

Conectividad y biología de la conservación en el Mediterráneo. Una perspectiva genética basada en especies clave de invertebrados marinos bentónicos.

Pilar Casado-Amezúa

Grupo de Biodiversidad Marina. Dpto. de Ciencias de la Vida. Universidad de Alcalá.

p.casadoamezua@gmail.com

RESUMEN

Comprender los patrones de dispersión, estructura de las poblaciones y conectividad entre estas es de gran utilidad a la hora de establecer estrategias de manejo y conservación de especies. Los marcadores moleculares son herramientas útiles para la evaluación indirecta de estos procesos y patrones asociados. Su aplicación se basa en dos aspectos: i) entender los cambios genéticos que afectan a la supervivencia de las especies; ii) proporcionar información genética utilizable para la mejor gestión de las especies. Recientemente, se está viendo incrementado el número de estudios que se centran en especies clave de invertebrados marinos de carácter bentónico.

Este artículo de revisión pretende dar a conocer los estudios llevados a cabo durante los últimos diez años con la aplicación de herramientas genéticas al campo de la conectividad entre y dentro de poblaciones de especies clave de invertebrados bentónicos del Mediterráneo; con el objetivo final de su aplicación en la disciplina de biología de conservación. Se centra en dos grupos de estudios: modelos de dispersión a pequeña escala y modelos de conectividad a mayores escalas espaciales, o la interacción entre la capacidad de dispersión larvaria y las condiciones oceanográficas.

Palabras clave: Ecología molecular, conectividad, conservación, invertebrados marinos bentónicos, mar Mediterráneo.

INTRODUCCIÓN

La conectividad, o el intercambio de individuos entre poblaciones, es un tema central en ecología marina y conservación. El grado en que las poblaciones se autoabastecen de nuevos individuos o intercambian individuos con otras poblaciones tiene consecuencias para su regulación y resiliencia (capacidad para adaptarse a un entorno fluctuante); constituyendo un paso fundamental para el desarrollo de estrategias de conservación de las especies marinas, y para el diseño de redes de reservas marinas dentro de paisajes degradados y fragmentados (Botsford *et al.*, 2001). Desentrañar los procesos que conducen a la conectividad entre poblaciones está vinculado al conocimiento de las características biológicas de las especies, tales como el éxito reproductivo, el potencial de dispersión en cualquier fase del ciclo de vida y las variaciones demográficas de las poblaciones, así como los factores abióticos que pueden afectar a la dispersión de las especies (i.e. corrientes superficiales y barreras al flujo génico).

Proyectos de investigación-conservación

En el caso de la mayoría de especies de invertebrados bentónicos, el carácter sésil de los adultos hace que la conectividad entre poblaciones se produzca principalmente durante el estadio larvario de su ciclo de vida. Dado que, en general, las rutas y distancias de dispersión de las larvas son difíciles de estudiar a través de metodologías de seguimiento activo, las herramientas moleculares proporcionan un instrumento ideal como evaluación indirecta de la dispersión de estas especies y la conectividad entre poblaciones (Cowen y Sponaugle, 2009).

La aplicación de herramientas moleculares genéticas a problemas de ecología es lo que se conoce como "Ecología Molecular". El aspecto central de la Ecología Molecular es la integración de estas herramientas con cuestiones biológicas básicas, otorgando por tanto una mayor robustez científica a debates tradicionales en ecología. La elección del marcador molecular más apropiado depende de la facilidad de uso, el nivel de variación intraespecífica (entre individuos de la misma especie), y las características evolutivas de este (Avice, 2004). Las herramientas moleculares más utilizadas recientemente son las basadas en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés), técnica con la cual se consigue amplificar una región determinada del genoma que se ha comprobado anteriormente tiene variabilidad intraespecífica, como son los marcadores basados en el ADN mitocondrial y nuclear de las especies, y las regiones microsatélite (regiones del genoma constituidas por repeticiones en tándem de unos pocos pares de bases (1 a 6), cuya variación viene determinada por los diferentes números de repeticiones, dando fragmentos amplificados por PCR de distinto tamaño). Los marcadores moleculares permiten la obtención de información a diferentes niveles: sobre la estructura de las poblaciones, el flujo génico entre estas relaciones de parentesco entre individuos y patrones históricos de biogeografía (Godoy, 2009). Todo esto permite la inferencia de la dispersión larvaria y el reclutamiento en las poblaciones.

Estas técnicas permiten la detección de barreras al flujo génico, procesos de regresión de las poblaciones y cuellos de botellas o aislamiento y fragmentación. A través de la caracterización genética de las especies, pueden establecerse dentro de cada una de las diferentes poblaciones locales (entendiendo por tales los conjuntos de individuos que interactúan regularmente unos con otros), si estas son cerradas (el intercambio de individuos o larvas con otras poblaciones locales no existe o es muy raro y su crecimiento depende de la reproducción dentro de la misma) o abiertas (el intercambio de individuos o larvas con otras poblaciones es común y su crecimiento depende también de la importación o inmigración) (Hellberg y Taylor, 2002). En estudios sobre biología de la conservación, estas técnicas han sido ampliamente utilizadas en el caso de vertebrados terrestres; su aplicación en el medio marino ha sido principalmente aplicada en el campo de las pesquerías, para la identificación de stocks de peces o en acuicultura. Recientemente, se está viendo incrementado el número de estudios que se centran en especies clave de carácter bentónico. Como especies claves se consideran a aquellas que tienen un efecto sobre la comunidad en la que viven desproporcionadamente alto pese a que su biomasa no sea elevada, de forma que su retirada altera mucho el ecosistema y las redes tróficas.

La aplicación de estas herramientas en la biología de la conservación de especies claves de invertebrados marinos bentónicos se basa en dos aspectos fundamentales: i) entender los cambios genéticos que afectan a la supervivencia de las especies; ii) proporcionar información genética utilizable para la mejor gestión de las especies. En este último aspecto destacan la identificación de unidades de conservación, definiendo si una población concreta merece protección o no al identificar, entre otros aspectos, procesos de endogamia y fenómenos de hibridación e introgresión de las poblaciones.

Proyectos de investigación-conservación

El mar Mediterráneo ofrece una amplia variedad de medios para que los individuos se dispersen dentro y entre poblaciones, por medio de las corrientes locales y generales, así como varias barreras oceanográficas para la dispersión (Fig. 1). Estos obstáculos pueden actuar sutilmente, retardando el movimiento bidireccional, en una dirección frente a otra, lo que puede conducir a la evaluación del alcance y la extensión de la dispersión entre poblaciones.

Esta revisión resume una visión práctica de estudios modelo llevados a cabo durante los últimos diez años con la aplicación de herramientas genéticas a la dispersión larvaria y conectividad entre y dentro de poblaciones de especies clave de invertebrados bentónicos del Mediterráneo, con el objetivo final de su aplicación en la disciplina de biología de conservación.

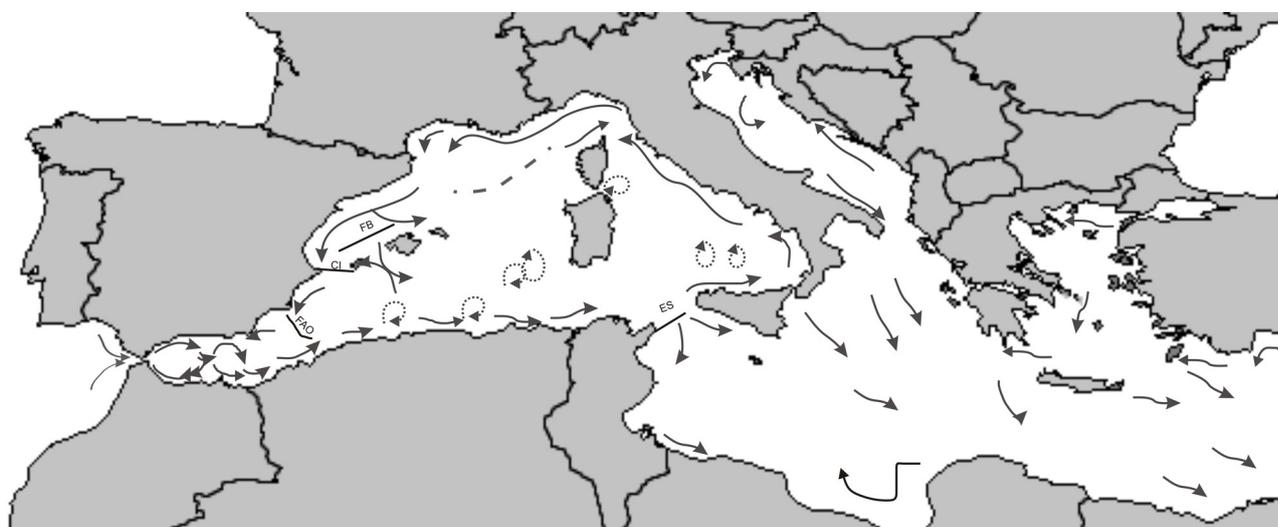


Figura 1. Esquema del sistema general de corrientes del Mediterráneo. Las flechas con líneas discontinuas indican inestabilidad de las corrientes, remolinos y meandros. (Modificado de Millot *et al.*, 1999). Se indican las barreras oceanográficas que se han estudiado afectan a la conectividad entre poblaciones de invertebrados marinos: el frente Almería-Orán (FAO), el frente balear (FB), el canal de Ibiza (CI) y el estrecho de Sicilia (ES).

UTILIDAD Y APLICACIONES DE LOS MODELOS DE CONECTIVIDAD A DISTINTAS ESCALAS

Una comprensión completa de los procesos que afectan a la dispersión de las larvas a diferentes escalas geográficas, y los factores que impulsan estos es esencial para evaluar los patrones de conectividad, la dinámica de las poblaciones, estructura genética y biogeografía de muchas especies costeras.

MODELOS DE DISPERSIÓN A PEQUEÑA ESCALA

A pequeña escala, de menos de 1 km, el tamaño y la interconexión de las unidades de reproducción son parámetros importantes para llevar a cabo estrategias de conservación, ya que las poblaciones pequeñas y aisladas son vulnerables a la depresión endogámica, lo que podría reducir su potencial evolutivo y aumentar su riesgo de extinción (Saccheri *et al.*, 1998). El término “tamaño de vecindario”, define la variación en la distancia de dispersión de la descendencia con respecto a sus padres (Wright, 1949).

Proyectos de investigación-conservación

Llevando esto al mundo real, y teniendo en cuenta que la dispersión de los invertebrados marinos se debe principalmente a la biología de sus larvas, cabe pensar que las especies cuyas larvas se dispersan a grandes distancias tendrán grandes vecindarios y al contrario si la dispersión es baja. Este parámetro es fundamental para entender cómo las especies marinas utilizan el paisaje marino y por tanto es fundamental para la futura gestión y los planes de conservación y para el correcto diseño de las Áreas Marinas Protegidas (AMPs) (Palumbi, 2004).

Uno de los estudios más relevantes a pequeña escala, se ha llevado a cabo en el coral rojo, *Corallium rubrum*, (Fig.2A). Este coral, es una especie atlanto-mediterránea distribuida principalmente en el Mediterráneo Occidental y las costas atlánticas de Portugal, Islas Canarias y Cabo Verde. Habita zonas rocosas como cuevas y extraplomos entre los 5 y 800 metros de profundidad (Zibrowius *et al.*, 1984). Se considera una especie clave, base de los ecosistemas del coralígeno Mediterráneo, hábitat de una amplia diversidad de especies animales y vegetales. Las poblaciones de este coral han sido desde antaño explotadas con fines decorativos, esto unido a las mortandades masivas recientes de las poblaciones localizadas a bajas profundidades (5-50m de profundidad), atribuidas al incremento actual de la temperatura superficial del mar (Garrabou *et al.*, 2009), han hecho que las poblaciones de este precioso coral se vean diezgadas a lo largo de toda su área de distribución. Es una especie gonocórica (i.e. sexos separados) e incubadora (i.e. fecundación y desarrollo embrionario en el interior del pólipo madre), por lo que es de esperar que las larvas posean escasa capacidad de dispersión. Este restringido potencial de dispersión de las larvas se revela en la distribución agregada de las colonias de coral rojo (Harmelin *et al.*, 1985). El primer estudio genético a pequeña escala llevado a cabo sobre esta especie (Costantini *et al.*, 2007), en dos poblaciones de la costa de Liguria, mostró con el uso de marcadores microsatélite una elevada heterogeneidad genética a escalas espaciales de tan sólo 10 metros sugiriendo que la mayor parte de la dispersión larvaria se da lugar a menos de esta distancia del pólipo madre, corroborando la escasa movilidad de las larvas del coral rojo. En un estudio posterior (Ledoux *et al.*, 2010), llevado a cabo en una localidad en el norte de la cuenca occidental del Mediterráneo, también con marcadores microsatélite y tomando también en consideración el tamaño y la edad de las colonias con el fin de proporcionar una mejor evaluación de la estructura temporal genética de la población; el patrón de aislamiento por distancia reveló un tamaño de vecindario de 75 individuos, con una media de distancias de la descendencia con respecto a sus progenitores de 22,6 y 32,1 cm. Estas estimaciones están en concordancia con la estimación anterior. Por tanto, los estudios genéticos a pequeña escala sobre el coral rojo indican que las poblaciones de este coral son cerradas y que los procesos locales pueden desempeñar un papel importante en su biología.

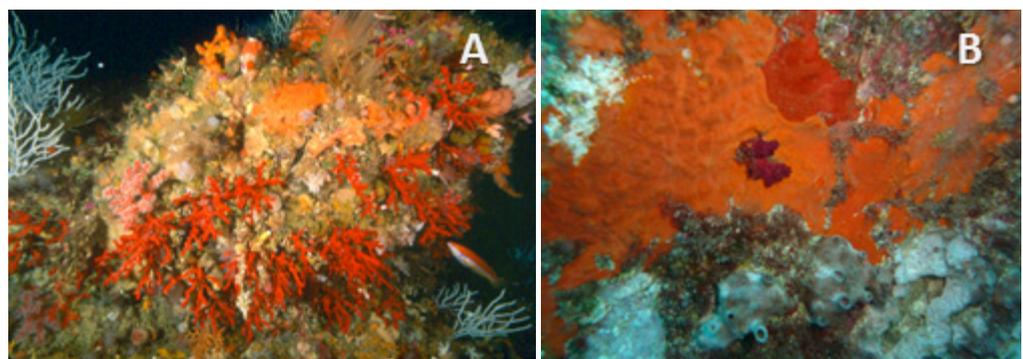


Figura 2. A: comunidades del coralígeno Mediterráneo dominadas por el coral rojo (*Corallium rubrum*). Fotografía: Juan Carlos Calvín. B: esponja anaranjada (*Crambe crambe*). Fotografía: María Segovia.

Proyectos de investigación-conservación

AGUJEROS EN LOS ESTUDIOS GENÉTICOS A PEQUEÑA ESCALA: ACONTECIMIENTOS DE REPRODUCCIÓN ASEJUAL

Los estudios a pequeña escala también deben tener en cuenta la presencia de eventos de reproducción asexual en las especies de invertebrados marinos bentónicos.

La esponja anaranjada (*Crambe crambe*, Fig. 2B) es una especie incubadora que además de reproducirse sexualmente, tiene reproducción asexual por eventos de fisión (Turón *et al.*, 1998). Un estudio a pequeña escala de una sola pared rocosa (distancias entre individuos de 0 a 7 m), con el uso de marcadores microsatélite (Calderón *et al.*, 2007), reveló que la reproducción asexual juega un papel importante en la estructura de las poblaciones de esta esponja, observándose clones (i.e. individuos genéticamente iguales) cada 70-80 cm. Así pues, a la hora de establecer la dispersión larvaria de las poblaciones a distintas escalas espaciales, hay que tener en cuenta la presencia de este tipo de reproducción en algunas especies con la finalidad de eliminar el efecto de la clonalidad en las poblaciones.

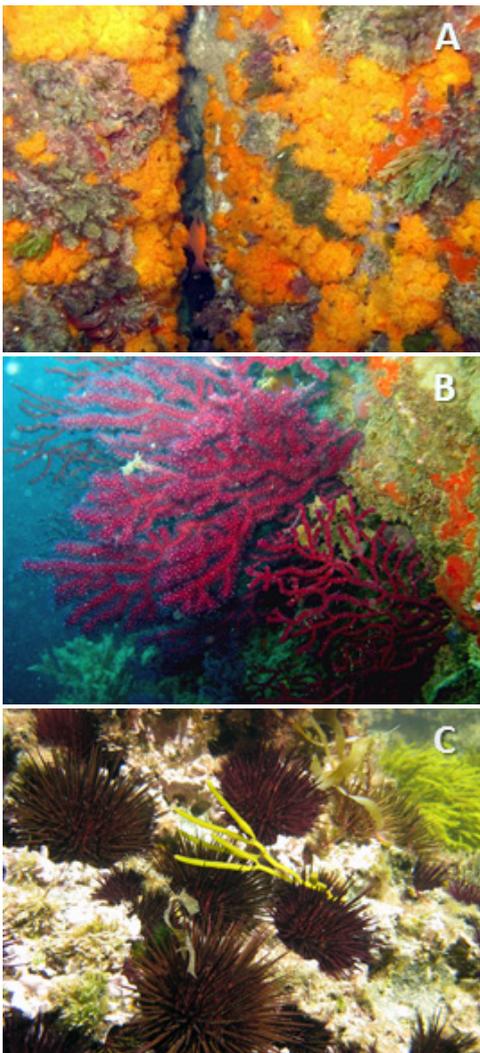
Figura 3.
A: colonias del coral naranja (*Astroides calycularis*).
B: colonias de la gorgonia roja (*Paramuricea clavata*).
Fotografías: Luis Sánchez-Tocino.
C: erizo común (*Paracentrotus lividus*).
Fotografía: Nuno Alves.

ESTUDIOS A DIFERENTES ESCALAS: LA INTERACCIÓN ENTRE LA CAPACIDAD DE DISPERSIÓN LARVARIA Y LAS CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS.

Cuando el aislamiento por distancia juega un papel importante en la conectividad entre las poblaciones.

En el caso de invertebrados cuya fase larvaria posee un escaso potencial de dispersión, la distancia espacial entre las poblaciones juega un papel fundamental en la heterogeneidad genética y estructuración de éstas.

El coral naranja del Mediterráneo (*Astroides calycularis*, Fig. 3A) es una especie de coral escleractinio azooxantelada y colonial, cuya área de distribución está limitada a las costas rocosas de la cuenca del Mediterráneo suroccidental (Zibrowius, 1995). Este coral está experimentando una regresión debido al impacto antropogénico de la mayoría de las costas rocosas donde se localiza (Moreno *et al.*, 2008). Es una especie gonocórica e incubadora, cuyas larvas adquieren un comportamiento demersal al ser liberadas al medio (Goffredo *et al.* 2010). Un estudio realizado por Casado-Amezúa *et al.* (2012) con el uso de marcadores microsatélite a diferentes escalas espaciales, desde menos de un kilómetro a miles de kilómetros de distancia, abarcando la mayor parte del área de distribución conocida de la especie y en poblaciones de las cuencas del mar de Alborán, Argelina y mar Tirreno, demostró que la homogeneidad genética de las poblaciones del coral naranja sólo se encuentra en el rango de 0.6-1 km de distancia. En localidades más distantes, la diferenciación genética correspondió con un modelo “paso a paso” de conectividad y flujo génico, en el que las poblaciones son más propensas a intercambiar individuos con localidades adyacentes en lugar de con los más distantes (Kenchington *et al.*, 2006). Este estudio también concluyó que eventos de dispersión eventual fuera del lugar donde pueden haber sido producidas las larvas debido a las corrientes superficiales y locales, podrían contribuir al intercambio de individuos con otras poblaciones más distantes. Por lo que no es solo la biología de la larva la que juega un papel fundamental en la conectividad entre sus poblaciones, si no también los factores abióticos como son las corrientes locales, generales y barreras oceanográficas.



Proyectos de investigación-conservación

Por otra parte, la gorgonia roja (*Paramuricea clavata*, Fig. 3B) es una especie colonial que habita el coralígeno Mediterráneo. Es una especie de crecimiento lento y longeva (50-100 años), que actúa como ingeniero de ecosistemas generando estructura espacial, y que juega un papel importante en el mantenimiento de la biomasa y la biodiversidad en los conjuntos asociados (Ballesteros, 2006). La gorgonia roja es una especie atlanto-mediterránea ampliamente distribuida en la cuenca occidental del Mediterráneo, a profundidades de 5-200 m. Es una especie gonocórica e incubadora cuyas larvas tienen un comportamiento similar al de las del coral naranja. El estudio llevado a cabo por Mokhtar-Jamaï *et al.* (2011) con marcadores microsatélite a escalas espaciales, de 10m a 3.000 km y tomando en consideración poblaciones representativas de la especie a lo largo de toda su área de distribución, concluyó que es principalmente el comportamiento de la larva de la especie el causante de la elevada estructura genética de las poblaciones a escasa distancia, en sinergia con tres posibles obstáculos al flujo de genes en el Mediterráneo: el frente Almería-Orán, el canal de Ibiza y el frente Balear. Este estudio introdujo además la importancia del muestreo a distintas profundidades en una escala local, al comparar las diferentes poblaciones de la gorgonia roja a dos profundidades diferentes, encontrando resultados diferentes dependientes del rango de profundidad muestreado, lo que sugiere que el flujo de genes entre las profundidades es impulsado probablemente por el flujo de agua local, la topografía, y la presencia de corrientes termohalinas en verano. Cabe destacar que los estudios que relacionan la estructura de población a diferentes profundidades son escasos y hay que tener en cuenta este factor para estudiar la estructura y conectividad de las poblaciones.

Homogeneidad genética, poblaciones abiertas.

Las poblaciones de especies de invertebrados con larvas planctónicas, que pasan gran parte de su duración en la columna de agua, muestran elevada similitud genética en amplias escalas geográficas como consecuencia de un gran flujo génico.

La mayoría de los estudios realizados en el Mediterráneo, se centran en el erizo de mar común (*Paracentrotus lividus*, Fig. 3C). Esta especie es una especie clave en las comunidades bentónicas sublitorales del Mediterráneo, debido a que su actividad es uno de los factores principales que regulan la abundancia de algas (Palacín *et al.*, 1998). Las larvas de erizos pueden dispersarse a escalas de cientos de kilómetros, por lo que es razonable pensar que el grupo de larvas está bien mezclado en grandes escalas espaciales. Se han caracterizado dos eventos de desove a lo largo del ciclo de vida de la especie, un desove principal en primavera y eventos más pequeños en otoño (Tomás *et al.*, 2004). El estudio llevado a cabo por Duran *et al.* (2004) ofreció la primera visión sobre la diversidad genética y estructura poblacional de esta especie considerando poblaciones de toda la Península Ibérica, las costas atlánticas de Portugal, Francia y las Islas Canarias y el marcador mitocondrial citocromo oxidasa I (COI). Más recientemente, Maltagliati *et al.*, (2011), estudiaron la estructura genética de poblaciones del Mediterráneo y del Atlántico, con el marcador mitocondrial citocromo b. Ambos estudios confirman una homogeneidad genética general dentro de las muestras del Mediterráneo, incluso entre las poblaciones a ambos lados del Frente Almería-Orán (que separa el Mar de Alborán del resto del Mediterráneo), que actúa como una fuerte barrera para la diferenciación entre poblaciones de otras especies (Patarnello *et al.*, 2007). Por otra parte, ambos estudios confirmaron una débil heterogeneidad genética entre las poblaciones del Mediterráneo y las del Atlántico, y en el último estudio, entre las de ambas regiones y las del Mar Adriático.

APLICACIONES PARA LA GESTIÓN Y CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES Y DISEÑO DE ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS (AMPs)

El Mediterráneo se considera como uno de los “hotspot” de biodiversidad marina a nivel mundial, con una mezcla de elementos subtropicales y templados y un gran porcentaje de endemismos. Una revisión reciente (Collet *et al.*, 2010) ha puesto de manifiesto que se conocen en este mar cerca de 11.000 especies de invertebrados marinos. Aun así, la información sobre la biología de numerosas especies de invertebrados es escasa y, en consecuencia, la consideración de estas especies a la hora de establecer planes de conservación y gestión, pese a ser las principales especies formadoras de hábitats bentónicos y dar cobijo y alimento a la mayoría de especies de la cadena trófica.

Las áreas marinas protegidas (AMPs), juegan un papel fundamental en la gestión y conservación de las especies. Uno de los objetivos de las AMPs es proteger la diversidad genética de las especies que albergan en las áreas donde están localizadas (Kelleher, 1999). El desarrollo de estrategias de conservación y el diseño de las AMPs debería centrarse en la modelación espacial de la dinámica de las poblaciones, especialmente teniendo en cuenta la dispersión larvaria y por tanto conectividad entre poblaciones (Cowen *et al.*, 2007). Estas áreas juegan un papel fundamental a escalas más allá de sus límites, así pues el análisis de la estructura genética a nivel local, también es fundamental a la hora de establecer valores mínimos de dispersión larvaria y procesos de reproducción asexual (Palumbi, 2003). En el Mediterráneo, desde el punto de vista de las áreas marinas protegidas, se ha escrito algo sobre su papel como exportadoras de larvas o adultos a las áreas próximas, aunque son pocos los trabajos que lo corroboren. Por otro lado, apenas se ha comentado el papel de tales reservas como importadoras de larvas. Otro aspecto, muy debatido ha sido si es más conveniente establecer una red de numerosas reservas marinas de pequeño tamaño repartidas a lo largo de todo el litoral o si, por el contrario, es mejor la existencia de pocas reservas grandes en zonas adecuadamente seleccionadas (Halpern y Warner, 2003). Aunque varios autores coinciden en la primera opción (e.g. Shanks *et al.*, 2003; Boudouresque *et al.*, 2005), todavía queda trabajo por hacer a la hora de establecer casos específicos y regionales. Para resolver estas cuestiones, y otras muchas relacionadas con los espacios marinos protegidos es necesario, una vez más, el estudio de los aspectos anteriormente mencionados.

REFERENCIAS

- AVISE, J.C., 2004. *Molecular markers, natural history and evolution*. Segunda edición. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- BALLESTEROS, E., 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanogr.Mar. Biol.*, 44: 123: 195.
- BOTSFORD, L.W., Hastings, A., Gaines, S.D., 2001. Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distances. *Ecol. Letters.*, 4:144:150.
- BOUDOURESQUE, C.F., CADIOU, G. & LE DIREAC'H, L., 2005. Marine protected areas: a tool for coastal areas management: In *Strategic Management of Marine Ecosystems* (ed E. Levner), pp. 29–52. Dordrecht: Springer.
- CALDERON, I., ORTEGA, N., DURAN, S., BECERRO, M., PASCUAL M., TURON, X., 2007. Finding the relevant scale: clonality and genetic structure in a marine invertebrate (*Crambecrambe*, Porifera). *Mol. Ecol.*, 16: 1799: 1810.

**Proyectos de
investigación-
conservación**

- CASADO-AMEZUA, P., GOFFREDO, S., TEMPLADO, J., MACHORDOM, A., 2012. Genetic assessment of population structure and connectivity in the threatened Mediterranean coral *Astroides calycularis* (Scleractinia, Dendrophylliidae) at different spatial scales. *Mol. Ecol.*, 21: 3671-3685.
- COLL, M., PIRODDI, C., STEENBEEK, J., KASCHEN, K., BEN RAIS LASRAM, F., AGUZZI, J., *et al.*, 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns and threats. *PlosOne*, 5: e11842.
- COSTANTINI, F., FAUVELOT, C., ABBIATI, M., 2007. Genetic structuring of the temperate gorgonian coral (*Corallium rubrum*) across the western Mediterranean Sea revealed by microsatellite and nuclear sequences. *Mol. Ecol.*, 16: 5168-5182.
- COWEN, R.K., GAWARKIEWICZ, G., PINEDA, J., THORROLD, S.R., WERNER, F., 2007. Population connectivity in marine ecosystems. An overview. *Oceanography*, 20: 14:21.
- COWEN, R.K., SPONAUGLE, S., 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 1: 443-466.
- DURAN, S., PALACÍN, C., BECERRO, MA., TURON, X., GIRIBET, G., 2004. Genetic diversity and population structure of the commercially harvested sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata, Echinoidea). *Mol. Ecol.*, 13: 3317-3328.
- GARRABOU, J., COMA, R., BENSOUSSAN, N., BALLY, M., CHEVALDONNÉ, P., CIGLIANO, M., 2009. Mass mortality in North-western Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Glob. Change Biol.*, 15: 1090-1103.
- GODOY, J.A., 2009. La genética, los marcadores moleculares y la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 18: 23-33.
- GOFFREDO, S., GASPARINI, G., MARCONI, G., PUNTIGNANO, M.T., PAZZINI, C., ZACCANTI, F., 2010. Gonochorism and planula brooding in the Mediterranean endemic orange coral *Astroides calycularis* (Scleractinia: Dendrophylliidae): Morphological aspects of gametogenesis and ontogenesis. *Mar. Biol. Res.*, 10: 421-436.
- HALPERN, B.S., WARNER, R.R., 2003. Matching marine reserve design to reserve objectives. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.*, 270: 1871-1878.
- HARMELIN, J.G., VACELET, J., VASSEUR, P., 1985. Dark submarine caves- an extreme environment and a refuge- biotope. *Tethys*, 11: 214-229.
- HELLBERG, M.E., TAYLOR, M.S., 2002. Genetic analysis of sexual reproduction in the dendrophylliid coral *Balanophyllia elegans*. *Mar. Biol.*, 141: 629-637.
- KENCHINGTON, E.L., PATWATY, M.U., ZOUROS, E., BIRD, C.J., 2006. Genetic differentiation in relation to marine landscape in a broadcast-spawning bivalve mollusk (*Placopecten magellanicus*). *Mol. Ecol.*, 15: 1781-1796.
- KELLEHER, G., 1999. *Guidelines for Marine Protected Areas*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 107 pp.
- LEDOUX, J., MOKHTAR-JAMAÏ, K., ROBY, C., FERAL, J.P., GARRABOU, J., AURELLE, D., 2010. Genetic survey of shallow populations of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758): new insights into evolutionary processes shaping nuclear diversity and implications for conservation. *Mol. Eco.*, 19: 675-690.

**Proyectos de
investigación-
conservación**

- MALTAGLIATI, F., DI GIUSEPPE, G., BARBIERI, M., CASTELLI, A., DINI, F., 2011. Phylogeography and genetic structure of the edible sea urchin *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) inferred from the mitochondrial cytochrome b gene. *Biol. J. Linn. Soc.*, 100: 910-923.
- MILLOT C (1999). Circulation in the Western Mediterranean Sea. *J. Mar. Sys.*, 20: 423-442.
- MOKHTAR-JAMAÏ K., PASCUAL M., LEDOUX, J.B., COMA, R., FÉRAL, J.P., GARRABOU, J., AURELL, D., 2011. From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramunicea clavata*: the interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. *Mol. Ecol.*, 20: 3291-3305.
- MORENO, D., DE LA LINDE, A., ARROYO, M.C., LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J., 2008. *Astroides calycularis* (Pallas, 1766). In: J.M. Barea-Azcón, E. Ballesteros-Duperón & D. Moreno (coords.). Libro rojo de los invertebrados de Andalucía. Tomo 1. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla: 281-287.
- PALACÍN, C., GIRIBET, G., GARNER, S., DANTART, L., TURON, X., 1998. Low densities of sea urchins influence the structure of algal assemblages in the western Mediterranean. *J. Sea. Res.*, 39: 281-290.
- PALUMBI, S.R., 2003. Population genetics, demographic connectivity and the design of marine reserves. *Ecol. Appl.*, 13: 146-158.
- PALUMBI, R.S., 2004. Marine reserves and ocean neighborhoods: the spatial scale of marine populations and their management. *Annu. Rev. Environ. Resour.*, 29: 31-68.
- PATARNELLO, T., VOLCKAERT, F.A.M.J., CASTILHO, R., 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic- Mediterranean transition a phylogeographical break? *Mol. Ecol.*, 16: 4426-4444.
- SHANKS, A.L., GRANTHAM, B., CARR, M.H., 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecol. Applic.*, 13 : 159-169.
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTÉLIUS, W., HANSKI, I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulations. *Letters to Nature*, 392: 491-494.
- TOMÁS, F., ROMERO, J., TURON, X., 2004. Settlement and recruitment of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats in the Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 282: 173-184.
- TURON X, TARJUELO I, URIZ MJ (1998) Growth dynamics and mortality of the encrusting sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida) in contrasting habitats: correlation with population structure and investment in defense. *Funct. Ecol.*, 12: 631-639.
- WRIGHT, S., 1949. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, 15: 323-354.
- ZIBROWIUS, H., MONTERO, M., GRASHOFF, M., 1984. La répartition du *Corallium rubrum* dans l'Atlantique. *Thetys*, 11: 163-170.
- ZIBROWIUS, H., 1995. The "Southern" *Astroides calycularis* in the Pleistocene of the northern Mediterranean – an indicator of climatic changes (Cnidaria, Scleractinia). *Geobios*, 28: 9-16.