

OBSERVACIONES SOBRE LA ACTIVIDAD DIARIA Y LA ECOLOGÍA DE ALGUNAS HOLOTURIAS (*ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA*) LITORALES

A. Pérez-Ruzafa* & C. Marcos*

Recibido: junio 1986

SUMMARY

Observations on daily activity and ecology of some shallow-water holothurians (*Echinodermata: Holothuroidea*)

Some observations on daily activity of three shallow-water holothurians (*Holothuria (Holothuria) tubulosa*, *H. (Platyperona) sanctori* and *H. (Lessonothuria) arguinensis*) have been realized in Canary Islands. It's possible to assess an increase of activity during the night and differences in the microhabitats used by each species. There is a great variability of intraspecific behaviours and some species, even preferring a particular habitat, conserve their adaptability to other habitats less suitable or attractive, in relation with the pressures caused by the intra or interspecific competitiveness.

Key words: Ecology. *Echinodermata. Holothuroidea*. Canary Islands. Spain.

RESUMEN

Se han realizado algunas observaciones sobre la actividad diaria de tres especies de holoturias litorales (*Holothuria (Holothuria) tubulosa*, *H. (Platyperona) sanctori* y *H. (Lessonothuria) arguinensis*) en aguas de las islas Canarias. Se puede apreciar un claro aumento de la actividad nocturna así como diferencias en cuanto al microhábitat utilizado por cada especie. Asimismo, se evidencia la existencia de una gran variabilidad de comportamientos intraespecíficos, y algunas especies, aún mostrando preferencias por un hábitat determinado, conservan su capacidad de adaptarse a otros menos idóneos o apetecibles, en función de las presiones provocadas por la competencia intra o interespecífica.

Palabras clave: Ecología. *Echinodermata. Holothuroidea*. Tenerife. Canarias.

INTRODUCCIÓN

Existe un número relativamente alto de observaciones acerca de la actividad diaria de algunos equinodermos, tanto en el campo como en el laboratorio, ya sea referidas a su comportamiento alimentario o al momento del desove (MAGNUS, 1967; THAIN, 1971; CLARK, 1976; FERLIN-LUBINI & RIBI, 1978; RIBI & JOST, 1978; SHEPHERD & BOUDOURESQUE, 1979; SLOAN, 1979; MEYER & MACURDA, 1980; HENDLER & MEYER, 1982; MLADENOV,

NOV, 1983; TELFORD *et al.*, 1983; HENDLER, 1984a y b; VAIL, 1987).

Los equinodermos son preferentemente de hábitos nocturnos, pero muchas especies son típicamente diurnas y otras son activas indistintamente de día y de noche. Incluso entre las especies que podrían considerarse de hábitos nocturnos aparece una gran variación en su comportamiento; así, por ejemplo, en observaciones sobre *Ophiothrix oerstedii*, MLADENOV (1983) encuentra un 60% de desoves nocturnos, un 14% por la tarde y un 21% durante el día.

* Dep. Biología Animal y Ecología. Fac. Biología. Universidad de Murcia. 30071 Murcia.

TABLE 1. Observaciones realizadas por distintos autores sobre la actividad diaria de holoturias: + observada; ++ actividad nocturna mucho más importante y generalizada que la diurna.

Referencias: 1 CRUMP (1966), 2 BAKUS (1968), 3 YAMANOUTI en BAKUS (1973), 5 TREFF & YAMANOUTI en BAKUS (1973), 6 CROZIER en BAKUS (1973), 7 PAWSON (1978), 8 CLARK (1976), 9 MASSIN & JANGOUX (1976), 10 KOUKOURA & SINIS (1981), 11 HAMMOND (1982a), 12 HAMMOND (1982b), 13 GARDNER en HAMMOND (1982a), 14 JANAMOUTI en HAMMOND (1982a), 15 PAWSON & CAYCEDO en HAMMOND (1982a), 16 ENGSTROM (1982), 17 HENDLER & MEYER (1982), 18 Este trabajo, 19 OHSHIMA & COLWIN en BAKUS (1968), 20 MASSIN & DOUMEN (1986), 21 CAMERON & FANKBONER (1986), 22 PEARSE *et al.* (en prensa).

ESPECIES	ACTIVIDAD NOCTURNA	ACTIVIDAD DIURNA	CRIPSIS DIURNA	VISIBLE DÍA Y NOCHE	ALIMENTACIÓN NOCTURNA	ALIMENTACIÓN CONTINUA	DESOLVE NOCTURNO O AL ATARDECER	DESOLVE DIURNO
<i>Stichopus variegatus</i>	+(14)		+(14)					
<i>S. chloronotus</i>	+(14)		+(14)					+(21,22)
<i>S. californicus</i>							+(11)	
<i>Asitichopus multifidus</i>				+(11)	+(11)		+(11)	
<i>Isostichopus badionotus</i>	+(11,12)		+(11)	+(11)	+(20)		+(17)	
<i>Actinopyga agassizi</i>	+(11,12)							
<i>A. echinites</i>								
<i>Bohadschia marmorata</i>				+(3)		+(4,5)		
<i>Holothuria atra</i>	+(13)					+(4)		
<i>H. edulis</i>								
<i>H. mexicana</i>	+(11,12)			+(11)	+(11)		+(11)	
<i>H. difficilis</i>	+(2)		+(2)	+(2)	+(2)			
<i>H. sanctori</i>	+(18)		+(7,10,18)		+(18)			
<i>H. thomasi</i>	+(11)		+(11)	+(15)	+(11)		+(11)	
<i>H. arenicola</i>	+(12)							
<i>H. acquinensis</i>	+(18)			+(18)		+(18)		
<i>H. poli</i>	+(1)			+(1)				
<i>H. tubulosa</i>	+(1,18)		+(1,18)	+(9,18)		+(9,18)		
<i>H. surinamensis</i>	+(6)			+(3)		-(4)		
<i>H. flavomaculata</i>								
<i>H. lecanora</i>	+(14)		+(14)					
<i>H. leucopilota</i>	+(14)		+(14)					
<i>H. bivittatus</i>		+(20)						
<i>Cucumaria lubrica</i>								+(16)
<i>Thyone briareus</i>								+(19)
<i>Synapta maculata</i>	+(2)	+(4)						
<i>Euapta lappa</i>	+(11,12)		+(8)					

Observations on diurnal activity of holothurians: + recorded; ++ nocturnal activity more important than diurnal. References.

Algunas especies presentan, además, ritmos de actividad relacionados con las mareas, como *Ophiocoma scolopendrina*, con actividad nocturna durante las pleamares (SLOAN, 1979), o con la época del año, quizás relacionado con la temperatura del agua, como en el caso de *Asterias rubens* (THAIN, 1971) y *Astropecten aranciatus* (FERLIN-LUBINI & RIBI, 1978). En general, las especies activas durante la noche son crípticas durante el día, y se ocultan en grietas o bajo piedras, o en esponjas como es el caso de algunas ofiuras (HENDLER, 1984b).

Para el caso concreto de las holoturias pueden consultarse los trabajos de CRUMP (1966), MASSIN & JANGOUX (1976), BAKUS (1968, 1973), GARDINER, TREFZ (en BAKUS, 1973), HAMMOND (1982a y b), BERRILL; KONNECKE & KEEGAN; STIER (en HAMMOND, 1982a), CROZIER, YAMANOUTI (en BAKUS, 1973 y en HAMMOND, 1982a), ENGSTROM (1982), HENDLER & MEYER (1982), PAWSON (1966, 1982). De ellos puede deducirse, de acuerdo con Semper (en HAMMOND, 1982a) que, por lo general, las holoturias presentan actividad nocturna (véase tabla 1). Dicho comportamiento se refiere al desove, como en *Bohadschia marmorata* (HENDLER & MEYER, 1982) o *Cucumaria lubrica* (ENGSTROM, 1982), pero la mayoría de las observaciones recaen sobre los hábitos alimenticios.

HAMMOND (1982a) matiza el postulado de Semper de que la mayoría de las holoturias se caracterizan por su actividad y alimentación nocturnas, resaltando que algunas comen uniformemente día y noche.

De otra parte, algunas especies de hábitos nocturnos reconocidos, como *Holothuria thomasi*, *H. difficilis*, *Actinopyga agassizi* o *Synapta maculata*, son visibles, con mayor o menor frecuencia, durante el día, incluso comiendo más o menos activamente (HAMMOND, 1982a; PAWSON & CAYCEDO en HAMMOND, 1982a; BAKUS, 1968, 1973).

Finalmente, referido a especies que habitan en aguas atlánticas y mediterráneas españolas, parecen existir contradicciones entre las observaciones de CRUMP (1966) y las de MASSIN & JANGOUX (1976) acerca del comportamiento alimentario y la actividad de *Holothuria tubulosa*, en el sentido de que mientras para el primero esta especie presenta un ritmo marcadamente diario, saliendo a comer durante la noche y ocultándose en las rocas durante el día, para los segundos los individuos de *H. tubulosa* no se desplazan apenas, no se ocultan durante el día y presentan alimentación continua. En PÉREZ-RUZAFÁ & MARCOS (1985) ya se apunta la idea de que Crump había trabajado en reali-

dad con *H. sanctori* y no con *H. tubulosa* en base a la descripción de los ejemplares.

Recientemente los autores de este artículo han tenido la ocasión de efectuar algunas observaciones sobre la actividad diaria de tres especies de holoturias litorales (*H. tubulosa*, *H. sanctori* y *H. arguinensis*) en aguas de las islas Canarias.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones se han llevado a cabo durante una breve estancia en las islas Canarias en abril de 1986, en una piscina seminatural (situada en Barranco Hondo, costa NE de Tenerife) en la que se venían realizando algunos trabajos faunísticos a cargo del equipo de bentos del Departamento de Zoología de la Universidad de La Laguna. Tras 15 años de mantener dicha piscina de aguas marinas sin alteraciones importantes, se decidió el dragado de sus fondos, por lo que dicho equipo decidió efectuar la cartografía bionómica y el estudio exhaustivo de la fauna antes de su desaparición.

Las observaciones que aquí se presentan se han efectuado a lo largo de estos trabajos y no han podido continuarse por las razones ya expuestas.

La piscina presenta forma auricular o de óvalo irregular de unos 36 × 15 m y, aunque aislada del mar abierto por un muro artificial, aún permanece comunicada con el océano Atlántico por dos entradas de agua de 0'5 m de diámetro y por numerosas filtraciones, y queda, por tanto, sometida al régimen semidiario de mareas.

Las paredes verticales están formadas por grandes bloques de piedras que alternan con la roca original, dejando un número más o menos alto de grietas y oquedades. El fondo lo constituyen fangos finos con algún afloramiento rocoso y algunas piedras de distinto tamaño, y está cubierto en parte por una pradera de *Caulerpa prolifera* (fig. 1). La profundidad máxima oscila entre 1 m en marea baja y los 2-3 m en la pleamar.

Durante los trabajos bionómicos antes citados, fueron observadas holoturias sobre los fondos y un gran número de ellas ocultas en las grietas, pertenecientes a tres especies: *Holothuria (Lessonothuria) arguinensis* Koehler et Vaney, 1906; *H. (Platyperona) sanctori* Delle Chiaje, 1823; y *H. (Holothuria) tubulosa* Gmelin, 1788. Además, hay una cuarta especie enterradora en los fangos desprovistos de vegetación, *Leptosynapta inhaerens*, no incluida en este trabajo. Puede encontrarse la descripción de estas especies en PÉREZ-RUZAFÁ (1984) y PÉREZ-RUZAFÁ *et al.* (1984).

Para estudiar la actividad diaria de estas holoturias, se cartografiaron sus posiciones desde lo alto del muro (a fin de evitar enturbiar excesivamente las aguas) a las 12 h del día 3/4/86 y a las 11, 17, 19, 20, 20'40, 23, 1, 5, 7, 8 y 11 horas, respectivamente, de los días 4/4/86 al 5/4/86. Cada reconocimiento nocturno duraba 1 hora, al término de la cual se revisaba rápidamente si había habido algún cambio significativo en el emplazamiento de los individuos.

Las bocas principales de comunicación con el mar abierto se cerraron cuando se alcanzó la bajamar con

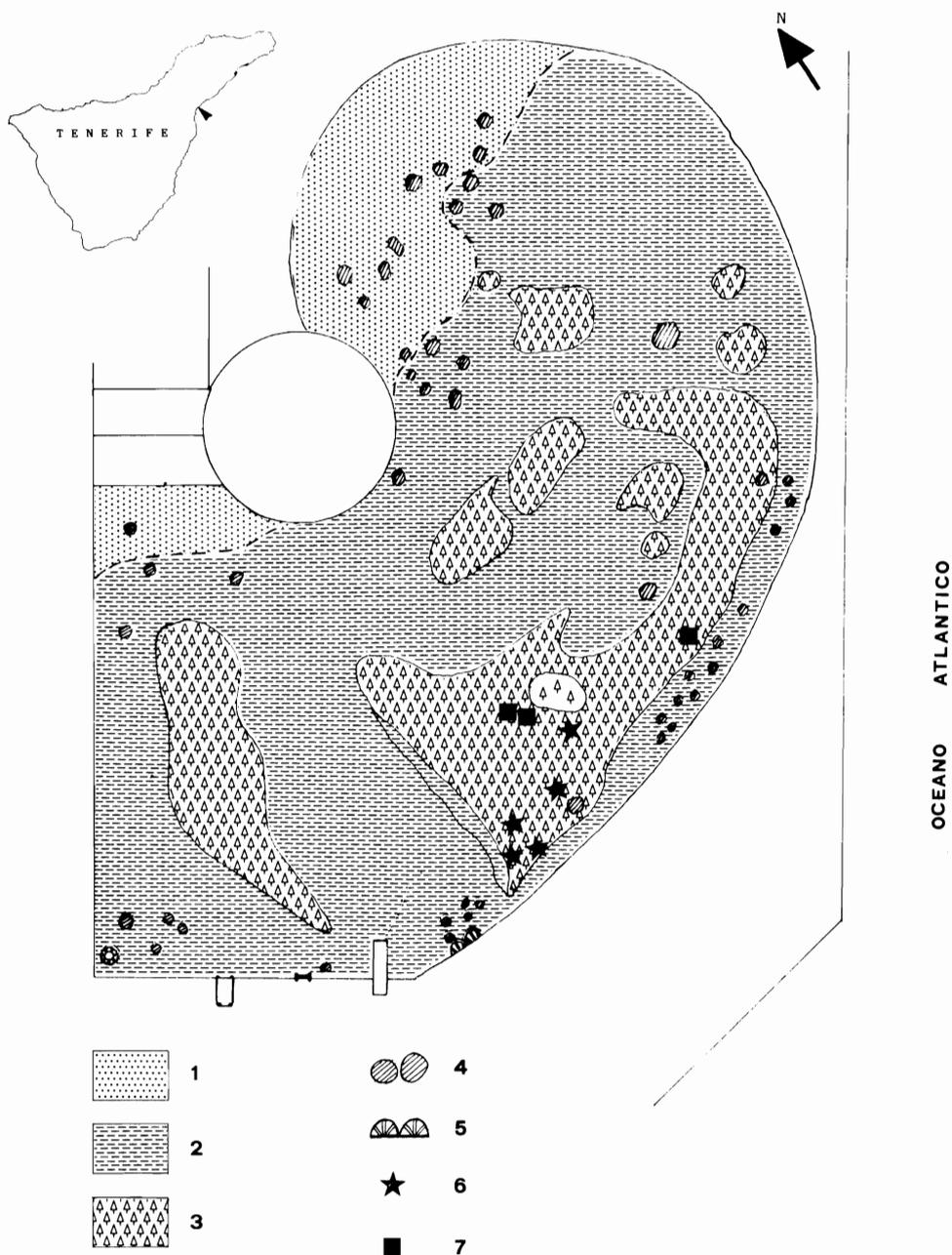


FIGURA 1. Cartografía de los fondos de la piscina donde ha sido estudiada la actividad diaria de las holoturias. 1: arenas fangosas mediolitorales en modo calmo; 2: arenas fangosas infralitorales en modo calmo; 3: pradera de *Caulerpa prolifera*; 4: roca infralitoral; 5: entradas de agua directamente desde el océano Atlántico; 6: ejemplares de *Coscinasterias tenuispina*; 7: *Pinna* sp.

Cartography of the pool bottoms where the diurnal activity of holothurians has been reported. 1: midlittoral silty sands in calm mode; 2: infralittoral silty sands in calm mode; 3: *Caulerpa prolifera* meadow; 4: infralittoral rocks; 5: entrances of sea water directly from the Atlantic ocean; 6: specimens of *Coscinasterias tenuispina*; 7: *Pinna* sp.

el fin de mantener al mínimo el espesor de la capa de agua y así facilitar la visibilidad del fondo durante la noche.

Las observaciones nocturnas se realizaron con ayuda de una linterna de mano. La debilidad de la intensidad y lo localizado del haz luminoso, así como el breve tiempo durante el que era expuesto cada individuo, hicieron innecesario el uso de filtros rojos, no apareciendo ninguna reacción de huida como las descritas por CRUMP (1966) cuando se utilizan focos de luz blanca de modo continuado.

Junto con la posición del animal se anotó si éste se hallaba sobre la pared rocosa o sobre el fondo (fango sin vegetación o pradera), así como la distancia recorrida desde su posición anterior.

Por tratarse de especies crípticas (sobre todo *H. sanctori* y, en menor medida, *H. tubulosa*), previamente, así como al finalizar el estudio, se cartografiaron mediante inmersión las posiciones de los ejemplares ocultos en sus oquedades. Resultó muy útil la búsqueda de manchas (DART & RAINBOW, 1973), en este caso de los rosarios de excrementos, como indicadores fácilmente visibles de la presencia de holoturias en sus inmediaciones (PÉREZ-RUZAFÁ & MARCOS, 1985).

Las tres especies en cuestión son fácilmente diferenciables *de visu*, por lo que no surgieron problemas en este sentido. No obstante, las determinaciones fueron confirmadas en el laboratorio mediante la preparación y el estudio de las espículas del tegumento tras la captura de parte de los ejemplares.

Por el contrario, hubo problemas a la hora de diferenciar *in situ* los ejemplares de una misma especie por lo que sólo en unos pocos casos (en los que por su aislamiento del resto, por su coloración particular o por un seguimiento continuado cuando éste fue posible) pueden comentarse comportamientos individuales.

Una vez en el laboratorio, los individuos capturados fueron disectados para medir su tubo digestivo, analizar su contenido y estimar el grado de repleción del mismo. La longitud del cuerpo se obtuvo a partir de los ejemplares conservados.

RESULTADOS

El número total de holoturias de cada especie presentes en el lugar de estudio fue de 4 *H. arguinensis*, 14 *H. tubulosa* y 22 *H. sanctori*.

En general, hay un claro aumento de la actividad por la noche y parece haber, asimismo, una clara diferenciación en cuanto al microhábitat utilizado por cada especie y su comportamiento críptico.

ACTIVIDAD DIARIA

En las figuras 2 y 3 se presenta la evolución del número de individuos de cada especie visibles en el momento de cada muestreo y su localización en la piscina. Como puede verse, el número de ejemplares aumenta desde el cre-

púsculo a medida que avanza la noche para decrecer a partir de la 1 de la madrugada hasta el amanecer: las tres especies muestran una marcada actividad nocturna, frente a una actividad nula o casi nula durante las horas de luz.

Como ya observara CRUMP (1966), la emergencia, aunque gradual, se produce más rápidamente que el regreso a los refugios respectivos.

HOLOTHURIA ARGUINENSIS

Es la única especie que mantuvo todos los individuos visibles de un modo continuado durante los días que duró el estudio.

Al igual que las otras dos especies, suele permanecer inmóvil durante las horas de luz para iniciar sus desplazamientos a últimas horas de la tarde, poco antes del crepúsculo. Tales desplazamientos no son simultáneos en todos los individuos ni tienen lugar los mismos días. Así, mientras el individuo 7 se trasladó 1 m aproximadamente en la noche del 3 al 4 de abril, no se observó ningún desplazamiento neto en los individuos 1, 4 y 6. Por el contrario, mientras 7 permaneció casi inmóvil durante la noche del 4 al 5 (fig. 2), los otros tres recorrieron distintas distancias: 6 inició su movimiento poco antes de las 19 horas y no se detuvo hasta las 21-23 h. En este tiempo salió de la mancha de *Caulerpa* en que se encontraba y, cruzando por un área de fango desprovisto de vegetación, se adentró de nuevo en una zona de pradera adyacente donde se asentó, habiendo recorrido unos 4 m con una velocidad media de aproximadamente 1'5 m/h y una velocidad máxima observada de aproximadamente 2 m/h.

Por su parte, 1 fue el único individuo que se desplazó durante el día, recorriendo alrededor de 1 m entre las 11 y las 17 h (4/4/86) para luego reanudar el movimiento a las 20'40 h y detenerse definitivamente en algún momento entre las 6 y las 7 h en la madrugada. Su desplazamiento neto fue de 1'4 m pero el recorrido total resultó ser de 2'4 m.

El ejemplar número 4, al contrario de los otros tres que se encontraban sobre el fondo, estaba situado en un saliente de la pared rocosa y realizó movimientos discontinuos. A las 17'30 h se desplazó ligeramente hacia abajo para evitar el quedar al descubierto por la bajamar. A las 19'30 h dirigió su extremo oral hacia el fondo y a lo largo de toda la noche, en especial entre las 23 y las 5 h, rodeó la prominencia rocosa para volver a su posición de partida al amanecer, recorriendo en total aproximadamente entre 1 y 1'5 m.

La total falta de desplazamiento durante las

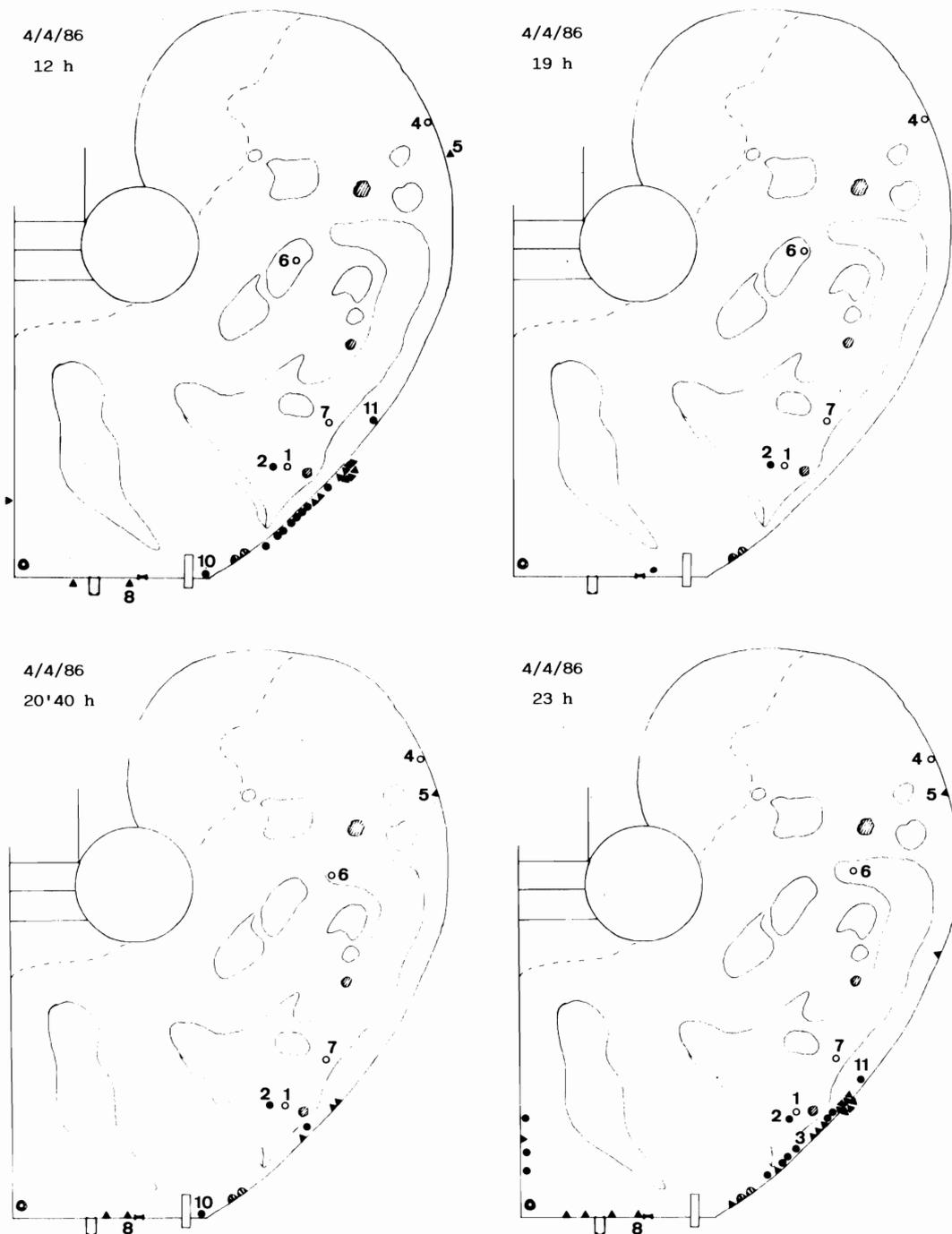
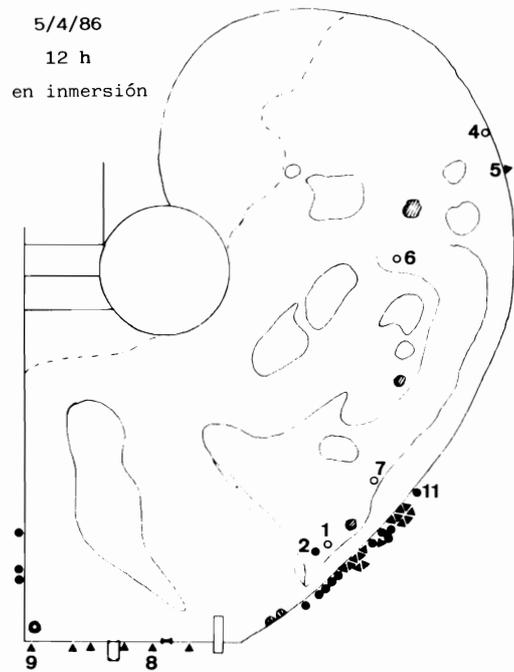
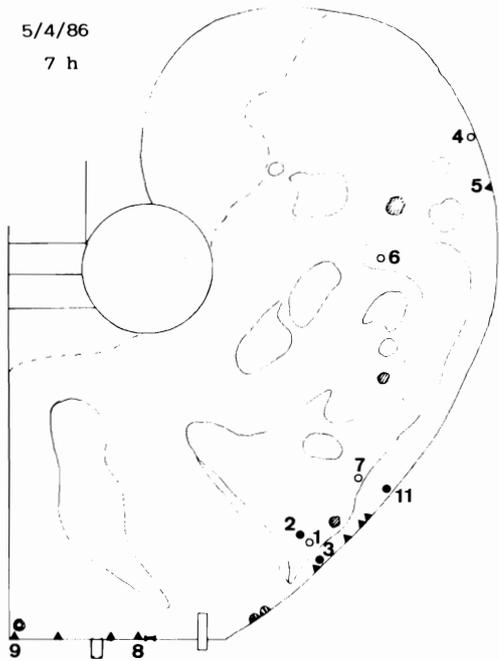
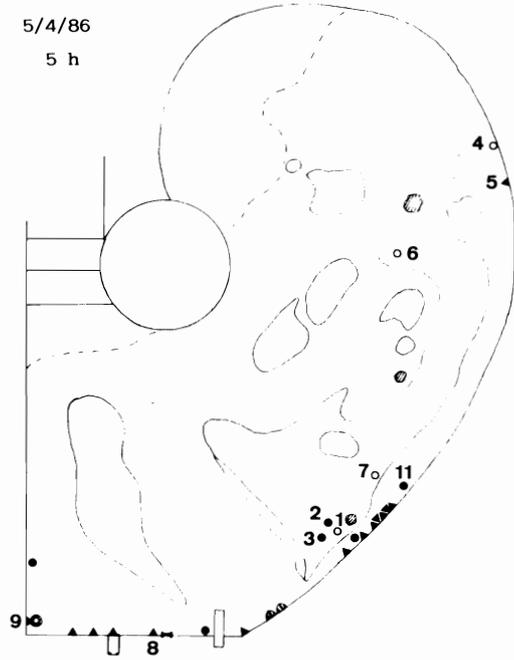
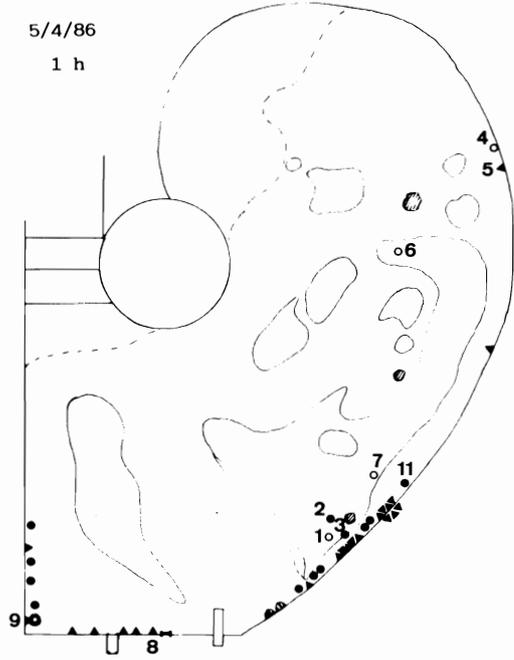


FIGURA 2. Evolución de la disposición de los individuos de las 3 especies de holoturianos sobre los fondos a distintas horas del día. Círculo blanco, *H. arguinensis*; círculo negro, *H. tubulosa*; triángulo negro, *H. sanctori*.

Evolution in the position of the specimens of the three species of holothurians on the bottom at different hours of the day. White circle, *H. arguinensis*; black circle, *H. tubulosa*; black triangle, *H. sanctori*.



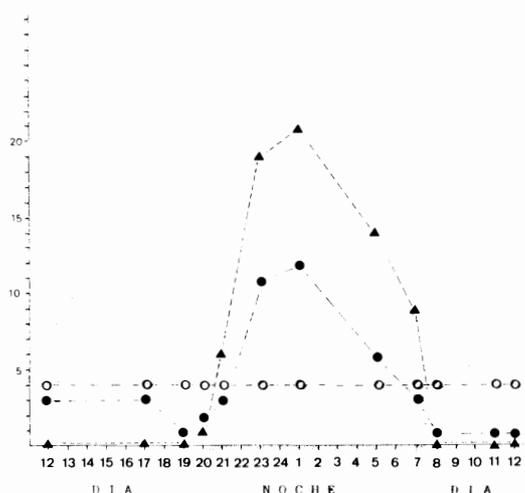


FIGURA 3. Número de individuos visibles de las 3 especies de holoturias estudiadas a distintas horas del día. Círculo blanco, *H. arguinensis*; círculo negro, *H. tubulosa*; triángulo negro, *H. sanctori*.

Number of visible specimens of the three species of holothurians studied at different hours during the day. White circle, *H. arguinensis*; black circle, *H. tubulosa*; black triangle, *H. sanctori*.

horas de luz queda de manifiesto en esta especie por los acúmulos de excrementos que se amontonan de manera considerable junto al extremo anal de los animales.

HOLOTHURIA SANCTORI

Al contrario que la especie anterior, todos los ejemplares permanecieron ocultos durante el día, y comenzaron a salir de sus escondites con el crepúsculo.

A las 20 h asomó el primer individuo, para alcanzarse el máximo de ejemplares a la 1 h. El regreso a los refugios se inicia a partir de esa hora, decreciendo el número de individuos a medida que avanza la noche y se acerca el amanecer, para, finalmente, ocultarse el último espécimen poco antes de que despenen los primeros rayos del sol.

Aunque esto no puede ser considerado como estricto, ni se da en todos los casos, hay una tendencia a que los primeros individuos en emerger sean los últimos en ocultarse.

Según las observaciones en los ejemplares que han podido ser seguidos, los desplazamientos no son muy grandes (sobre 1 m en 5 y 9, fig. 2). No obstante, estos son individuos que apenas se alejan de su oquedad de partida o que

vuelven a la misma, mientras que los que cambian de refugio resultan más difíciles de seguir al entrecruzarse con otros, por lo que se estima que, según los casos, estas distancias pueden llegar a ser sensiblemente mayores.

HOLOTHURIA TUBULOSA

En general, y como *H. sanctori*, esta especie se oculta en las grietas y comparte con ella muchas de las oquedades disponibles. Sin embargo, se observan diferencias significativas entre ambas especies. Pueden encontrarse ejemplares de *H. tubulosa* visibles sobre el fondo descubierto o en la pradera de *Caulerpa* durante las horas de luz. Mientras *H. sanctori* ocupa oquedades situadas a cualquier altura en la pared y siempre se dispone en ellas adherida a la roca, a *H. tubulosa* siempre se la encuentra descansando sobre el sustrato en las oquedades que quedan a ras de fondo. Por último, *H. tubulosa* aparece casi siempre recubierta, en mayor o menor grado, por arena o fango, restos de algas y epibiontes (generalmente actinias en densidades de hasta 110 individuos/ejemplar), mientras que *H. sanctori* no presenta nunca tales recubrimientos.

En cuanto a su actividad, no han sido observados desplazamientos durante el día excepto los de dos individuos (10 y 11) que se trasladaron unos 20 cm para ocultarse en la pared entre las 12 y las 17 h del 4/4/86.

Como en las otras especies, al atardecer (20 h) se inicia la actividad en los distintos ejemplares, que salen de sus escondites.

Los desplazamientos totales máximos fueron los de 2 y 3 con unos 2'2 m y 3'6 m respectivamente.

H. tubulosa es, de las tres, la especie cuyos individuos cambian más su localización.

MICROHÁBITAT Y ALIMENTACIÓN

Aunque todos los ejemplares se reparten en el interior de la piscina en el margen S-SE, que es el que linda con el mar abierto, hay una clara diferenciación en cuanto al tipo de hábitat o microhábitat en el que se encuentra a cada una de las especies (tabla 2).

H. arguinensis ocupa preferentemente las praderas de *Caulerpa* (75% de sus ejemplares) y, aunque puede aparecer en la pared rocosa (25%), nunca se oculta en las oquedades, siendo, además, la que más se adentra en la piscina.

H. tubulosa, durante el día, muestra preferencias por los lechos de fango en las oquedades

TABLA 2. Número de individuos de cada especie presentes en los distintos hábitats a las 12 h del mediodía y a las 01 h de la madrugada.

Numbers of individuals of each species present in different habitats at 12 h and at 01 a.m.

ESPECIES	PRADERA DE CAULERPA	PARED ROCOSA	OQUEDADES:		FONDOS FANGOSOS DESCUBIERTOS	
			ROCA	LECHO FANGOSO		
<i>H. sanctori</i>	0	0	22	0	0	12 h.
<i>H. tubulosa</i>	1	0	0	13	0	
<i>H. arguinensis</i>	3	1	0	0	0	
<i>H. sanctori</i>	0	22	0	0	0	1 a.m.
<i>H. tubulosa</i>	2	0	—	—	10	
<i>H. arguinensis</i>	3	1	0	0	0	

des situadas al pie de la pared (81-92%), aunque unos pocos ejemplares pueden aparecer junto a la pared sobre el fondo descubierto y libre de vegetación (18%) o en la pradera próxima (7-9%). Por la noche estas proporciones se invierten pasando a ser, a la 1 h en la madrugada, del 83% sobre fango descubierto y del 17% en la pradera.

Por su parte, *H. sanctori* ocupa en todos los casos los sustratos rocosos.

Por el contrario, se encuentran pocas diferencias entre los contenidos digestivos de las tres especies estudiadas. En todas ellas el contenido intestinal consiste principalmente en materia orgánica parda finamente particulada que queda retenida por mallas de 50 μ m y 200 μ m de luz, acompañada de algo de arenilla y restos de conchas de moluscos, tubos de poliquetos y alguna colonia de briozoos de diámetro comprendido entre 500 μ m y 1 mm.

Las principales diferencias radican en las fracciones más gruesas. La mayoría de los ejemplares de *H. tubulosa* y *H. arguinensis* presentan un porcentaje más elevado de materiales retenidos por la malla de 500 μ m y, aunque relativamente escasos, una cierta proporción de piedrecitas, restos de *Caulerpa* y otros materiales entre 1 y 6 mm de diámetro. Tal fracción está prácticamente ausente (a excepción de alguna piedrecita aislada o concha de gasterópodo) en los digestivos de *H. sanctori* y del único ejemplar de *H. arguinensis* recogido sobre la pared rocosa.

Al igual que otras especies (YINGST, 1982), *H. tubulosa* no selecciona partículas alimentarias de una talla determinada, ni existe relación entre la talla de los individuos y el tamaño de grano del sedimento ingerido (MASSIN & JANGOUX, 1976). *H. arguinensis* presenta contenidos intestinales semejantes a *H. tubulosa* en los ejemplares que comen sobre el fondo y a *H. sanctori* en los que lo hacen sobre la pared, por lo que se supone que las pequeñas diferencias

observadas entre las tres especies deben atribuirse más a las diferencias de microhábitat que a las que puedan existir en cuanto a la capacidad de seleccionar el alimento.

Aunque no se ha realizado un seguimiento continuado, el grado de repleción del tubo digestivo calculado en los individuos capturados el último día a las 13 h sugiere que existe alimentación continua en *H. tubulosa* (ya demostrado por MASSIN & JANGOUX, 1976) y *H. arguinensis*, mientras que esta es discontinua en *H. sanctori*.

DISCUSIÓN

Las observaciones realizadas sobre estas tres especies de holoturias confirman la generalización hecha anteriormente acerca de la preferencia de este grupo de organismos por la actividad nocturna, haciéndola extensiva, incluso, a especies que se alimentan continuamente, como en el caso de *H. tubulosa* o *H. arguinensis*, o que son visibles día y noche al no ocultarse en grietas u oquedades (*H. arguinensis* y algunos ejemplares de *H. tubulosa*), al igual que venía siendo observado en otras especies como *H. poli* (CRUMP, 1966), *H. thomasi*, *H. mexicana* e *Isostichopus badionotus* (HAMMOND, 1982a). Asimismo, y como en el caso de las dos últimas especies citadas (HAMMOND, 1982a) y otros equinodermos (*Paracentrotus lividus*, *Echinocyamus pusillus*, *Meoma ventricosa*, *Clypeaster rosaceus*, diversas ofiuras, etc.; SHEPERD & BOUDOURESQUE, 1979; TELFORD *et al.*, 1983; HAMMOND, 1982a; HENDLER, 1984), la actividad aumenta durante la tarde, culminando hacia la medianoche, momento a partir del cual declina; y como en los demás casos, las distancias recorridas en cada momento por cada individuo presentan gran variabilidad y no siguen reglas observables.

Los mayores desplazamientos tienen lugar al-

rededor de la puesta de sol o avanzada la noche. Las velocidades alcanzadas (2m/h) son, con mucho, inferiores a las descritas por HAMMOND (1982a) para *H. thomasi*.

El significado adaptativo del comportamiento críptico durante el día y la actividad nocturna en general, no parece estar muy claro (HAMMOND, 1982a; MEYER, 1982). Para el caso de los equinodermos, y en particular de las holoturias, diversos autores lo justifican como una protección contra los depredadores diurnos, principalmente peces, ya sean actuales (HENDLER & MEYER, 1982; MEYER, 1982; HENDLER, 1984a y b; WOODLEY, 1982) o ancestrales (BAKUS, 1968; HAMMOND, 1982a, HOBSON en HAMMOND, 1982a).

H. tubulosa es encontrada generalmente sobre cualquier tipo de sustrato, pero en especial en ambientes mixtos con rocas, algas y arena o fango y en las praderas de *Posidonia* del Mediterráneo, mientras que *H. sanctori* aparece exclusivamente donde hay rocas y arena o rocas y algas pero nunca, o rara vez, donde hay sólo fango o arena (CHERBONNIER, 1958; MASSIN & JANGOUX, 1976; GUSTATO & VILLARI, 1978; PAWSON, 1978; KOKOURAS & SINIS, 1981); abunda también en la pradera de *Posidonia* (obs. pers.).

En todo caso, parece evidente que existe una gran variabilidad de comportamientos intraespecíficos y algunas especies, aún mostrando preferencias claras por un determinado tipo de hábitat, conservan su capacidad de adaptarse a otros menos idóneos o apetecibles, en función de las presiones provenientes de la competencia intra o interespecífica (número limitado de oquedades o grietas adecuadas, limitaciones de alimento, etc.) o incluso, sin razón aparente; o bien, como sugieren SLOAN & VON BODUNGEN (1980) para *Isostichopus badionotus*, que, en otros casos, sea dicha competencia la que limite la capacidad de explotar diferentes hábitats y recursos.

Esta variabilidad, como en el caso de *H. tubulosa*, puede extenderse al comportamiento críptico: mientras la mayoría de los ejemplares se ocultan en oquedades durante el día, algunos permanecen en espacios abiertos (independientemente de que estén más o menos recubiertos de sedimento, algas o epibiontes).

Este comportamiento ambivalente ha sido también observado en otras especies como *H. thomasi* (PAWSON & CAYCEDO en HAMMOND, 1982a) o *H. difficilis* (BAKUS, 1968) y podría ser la explicación a las diferencias entre las observaciones de CRUMP (1966) y de MASSIN & JANGOUX (1976) sobre *H. tubulosa*. No obstante, aunque se confirman las anotaciones de Crump, véase el comentario

realizado al respecto en la introducción.

Estas observaciones sobre el comportamiento, el hábitat y el análisis de los contenidos intestinales de las especies estudiadas, hacen pensar, de acuerdo con otros autores (SLOAN, 1979; SLOAN & VON BODUNGEN, 1980; LAWRENCE, 1980; HAMMOND, 1982b), que las diferencias en el microhábitat son más importantes para el reparto de los recursos que la capacidad para seleccionar diferentes tamaños de granos. Si bien, por diversas razones (alimentación discontinua, menor volumen digestivo, mayor adherencia a las paredes verticales), *H. sanctori* presenta ciertas ventajas a la hora de explotar un recurso escaso y difícil como el sedimento depositado sobre las superficies rocosas.

El hecho de que algunos individuos cambien de localización, mientras otros regresan a las oquedades de las que partieron o permanecen más o menos inmóviles, puede deberse, de acuerdo con HAMMOND (1982a), al hecho de que ciertas localizaciones sean mejores que otras, o bien a haber agotado los recursos alimentarios del área que se abandona. Ya YAMANOUTI (en BAKUS, 1973) observa que *H. atra* y *S. variegatus* recorren mayores distancias en los fondos más pobres en alimento.

En el caso estudiado puede haber influido en algunos individuos el haber sido molestados por su reconocimiento durante la primera cartografía en inmersión.

Otro aspecto en el que las tres especies estudiadas muestran claras diferencias es en los mecanismos defensivos. *H. sanctori* es una especie de conducta críptica que permanece oculta en las grietas durante el día, adhiriéndose fuertemente a la roca con sus pedicelos ventrales cuando se intenta separarla del sustrato. No obstante, algunos ejemplares pueden resultar llamativos por su modelo de coloración a base de anillos claros rodeando la base de las papilas dorsales sobre el fondo oscuro del resto del tegumento, lo que podría ser una coloración típicamente aposemática, advertidora de la posesión de túbulos de Cuvier altamente adhesivos y resistentes.

H. tubulosa, además de ocultarse en grietas y oquedades, recubre su cuerpo con epibiontes y elementos extraños que la hacen prácticamente indistinguible del sustrato. Por otra parte, su resistencia a ser extraída de sus refugios no consiste en adherirse al sustrato mediante sus pedicelos, sino en hincharse de modo que resulta imposible hacerla salir de su escondite. Los individuos al descubierto, con su tamaño relativamente grande, emplean como última medida defensiva o de distracción la expulsión

TABLA 3. Media y desviación típica de la longitud del cuerpo, longitud del tubo digestivo, diámetro del tubo digestivo, volumen del tubo digestivo y grado de repleción intestinal en las tres especies de holoturias.

Mean and standard deviation of animal length, gut length, gut diameter, gut volume and repletion rate in the three species of holothurians.

ESPECIES	N.º	LONGITUD (cm)	LONGITUD DIGESTIVO (cm)	DIÁMETRO DIGESTIVO (cm)	VOLUMEN DIGESTIVO (cm ³)	GRADO DE REPLECIÓN LONG. DIG. LLENO/ LONG. DIG.
<i>H. sanctori</i>	12	10'2±2'9	54'0±23'8	0'51±0'08	12'15± 8'36	0'35±0'34
<i>H. tubulosa</i>	8	12'3±3'0	68'2±23'3	0'71±0'13	29'47±16'49	0'89±0'16
<i>H. arguinensis</i>	4	18'6±3'8	70'5±13'2	0'74±0'08	31'36±10'44	0'86±0'24

del tubo digestivo y los árboles respiratorios.

Finalmente, *H. arguinensis* es la especie aparentemente más desprotegida ya que ni se oculta en grietas, ni se recubre con otros materiales (o muy raramente), ni presenta túbulos de Cuvier. Sin embargo, cuenta con su gran tamaño —es la mayor de las tres especies (véase tabla 3)— y con sus papilas dorsales extremadamente desarrolladas y puntiagudas que resaltan sobre el cuerpo algo más claro, lo que confiere un aspecto espinoso y resistente al animal.

Un estudio obligadamente breve como este, por las razones expuestas, deja necesariamente en el aire numerosas cuestiones que requerirían investigaciones más detalladas: como el por qué de las preferencias por una oquedad u otra, las razones por las que se apiñan tres, cuatro y hasta siete individuos de la misma o de distinta especie en una misma oquedad, mientras otras adyacentes, aparentemente similares, permanecen desocupadas; las causas reales que mueven a las holoturias a cambiar de localización, o la forma en que los individuos reconocen y se dirigen a sus refugios al amanecer.

Los ejemplares que han sido observados regresando a sus escondites de partida desde unos 60 cm o más, lo hacen sin titubear en el camino de vuelta. ¿Se trata simplemente de un fenómeno de escototaxis (detección y movimiento hacia áreas oscuras distantes), como al parecer demuestran algunos experimentos en el erizo *Diadema antillarum* (WOODLEY, 1982)?, o bien, ¿pueden, incluso, aprender y memorizar el camino recorrido?

BIBLIOGRAFÍA

- BAKUS, G. J. 1968. Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians. *Marine Biology*, 2 (1): 23-32.
- 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. In: *Biology and Geology of Coral Reefs, vol. II: Biology I*: 325-367. Academic Press. New York and London.
- CAMERON, J. L. & FANKBONER, P. V. 1986. Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproductive periodicity and spawning behavior. *Can. J. Zool.*, 64: 168-175.
- CLARK, A. M. 1976. Echinoderms of Coral Reefs. In: *Biology and Geology of Coral Reefs, vol. III: Biology 2*: 95-123. Academic Press. New York and London.
- CRUMP, R. G. 1966. The diurnal activity of holothurians. In: LYTHGOE, J. N. & WOODS, J. D. (Eds.), *Malta '65. Symposium of Underwater Association for Malta 1965*: 43-45.
- CHERBONNIER, G. 1958. Echinodermes. In: *Faune marine des Pyrénées-Orientales Fascicule 2*: 54-67. Université de Paris, Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.
- DART, J. K. G. & RAINBOW, P. S. 1976. Some Underwater Techniques for Estimating Echinoderm Populations. In: DREW, E. A., LYTHGOE, J. N. & WOODS, J. D. (Eds.), *Underwater research*: 303-311. Academic Press. London.
- ENGSTROM, N. A. 1982. Brooding behavior and reproductive biology of a subtidal Puget Sound sea cucumber, *Cucumaria lubrica* (Clark, 1901) (Echinodermata: Holothuroidea). In: LAWRENCE, J. M. (Ed.), *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay*: 447-450. A. A. Balkema. Rotterdam.
- FERLIN-LUBINI, V. & RIBI, G. 1978. Daily activity pattern of *Astropecten aranciacus* (Echinodermata: Asteroidea) and two related species under natural conditions. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 31: 117-127.
- GUSTATO, G. & VILLARI, A. 1978. Sulla distribuzione delle specie del genere *Holothuria* nel Golfo di Napoli. *Boll. Soc. Natur. Napoli*, 87: 413-426.
- HAMMOND, L. S. 1982a. Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bulletin of Marine Sciences*, 32 (2): 549-571.
- 1982b. Analysis of Grain-Size Selection by Deposit-Feeding Holothurians and Echinoids (Echinodermata) from a Shallow Reef Lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Marine Ecology, Progress Series*, 8: 25-36.
- HENDLER, G. 1984a. Brittlestar Color-Change and Phototaxis (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiocomidae). *Marine Ecology*, 5 (4): 379-401.
- 1984b. The Association of *Ophiothrix lineata* and *Callyspongia vaginalis*: A Brittlestar-Sponge Cleaning Symbiosis? *Marine Ecology*, 5 (1): 9-27.

- HENDLER, G. & MEYER, D. L. 1982. Ophiuroids *Flagrante delicto* and notes on the spawning behavior of other echinoderms in their natural habitat. *Bulletin of Marine Science*, 32 (2): 600-607.
- KOUKOURAS, A. S. & SINIS, A. I. 1981. Benthic Fauna of the North Aegean Sea. II. Crinoidea and Holothuroidea (Echinodermata). *Vie Milieu*, 31 (3-4): 271-281.
- LAWRENCE, J. M. 1980. Numbers and biomass of the common Holothuroidea on the Windward reef flat at Enewetak atoll, Marshall Islands. In: JANGOUX, M. (Ed.), *Echinoderms: Present and Past*: 201-204. A. A. Balkema. Rotterdam.
- LIDDELL, W. D. 1982. Suspension feeding by Caribbean comatulid crinoids. In: LAWRENCE, J. M. (Ed.), *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay*: 33-39. A. A. Balkema. Rotterdam.
- MAGNUS, D. B. E. 1967. Ecological and Ethological Studies and Experiments on the Echinoderms of the Red Sea. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 635-664.
- MASSIN, C. & DOUMEN, C. 1986. Distribution and feeding of epibenthic holothuroidea on the reef flat of Laing Island (Papua New Guinea). *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 31: 185-195.
- MASSIN, C. & JANGOUX, M. 1976. Observations écologiques sur *Holothuria tubulosa*, *H. poli* et *H. forskali* (Echinodermata - Holothuroidea) et comportement alimentaire de *H. tubulosa*. *Cahiers de Biologie Marine*, 17: 45-59.
- MEYER, D. L. 1982. Food and feeding mechanisms: Crinozoa. In: JANGOUX, M. & LAWRENCE, J. M. (Eds.), *Echinoderm nutrition*: 25-42. A. A. Balkema. Rotterdam.
- MEYER, D. L. & MACURDA, D. B. 1980. Ecology and Distribution of the Shallow-Water Crinoids of Palau and Guam. *Micronesica*, 16 (1): 59-99.
- MLADENOV, P. V. 1983. Breeding Patterns of Three Species of Caribbean Brittle Stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *Bulletin of Marine Science*, 33 (2): 363-372.
- PAWSON, D. L. 1966. Ecology of Holothurians. In: BOOLOOTIAN, R. (Ed.), *Physiology of Echinodermata*: 63-71. Interscience. New York, London.
- 1978. The Echinoderm Fauna of Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Smithsonian contributions to the marine sciences*, 2: 1-31.
- 1982. Holothuroidea. In: PARKER, S. P. (Ed.), *Synopsis and classification of living organisms*: 813-818. McGraw-Hill. New York.
- PEARSE, J. S.; McCLARY, D.; SEWELL, M. A.; AUSTIN, W. C.; PÉREZ-RUZAFÁ, A. & BYRNE, M. (en prensa). Simultaneous spawning of six species of echinoderms in Barkley Sound, Vancouver Island, Canadá.
- PÉREZ-RUZAFÁ, A. 1984. *Estudio sistemático, ecológico y biogeográfico de la Clase Holothuroidea (Echinodermata) en las Islas Canarias*. Tesis de Licenciatura. Universidad de La Laguna.
- PÉREZ-RUZAFÁ, A., BACALLADO, J. J. & MARCOS, C. 1984. Algunas citas nuevas y otras holoturias (Holothuroidea, Echinodermata) de interés para la fauna de las Islas Canarias (España). *Actas IV Simposio Iberico de Estudios do Benthos Marinho*, III: 277-284.
- PÉREZ-RUZAFÁ, A. & MARCOS, C. 1985. Técnicas de recolección y estudio en la Clase Holothuroidea. I. Generalidades, sistemática, ecología, biología y comportamiento. *Anales de Biología*, 3: 13-36.
- RIBI, G. & JOST, P. 1978. Feeding rate and duration of daily activity of *Astropecten aranciacus* (Echinodermata: Asteroidea) in relation to prey density. *Marine Biology*, 45: 249-254.
- SHEPHERD, S.-A. & BOUDOURESQUE, C.-F. 1979. A preliminary note on the movement of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Trav. sci. parc nation. Port-Cros*, 5: 155-158.
- SLOAN, N. A. 1979. Microhabitat and Resource Utilization in Cryptic Rocky Intertidal Echinoderms at Aldabra Atoll, Seychelles. *Marine Biology*, 54: 269-279.
- SLOAN, N. A. & BODUNGEN, B. 1980. Distribution and Feeding of the Sea Cucumber *Isostichopus badionotus* in Relation to Shelter and Sediment Criteria of the Bermuda Platform. *Marine Ecology, Progress Series*, 2: 257-264.
- TELFORD, M., HAROLD, A. S. & MOOL, R. 1983. Feeding structures, behavior and microhabitat of *Echinocyamus pusillus* (Echinoidea: Clypeasteroidea). *Biol. Bull.*, 165: 745-757.
- THAIN, V. M. 1971. Diurnal rhythms in snails and starfish. In: CRISP, D. J. (Ed.), *Proceedings of the 4th European Symposium on Marine Biology*: 513-537. Cambridge University Press. Cambridge.
- VAIL, L. 1987. Diel patterns of emergence of crinoids (Echinodermata) from within a reef at Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology*, 93: 551-560.
- WOODLEY, J. D. 1982. Photosensitivity of *Diadema antillarum*: Does it show scoto-taxis? In: LAWRENCE, J. M. (Ed.), *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay*: 61. A. A. Balkema. Rotterdam.
- YINGST, J. Y. 1982. Factors influencing Rates of Sediment Ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), an Epibenthic Deposit-Feeding Holothurian. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 14: 119-134.