding antarctic echinoids? *Evolution* 50: 820-830
- Prezelin BB, Hofmann EE, Mengelt C, Klinck JM (2000) The linkage between Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) and phytoplankton assemblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf. *J Mar Res* 58(2): 165-202
- Primo C & Vazquez E (2007) Zoogeography of the Antarctic ascidian fauna in relation to the sub-Antarctic and South America. *Antarctic Science* 19 (3): 321-336
- Raguá-Gil JM (2004) Shallow water mega-epibenthic communities in the high Antarctic (Weddell Sea) and the west coast of the Antarctic Peninsula (Bellingshausen Sea). Tesis doctoral, Universität Bremen
- Raguá-Gil JM, Gutt J, Clarke A, Arntz WE (2004) Antarctic shallow-water mega-epibenthos: shaped by circumpolar dispersion or local conditions? *Marine Biology*, 144 (5). 829-839
- Ramil F, Arnaud PM, Castro JM, Gambi MC, López-Fé CM, Moya F, Mutschke E, Olaso I, Manjón-Cabeza ME, Parapar J, Peña A, Ramos-Esplá AA, Ríos P, Ramos A (2006a) La epifauna de la Antártida del Oeste: Una visión global basada en las campañas Bentart. VII Simposio Español de Estudios Polares, Granada
- Ramil F, Castro JM, Gambi MC, López-Fé CM, Moya F, Mutschke E, Olaso I, Manjón-Cabeza ME, Parapar J, Peña A, Ramos-Esplá A, Ríos P, Varela M, Ramos A (2007) The Bellingshausen Sea epibenthos: A desert in the High Antarctic. Simposio Internacional en Ciencias del Mar (ISMS'07), Valencia
- Ramil F & Ramos A (1997) Estudio de la fauna bentónica asociada a los edificios volcánicos de la cuenca central del Estrecho de Bransfield. In: Vericad JR & Cacho J (eds) Informe sobre las Actividades Científicas de España en la Antártida durante la Campaña 1996-97. CICYT, Madrid, pp 21-30
- Ramil F, Ramos-Esplá AA, Ramos A, Lopez-Fé CM, Gambi MC, Mutschke E, Moya F, Ríos P (2006b) Resultados preliminares de la Campaña Bentart 2006 Epifauna macrobentónica del Mar de Bellingshausen y Península Antártica. XIV SIEBM. Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina, Barcelona
- Ramos-Esplá AA, Carcel JA, Varela M (2005) Zoogeographical relationships of the littoral ascidiofauna around the Antarctic Peninsula, in the Scotia Arc and in the Magellan region. *Scientia. Marina* 69 (2): 215-223
- Ramos A (1995) Informe de la Campaña BENTART 95. In: Ramos A (ed) Inf Int Inst Esp Oceanogr, 141 pp
- Ramos A (1996) Estudio de la fauna y flora bentónica de los fondos de la zona sur de la isla Livingston. Campaña Bentart 94. Informe sobre las Actividades Científicas de España en la Antártida durante la Campaña 1993-94. Plan Nacional de I+D, CICYT: 61-74
- Ramos A & Moya F (2003) Estudio integrado de la biodiversidad del bentos del mar de Bellingshausen y Península Antártica (Antártida del oeste). Informe de

5. Filo Echinodermata

- resultados de la campaña Bentart-2003. Inf Int Inst Esp Oceanogr, Málaga, 181 pp
- Ramos A & Sobrino I (1991) Análisis preliminar del macrobentos capturado en la campaña "Antártida 9101". In: Castellví J (ed) Actas IV Simp Esp Est Ant. CICYT, Madrid, pp 141-153
- Rauschert M (1991) Faunistic investigations in the benthal of King George Island. Ber Zur Polarforsh 76, 77 pp
- Real R, Guerrero JC, Ramírez JM (1992) Identificación de fronteras bióticas significativas para los anfibios en la cuenca hidrográfica del sur de España. Doñana, Acta Vertebrata 19: 53-70
- Rehm P, Thatje S, Arntz WE, Brandt A, Heilmayer O (2006) Distribution and composition of macrozoobenthic communities along a Victoria-Land Transect (Ross Sea, Antarctica). Polar Biol 29: 782-790
- Ríos P & Cristobo FJ (2007) A new species of *Phorbas* (Porifera: Poecilosclerida) from the Bellingshausen Sea, Antarctica. Journal Marine Biological Association UK 87: 1485-1490. doi:10.1017/S0025315407058079
- Rodríguez E, López-González PJ, Gili JM (2007) Biogeography of Antarctic sea anemones (Anthozoa, Actiniaria): what do they tell us about the origin of the Antarctic benthic fauna? Deep-Sea Res II 54: 1876-1904
- Rosenberg R, Nilsson HC, Diaz RJ (2001) Response of Benthic Fauna and Changing Sediment Redox Profiles over a Hypoxic Gradient. Estuarine, Coastal and Shelf Science 53: 343-350
- Sáiz JI, Anadón N, Cristobo J, García-Alvarez O, García-Castrillo G, López E, Palacín C, Troncoso J, Ramos A (2013) Enhancement of the benthic communities around an isolated island in the Antarctic Ocean. Acta Oceanol Sin 32 (6): 47-55
- Sáiz JI, García FJ, Manjón-Cabeza ME, Parapar J, Peña-Cantero A, Saucède T, Troncoso JS, Ramos A (2008) Community structure and spatial distribution of the macrofauna at the Bellingshausen Sea (West Antarctica). Polar Biol 31: 735-743
- Sands CJ, Griffiths HJ, Downey RV, Barnes DKA, Linse K, Martín-Ledo R (2012) Observations of the ophiuroids from the West Antarctic sector of the Southern Ocean. Antarctic Science: 1-8
- San Vicente C (2007) A new species of *Marumomysis* (Mysidacea: Mysidae: Erythropini) from the benthos of the Bellingshausen Sea (Southern Ocean) Scientia Marina 71 (4): 683-690
- San Vicente C, Castello J, Corbera, Jimeno A, Munilla T, Sanz C, Sorbe JC, Ramos A (2007) Biodiversity and structure of the suprabenthic assemblages from South Shetland Islands and Bransfield Strait, Southern Ocean. Polar Biol 30: 477-486
- San Vicente C, Munilla T, Corbera J, Sorbe JC, Ramos A (2009) Suprabenthic fauna from the Bellingshausen Sea and western Antarctic Peninsula: spatial distribution and community structure. Scientia Marina 73(2): 357-368

5. Filo Echinodermata

- Saucède T (2008) Ecological diversity of Antarctic echinoids. In: Gutt J (ed) The expedition ANTARKTIS-XXIII/8 of the research vessel "Polarstern" in 2006/2007: ANT-XXIII/8; 23 November 2006-30 January 2007 Cape Town-Punta Arenas. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 569: pp 37-41
- Saucède T, Griffiths H, Moreau C, Jackson JA, Sands C, Downey R, Reed A, Mackenzie M, Geissler P, Linse K (2015) East Weddell Sea echinoids from the JR275 expedition. *ZooKeys* 504: 1-10
- Saucède T, Pierrat B, David B (2014) Chapter 5.26. Echinoids. In: De Broyer C, Koubbi P, Griffiths HJ, Raymond B, d'Udekem d'Acoz C, *et al.* (eds) Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp 213-220
- Scheuer C, Gohl K, Larter RD, Rebesco M, Udintsev G (2006) Variability in Cenozoic sedimentation along the continental rise of the Bellingshausen Sea, West Antarctica. *Mar Geol* 227: 279-298
- Sewell MA & Jury JA (2011) Seasonal patterns in diversity and abundance of the high Antarctic meroplankton: plankton sampling using a Ross Sea desalination plant. *Limnol Oceanogr* 56:1667-1681
- Sievers HA & Nowlin WD Jr (1984) The stratification and water masses at Drake Passage. *Journal of Geophysical Research* 89 (C6): 10489-10514
- Smith AB (1988) Fossil evidence for the relationships of extant echinoderm classes and their times of divergence. In: Paul CRC & Smith AZB (Eds) *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Clarendon Press, Oxford, pp 85-97
- Smith AB (1997) Echinoderm larvae and phylogeny. *Annu Rev Ecol Syst* 28:219-241
- Smith WO & Comiso JC (2008) Influence of sea ice on primary production in the Southern Ocean: a satellite perspective. *Journal of Geophysical Research* 113: C05S93. doi:10.1029/2007JC004251
- Smith DA, Hofmann EE, Lascara CM, Klinck JM (1999) Hydrography and circulation of the west Antarctic Peninsula continental shelf. *Deep-Sea Research I* 46: 925-949
- Smith C, Mincks S, DeMaster DJ (2006) A synthesis of benthic-pelagic coupling on the Antarctic shelf: Food banks, ecosystem inertia and global climate change. *Deep-Sea Research II* 53: 875-894
- Sneath PH & Sokal RR (1973) *Numerical Taxonomy. The Principles and Practices of Numerical Classification*. Freeman WH and Company, New York
- Sokal RR & Rohlf FJ (1981) *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman WH & Company, New York
- Sokolova MN (1997) Trophic structure of abyssal macrobenthos. *Adv Mar Biol* 32: 429-524
- Starmans A, Gutt J, Arntz WE (1999) Mega-epibenthic communities in Arctic and Antarctic shelf areas. *Mar Biol* 135: 269-280

5. Filo Echinodermata

- Starmans A & Gutt J (2002) Mega-epibenthic diversity: a polar comparison. *Mar Ecol Prog Ser* 225: 45–52
- Stonehouse B (2002) *Encyclopedia of Antarctica and the Southern Oceans*. John Wiley and Sons Ltd, Chichester
- Strathmann RR (1978) Length of pelagic period in echinoderms with feeding larvae from the northeast Pacific. *J Exp Biol Ecol* 34: 23-27
- Ter Braak CJF y Prentice CI (1988) A theory of gradient analysis. *Adv Ecol Res* 18:271–317
- Thatje S (2005) The future fate of the Antarctic marine biota? *Trends in Ecology and Evolution* 20 (8): 418-419
- Thatje S, Anger K, Calcagno JA, Lovrich GA, Portner HO, Arntz WE (2005) Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. *Ecology* 86: 619-625
- Thatje S & Arntz WE (2004) Antarctic reptant decapods: more than a myth? *Polar Biol* 27: 195–201
- Thomson MRA (2005) Thoughts on controls on evolution and dispersal of benthos in the Magellan-Scotia Sea region: a workshop proposal. In: Arntz WE, Lovrich GA, Thatje S (eds) *The Maguellan-Antarctic connection: links and frontiers at high southern latitudes*. *Scie Mar* vol. 69 (Suppl. 2): 335–358
- Tomczak M (2005) Introduction to Physical Oceanography. Stewart RH (ed), Department of Oceanography Texas A & M University
- Troncoso JS & Aldea C (2008) Macrobenthic mollusc assemblages and diversity in the West Antarctica from the South Shetland Islands to the Bellingshausen Sea. *Polar Biol* 31:1253–1265
- Troncoso JS, Aldea C, García FJ, Arnaud PM, Ramos A (2007) Quantitative analysis of soft bottom Molluscs in Bellingshausen Sea and Peter I Island. *Polar Res* 16: 126-134
- Troncoso JS, Vázquez E, Aldea C (2006) Macrozoobentos recolectados en la Campaña CIEMAR 99/00. VII Simposio Español de Estudios Polares, Granada
- Turner D, Owens N, Priddle J (eds) (1995) Southern Ocean JGOFS: The U.K. "Sterna" Study in the 684 Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res Pt II* 42 (4-5): 905-906
- Turner DR & Owens NJP (1995) A biogeochemical study in the Bellingshausen Sea: overview of the STERNA 1992 expedition. *Deep Sea Res II* 42:907–932
- Varela MM & Ramos-Esplá A (2008) *Didemnum bentarti* (Chordata: Tunicata) a new species from the Bellinshausen Sea, Antarctica. *Polar Biol* 31(2): 209-213
- Vericad JR & Cacho J (eds) (1997) Informe sobre las actividades científicas de España en la Antártida durante la campaña 1996–97. Madrid: Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, Madrid
- Wägele JW & Brito TAS (1990) Die sublitorale Fauna der maritimen Antarktis. Erste Unter wasserbeobachtungen in der Admiralitätsbucht. *Natur und Museum* 120: 269-282
- Wentworth CKA (1922) A scale for grade and class terms for clastic sediments. *J Geol* 30:377–392

5. Filo Echinodermata

- Whitworth T & Nowlin WD (1987). Water masses and currents of the Southern Ocean at the Greenwich Meridian. *Journal of Geophysical Research* 92. doi: 10.1029/JC092iCo6p06462
- Würzberg L, Zinkann AC, Brandt A, Janussen D, Bohn JM, Schwabe E (2014) Intensity of pelagic–benthic coupling in different regions along the Antarctic Polar Front – Clues from abyssal megafauna, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 108: 85-92
- Zamora S, Domínguez P, Vargas P (2012). In: Vargas P y Zardoya R (eds) *El árbol de la vida: Sistemática y evolución de los seres vivos*, Equinodermos Capítulo 36, pp 360-371
- Zamorano JH (1983) Zonación y Biomasa de la macrofauna bentónica en Bahía South, Archipiélago de Palmer, Antártica. *Serie científica. Instituto Antártico Chileno* 30: 27–38

ANEXOS

Anexo I.- O’Loughlin PM, Manjón-Cabeza ME, Moya F (2009) Antarctic holothuroids from the Bellingshausen Sea, with descriptions of new species (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2016: 1–16

Anexo II.- Moya F, Saucède T, Manjón-Cabeza ME (2012) Environmental control on the structure of echinoid assemblages in the Bellingshausen Sea (Antarctica) *Polar Biol.* doi 10.1007/s00300-012-1176-5



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA