

Tipificación de las formaciones de la especie *Dendropoma petraeum* en el archipiélago de las Islas Chafarinas

Estudio comparativo con las poblaciones peninsulares, de algunos aspectos de su reproducción (fecundidad y período reproductor) y genética (conectividad y flujos genéticos)



MEMORIA FINAL

Noviembre 2008

Coordinador: José Templado

Equipo de trabajo: Marta Calvo, Javier Guallart, Iván Acevedo y Annie Machordom



ORGANISMO AUTÓNOMO PARQUES NACIONALES



MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES (CSIC)

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 <u>LA FAMILIA VERMETIDAE</u>	3
1.2 <u>Dendropoma petraeum</u>	9
1.2.1 Distribución y biología.....	9
1.2.2 Morfología del adulto.....	14
1.2.3 Situación legal internacional y en España.....	16
2. TIPIFICACIÓN DE LAS FORMACIONES DE <i>Dendropoma petraeum</i>	
2.1. <u>METODOLOGÍA</u>	18
2.1.1. Cartografiado.....	18
2.1.2. Transectos.....	19
2.1.3. Densidad y diámetro de ejemplares.....	22
2.2. <u>RESULTADOS</u>	
2.2.1. Cartografiado.....	24
2.2.2. Transectos.....	31
2.2.3. Densidad y diámetro de ejemplares.....	53
2.2.4. Conclusiones sobre el cartografiado y tipificación de las concreciones de <i>D. petraeum</i> en las islas.....	56
3. REPRODUCCIÓN	
3.1. <u>METODOLOGÍA</u>	61
3.2. <u>RESULTADOS</u>	63
4. ESTUDIO GENÉTICO	
4.1. <u>METODOLOGÍA</u>	70
4.2. <u>RESULTADOS</u>	70
5. BIBLIOGRAFÍA	76

1. INTRODUCCIÓN

1.1. LA FAMILIA VERMETIDAE

Los verméticos son una familia de gasterópodos cuyos miembros se han adaptado a la vida sésil, a consecuencia de lo cual muestran una serie de modificaciones muy características. Quizás la más inmediata es la morfología irregular de su concha, en forma de tubo adherido al sustrato, semejante a la de los poliquetos serpúlidos. Otros gasterópodos cuya concha puede parecerse a la de los verméticos son los miembros de la familia Siliquariidae y los del género *Vermicularia*, perteneciente a la familia Turritellidae. Pero la concha en estos dos últimos grupos presenta un enrollamiento espiral más patente, sobre todo en las primeras vueltas de espira y, en el caso de los silicuaridos, posee una aparente hendidura longitudinal.

La clasificación de las especies de verméticos a nivel genérico y específico es en casi todas las ocasiones imposible a partir exclusivamente de las conchas vacías (como es el caso de la mayor parte de las colecciones históricas), dada la gran variabilidad intraespecífica que éstas presentan. Ello ha determinado que, a pesar de ser un grupo de gasterópodos muy común en mares templados y cálidos, hayan sido peor estudiados desde un punto de vista taxonómico que muchos otros grupos. Hasta la fecha se han descrito unas 60 especies actuales de verméticos en todo el mundo, pero su número debe ser mucho más elevado. Como prueba de la escasa atención que ha merecido tradicionalmente este grupo de gasterópodos, cabe señalar que todavía no se sabe, por ejemplo, cuántas especies de esta familia hay en las costas europeas, sin duda el área geográfica mejor conocida desde el punto de vista de su malacofauna marina. En el catálogo de SABELLI *ET AL.* (1990) de los moluscos marinos del Mediterráneo y en el atlas de GIANNUZZI-SAVELLI *ET AL.* (1997) se reconocen como válidas nueve especies de verméticos, y ocho en la base de datos CLEMAM (<http://www.somali.asso.fr/clemam/biotaxis.php>), pero nunca se ha realizado una revisión taxonómica de todas ellas.

Los primeros trabajos monográficos reseñables sobre la familia Vermetidae son los de Mörch (publicados entre 1859 y 1871) y MONTEROSATO (1892), este último ampliando los trabajos anteriores de BIVONA-BERNARDI (1832). Pero como la mayor parte de los autores que les precedieron, basaron sus estudios exclusivamente en caracteres de la concha, describiendo así numerosas especies y variedades. Los taxones de Vermetidae, Siliquariidae y Turritellidae descritos por Mörch han sido recientemente revisados por BIELER (1996), mientras que los de Monterosato no lo han sido todavía.

La primera clasificación global de la familia Vermetidae fue establecida por KEEN (1961) y seguida por MORTON (1965), en su conocido trabajo sobre la evolución de este grupo de gasterópodos. Dicha clasificación está basada principalmente en el patrón de enrollamiento de la teloconcha y en caracteres de la protoconcha y del opérculo. Ambos autores reconocen cinco géneros (cada uno con varios subgéneros): *Vermetus*, *Dendropoma*, *Petaloconchus*, *Serpulorbis* y *Trypsycha*. El último de ellos, sin embargo, debe ser considerado como sinónimo de *Petaloconchus* (de acuerdo con GOULD, 1994 y GOULD y ROBINSON, 1994). Las especies de *Dendropoma* se caracterizan por tener un opérculo grueso que cierra totalmente la abertura de la concha, las de *Petaloconchus* presentan un opérculo más delgado que no llega a cerrar totalmente la abertura, las de *Vermetus* tienen el opérculo muy reducido y las de *Serpulorbis* lo pierden definitivamente en el adulto. Además, las especies del género *Petaloconchus* se caracterizan por presentar de dos a tres lamelas que recorren internamente el borde columelar de la concha, al menos al comienzo de la teloconcha, carácter que no está presente en los otros tres géneros, pero que también puede faltar en algunas especies de *Petaloconchus* (ver GOULD, 1994). Estos son los géneros que se emplean habitualmente en la literatura, aunque algunos autores reconocen otros adicionales, como *Eualetes* Keen, 1971, *Novastoa* Finlay, 1927, *Segmentella* Thiele, 1925, *Trypsycha* Keen, 1961 (ver VAUGHT, 1989), o *Thylaeodus* Mörch, 1860 (ver BIELER, 1995). En cualquier caso, esta división genérica todavía no ha sido corroborada por un análisis filogenético que establezca grupos monofiléticos dentro de la familia, que compartan series de sinapomorfías. Dicho estudio está todavía pendiente, así como una clasificación definitiva de la familia. En este sentido GOULD (1994) discute la validez de los caracteres genéricos utilizados en la clasificación de la familia).

Con posterioridad a los trabajos mencionados de Keen y Morton, son pocos los autores que han realizado estudios taxonómicos sobre verméticos. Entre ellos podemos destacar el de PONDER (1969), que describe una nueva especie de Nueva Zelanda, el de HADFIELD *ET AL.* (1972), sobre las especies de Hawai, los publicados por HUGHES (1978a y b, 1979b, 1983, 1993), sobre especies de Suráfrica, Hong Kong y del oeste de Australia, respectivamente, el de SILVA-ABSALAO y RIOS (1987) sobre una nueva especie de Brasil, los redactados por SAFRIEL y HADFIELD (1988, 1992) sobre el complejo de *Dendropoma meroclista* en el Indo-Pacífico, el escrito por GARDNER (1989), sobre una nueva especie de Japón, o, por último, el de BIELER (1995), sobre las especies halladas en las islas Azores.

Otros trabajos de carácter general sobre los verméticos que merece la pena mencionar son los de MORTON (1951a, b y c), sobre los verméticos de Nueva Zelanda, el de BARASH y ZENIPER (1985), quienes sintetizan los conocimientos que se poseían hasta la fecha sobre los verméticos, el de JONES y HUNTER (1995),

dedicado a estudiar las bioconstrucciones originadas por estos gasterópodos en el Caribe, o el de SAVAZZI (1996), sobre las adaptaciones en la concha de las especies de este grupo.

La protoconcha de las especies de esta familia presenta un enrollamiento espiral normal, pero lo característico es que la teloconcha comienza a crecer pegada al sustrato y formando un ángulo recto con respecto al eje de enrollamiento de dicha protoconcha, llegando a rodearla en su totalidad. La tendencia normal de la teloconcha en los verméticos es que vaya creciendo pegada al sustrato, pero puede suceder que, en determinados momentos, se desprege del mismo y produzca un crecimiento rápido en dirección perpendicular a la superficie sobre la que está instalado, dando lugar a lo que se denomina un “tubo de alimentación” (“feeding tube”). Ello parece venir determinado por condiciones del ambiente; probablemente cuando el animal tenga dificultades en obtener el alimento. Este fenómeno se da en ejemplares instalados en hendiduras, en lugares angostos o en los que deben competir con otros organismos sésiles, tanto por el sustrato como por el alimento. Estos “tubos de alimentación” son más frecuentes en unas especies que en otras y pueden ser abandonados por el animal, tabicándolos y continuando el crecimiento en la dirección original o en otra.

Las partes blandas del animal comprenden un prominente pie, con la cabeza en su parte superior, y tras ella la masa visceral. La cabeza presenta unos robustos y cortos tentáculos cefálicos, con los ojos, diminutos, situados en la parte externa de su base. El pie, que ha perdido su función locomotora, se halla muy modificado con respecto al de otros gasterópodos; su mayor parte está constituida por un patente disco pedio, de sección circular, sobre el que se sitúa el opérculo; dispone de una glándula pedal muy desarrollada y, en su borde anterior y superior, existen dos tentáculos pedios extensibles. Los estatocistos, aunque están presentes en la fase de velígera, se pierden en el adulto. El borde del manto es liso, en contraste con el de los ceritioideos, que presenta papilas. La cavidad paleal contiene un ctenidio largo, monopectinado, con las hojas branquiales triangulares, una glándula hipobranquial prominente, un tracto alimenticio ciliado en el lado derecho de su “suelo” y un osfradio largo y estrecho; dicho ctenidio divide la cavidad del manto en dos, una parte inhalante en la izquierda y una exhalante en la derecha. El músculo columelar es largo, en forma de tira, y permite al animal retraerse mucho en el interior de la concha. El bulbo bucal presenta un par de mandíbulas, un pequeño odontóforo y dos glándulas salivares minúsculas. La rádula es típicamente taenioglosa, con siete dientes en cada hilera (2.1.1.1.2), uno central y uno lateral y dos marginales a cada lado (en BANDEL, 1984, puede verse una discusión sobre la rádula en especies de esta familia). El esófago es simple (no existe glándula esofágica) y el estómago contiene un estilo cristalino; el intestino es estrecho y algo

enrollado, mientras que el recto es ancho y normalmente aparece relleno de heces fecales.

Las especies de vermétidos suelen ser muy comunes en mares templados y cálidos, principalmente en el intermareal o en fondos poco profundos. Aunque existen especies solitarias, hay una marcada tendencia al gregarismo dentro de la familia. Diversas especies forman agregados más o menos laxos y otras originan agregados muy compactos junto con algas calcáreas, llegando a constituir formaciones pseudo-recifales. Estas últimas son características del subgénero *Novastoa*, dentro del género *Dendropoma*, y en menor medida del subgénero *Macrophragma*, dentro de *Petalococonchus*. HUGHES (1979a) analiza el “colonialismo” en los vermétidos y las posibles ventajas que conlleva. En la tabla que sigue se relacionan las especies del género *Dendropoma* que forman densos agregados cementados por algas calcáreas en el intermareal rocoso de diferentes áreas del mundo.

Espece	Referencias	Área geográfica
<i>D. petraeum</i>	SAFRIEL (1966)	Mediterráneo
<i>D. lamellosum</i>	MORTON (1951)	Nueva Zelanda
<i>D. ghanaense</i>	KEEN y MORTON (1960)	Oeste de África
<i>D. corallinaceum</i>	HUGHES (1978a)	Suráfrica
<i>D. tholia</i>	KEEN y MORTON (1960)	Este de África
<i>D. gregaria</i>	HOPPER (1982)	Hawai
<i>D. meroclista</i>	HADFIELD ET AL. (1972)	Indo-Pacífico
<i>D. sp. aff. meroclista</i>	SAFRIEL y HADFIELD (1988)	Mar Rojo, Madagascar
<i>D. corrodens</i> (= <i>D. irregulare</i>)	MILOSLAVICH y PENCHASZADEH (1992) JONES y HUNTER (1995)	Área caribeña Bermudas
<i>D. krypta</i>	GARDNER (1989)	Pacífico mejicano

Los vermétidos se alimentan por filtración a través del ctenidio, o bien mediante la utilización de hilos mucosos secretados por la gran glándula pedal. Las partículas orgánicas u organismos del plancton quedan adheridos a la red mucosa y, cada cierto tiempo, dichos filamentos son recogidos hacia la boca por la acción coordinada de los tentáculos pedios y de la rádula. Este último método de filtración es exclusivo de los vermétidos, dentro de los gasterópodos, mientras que la alimentación por medio de la filtración ciliar a través del ctenidio se da en diversas familias, como Turritellidae, Siliquariidae, Calyptraeidae o Capulidae, aunque a veces este tipo de filtración va acompañado también de la producción de mucus en la branquia y cavidad paleal (ver el trabajo de JORGENSEN ET AL., 1984, sobre la alimentación a través de la filtración ciliar). La mayor parte de las especies de

verméticos utilizan ambos métodos , aunque en algunas de ellas predomina, o se usa sólo, uno de ellos. YONGE e ILES (1939) consideran la alimentación ctenidial la primitiva dentro de la familia y discuten cómo pudo originarse la alimentación a través de redes mucosas. HUGHES y LEWIS (1974) y HUGHES (1979a, 1985) estudian también el mecanismo de alimentación por redes mucosas en varias especies de verméticos.

La reproducción en los verméticos ha sido estudiada por diversos autores. LACAZE-DUTHIERS (1860) y SALENSKY (1887) analizaron la embriología de una especie mediterránea, probablemente *Vermetus triquetrus*, y HOLMES (1900) la de *Serpulorbis squamigerus*, de las costas del Pacífico americano. Es curioso que desde entonces no han vuelto a ser estudiados aspectos embriológicos en esta familia. Otras facetas de la reproducción han sido analizadas por HADFIELD (1966, 1989), NISHIWAKI (1969), HUGHES y LEWIS (1974), HUGHES (1978a, 1979b), SCHEUWIMMER (1979), HADFIELD y HOPPER (1980), HOPPER (1982), HADFIELD e IAEA (1989) y por MILOSLAVICH y PENCHASZADEH (1992). Estos últimos autores muestran una tabla con una compilación de los datos existentes hasta la fecha sobre el desarrollo larvario en esta familia.

Los verméticos tienen sexos separados y, aunque la fecundación es interna, como en todos los Caenogastropoda, carecen de órgano copulador, al igual que los ceritioideos. La fecundación se produce a través de espermatóforos pelágicos liberados al medio por los machos (SCHEUWIMMER, 1979). Las hembras utilizan las redes mucosas alimenticias para capturarlos. Los machos de verméticos producen dos tipos de espermatozoides: euespermatozoides y paraespermatozoides (SCHEUWIMMER, 1979; HEALY, 1988a).

Los huevos son fertilizados en la porción proximal del oviducto, cerca del receptáculo seminal. Después de la fertilización los huevos son envueltos en un fluido secretado por la glándula de la albúmina, asociada al oviducto. Los huevos son agrupados en el interior de una cápsula transparente constituida por una doble membrana. El número de cápsulas producidas por una hembra, así como el número de huevos por cápsula varía notablemente de unas especies a otras (MILOSLAVICH y PENCHASZADEH, 1992). La doble pared de la cápsula es secretada por una zona glandular de la parte distal del gonoducto paleal, la glándula de la cápsula. Las hembras de los verméticos siempre incuban las cápsulas, las cuales se sitúan bien adheridas a la pared interna de la concha, bien libres dentro de la cavidad paleal. En el primero de los casos, las hembras presentan una profunda hendidura en la zona medio dorsal del borde del manto, a través de la cual las cápsulas quedan suspendidas en la cavidad paleal cuando el animal está en su posición normal, quedando por fuera cuando se retrae bruscamente hacia el interior.

Dentro de la familia, el tipo de desarrollo larvario presenta toda la gradación en las distintas especies, desde el planctotrófico hasta el lecitotrófico intracapsular, aunque predominan las especies con desarrollo lecitotrófico (ver MILOSLAVICH y PENCHASZADEH, 1992). Tanto si la metamorfosis sucede dentro de la cápsula ovígera, como si tiene lugar fuera de ella, el juvenil resultante reptará por el sustrato, como cualquier otro gasterópodo hasta que encuentra un lugar adecuado para fijarse. Una vez adherido al sustrato comienza la alimentación por filtración y la telocóncha empieza a crecer formando un ángulo recto con respecto al eje de enrollamiento de la protoconcha.

Sólo se ha estudiado el cariotipo en una especie de esta familia, precisamente *Dendropoma petraeum*, y se determinó un número haploide de $n=17$, no coincidente con el que presentan las especies de la familia Turritellidae ($n=16$) o las de algunas familias de ceritioideos, como Cerithiidae, Batillariidae o Potamidae ($n=18$); dicho número es variable en especies de otras familias (PATTERSON, 1969; DAVIS, 1972; VITTURI y CATALANO, 1984).

En lo que se refiere a las especies mediterráneas, como se ha dicho, muy poco se ha estudiado. Después de la mencionada monografía de MONTEROSATO (1892) existen muy pocos trabajos sobre esta familia, aparte de las diversas citas contenidas en trabajos faunísticos de índole más general. Entre los escasos estudios realizados, caben destacarse los de BOETTGER (1930) y YONGE e ILES (1939) sobre la alimentación en *Serpulorbis arenaria* (como *Vermetus gigas*). A partir de los años cincuenta es de reseñar el interés que suscitaron las concreciones organógenas a que dan lugar los vermétidos (mayoritariamente *Dendropoma petraeum*), que ya fueron objeto de atención por parte de MOLINIER (1954, 1955), PICARD (1954), BLANC y MOLINIER (1955) o MOLINIER y PICARD (1956), y que posteriormente fueron estudiadas por SAFRIEL (1966, 1974, 1975) y por LIPKIN y SAFRIEL (1971), en las costas de Israel, por LABOREL (1980, 1987) y por LABOREL y LABOREL-DEGUEN (1994), en general, y por BADALAMENDI ET AL. (1992a y b), en Sicilia. Otros trabajos que pueden mencionarse son los de ORLANDO (1978), CAMPOY y ALQUÉZAR (1982), PANDOLFO ET AL. (1992a y b) o el de CHEMELLO ET AL. (1998), sobre la fauna que vive en las formaciones organógenas de *Dendropoma petraeum*, o los más recientes de SCUDERI (1995) y SCHIAPARELLI (1996), sobre aspectos taxonómicos de algunas especies.

En las costas españolas los vermétidos apenas han sido objeto de atención. Entre los pocos trabajos existentes hay que señalar los ya citados de MOLINIER (1954) y de MOLINIER y PICARD (1956), en los que describen las formaciones mesolitorales de vermétidos de las islas Pitiusas y del Levante español, respectivamente; el de TEMPLADO (1961), que menciona las existentes en el cabo de Palos; los de VERDAGUER (1979, 1980), sobre la función y evolución de las

bioconstrucciones litorales en el sureste español; o el de GARCÍA RASO *ET AL.* (1992), en el que se detallan las bioconstrucciones de *Dendropoma petraeum* en las costas del Parque Natural de Cabo de Gata. Por otro lado, CAMPOY y ALQUÉZAR (1982), publicaron el trabajo ya citado sobre los poliquetos de las formaciones de *Dendropoma petraeum*. Asimismo, hay que mencionar que con los datos obtenidos en la presente tesis se han publicado los resúmenes extensos de algunas comunicaciones presentadas a congresos (TEMPLADO *ET AL.*, 1992; CALVO y TEMPLADO, 1996a y b; GUALLART Y CALVO, 2006), y un trabajo sobre la biología reproductora de *Dendropoma petraeum* (CALVO *ET AL.*, 1998).

1.2. *Dendropoma petraeum*

1.2.1. Distribución y biología

En algunos trabajos anteriores (GARCÍA RASO *ET AL.*, 1992; TEMPLADO *ET AL.*, 1992, 2004 y CALVO *ET AL.*, 1998) se han expuesto diversos datos sobre la distribución y biología de *D. petraeum* en las costas del Levante español. Dicha especie se distribuye por las áreas más cálidas del Mediterráneo: costas del norte de África, del Mediterráneo oriental, del sur de Italia, Córcega, Cerdeña, Sicilia (e islas del canal de Sicilia) y en el litoral español, desde las islas Baleares y costas valencianas hasta algo más allá del estrecho de Gibraltar, en el litoral gaditano. También se ha encontrado en algunas localidades atlánticas de Marruecos hasta la proximidades de Casablanca (obs. pers.).

Se trata de una especie gregaria, que forma densas agrupaciones, cuyos intersticios son rellenados por el alga rodofita



Figura 1. Cinturón monoestratificado de *Dendropoma petraeum*.

incrustante *Neogoniolothon brassica-florida*, que cementa toda la estructura. Como resultado, ambas especies dan lugar a un conglomerado muy compacto. Estas estructuras orgánicas forman un cinturón de ribetes o crestas de hasta 15 ó 20 cm de espesor (Fig. 1), que se sitúan alrededor de las rocas o a lo largo de plataformas de abrasión.

La superficie superior de estos conglomerados coincide con el nivel medio del mar, por lo que constituyen excelentes indicadores paleontológicos de las variaciones de nivel de la línea de costa en épocas recientes. Ello, a su vez, puede aportar datos sobre los cambios climáticos o de movimientos de elevación o descenso de la línea de costa.



Figura 2. Los conglomerados de *Dendropoma petraeum* y el alga *Neogoniolothon* presentan el característico color blanquecino sobre el que destaca las aberturas circulares oscuras de las conchas circulares del vermético.

Los conglomerados de *D. petraeum* y *N. brassica-florida* presentan el característico color blanquecino del alga, sobre el que destacan las aberturas circulares oscuras de las conchas del vermético (Fig. 2). Esta estructura, semejante por su consistencia a una roca porosa, se desarrolla en las zonas rocosas del litoral semi-expuestas al oleaje y donde no existe contaminación. Requieren preferentemente para su instalación de superficies duras sub-horizontales o de poca inclinación. No están presentes en acantilados verticales o en zonas excesivamente expuestas al hidrodinamismo, ni en aquellas de aguas calmadas. Este vermético se

sitúa, por tanto, en las zonas donde existe un continuo vaivén del agua de mar, aunque puede permanecer emergido durante periodos más o menos largos de tiempo. Durante las “bajas” de invierno (periodo en que el nivel del mar suele ser el más bajo del año en la zona) estas formaciones pueden permanecer emergidas durante mucho tiempo (variable de unos años a otros). Se han hallado también agregados dispersos e irregulares de *D. petraeum* hasta unos 3-4 m de profundidad. Consideramos como mutualismo la asociación entre el alga y el vermético, pues el crecimiento conjunto de ambos les confiere una mayor resistencia frente al medio (hidrodinamismo, desecación) y frente a otros organismos competidores, pudiendo monopolizar amplias zonas de la franja mediolitoral, en aquellas áreas donde las dos especies coexisten.

Dendropoma petraeum se alimenta exclusivamente por filtración ciliar, a través del ctenidio, pues nunca se han observado en esta especie redes mucosas alimenticias, ni en el medio natural ni en acuario. En ocasiones, se observan ejemplares que extienden la cabeza fuera de la concha y raspan el sustrato con su rádula. No podemos afirmar si se trata de una forma adicional de alimentación o de un simple mecanismo para mantener libre de organismos sésiles la zona que circunda la abertura y, de esta forma, mantener la colonia libre de epibiontes.

Estas estructuras organógenas, por situarse en zonas donde el mar bate continuamente, presentan una superficie lisa, de contornos suaves, pues la erosión marina va eliminando las aristas y asperezas. Estas formas “almohadilladas” de dichos conglomerados les confieren, a su vez, mayor resistencia al embate del mar y protegen a la roca subyacente de la erosión marina, que entonces actúa sólo por encima de las crestas organógenas. Ello determina que, con el tiempo, se vaya formando una plataforma de abrasión, coincidente con el nivel medio del mar y cuyo borde externo queda ribeteado por una cresta de *D. petraeum* y *N. brassica-florida*. Estas plataformas son tanto más amplias cuanto más erosionable sea la roca sobre la que se asientan los conglomerados. Dichas plataformas pueden ser de varios metros de anchura en las costas formadas por playas levantadas, como las que existen en diversos puntos de las costas alicantinas, murcianas y almerienses. En este tipo de plataformas se produce una segunda zona de embate del mar en la parte más interna de las mismas, donde vuelve a formarse un segundo cinturón de *D. petraeum* y *N. brassica-florida*. Este proceso puede repetirse a lo largo del tiempo y, como resultado, llega a formarse un sistema de crestas intermedias, entre la externa y el ribete interno de nueva formación. Un magnífico ejemplo de una formación de este tipo puede observarse en el Playazo de Rodalquilar (Fig. 3), dentro del Parque Natural de Cabo de Gata. Otras formaciones similares, pero de menor envergadura pueden observarse en algunos puntos de las costas murcianas.

Por el contrario, sobre rocas más duras, como las de origen metamórfico, estas formaciones organógenas sólo se muestran como simples cornisas, coincidiendo con el nivel medio del mar y, en ocasiones, pueden llegar a formar pequeñas cubetas mesolitorales.

Tanto en unos casos como en otros, las bioconstrucciones de *D. petraeum* y *Neogoniolithon brassica-florida* tienden a aumentar la complejidad de la estrecha franja mediolitoral del Mediterráneo (en aquellas áreas cálidas donde están presentes), lo que contribuye a aumentar de una manera muy notable su diversidad biológica. Las mismas crestas o conglomerados constituyen un microhábitat para muy numerosas especies de pequeño tamaño (véanse los trabajos de ORLANDO, 1978; CAMPOY y ALQUÉZAR, 1982, y de PANDOLFO *ET AL.*, 1992), sobre todo poliquetos y pequeños crustáceos y moluscos. Los individuos vivos de *D. petraeum* sólo se hallan en la parte más externa de los conglomerados, mientras que el resto del mismo está formado por conchas muertas. Estas partes muertas van siendo horadadas por diversos organismos perforadores (sobre todo bivalvos), que acaban ahuecando la parte interna del conglomerado y creando multitud de recovecos, donde encuentran refugio muchos animales. Incluso algunas especies encuentran aquí su hábitat característico,



Figura 3. Plataforma arrecifal de *Dendropoma petraeum* en el Playazo de Rodalquilar, dentro del Parque Natural de Cabo de Gata.

como el gasterópodo *Fossarus ambiguus*. Asimismo, las cubetas mediolitorales a que dan lugar, al retener el agua marina, constituyen un hábitat rico en especies.

La importancia que presentan estas bioconstrucciones desde diversos puntos de vista (como moduladoras de los procesos de erosión costera, como indicadoras de los cambios del nivel del mar y como formadoras de nuevos hábitats, que contribuyen a aumentar la diversidad biológica), unido a lo limitado de su área de distribución, a su fragilidad (se ven muy afectadas por la contaminación marina superficial y por las obras costeras) y al crecimiento lento de las estructuras a que dan lugar, que supera la escala temporal humana, han determinado que ambas especies hayan sido propuestas (BOUDOURESQUE *ET AL.*, 1996), y finalmente incluidas en el Anexo II del Convenio de Barcelona, relativo a especies en peligro o amenazadas en el Mediterráneo.

En el litoral español sólo hemos observado bioconstrucciones de *D. petraeum* y *N. brassica-florida* bien desarrolladas y estructuradas en su sector más cálido, entre el cabo La Nao y el cabo de Gata, así como en las islas Pitiusas (Ibiza y Formentera). Más hacia el norte del cabo La Nao y en Mallorca y Menorca, hemos observado también estas formaciones organógenas, pero de forma más dispersa y siempre mucho menos desarrolladas. Lo mismo sucede entre el cabo de Gata y el estrecho de Gibraltar. El límite norte de distribución de esta especie en las costas mediterráneas de la península Ibérica parece situarse al sur del puerto de Peñíscola, en la provincia de Castellón (RAMOS *ET AL.*, 2008). En la isla de Alborán existen ribetes de ambas especies rodeando las rocas que están situadas en las plataformas de abrasión, y se disponen justo por debajo del nivel medio del mar. Por otro lado, en algunos puntos situados ya en la vertiente atlántica de las costas gaditanas se han hallado algunas bioconstrucciones de *D. petraeum* (concretamente en Conil, obs. pers.). En este caso, por tratarse de una zona con acusadas mareas, dichas bioconstrucciones no forman un cinturón, sino que se sitúan de forma irregular por toda la zona intermareal. Más hacia el norte del delta del Ebro no hemos encontrado ejemplares de *D. petraeum* ni existen citas de la especie.

No existen publicaciones acerca de la presencia o distribución de formaciones microrrecifales de vermétidos en el archipiélago de las Islas Chafarinas. Sin embargo, en años anteriores ya se han realizado una serie de observaciones durante las distintas tareas de seguimiento del medio marino que pusieron de manifiesto la presencia de formaciones de *Dendropoma petraeum* en distintas zonas. Como resultado de ello, existe un informe preliminar en el que se ofrece una

cartografía general de la distribución de las concreciones de este vermético en las Islas.

1.2.2. Morfología del adulto

La concha de *D. petraeum* crece de forma muy irregular, dado su carácter gregario. Los ejemplares aislados suelen adoptar una disposición circular sobre la roca, con una tendencia de la concha a crecer girando hacia la derecha. La escultura y el color externo de la misma sólo pueden apreciarse en los ejemplares aislados. La escultura es muy patente y consiste en marcadas costillas longitudinales, algo irregulares y nodulosas, y lamelas de crecimiento, también muy marcadas. Dicha escultura queda totalmente enmascarada en los individuos recubiertos por el alga calcárea. El color externo suele ser grisáceo más o menos claro e irregular. Internamente, la concha es lisa, brillante y de color variable, normalmente de color vino oscuro cerca de la abertura. Ésta es siempre circular y su diámetro midió, en los ejemplares examinados procedentes de agregados, de 0,4 a 2 mm (\bar{x} = 1,45; dt = 0,39; n = 60). Los ejemplares que se hallan aislados o aquellos de agregados poco compactos presentan un tamaño considerablemente mayor.

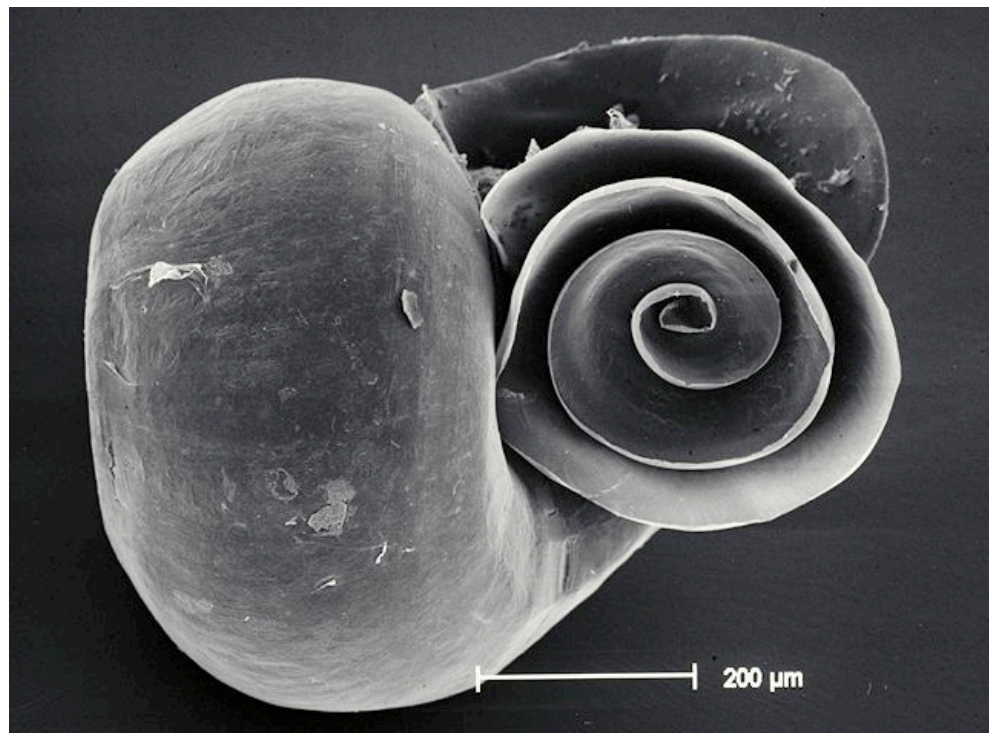


Figura 4. Protoconcha de juvenil de *Dendropoma petraeum*.

La protoconcha es globosa (Fig. 4), de unos 0,7 mm (\bar{x} = 0,728; dt= 0,06) de altura y unos 0,5 mm (\bar{x} = 0,547; dt= 0,08) de diámetro (n= 81) y tiene 1 1/4 vueltas. La superficie es lisa al principio, pero enseguida aparecen líneas de crecimiento irregulares, que son tanto más marcadas cuanto más cerca se hallan de la teloconcha. Ésta comienza tras un reborde muy sobresaliente y en ella destacan conspicuas costillas transversales. El color de la protoconcha es pardo semitransparente.

El opérculo es grueso, córneo, algo convexo por su parte externa y con una patente prominencia central en su cara interna. Presenta un color rojo-vino, con la zona central más clara. La región cefalo-pedal del animal y el borde del manto presentan una coloración casi negra, con reflejos azulados (Fig. 5). Por detrás del borde del manto la pigmentación oscura desaparece.



Figura 5. Detalle de la región cefalo-pedal de *Dendropoma petraeum*, presenta una coloración casi negra, con reflejos azulados.

El animal, una vez extraído de la concha, es largo y vermiforme. Los ejemplares anestesiados y estirados antes de su fijación midieron hasta 18 mm. El músculo columelar es notablemente más corto y ancho, en proporción, que el observado en otras especies de vermétidos (como en *Vermetus triquetrus*), por lo que el animal no puede retraerse tanto dentro de la concha, como en esta última especie. Las hembras y machos maduros se distinguen por el color y la textura de la gónada. El ovario maduro presenta un color amarillento y abarca aproximadamente entre el 25 y el 50% de la masa visceral aproximadamente. Su estructura consiste en pequeños abultamientos que se ramifican a partir de conductos muy finos. La gónada masculina es de aspecto más homogéneo, de color blanquecino sucio y puede abarcar hasta el 75% de la masa visceral. No se ha observado en ningún caso la hendidura medio dorsal del borde del manto que aparece en otras especies de vermétidos. Ello es indicativo de que las ovicápsulas son incubadas en el interior de la cavidad paleal y no adheridas al interior de la pared de la concha, como así se ha comprobado.

La branquia se extiende a lo largo de toda cavidad paleal, que es muy amplia. Los filamentos son mucho más alargados que en las otras especies de vermétidos comunes en el mediterráneo (*Vermetus triquetrus* y *Serpulorbis arenarius*), con el extremo distal algo engrosado, como corresponde a los vermétidos que se alimentan predominantemente por filtración ctenidial (ver MORTON, 1965; BARASH y ZENZIPER, 1985). El osfradio es oscuro, muy alargado y se extiende casi hasta la mitad de la branquia.

El aparato reproductor, tanto femenino como masculino, es como el descrito para otras especies de vermétidos (MORTON, 1965; HUGHES, 1978) y no se han observado diferencias apreciables.

1.2.3. Situación legal internacional y en España

La importancia ecológica de *Dendropoma petraeum*, su distribución endémica en el sector más meridional del Mediterráneo y la elevada resiliencia de las formaciones organógenas a que da lugar (crecimiento muy lento y edad de centenas de años) ha motivado la inclusión de este gasterópodo en las siguientes listas de especies protegidas:

- Anexo II (Lista de Especies en Peligro o Amenazadas) del Protocolo relativo a Áreas Especialmente Protegidas y Diversidad Biológica del Mediterráneo

(Convenio de Barcelona, 1995). Tal calificación obliga a los estados signatarios a “asegurar la máxima protección y recuperación” para la especie, así como a “formular e implementar planes de acción para su conservación” (Art. 12.2, 12.3). En dicho convenio, además de estar protegida *D. petraeum* a nivel de especie, también aparece como “hábitat prioritario, calificado como “Cubetas y lagunas en ocasiones asociadas a vermétidos” (código II.4.2.10).

- Anexo II (Fauna en Peligro a Amenazada) del Convenio de Berna (1996).
- Anexo I (Tipos de Hábitats Naturales de Interés Comunitario Cuya Conservación Requiere la Designación de Zonas de Especial Conservación) de la Directiva Hábitats, dentro del hábitat 1170 “arrecifes”.
- Catálogo Español de Especies Amenazadas (antes Catálogo Nacional de Especies Amenazadas) dentro de la categoría de “vulnerable” (Orden de 9 de junio de 1999, BOE nº 148).
- Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas con la categoría de “vulnerable” (BAREA-AZCÓN *ET AL.*, 2008).

2. TIPIFICACIÓN DE LAS FORMACIONES DE *Dendropoma petraeum*

2.1. METODOLOGÍA

2.1.1. Cartografiado

El trabajo realizado ha consistido en prospecciones a lo largo de la totalidad del litoral del archipiélago, incluyendo además los escollos, plataformas y rocas situadas junto a las islas, pero separadas de la línea de costa. Los recorridos se han realizado a pie, en aquellas zonas más accesibles y donde ello era posible, o a nado, en los lugares de menor accesibilidad, como los acantilados.

Para realizar el cartografiado, se ha dividido la totalidad de la línea de costa en tramos que presentaran uniformidad tanto en cuanto a características físicas (topografía, inclinación y exposición al hidrodinamismo), como en cuanto a abundancia respecto a la especie objeto de estudio.

La abundancia de *D. petraeum* en cada uno de estos tramos se ha valorado principalmente en función de dos parámetros: 1) la presencia más o menos regular de la especie a lo largo de la línea de costa en esa zona y 2) el grado de desarrollo vertical que presentaban estas formaciones. Los valores que se han asignada para cada uno de estos dos parámetros han sido los siguientes:

Presencia

- 0: ausente o no detectada
- 1: ejemplares aislados
- 2: manchas dispersas
- 3: banda discontinua
- 4: banda continua

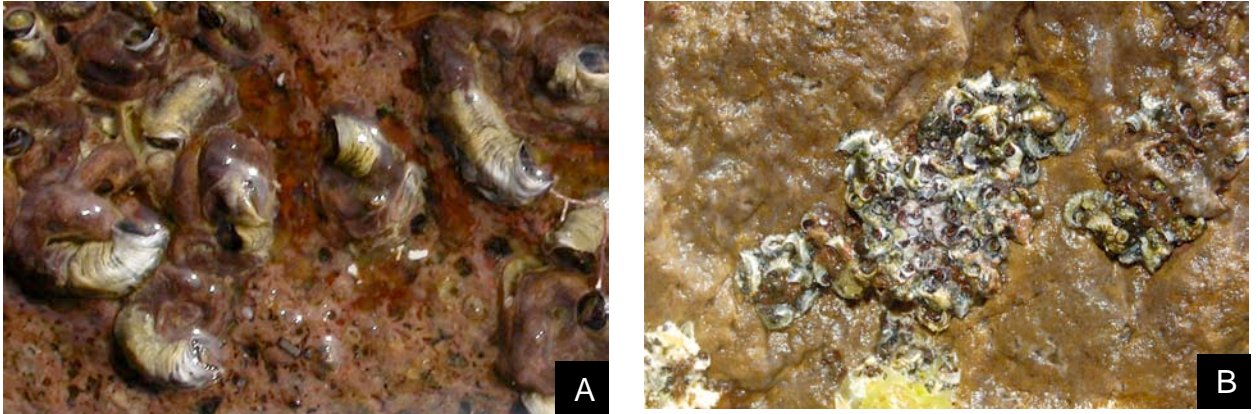


Figura 6. Presencia: (A) ejemplares aislados, (B) manchas dispersas

Grado de desarrollo vertical:

- 0: mínimo desarrollo vertical; los ejemplares o el conjunto de éstos no forman abultamientos evidentes sobre el terreno (placas mono-estratificadas)
- 1: desarrollo vertical reducido; las masas de *Dendropoma* se elevan hasta 5 mm sobre el sustrato.
- 2: las concreciones forman abultamientos de entre 5 y 15 mm aproximadamente
- 3: las concreciones presentan un marcado desarrollo vertical, superior a los 15 mm

2.1.2. Transectos

Con el fin de analizar en detalle la estructura de las formaciones de *Dendropoma* en el litoral, se han realizado 6 transectos distribuidos en las 3 islas: 2 en la isla de Congreso, 3 en la isla de Isabel II y 1 en la isla de Rey Francisco. Los enclaves para realizar los transectos se seleccionaron por ser zonas con buena representación de *D. petraeum*, de acuerdo con la cartografía previa elaborada, intentando elegir además zonas de la costa en que se encontraran plataformas con charcas mesolitorales que, potencialmente, podrían presentar esta especie.

Los transectos se definieron perpendicularmente a la línea de costa. En cada transecto, se extendió una cinta métrica desde el piso infralitoral hasta el supralitoral y se identificaron los distintos tramos del transecto que presentaban ejemplares de



Figura 7. Definiendo el transecto con la cinta métrica.

D. petraeum (Fig. 7). Cada tramo se definió a partir de la presencia de esta especie, así como por las características de las formaciones que presentaba en cada uno en función de las variables descritas en la Tabla 1.

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

Tabla 1.

Para cada tramo se registró la posición de inicio y final en la cinta métrica que definía el transecto. A efectos de describir la anchura mínima y máxima de las formaciones de cada tramo, se ha considerado una banda de 25 cm de ancho a cada lado de la cinta métrica.

Por otra parte, y con el fin de determinar la posición relativa en altura de las distintas formaciones de *Dendropoma* en función del nivel del mar, se tomaron medidas relativas de elevación (“cota”) mediante el uso de un nivel topográfico (Fig. 8). Estos datos se tomaron al inicio y final de cada tramo, si bien con el fin de representar adecuadamente el perfil de los transectos se tomaron además datos en todos los puntos de ruptura importante de la pendiente a lo largo del transecto.

Se ha considerado como referencia de elevación (“cota 0”) el nivel máximo que alcanza el cinturón de *Cystoseira tamariscifolia* en la zona del transecto. De acuerdo con Schembri (1997) este nivel puede considerarse como referencia del límite inferior del piso mediolitoral. Con este fin se tomaron en las proximidades del transecto datos de elevación del límite superior del de *Cystoseira* en 5 puntos, considerando el valor promedio obtenido como el nivel de “cota 0” de referencia. El resto de datos de elevación obtenidos en el transecto se han transformado de manera que la cota resultante es un valor relativo con respecto a esta referencia.



Figura 8. Tomando las “cotas” mediante el uso del topográfico.

2.1.3. Densidad y diámetro de ejemplares

Con el fin de analizar la densidad de ejemplares en las formaciones de *Dendropoma* y estimar el tamaño medio de la abertura de éstos, se realizaron fotografías de detalle en distintos sectores del archipiélago para su posterior estudio mediante técnicas de análisis de imagen.

Estas fotografías se realizaron únicamente en formaciones del mediolitoral superior que forman agregados y están compactadas por el alga *Neogoniolothon brassica-florida*, con aspecto típico de “costra”. Este tipo de estudio se ha realizado exclusivamente en estas formaciones, dado que al no presentar cobertura de algas erectas (como las existentes en el piso mediolitoral inferior), permiten una mejor observación de los ejemplares y un adecuado procesado de la imagen.

En cada fotografía se incluyó una referencia de tamaño, que fue utilizada para ajustarla a la escala adecuada durante su procesado. El procesado de la imagen consistió en primer lugar en definir un área en la que visualmente pudieran identificarse todos los ejemplares presentes y, posteriormente, realizar el recuento de éstos. El área definida en las distintas imágenes procesadas ha oscilado entre 15 y 20 cm². Por otra parte, en cada imagen se midió el diámetro mayor del tubo de 20 ejemplares, calculando a partir de estos datos su tamaño promedio (Fig. 9). Se han analizado siguiendo este procedimiento 3 imágenes por cada tramo de costa seleccionado, de manera que los resultados de densidad y tamaño de cada uno de éstos corresponden a un promedio de estos 3 datos. El análisis de la imagen se ha realizado mediante el *software* informático AutoCad 2004.

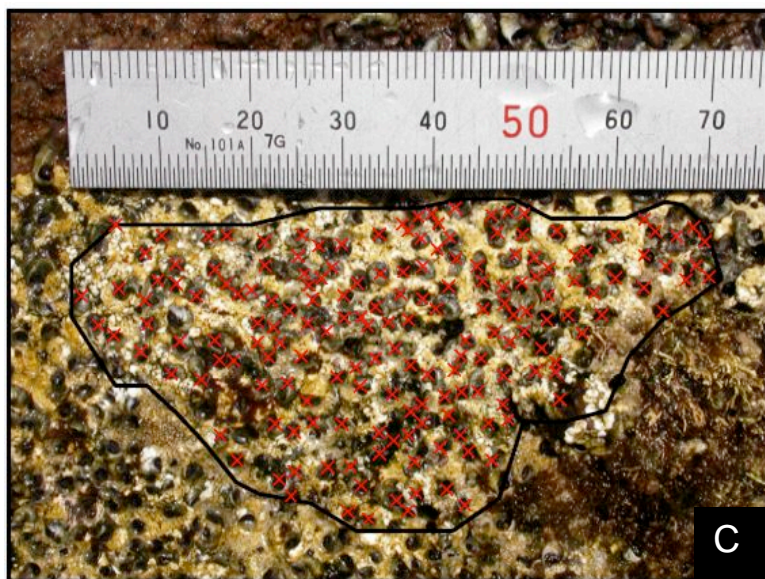
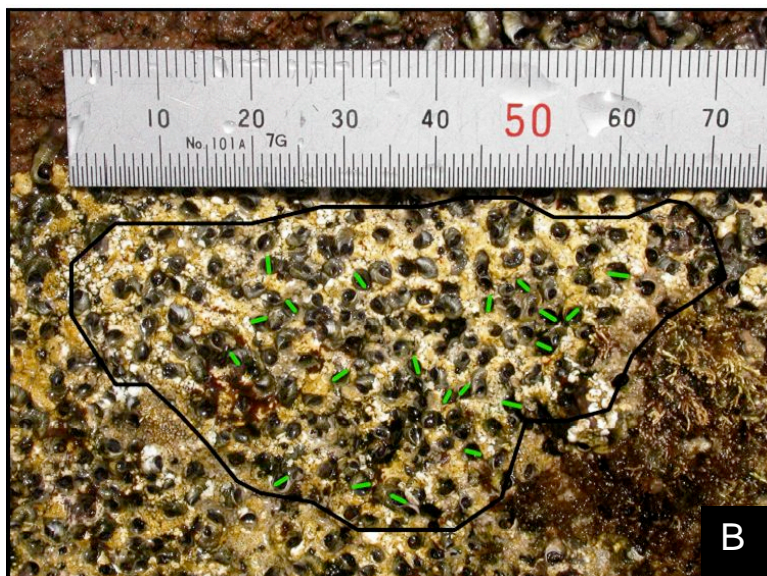
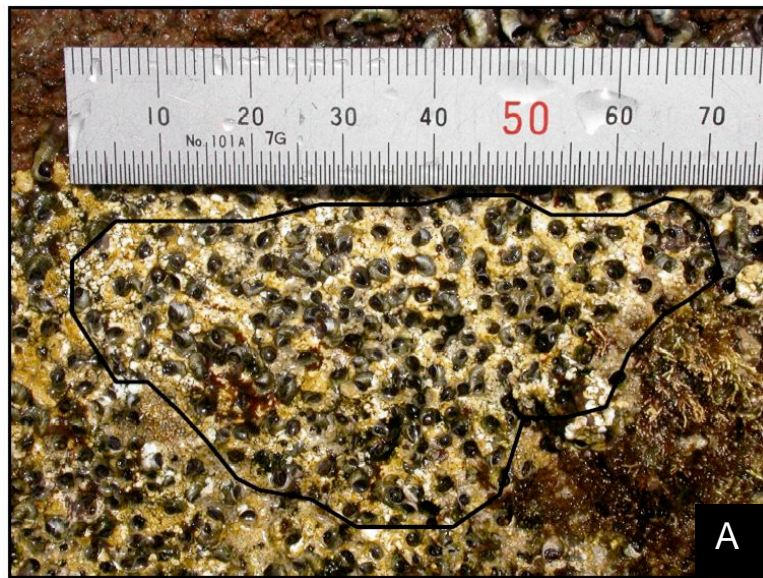


Figura 9. Una de las 45 fotografías procesadas con el programa AutoCad. En cada una se procedido a:
(A) seleccionar un área con una superficie comprendida entre 15 y 20 cm²
(B) calcular el número de ejemplares total y
(C) medir al azar el diámetro de 20 individuos.

2.2. RESULTADOS

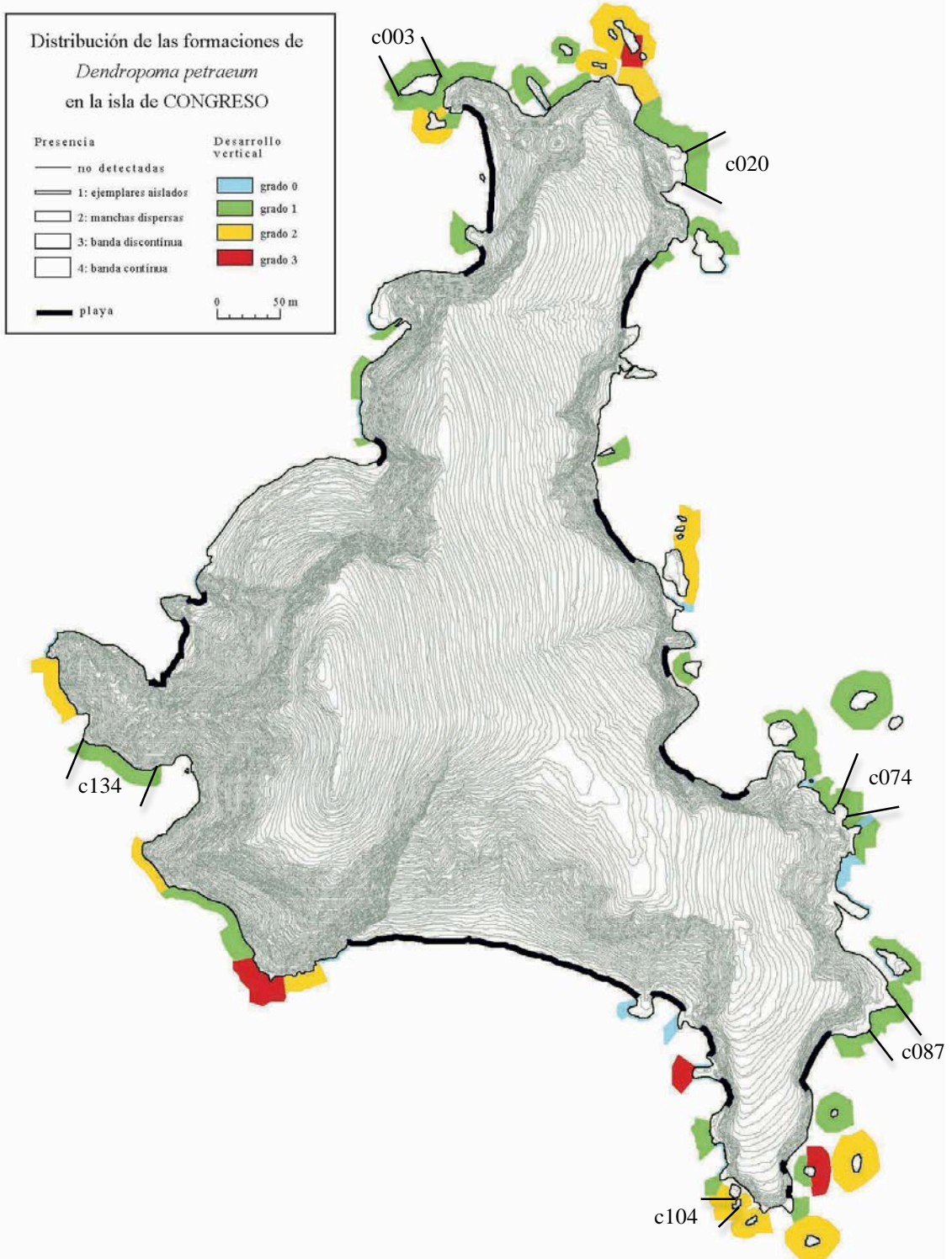
2.2.1. Cartografiado

En las figuras 10, 11 y 12 se representan los resultados de la distribución y abundancia de *D. petraeum* en las islas de Congreso, Isabel II y Rey Francisco, respectivamente. Por su parte, en la Tabla 2 se indican los valores de abundancia y del grado de desarrollo vertical de las formaciones a lo largo de la línea de costa del archipiélago (excluyendo las zonas de playas o los escollos y rocas separados de la línea de costa).

Este vermético presenta una amplia distribución en las tres islas que conforman el archipiélago. Sin tomar en consideración las zonas de playas o los escollos separados de la línea litoral, se han detectado ejemplares en tramos que representan el 60,5% del total del perímetro de las islas. La Isla de Rey es la que presenta mayor uniformidad en cuanto a la presencia de esta especie en su costa, habiéndose detectado en el 70,3% del litoral. En la isla Isabel II se ha detectado en zonas que representan el 64,5 % de su línea de costa, mientras que este porcentaje para la isla de Congreso supone sólo del 46,8%.

El máximo grado de desarrollo de estas formaciones en el archipiélago está representado en zonas donde el conjunto de la masa de estos moluscos puede formar capas de hasta 4-5 cm de grosor, que pueden rellenar espacios entre bloques o en grietas, formar pequeños mamelones de varios centímetros de diámetro o incluso pequeños arcos originados probablemente por la erosión de sus capas más basales. Zonas con estas características (categorizadas como grado 3 de desarrollo vertical) están presentes en las tres islas y representan en conjunto el 6,2% del total del litoral rocoso del archipiélago. Estas zonas de máximo desarrollo vertical (grado 3) son comparativamente más abundantes en la isla Isabel II. En ella se localizan a lo largo de casi toda su vertiente SW, zona dominada por amplias plataformas de abrasión con escollos, representando en conjunto el 13,3% de su

Figura 10.



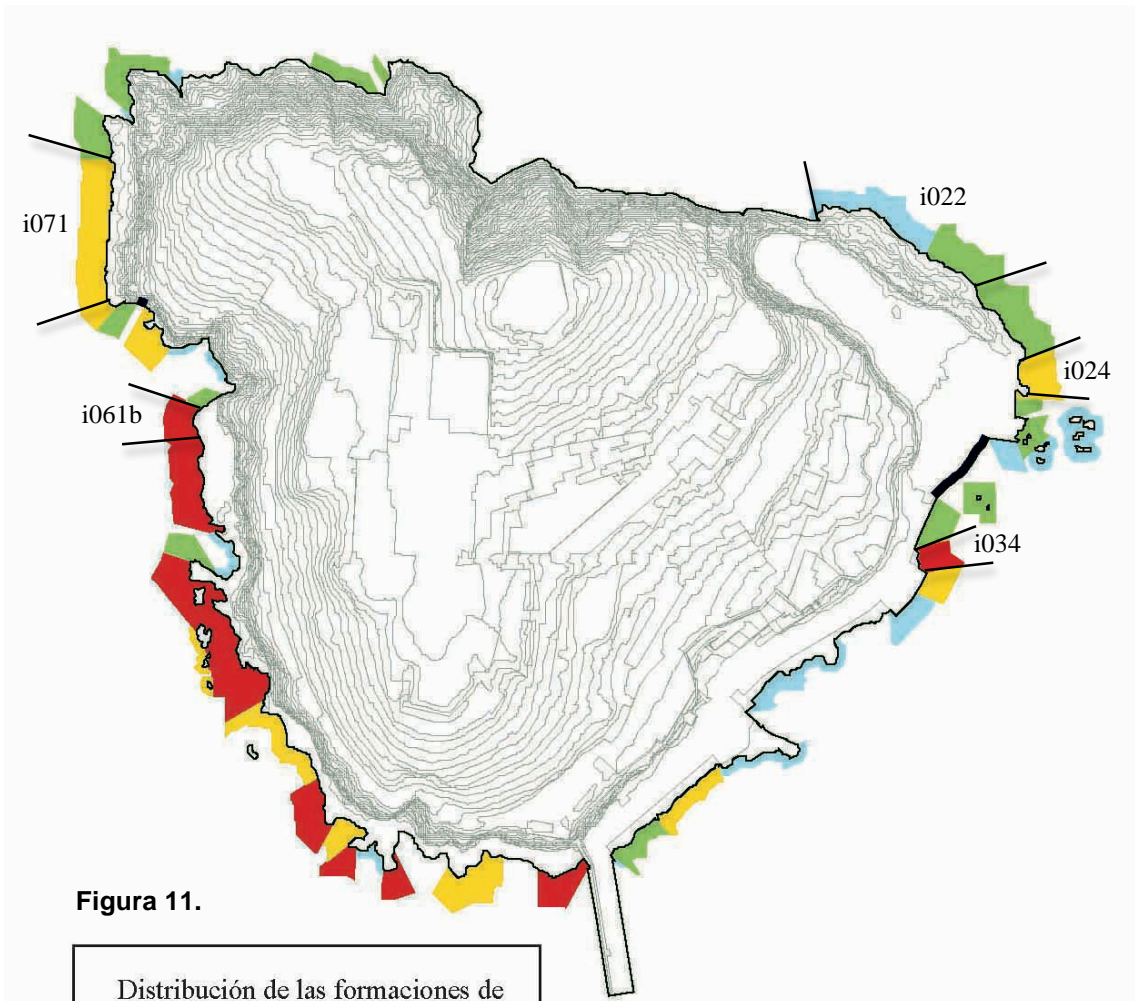


Figura 11.

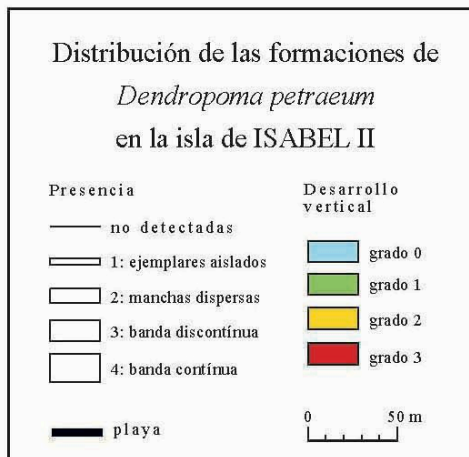
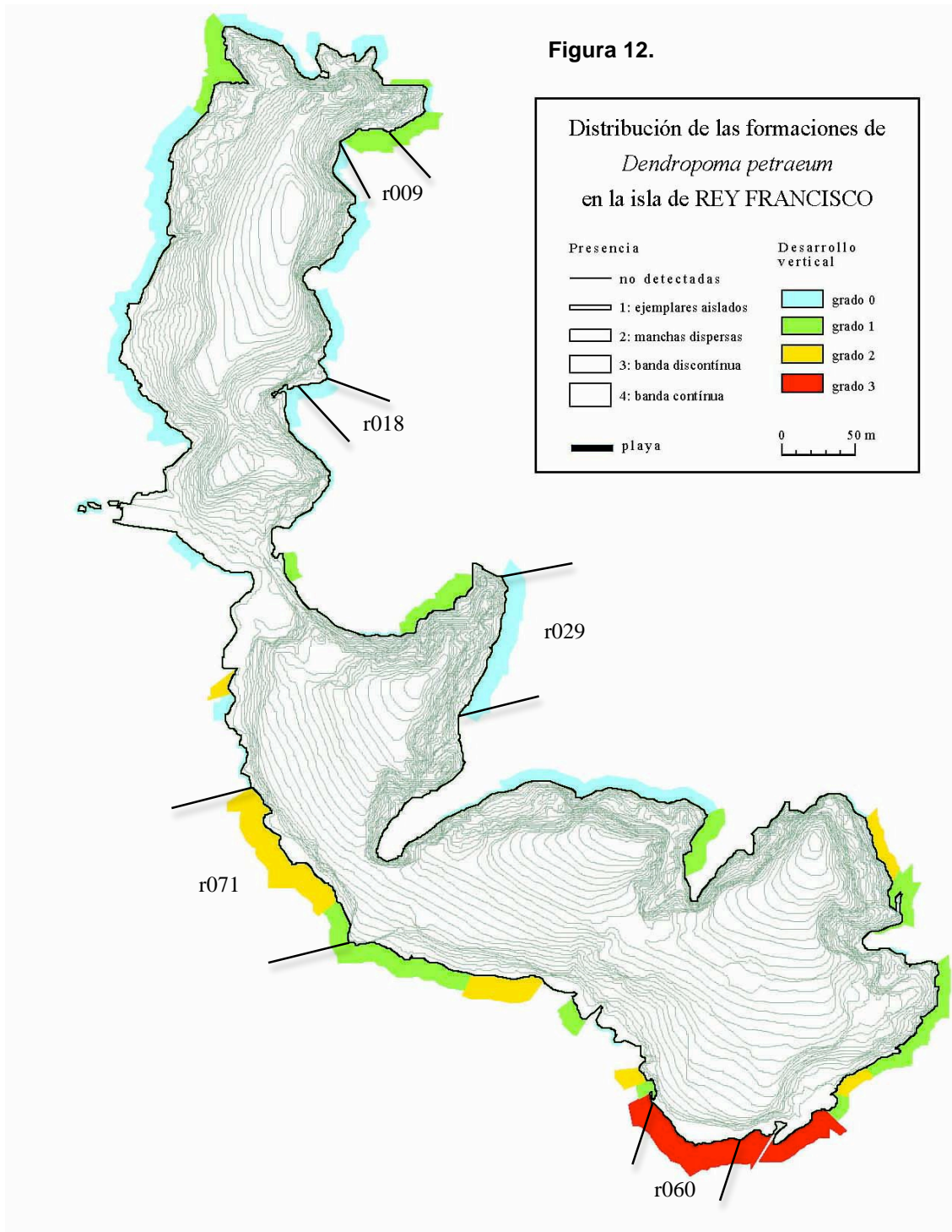


Figura 12.



litoral rocoso. En las otras dos islas su presencia es algo menor. En Rey Francisco se localizan en su extremo sur, en las proximidades del Cementerio, zona asimismo correspondiente a plataformas de abrasión con escollos, representando un 4,6% del total del litoral rocoso de la isla. En Congreso estas zonas, que representan el 2,9% del litoral rocoso, se hallan restringidas a algunos enclaves dispersos, localizados al N, SW y SE de la isla; en este caso se trata de zonas de costa con una morfología relativamente heterogénea, si bien todas ellas presentan en común una escasa inclinación del perfil de costa al nivel del mediolitoral. Por otra parte, en numerosas zonas del archipiélago, si bien estas formaciones no alcanzan un grado de desarrollo vertical tan elevado, *D. petraeum* puede considerarse particularmente bien representada, tal y como pone de manifiesto su presencia continua a lo largo de diversos tramos de costa. Así, es común observar en diversos tramos de costa como los vermétidos forman una banda prácticamente continua, a menudo muy conspicua por su coloración blanquecina, frente al color oscuro de las rocas.

Las observaciones realizadas en 1999, año en que se realizó un seguimiento del régimen de mareas en el archipiélago pusieron de manifiesto que la cota a la que se sitúa estas bandas coincide con bastante precisión con el nivel medio del mar a lo largo de los ciclos de mareas. Estas zonas en que las formaciones de *Dendropoma* se presentan formando una banda continua (categorizadas como grado 4 de presencia), incluyendo diferentes grados de desarrollo vertical, representan una parte importante del litoral del archipiélago: un 33,2% del litoral rocoso de Isabel II, un 9,4% del litoral de Rey Francisco, un 8,7% del litoral de Congreso y, en conjunto, un 15,6% del litoral de las tres islas. Si a éstas se suman las zonas en que los vermétidos forman una banda discontinua (grados 3 y 4 de presencia), el porcentaje de litoral rocoso con buena representación de las concreciones de *D. petraeum* bajo este criterio es del 38,1% en Isabel II, el 30,1 % en Rey Francisco, el 24,0% en Congreso y el 30,0% para el conjunto del archipiélago, es decir, casi un tercio del total del litoral rocoso (excluyendo las zonas de playas o los escollos y rocas separados de la línea de costa).

Grado de PRESENCIA							
Congreso		0	1	2	3	4	Tot.
	0	1552	320	74	26	0	1972
Grado de	1	-	-	227	325	148	700
DESARROLLO	2	-	-	45	97	22	164
VERTICAL	3	-	-	0	0	84	84
	Tot.	1552	320	346	448	254	2920
Isabel II		0	1	2	3	4	Tot.
	0	759	247	65	59	15	1145
Grado de	1	-	-	122	31	175	328
DESARROLLO	2	-	-	93	12	224	329
VERTICAL	3	-	-	0	0	277	277
	Tot.	759	247	280	102	691	2079
Rey Francisco		0	1	2	3	4	Tot.
	0	1011	459	573	308	0	2351
Grado de	1	-	-	237	340	34	611
DESARROLLO	2	-	-	98	18	173	289
VERTICAL	3	-	-	0	42	114	156
	Tot.	1011	459	908	708	321	3407
TOTAL		0	1	2	3	4	Tot.
	0	3322	1026	712	393	15	5468
Grado de	1	-	-	586	696	357	1639
DESARROLLO	2	-	-	236	127	419	782
VERTICAL	3	-	-	0	42	475	517
	Tot.	3322	1026	1534	1258	1266	8406

Tabla 2. Distribución y abundancia de *Dendropoma petraeum* a lo largo del litoral rocoso (excluyendo zonas de playas y sin incluir escollos y rocas separadas de la línea litoral) en las islas Chafarinas. Los valores indican la longitud de la línea de costa (en metros) para cada una de las tres islas y para el conjunto del archipiélago de los tramos correspondientes a la combinación de valores de los dos parámetros estudiados.

En la Tabla 2 se indican los valores de abundancia y del grado de desarrollo vertical de las formaciones a lo largo de la línea de costa del archipiélago. En general, existe una buena representación de estas formaciones en los escollos situados en las proximidades de la línea de costa, siempre que estos emerjan lo suficiente como para que pueda desarrollarse una franja mediolitoral. La mayor parte de estos escollos se sitúan en la islas de Congreso (en los extremos N y SE, así como en algunas zonas de su cara SE) y en Isabel II (fundamentalmente en el sector central de su cara W). En la mayor parte de ellos existe una cobertura importante de *Dendropoma*, que en ocasiones llegan a formar superficies que cubren la mayor parte de la superficie de la roca. Su grado de desarrollo vertical suele ser, sin embargo, moderado, aunque variable según las zonas y la morfología del propio escollo. En otras rocas separadas de la línea litoral su presencia no es tan constante. En los bloques que corresponden a los restos del dique roto, entre las islas de Isabel II y Rey Francisco, su representación es muy baja. En otras rocas que no pueden considerarse escollos, por presentar una significativa elevación respecto del nivel del mar, localizados fundamentalmente en los alrededores de la isla de Congreso, su presencia es muy variable. En ocasiones se encuentran bandas bien desarrolladas en la parte exterior, más expuesta, de las rocas, mientras que la presencia o cobertura en la cara interior, más abrigada, es muy reducida o nula. Sin embargo, este patrón no es constante y en ocasiones se observa la situación contraria.

La distribución general de *D. petraeum* en el archipiélago parece responder a varios parámetros. La topografía del sustrato en la línea de costa y, sobre todo, su inclinación es uno de ellos. En general el vermético está ausente en paredes subverticales o verticales (acantilados al N de Isabel II, en los «tajos» del E de Rey Francisco, o en el dique del Titán), mientras que alcanza su máximo grado de grosor en zonas de escasa pendiente, particularmente en plataformas litorales con numerosos charcos y cubetas.

El segundo parámetro determinante de la distribución de este vermético sería el grado de exposición al hidrodinamismo. Todas las zonas en las que las formaciones alcanzan su máximo desarrollo vertical presentan un grado moderado de exposición al hidrodinamismo, si bien en zonas lo suficientemente expuestas para

que exista una renovación casi constante del agua. Así, todas las zonas caracterizadas como de grado 4 en cuanto a desarrollo vertical están protegidas respecto a las orientaciones con mayor fuerza del oleaje en los temporales (vientos del primer cuadrante). En el caso de la zona con estas características en el extremo N de la isla de Congreso, la línea litoral está relativamente protegida por un conjunto de escollos situados en el exterior a varias decenas de metros, pero suelen presentar oleaje en la rompiente, tanto por la acción de los vientos en las distintas direcciones. como por el mar de fondo. En cambio en la mayor parte las zonas más expuestas y con una pendiente del sustrato moderada o baja (N de Congreso, NE de Isabel II, NW de Rey Francisco), *D. petraeum* suele estar bien representada, formando bandas continuas o casi continuas en el nivel medio de las rompientes, pero su grado de desarrollo vertical suele ser moderado o bajo.

En conjunto estas observaciones coinciden con lo señalado por GUALLART (2002) para las islas Chafarinas , según lo cual, las formaciones microrrecifales de *D. petraeum* se desarrollan particularmente en zonas subhorizontales, libres de contaminación y con un grado de exposición moderado, aunque precisan un cierto grado de agitación del agua. Por ello, están ausentes en zonas muy confinadas (BALADAMENTE *et al.*, 1992; CALVO *et al.*, 1998). Se podría aventurar, como conclusión, que las concreciones de *Dendropoma petraeum* precisan para su desarrollo situarse en las zonas en las que existe un movimiento de vaivén del mar.

2.2.2. Transectos

En la figura 13, se muestra la localización de los 6 transectos efectuados y su correspondiente clave de identificación. A continuación se presentan de forma gráfica los perfiles de cada uno junto a sus datos más relevantes. Dichos perfiles van acompañados de la correspondiente documentación fotográfica.

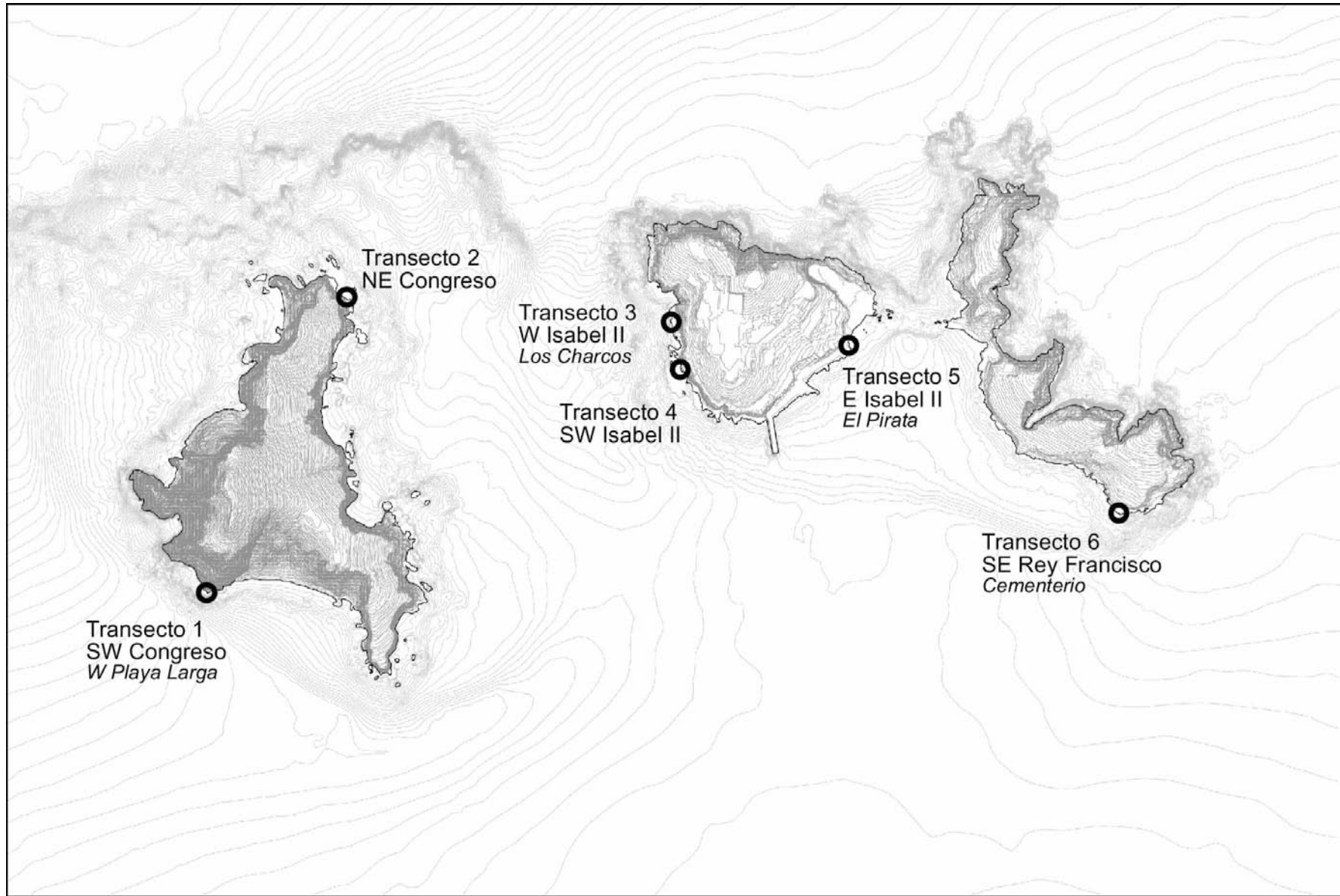


Figura 13. Se muestra la localización de los 6 transectos efectuados y su correspondiente clave de identificación.

Figura 14. Transecto 1. SW Congreso. W Playa Larga

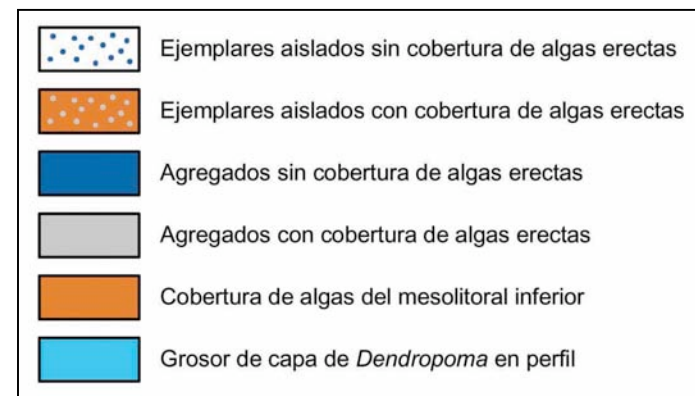
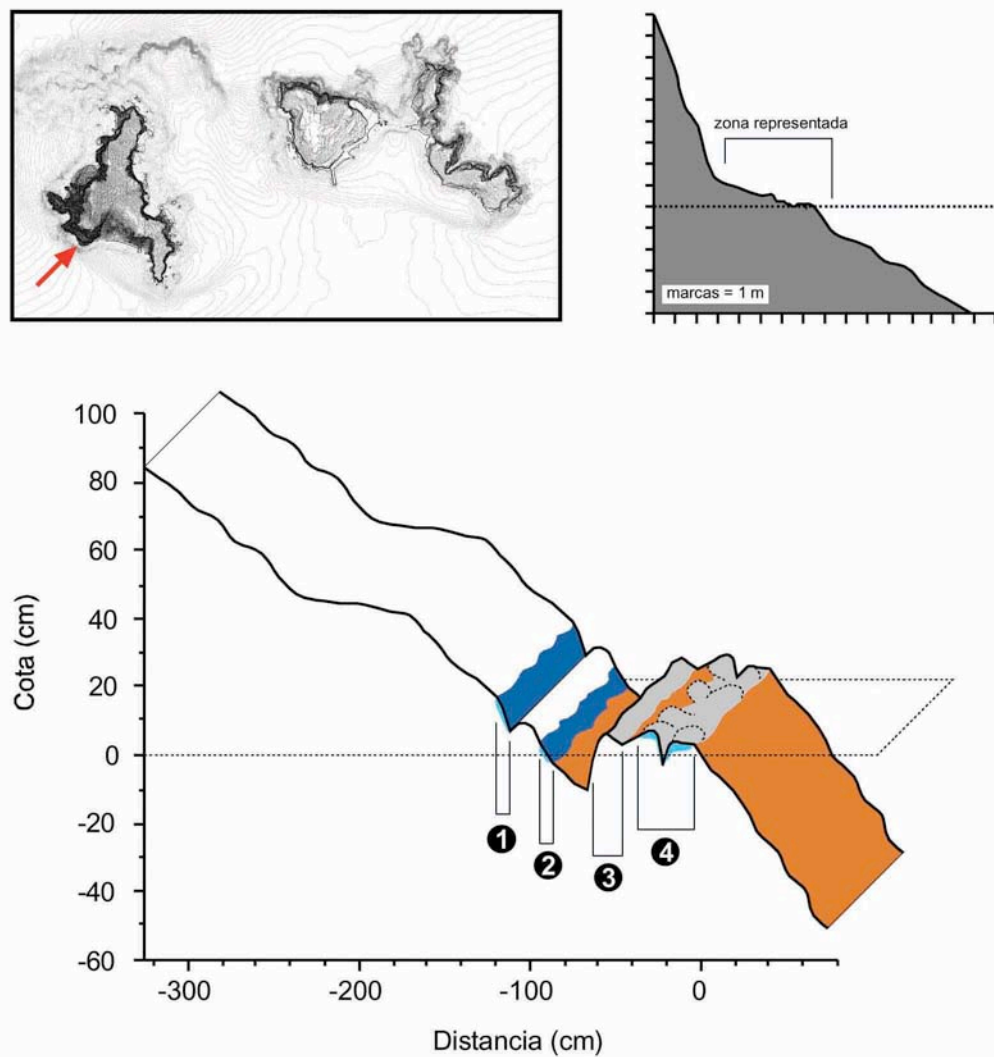


Tabla 3. Transecto 1. SW Congreso. W Playa Larga

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MS	ANB	VCO	CON	RN	4	4	0,5	4,1	9,7
2	MS	ANB	VCO	CON	RN	4	4	0,5	-2,2	4,1
3	MI	ANB	VCO	CON	RA	15	15	0,8	-1,6	6,6
4	MI	ANB	VAR	CON	RA	20	50	2	-3,3	6,7

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

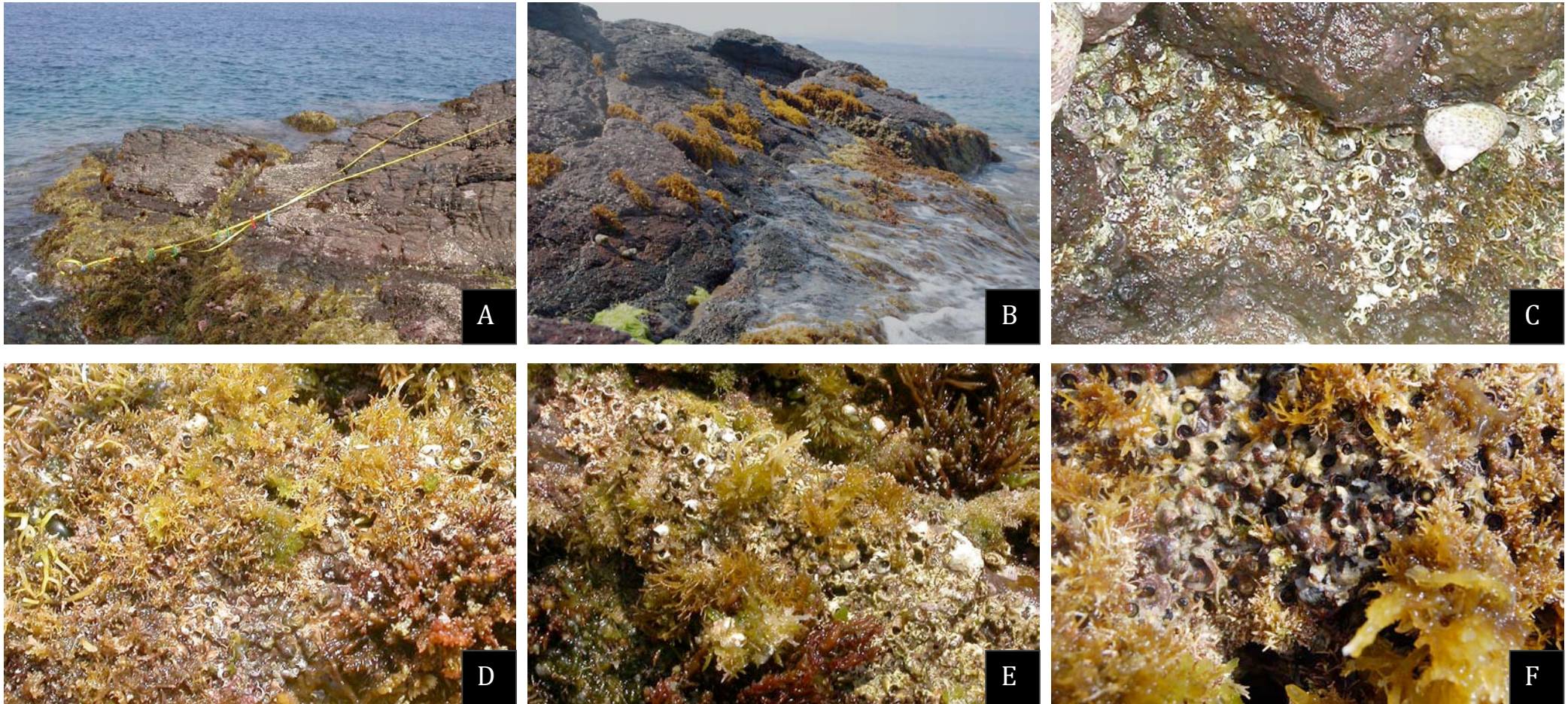


Figura 15. Transecto 1. SW de Congreso. W Playa Larga.

- (A) y (B) Vistas generales del transecto
- (C) Tramo 1, mesolitoral superior, agregados en costra con distribución continua
- (D) Tramo 3, mesolitoral inferior, agregados en costra con algas erectas
- (E) Tramo 4, mesolitoral inferior, formaciones con desarrollo vertical (3D)
- (F) Detalle del grosor de las formaciones 3D

Figura 16. Transecto 2. NE Congreso

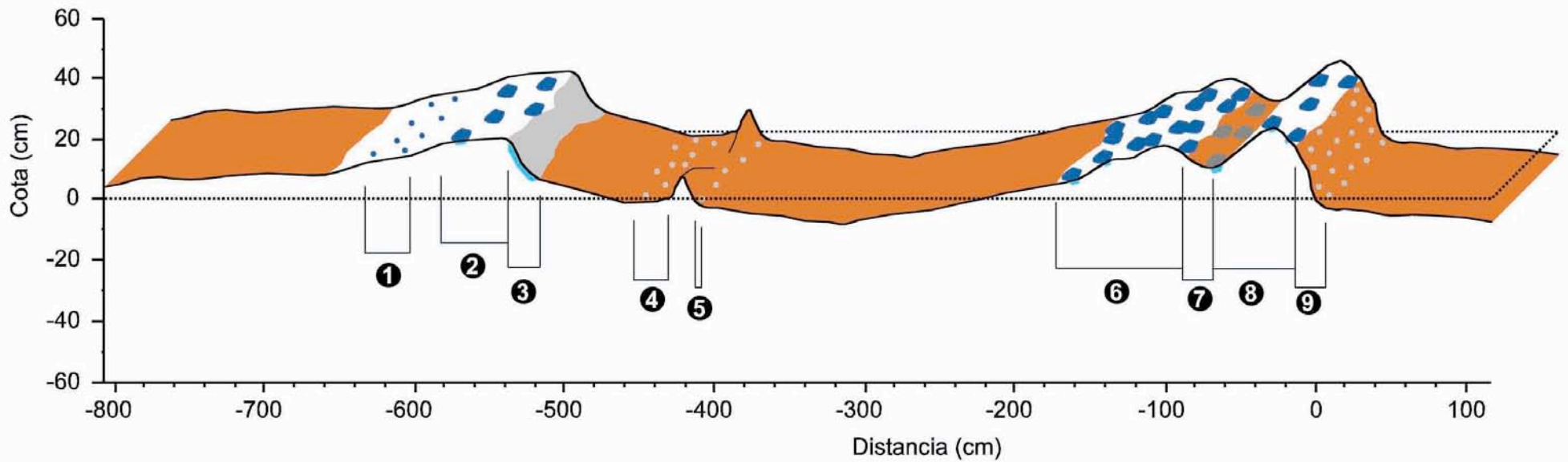
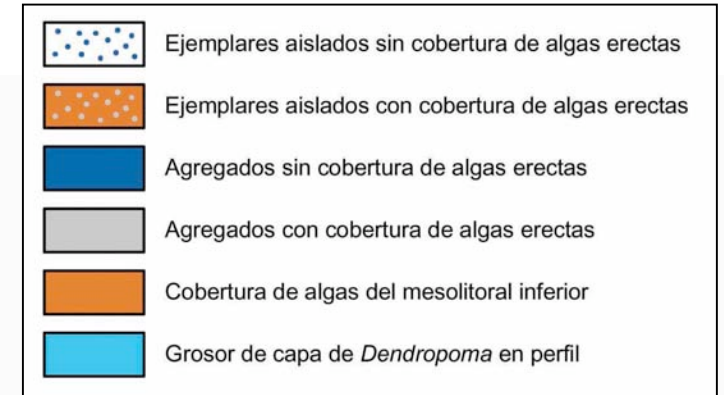
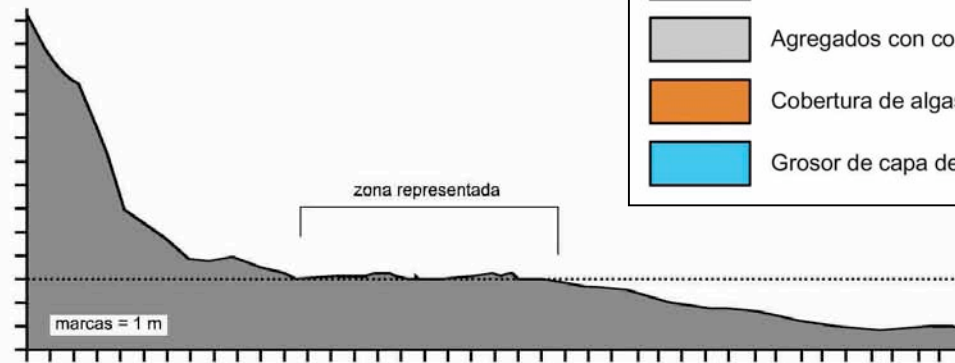
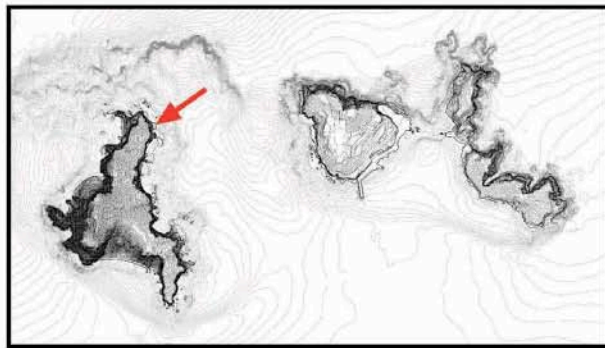


Tabla 4. Transecto 2. NE Congreso

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MS	ANB	VAI	-	RN	-	-	-	12,4	14,6
2	MS	ANB	VCO	MAN	RN	-	-	< 0,4	18,1	19,9
3	MI	ANB	VCO	CON	RA	15	25	1,0	6,4	19,9
4	MI	ANB	VAI	-	RA	-	-	-	-1,1	0,2
5	MI	ANB	VAI	-	RA	-	-	-	-2,0	-1,8
6	MS	ANB	VCO	DCO	RN	50	65	0,5	4,5	17,7
7	MI	ANB	VCO	MAN	RA	-	-	1,0	10,5	14,0
8	MS	ANB	VCO	MAN	RN	-	-	0,5	14,0	24,1
9	MI	ANB	VCO	VAI	RA	-	-	-	-3,0	14,0

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

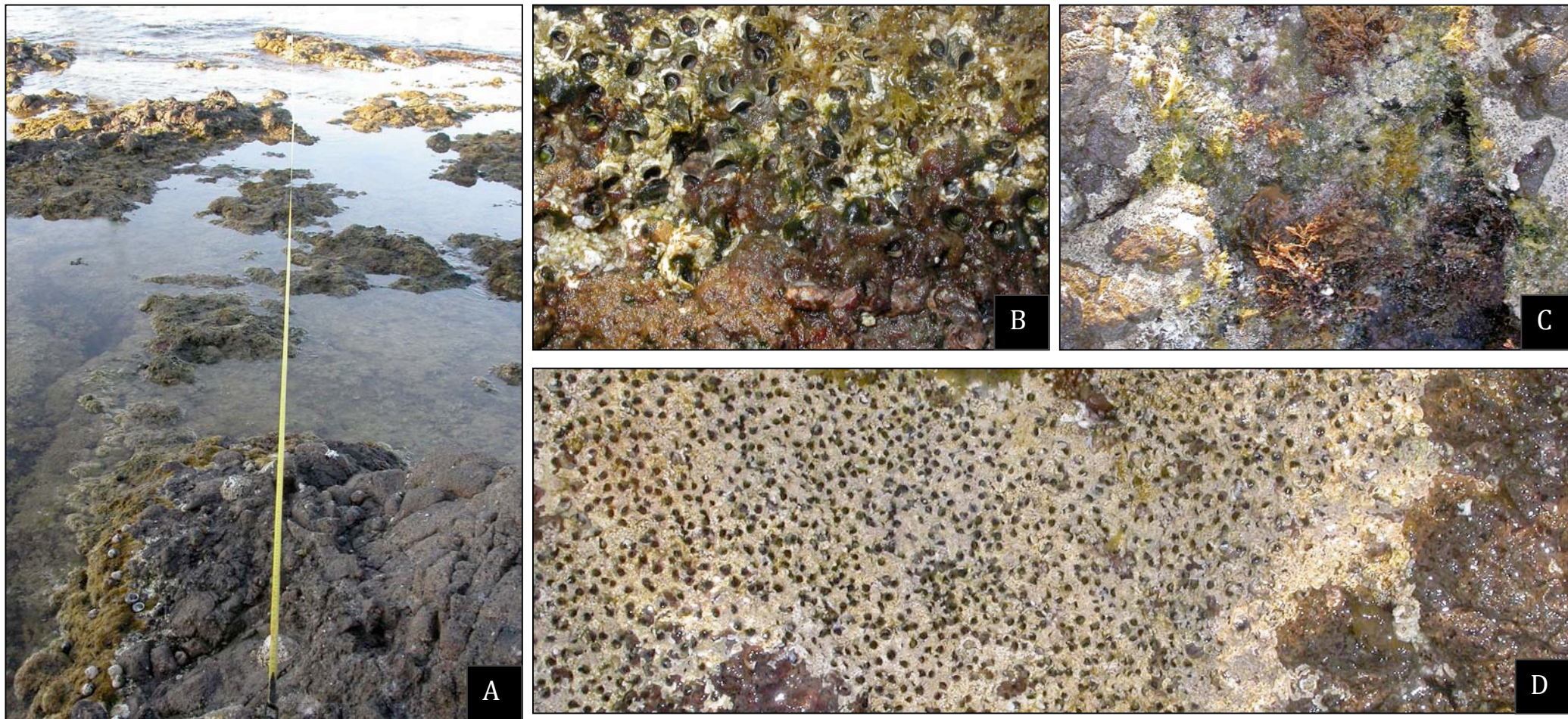


Figura 17. Transecto 2. NE de Congreso.

(A) Vista general del transecto

(B) Tramo 3, mesolitoral inferior, agregados con cobertura de algas erectas

(C) Tramo 7, mesolitoral inferior, agregados con cobertura de algas del mesolitoral inferior

(D) Tramo 8, mesolitoral superior, agregados de ejemplares (costra)

Figura 18. Transecto 3. W Isabel II. Charcos

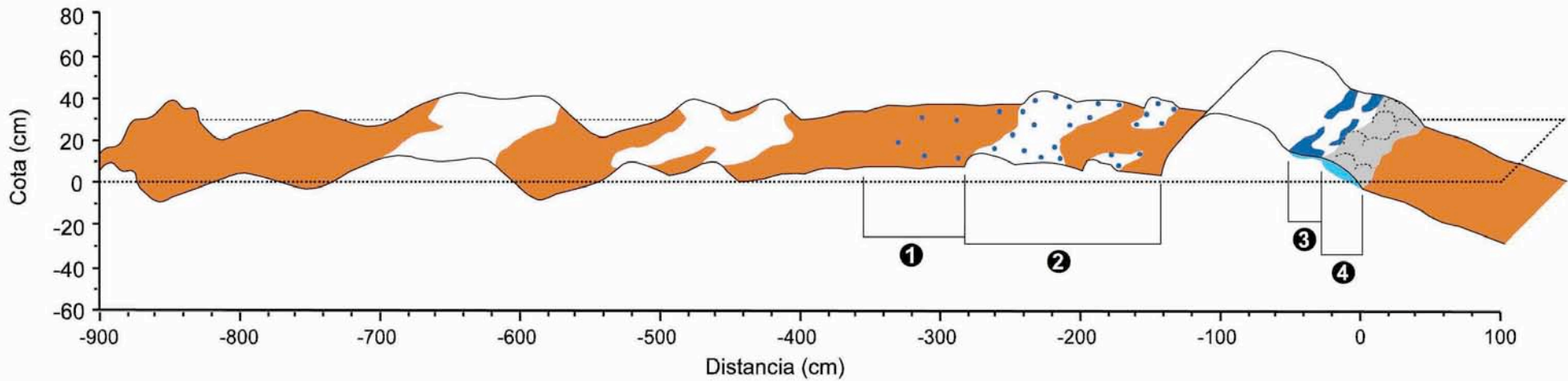
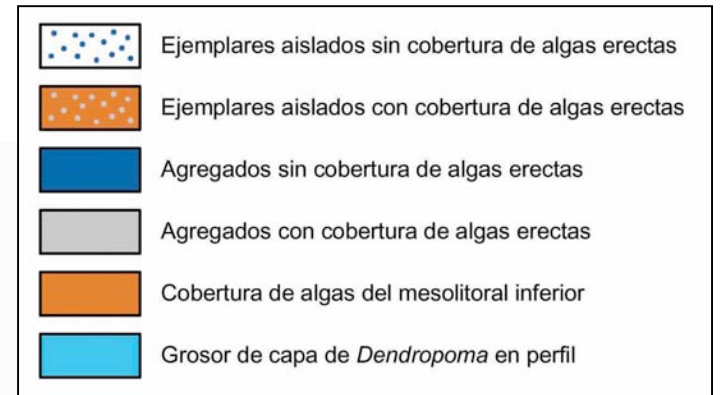
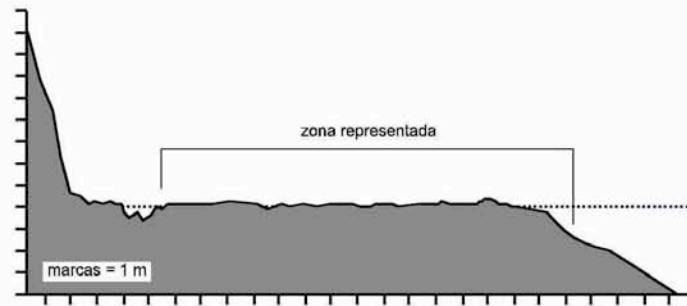
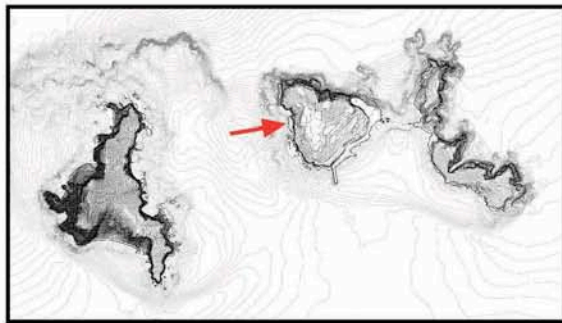


Tabla 5. Transecto 3. W Isabel II. Charcos

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MI	SIN	VAI	-	RA	-	-	-	7,0	9,0
2	MS	SIN	VAI	-	RN	-	-	-	9,0	13,2
3	MS	ANB	VCO	DCO	RN	5	20	0,5	11,2	14,8
4	MI	ANB	VAR	CON	RA	30	40	2,0	-2,8	11,2

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

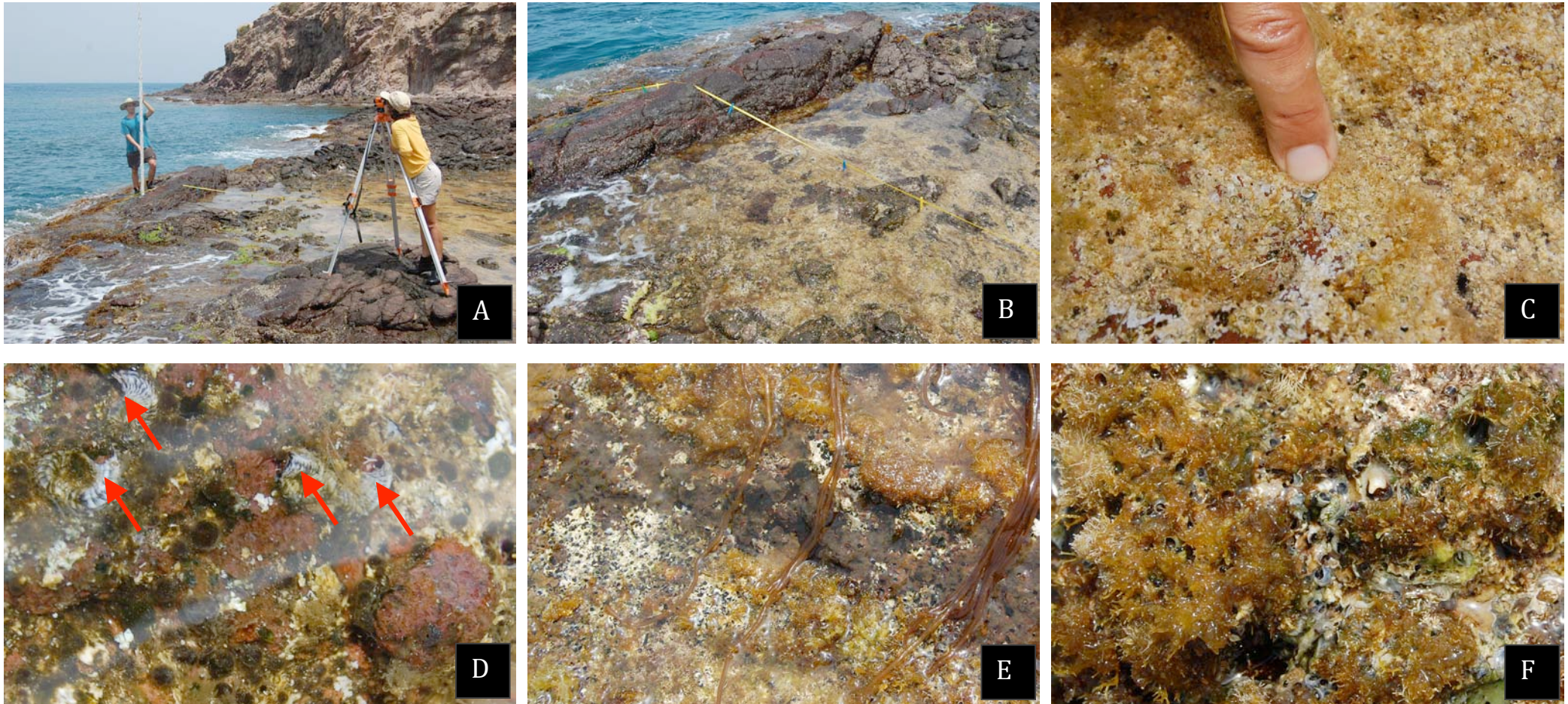


Figura 19. Transecto 3. W Isabel II. Charcos.

(A) y (B) Vistas generales del transecto

(C) y (D) Tramo 2, mesolitoral superior, ejemplares aislados sin recubrimiento

(E) Tramo 3, mesolitoral superior, agregados de ejemplares en costra sin recubrimiento y con distribución discontinua

(F) Tramo 4, mesolitoral inferior, formaciones con desarrollo vertical (3D) y recubrimiento de algas erectas

Figura 20. Transecto 4. SW Isabel II

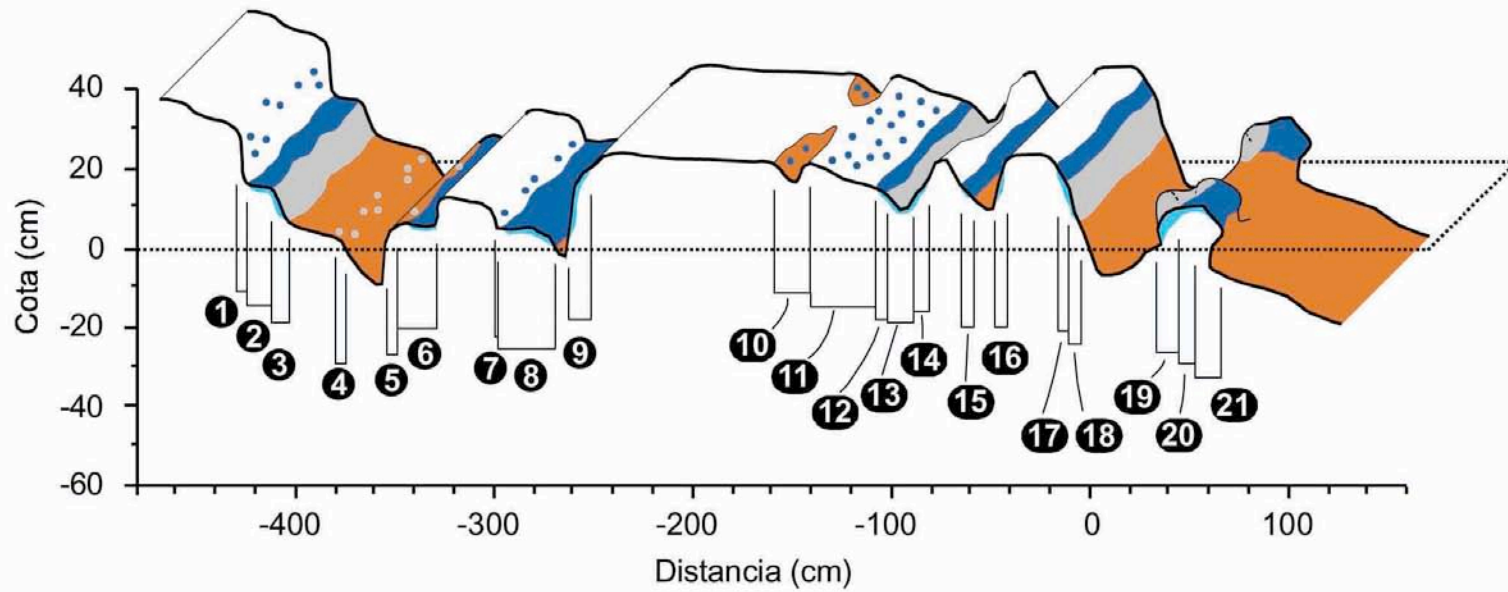
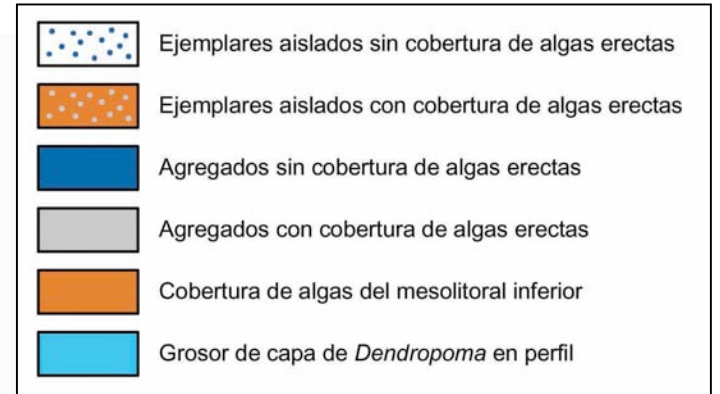
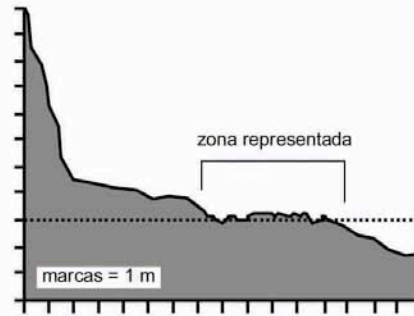
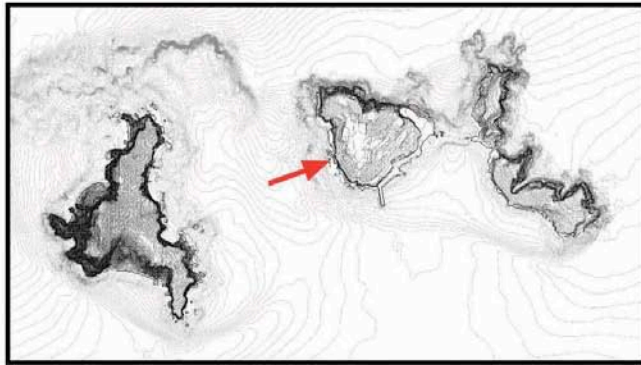


Tabla 6. Transecto 4. SW Isabel II

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MS	SIN	VAI	MAN	RN	8	8	-	16,1	30,3
2	MS	ANB	VCO	CON	RO	2	20	< 0,4	15,3	16,1
3	MI	ANB	VAI	MAN	RA	8	10	-	5,8	15,3
4	MI	SIN	VAI	MAN	RA	-	-	-	0,2	2,5
5	MI	SIN	VAI	MAN	RA	-	-	-	-0,2	7,2
6	MS	ANB	VCO	CON	RO	5	20	< 0,4	5,7	6,2
7	MS	ANB	VAI	DCO	RN	5	5	-	5,2	10,5
8	MS	ANB	VCO	CON	RN	20	40	< 0,4	1,2	5,2
9	MS	ANB	VCO	CON	RN	15	15	< 0,4	1	7,5
10	SL	SIN	VAI	CON	RN	-	-	-	17	21,8
11	MS	SIN	VAI	CON	RN	-	-	-	14,7	21,8
12	MS	ANB	VCO	CON	RN	5	8	< 0,4	14,7	12,2
13	MI	ANB	VCO	CON	RA	6	10	< 0,4	9,8	12,2
14	MS	ANB	VCO	CON	RA	2	8	< 0,4	12,2	15
15	MS	ANB	VCO	CON	RN	4	4	< 0,4	10,5	16
16	MS	ANB	VCO	CON	RN	4	4	< 0,4	11	16,4
17	MS	ANB	VCO	CON	RN	2	2	< 0,4	17,5	20
18	MI	ANB	VCO	CON	RA	10	10	0,6	5	17,5
19	MI	ANB	VAR	MAN	RN	10	10	3	1,6	9,1
20	MS	ANB	VCO	CON	RN	2	2	< 0,4	9,1	10,8
21	MS	ANB	VCO	CON	RO	10	10	< 0,4	3,5	9,1

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares ("costra")
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

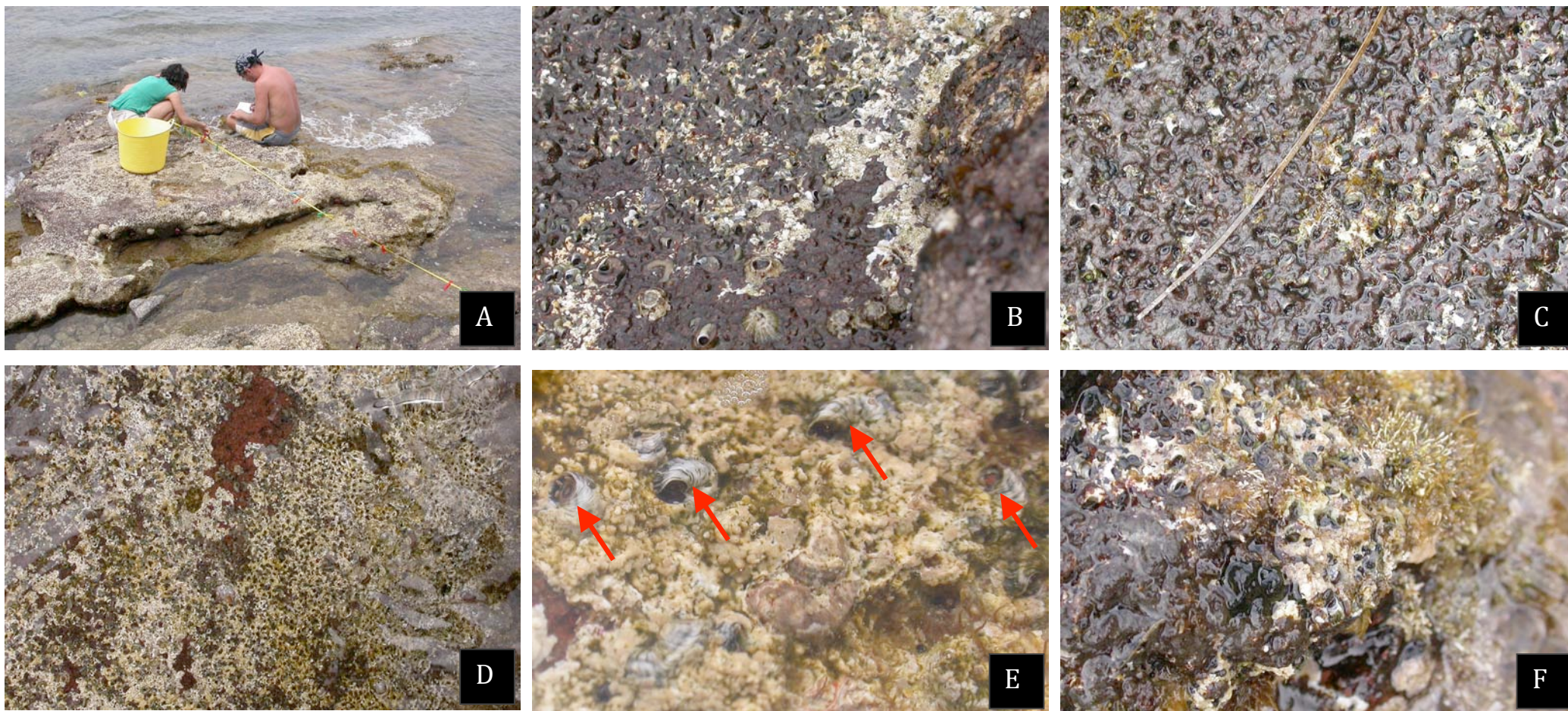


Figura 21. Transecto 4. SW Isabel II.

(A) Vista general del transecto

(B) Tramo 1, mesolitoral superior, ejemplares aislados sin recubrimiento con distribución en manchas

(C) Tramo 2, mesolitoral superior, agregados en costra con recubrimiento de otros elementos vivos (e.g. cianofíceas) y distribución continua

(D) Tramo 6, mesolitoral superior, agregados en costra con recubrimiento de otros elementos vivos y distribución continua

Figura 22. Transecto 5. E Isabel II. El Pirata

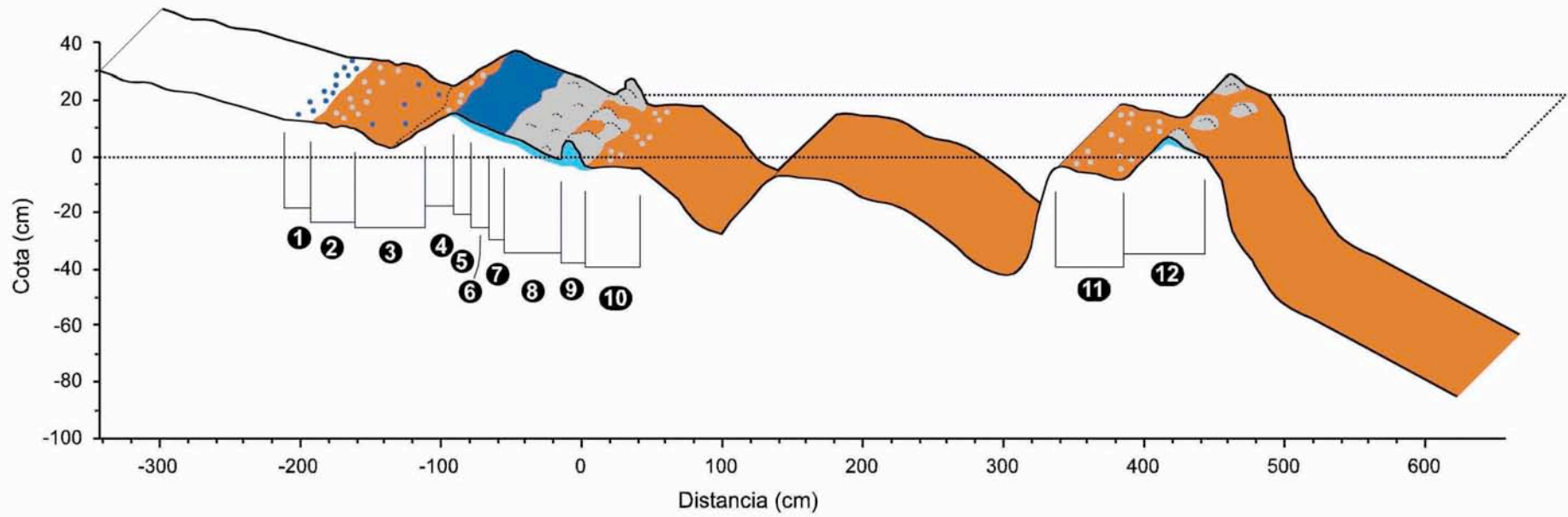
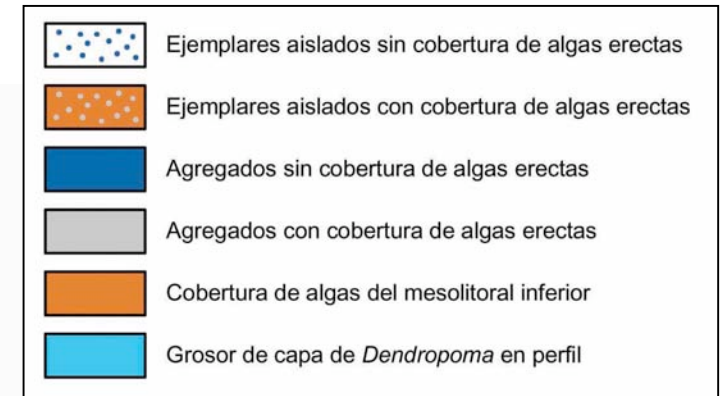
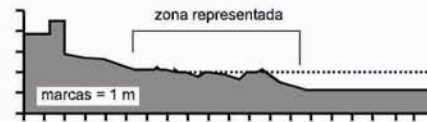
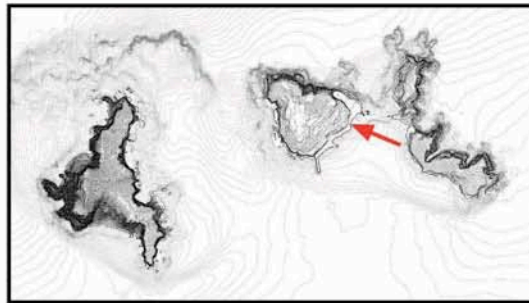


Tabla 7. Transecto 5. E Isabel II. El Pirata

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MS	ANB	VAI	CON	RN	10	30	-	12,3	12,9
2	MI	ANB	VAI	DCO	RA	14	32	0,5	9,6	12,3
3	MI	ANB	VAI	MAN	RN	-	-	-	2,6	9,6
4	MI	ANB	VAI	CON	RA	15	19	1,2	9,6	15,2
5	MS	ANB	VCO	CON	RN	5	14	2,0	12,1	15,2
6	MS	ANB	VCO	CON	RO	8	10	2,0	10,2	12,1
7	MS	ANB	VCO	CON	RN	4	13	2,0	7,8	10,2
8	MI	ANB	VAR	CON	RA	40	40	2,0	-1,2	7,8
9	MI	ANB	VAR	DCO	RA	13	35	7,0	-1,2	5,5
10	MI	ANB	VAI	-	RA	-	-	-	-1,2	-2,2
11	MI	ANB	VAI	MAN	RA	-	-	-	-2,5	0,2
12	MI	ANB	VAR	MAN	RA	-	-	3,0	0,2	10,8

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

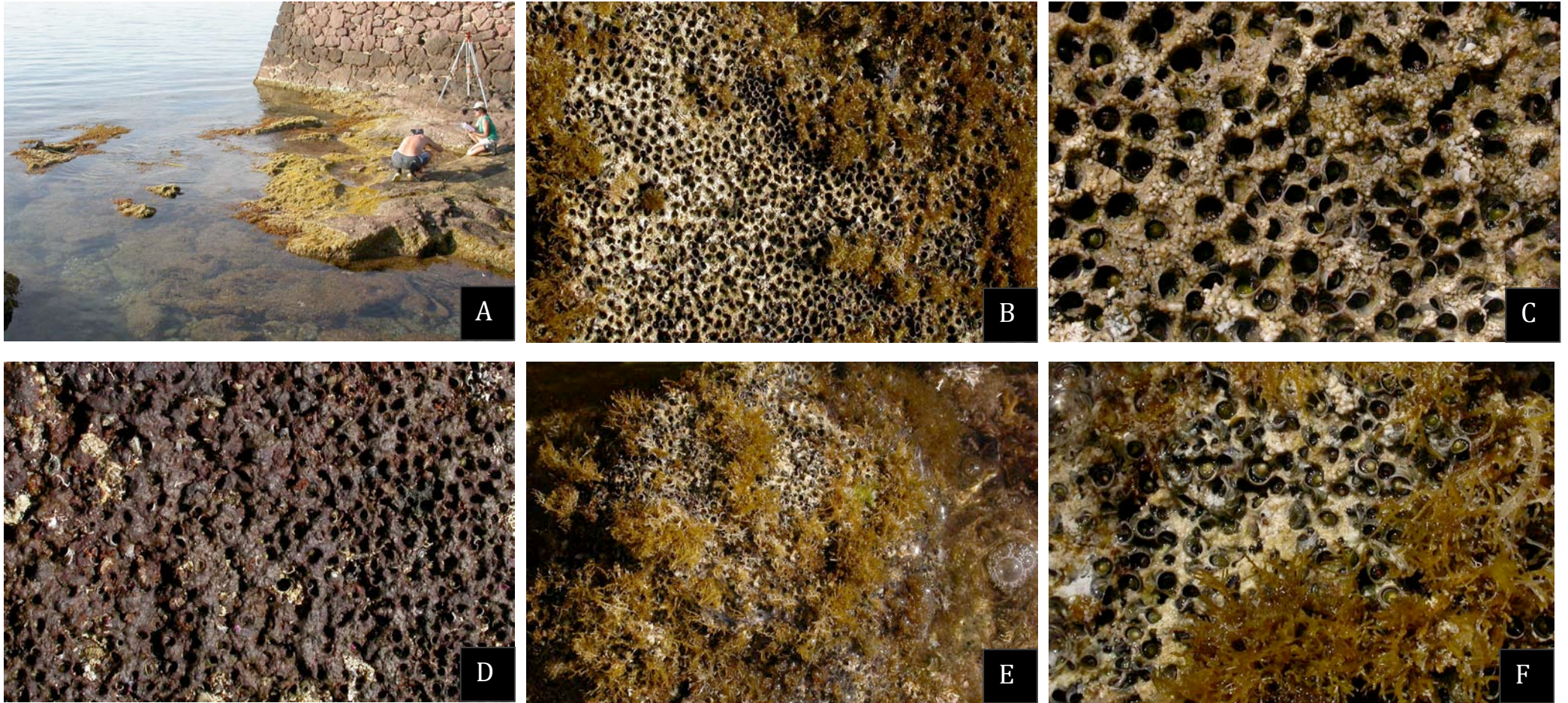


Figura 23. Transecto 5. E Isabel II. *El Pirata*

- (A) Vista general
- (B) Tramo 5, mesolitoral superior, agregados en costra con distribución continua
- (C) Detalle de (B)
- (D) Tramo 6, mesolitoral superior, agregados en costra con cobertura de cianobacterias
- (E) Tramo 9, mesolitoral inferior, agregados en 3D con recubrimiento algas erectas
- (F) Detalle de (E)

Figura 24. Transecto 6. SE Rey Francisco. Cementerio

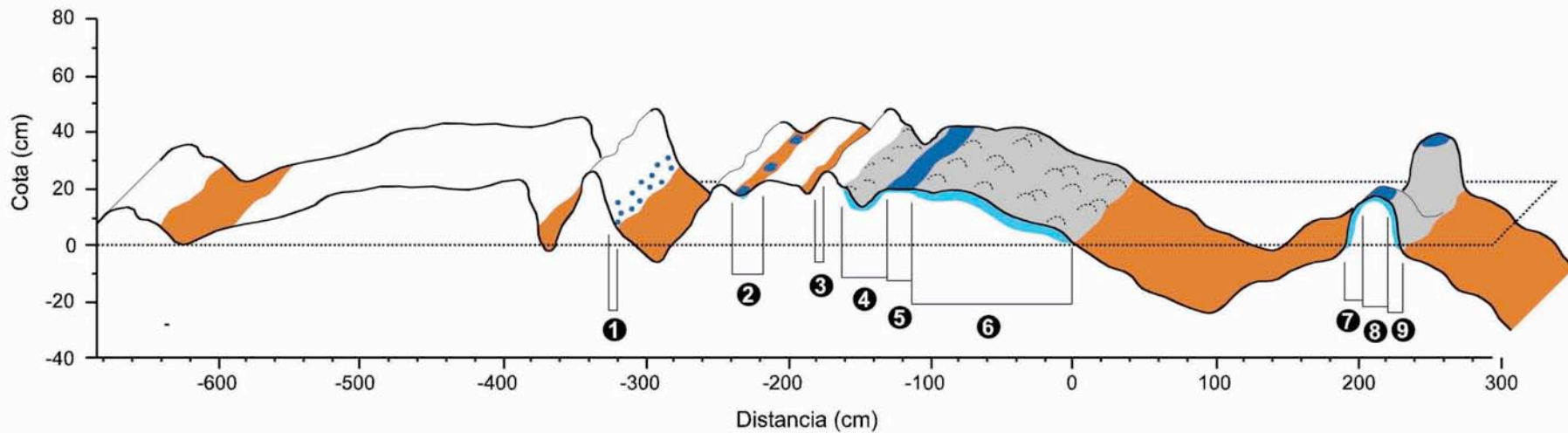
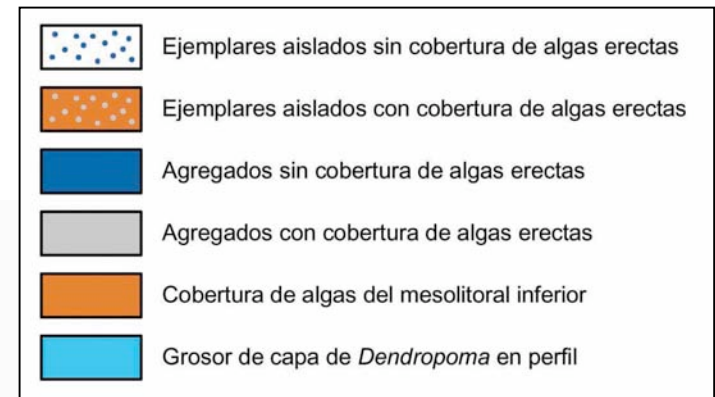
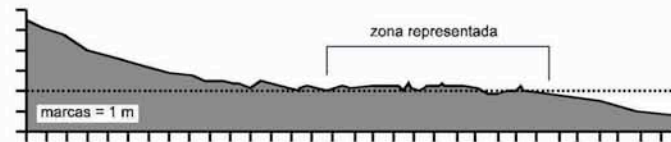
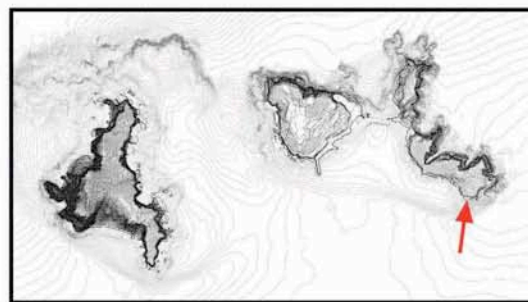


Tabla 8. Transecto 6. SE Rey Francisco. Cementerio

Tr.	Com.	Asoc.	Morf.	Distr.	Recub.	Anchura (cm)		Grosor (cm)	Cota (cm)	
						min.	max.		min.	max.
1	MS	ANB	VAI	-	-	-	-	-	5,4	11,5
2	MI	ANB	VCO	MAN	RA	-	-	0,5	17,2	21,0
3	MS	ANB	VCO	DCO	RN	8	2	< 0,4	20,1	22,5
4	MI	ANB	VAR	CON	RA	22	30	1,5	13,6	22,1
5	MS	ANB	VCO	CON	RO	15	18	0,5	20,0	20,1
6	MI	ANB	VAR	CON	RA	80	115	2,0	0,2	20,1
7	MI	ANB	VCO	CON	RA	15	15	0,8	0,0	15,1
8	MS	ANB	VCO	CON	RO	10	10	0,4	15,1	17,6
9	MI	ANB	VCO	CON	RA	15	15	0,8	-0,4	15,1

Código	Descripción
Com.	Comunidad
MS	Mesolitoral superior
MI	Mesolitoral inferior
IS	Infralitoral superior
IL	Infralitoral lejos de la rompiente
Asoc.	Asociación
SIN	Sin Asociación
ANB	con <i>Neogoniolithon brassica-florida</i>
ALI	con <i>Lithophyllum incrustans</i>
ALB	con <i>Lithophyllum byssoides</i>
Morf.	Morfología
VAI	Ejemplares Aislados
VCO	Agregados de ejemplares (“costra”)
VAR	Formaciones con desarrollo vertical (3D)
Distr.	Distribución
MAN	En manchas
DCO	Discontinuo
CON	Continuo
Recub.	Recubrimiento
RN	No recubiertas
RA	Algas erectas
RO	Otros elementos vivos (e.g. cianoficias)
RC	Contaminantes

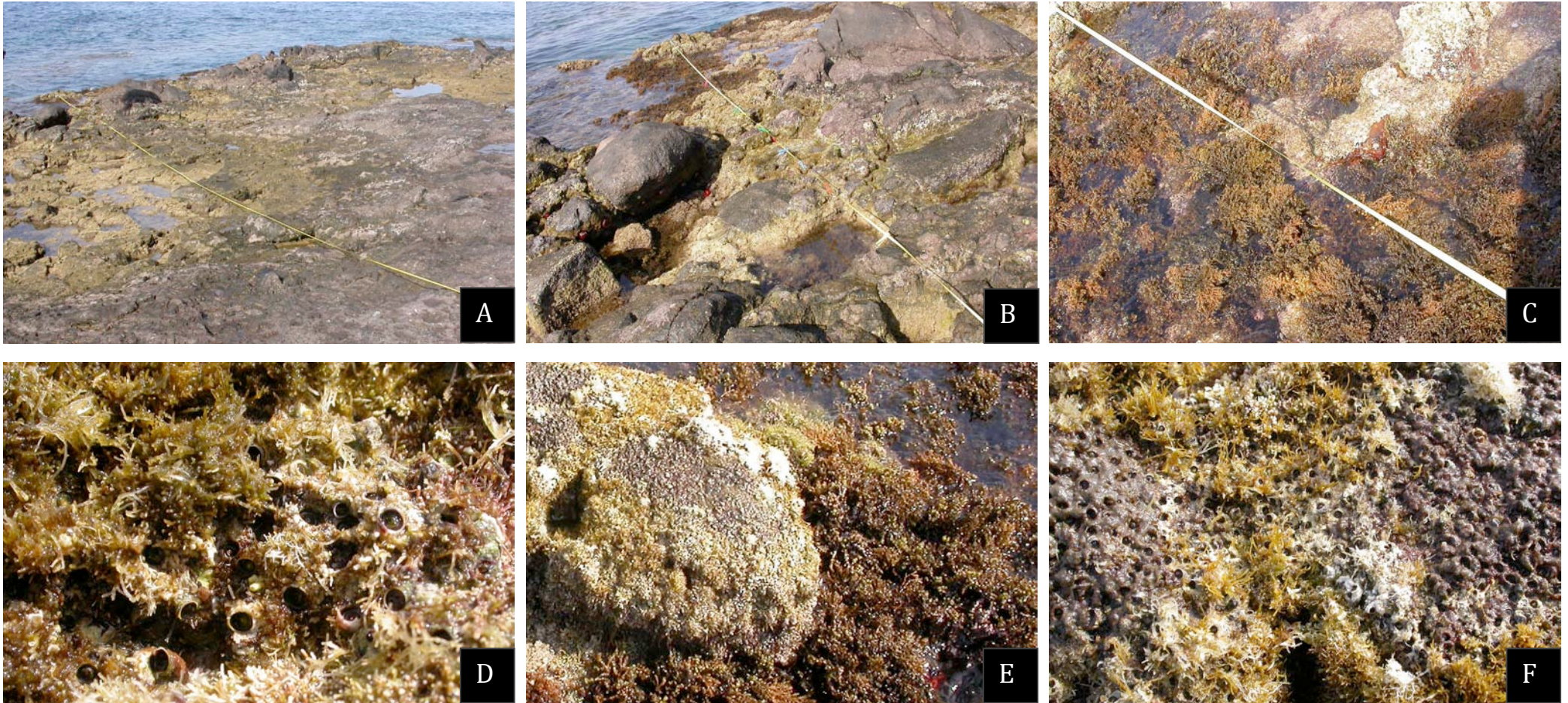


Figura 25. Transecto 6. SE Rey Francisco. Cementerio.

- (A) y (B) Vistas generales del transecto
- (C) Cota cero del transecto coincidiendo con el nivel de *Cystoseira*
- (D) Tramo 4, mesolitoral inferior, agregados (3D) con algas erectas
- (E) Tramo 8, mesolitoral superior, vista general
- (F) Detalle del tramo 8, agregados con otros elementos vivos (e.g. cianofíceas)

Las observaciones y datos obtenidos en los transectos nos permiten precisar y ampliar algunos de las conclusiones obtenidas en el cartografiado, sobre todo en lo referente a la ubicación y desarrollo de las concreciones de este molusco en la franja litoral. En la figura 26 se muestran gráficas de la disposición de *D. petraeum* con respecto a la cota 0 del nivel del mar, diferenciando lo que son ejemplares sueltos, las costras monoestratificadas y las concreciones en volumen.

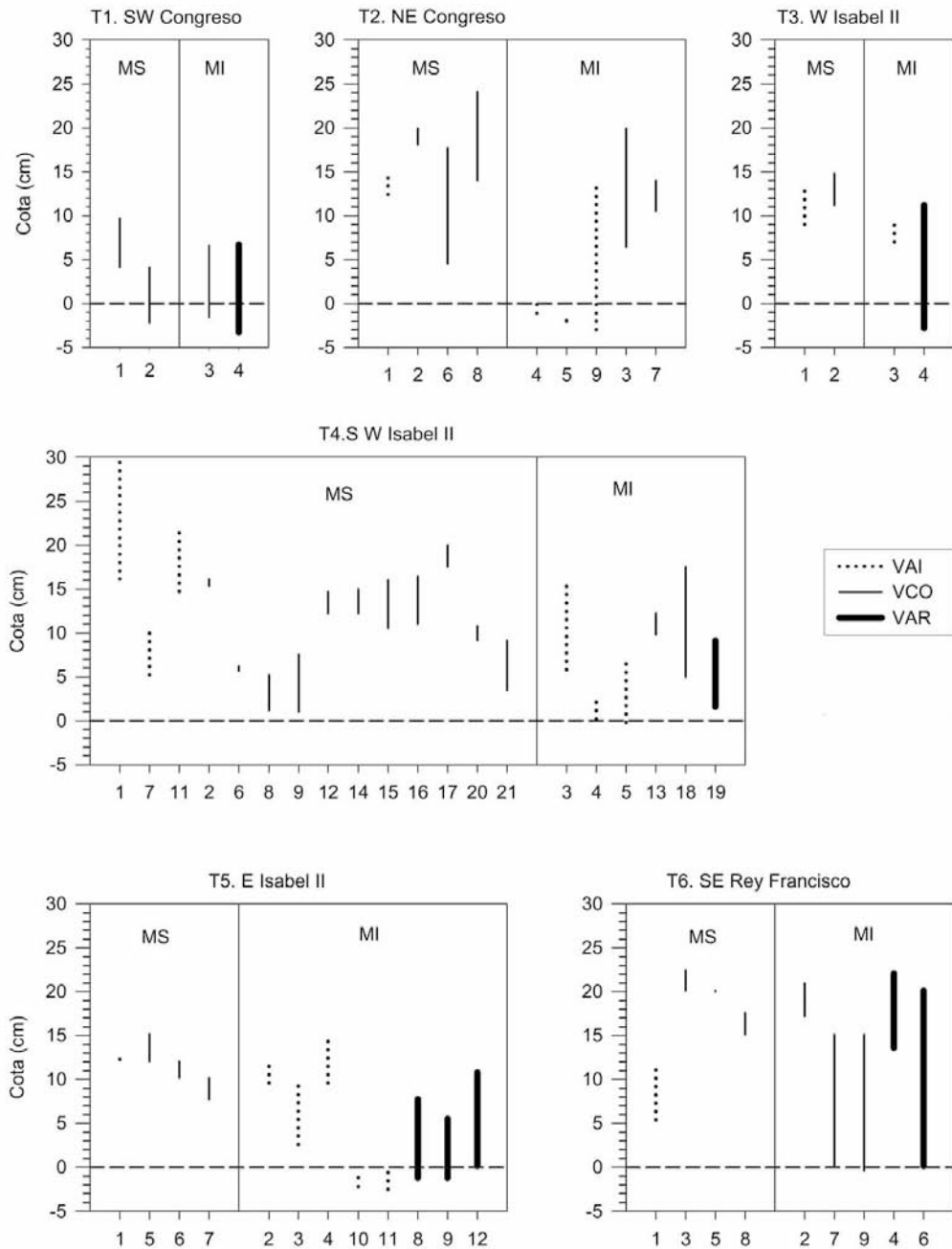


Figura 26. Se representa como se distribuye en el mesolitoral superior (MS) y mesolitoral inferior (MI) las tres morfologías más representativas de *D. petraeum*:
 1) VAI=ejemplares aislados
 2) VCO=agregados de ejemplares ("costra")
 3) VAR=formaciones con desarrollo vertical (3D)

Se observa que este vermético ocupa una franja muy estrecha comprendida entre el infralitoral superior y el mediolitoral inferior. En los primeros metros del infralitoral superior (permanentemente sumergido) las concreciones de *Dendropoma* aparecen de una forma muy dispersa (hasta unos 3 m de profundidad) y el vermético se asocia aquí preferentemente al alga calcárea *Lithophyllum incrustans*, propia de estos niveles. Pero es en el mediolitoral donde este molusco se distribuye de manera más regular, asociándose en este nivel con el alga *Neogoniolithon brassica-florida* (y más raramente con *Lithophyllum byssoides*), para formar concreciones de grosor variable, con predominio en las de las placas mono-estratificadas.

En el conjunto de los transectos realizados, *Dendropoma* se ha observado entre - 3 m y + 30 cm con respecto a la cota 0 (los ejemplares aislados entre - 3 cm y + 30 cm, las costras monoestratificadas entre 0 y + 24 cm y las concreciones en grosor entre - 3 m y + 22 cm. Los ejemplares aislados pueden encontrarse dispersos por toda esta estrecha franja. Las costras mono-estratificadas constituyen la formación más común en las islas y llegan a formar una banda continua en muchas zonas, generalmente entre 0 y + 20 cm, justo por encima del cinturón de algas erectas (*Cystoseira* spp. y *Gelidium* spp.) y por debajo de la zona del balano *Chthamallus stellatus* (fig. 27). En lo que se refiere a su posición horizontal, las costras aparecen en cualquier punto de las plataformas de abrasión, desde su parte externa a la más interna, pero forman una banda mejor definida en las zonas del litoral de las islas donde no existe plataforma de abrasión. Por último, las concreciones se desarrollan sólo en determinados lugares, siempre inmediatamente por encima de la cota 0 (con excepción de las infralitorales) y sin dar lugar a una banda continua. Por otro lado, se desarrollan casi siempre en el borde externo de las plataformas de abrasión (y más ocasionalmente sobre las pequeñas elevaciones existentes sobre éstas) y son muy raras en las zonas de perfil más inclinado del litoral, donde no existe plataforma de abrasión.

Cabe destacar que en la zona de costras de *Dendropoma* se han encontrado con frecuencia ejemplares juveniles de la lapa *Patella ferruginea* (especie catalogada como "en peligro de extinción" en el Catálogo Español de Especies Amenazadas).

2.2.3. Densidad y diámetro de ejemplares

Se exponen a continuación los datos referentes a la densidad de ejemplares y al diámetro medio de las aberturas en los distintos sectores de las islas considerados.

Isla Isabel II

Sector i022

NE de la isla: zona de escaso desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 569,79 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,56 mm (n=60, SD=0,31)

Sector i024

NE de la isla: zona de notable desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 479,32 ejs/dm²

Diámetro medio = 1,56 mm (n = 60, SD = 0,28)

Sector i034

NE de la isla: zona de máximo desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 703,94 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,35 mm (n = 60, SD = 0,17)

Sector i061

W de la isla: zona de máximo desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 822,77 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,58 mm (n = 60, SD = 0,22)

Sector i071

NW de la isla: zona de notable desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 638,27 ejs/m²

Diámetro medio de la abertura = 1,41 mm (n = 60, SD = 0,25)

Isla de Congreso

Sector c-003

N de la isla: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 794,74 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 134 mm (n = 60, SD=0,20)

Sector c-020

NE de la isla: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 788,07 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,40 mm (n = 60, SD=0,14)

Sector c-074

E de la isla: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 260,36 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,35 mm (n = 60, SD = 0,26)

Sector c-087

SE de la isla: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 802,77 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,50 mm (n=60, SD = 0,16).

Sector c-104

S de la isla: zona de desarrollo vertical notable de las colonias

Densidad media = 579,28 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,62 mm (n=40, SD = 0,22).

Sector c-134

W de la isla: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 528,25 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,53 mm (n = 60, SD = 0,18)

Isla de Rey Francisco

Sector r-009

N de la isla, pero tramo con orientación Sur: zona de desarrollo vertical medio de las colonias

Densidad media = 149,62 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,31 mm (n = 60, SD = 0,25)

Sector r-018

E de la isla: zona de escaso desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 835,77 ejs/m²

Diámetro medio de la abertura = 1,36 mm (n = 60, SD = 0,24)

Sector r-029

E de la isla: zona de escaso desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 935,22 ejs/m²

Diámetro medio de la abertura = 1,47 mm (n=55, SD=0,21)

Sector r-060

S de la isla: zona de máximo desarrollo vertical de las colonias

Densidad media = 359,92 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,45 mm (n=60, SD=0,39)

Sector r-071

W de la isla: zona de desarrollo vertical notable de las colonias

Densidad media = 1012,91 ejs/dm²

Diámetro medio de la abertura = 1,52 mm (n=40, SD=0,15)

La densidad de ejemplares de *Dendropoma* en las concreciones osciló entre los 150 ejs/m² del sector r-009, al norte de la isla de Rey en concreciones de desarrollo vertical medio, y 935 ejs/m² del sector r-029, al este de la misma isla. No obstante, parece deducirse que la densidad de ejemplares no está correlacionada con el desarrollo vertical de las concreciones, con valores muy variables tanto en las de escaso desarrollo como en las que presentan gran grosor.

El diámetro medio de la abertura de los ejemplares ha oscilado entre 1,31 y 1,53 mm. Tampoco se ha encontrado una correlación entre este parámetro y la densidad de ejemplares en la concreción, como podría esperarse. Sin embargo, es muy notorio que los ejemplares que crecen aislados son más grandes y con un diámetro de abertura notablemente mayor.

2.2.4. Conclusiones sobre el cartografiado y tipificación de las concreciones de *D. petraeum* en las islas

El trabajo realizado permite presentar por primera vez una información detallada de la distribución y abundancia de las formaciones microrrecifales de *Dendropoma petraeum* en las Islas Chafarinas. En general, este vermético está ampliamente repartido a lo largo de toda la costa de las tres islas (60,4% excluyendo playas y escollos y rocas separadas de la línea litoral), y su patrón de distribución corresponde en líneas generales a lo descrito para esta especie en otras zonas geográficas.

En algunos tramos del litoral, un total de unos 520 m en el conjunto de las tres islas (que correspondiente al 6,1 % del litoral rocoso), se han detectado formaciones microrrecifales bien desarrolladas, de varios centímetros de espesor. En cualquier caso, estas formaciones son mucho menores en cuanto a grado desarrollo y extensión que las descritas en otras zonas del Mediterráneo, donde las masas de verméticos pueden formar capas de 20-30 cm de grosor, o incluso de hasta 40 cm (BALADAMENTE *et al.*, 1992; CALVO *et al.*, 1998). Por ello, la importancia de las formaciones microrrecifales de *Dendropoma* en las islas Chafarinas, bajo esta perspectiva, debe considerarse como moderada. El hecho de que en Chafarinas las

concreciones de *Dendropoma* no alcancen el desarrollo que se observa en el sureste peninsular lo atribuimos a que posiblemente el desarrollo de esas estructuras microrrecifales requieran de un nivel del mar muy estable. A ello parece responder el hecho de que dichos arrecifes alcancen su máximo desarrollo en zonas sin la existencia de mareas, mientras que éstas todavía se dejan notar (aunque de una forma atenuada) en el archipiélago.

En lo que se refiere a la distribución a pequeña escala dentro de la franja litoral, las concreciones de *Dendropoma* ocupan un cinturón muy estrecho entre unos pocos centímetros por debajo de la cota 0 y unos 25 cm por encima de la misma. De forma ocasional pueden encontrarse concreciones en el infralitoral superior hasta unos 3 m de profundidad y los ejemplares aislados pueden alcanzar hasta algo más 30 cm por encima. El tipo de morfología dominante de las concreciones son las costras mono-estratificadas, que pueden llegar a formar una banda más o menos continua en diversas zonas del litoral de las islas. Esta banda se sitúa justo por encima del cinturón de algas pardas erectas (*Cystoseira* spp.) y por debajo de la zona inferior del balano *Chthamallus stellatus* (fig. 27). Deducimos que



Figura 27. La banda continua de las concreciones de *D. petraeum* se sitúa por encima del cinturón de *Cystoseira* spp. y por debajo de la zona del balano *Chthamallus stellatus* y de la lapa *Patella ferruginea*.

los factores ecológicos limitantes de la distribución vertical del vermético en la franja litoral son la competencia con otros organismos sésiles (principalmente algas erectas) en su nivel inferior y las condiciones de exposición a la desecación en el superior. Parece que este gasterópodo precisa del movimiento de vaivén del mar y no soporta emersiones prolongadas. Por otro lado, aunque puede vivir sumergido, en los niveles infralitorales más superiores el gran desarrollo de los cinturones de algas erectas (principalmente de los géneros *Cystoseira* y *Gelidium*) impiden su desarrollo (fig. 28).



Figura 28. *Dendropoma petraeum* con algas erectas.

Cabe destacarse que la zona de la banda de costras de *Dendropoma* parece ser el lugar preferencial para el asentamiento de los reclutas de la lapa *Patella ferruginea*, que en etapas posteriores se desplazan a un nivel superior, llevando con frecuencia sobre su concha ejemplares del vermético (fig. 29), en una reseñable asociación de dos gasterópodos incluidos en el Catálogo Español de Especies Amenazadas.

Señalar también que se han hallado agregados dispersos e irregulares de *D. petraeum* sumergido a 2 y 3 m de profundidad en la zona del Dique Roto en la isla de Isabel II (fig.29)

En principio no existen en la actualidad amenazas evidentes para las formaciones microrrecifales de este vermético en el archipiélago. Consideradas como indicadoras de aguas limpias, la mayor amenaza en el futuro podría residir en la pérdida de calidad de las aguas por contaminación o por un exceso de partículas

sedimentarias en suspensión. Asimismo, al igual que otras especies de la franja litoral, estas formaciones pudieran verse afectadas por vertidos realizados mar adentro y que fueran arrastrados hacia las islas. En este sentido, el presente constituye un inventario detallado del estado actual en el archipiélago de esta especie protegida por la legislación española y europea. En lo sucesivo, aparte de los estudios puntuales que se pudieran realizar para profundizar en el conocimiento de las poblaciones, de su biología y sobre el desarrollo y crecimiento de las formaciones de esta especie, se plantea realizar un seguimiento de estas formaciones cada varios años, al menos en zonas particularmente representativas, con el fin de monitorizar su evolución y crecimiento o regresión, para poder detectar así posibles impactos negativos sobre estas poblaciones.

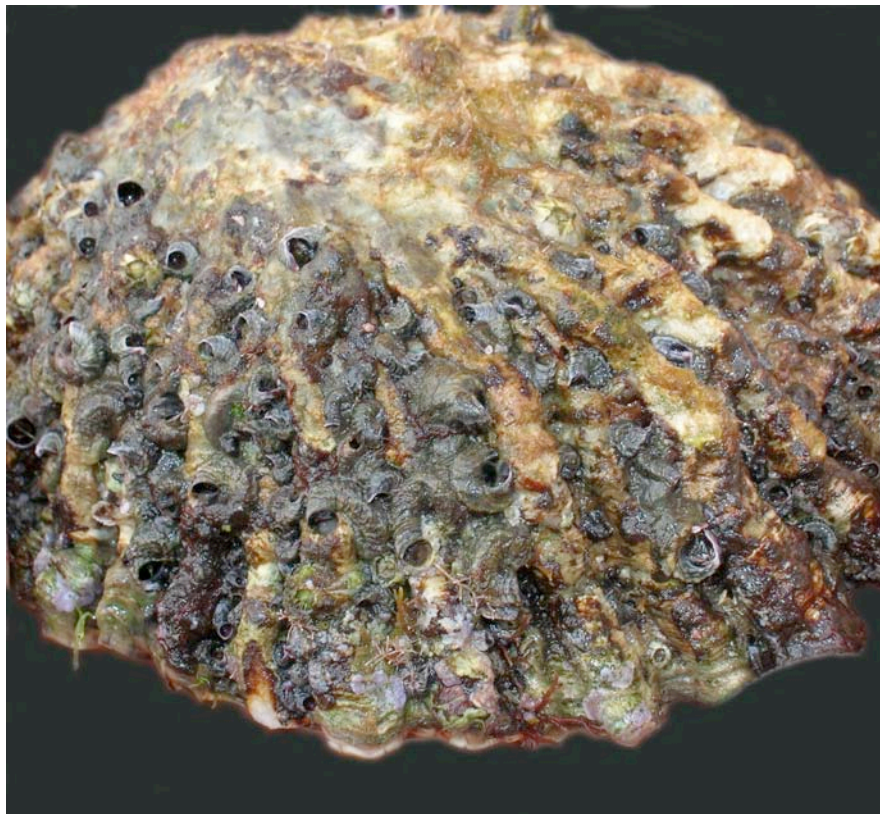


Figura 29. *Dendropoma petraeum* sobre *Patella ferruginea*.

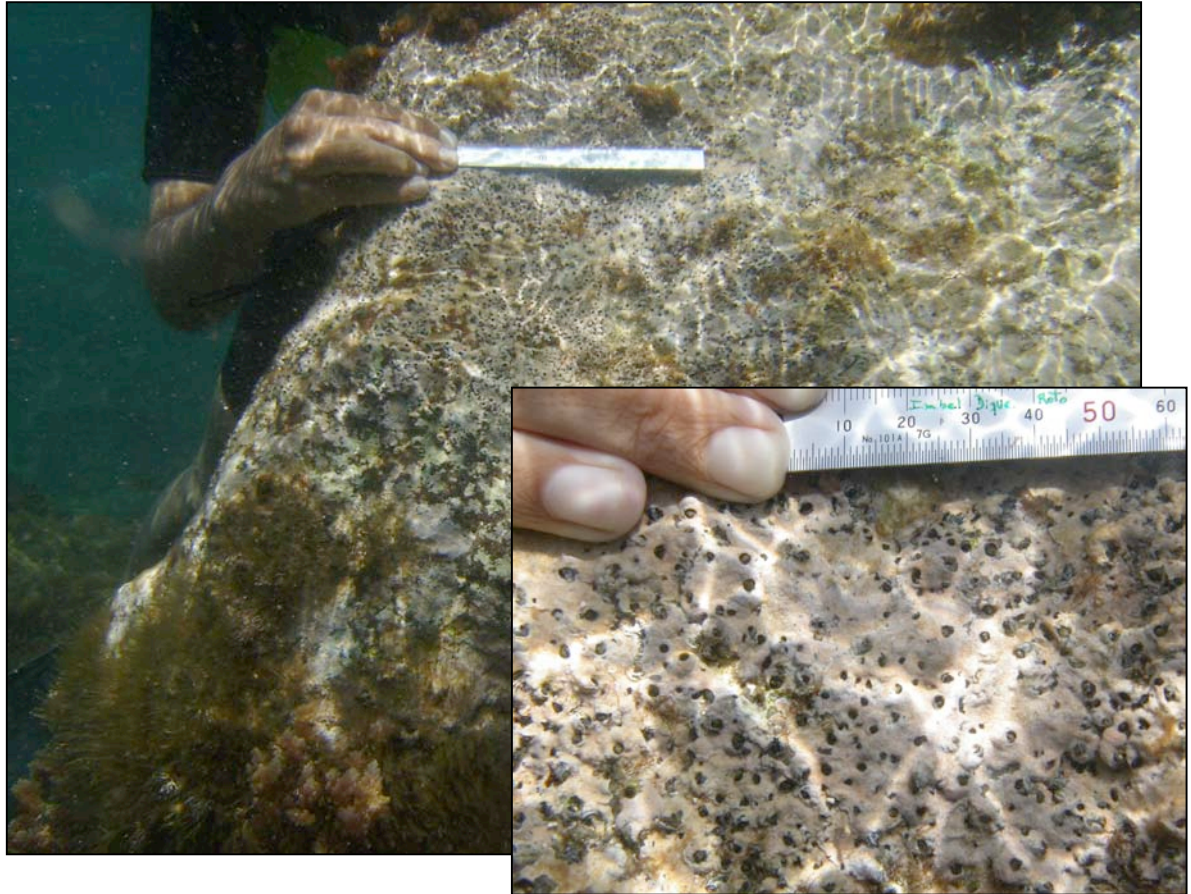


Figura 30. Fotografías del Dique Roto, en Isabel II, donde se aprecia *Dendropoma petraeum* sumergido permanentemente entre 1-2 m de profundidad.

3. REPRODUCCIÓN

3.1. METODOLOGÍA

Los ejemplares de *Dendropoma petraeum* se recogieron en la franja mediolitoral, mediante un martillo y un cincel, ya que se precisó desprender parte del sustrato donde se encontraban fijados los ejemplares, a fin de no dañarlos. En total se estudiaron 126 ejemplares en marzo, 101 en junio y 54 en noviembre.

Las conchas se partían con cuidado y su contenido se observaba en vivo a la lupa binocular. En un primer momento se anotaba la presencia o no de cápsulas ovígeras, y en su caso, el número, situación y medidas de éstas. Asimismo, se anotaban las características morfológicas del animal (pigmentación, presencia o ausencia de surco paleal, características de la gónada, posibles peculiaridades como la presencia de parásitos, etc.). Las cápsulas ovígeras se separaban y colocaban en recipientes individualizados con agua de mar filtrada. La pared transparente de las cápsulas permitía hacer observaciones sobre el contenido de éstas y seguir el desarrollo de los embriones. Diversas cápsulas que contenían embriones en diferentes estadios de desarrollo se abrieron, con ayuda de minucias enmangadas, en recipientes provistos de agua de mar esterilizada (mediante autoclave) y filtrada con una membrana de Millipore (0,45 μm de poro), para obtener los embriones vivos y estudiarlos bajo la lupa binocular. Las mediciones de huevos, embriones y larvas se realizaron mediante un ocular micrómetro con una aproximación de 1 μm . Algunos embriones y larvas se separaban para ser preparados para su observación y estudio al microscopio electrónico de barrido.

Asimismo, para el estudio de la proporción de sexos, se trató de determinar el sexo de los ejemplares recogidos. Dada la ausencia de pene en estos animales, para inferir el sexo es preciso recurrir al color y textura de la gónada, aunque sólo en la época reproductora se distinguen ovarios y testículos. Los ejemplares que poseían cápsulas eran considerados como hembras.

Una vez estudiado el material en vivo se midió la longitud de cada ejemplar (fig. 31) y posteriormente, el material destinado al estudio genético fue conservado en etanol absoluto.

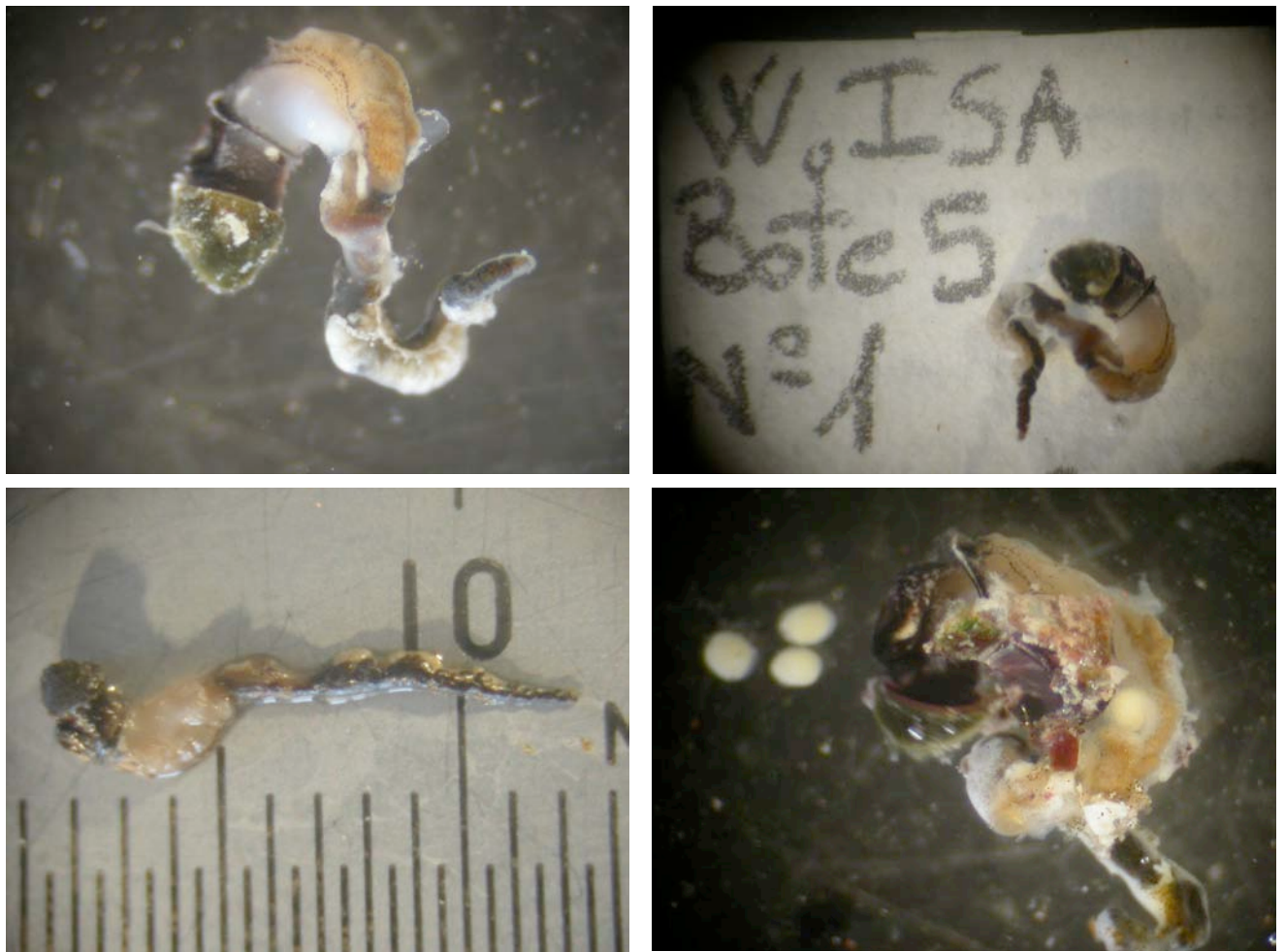


Figura 31. Para la observación de las cápsulas se extrajo el animal de la concha, posteriormente se midió la longitud de cada ejemplar y se realizaron etiquetas para su ingreso en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Diversos ejemplares se trasladaron vivos al laboratorio “el Pirata” para ser estudiados en acuarios con circuito cerrado de agua de mar, cuya temperatura se mantenía similar a la del agua que baña las islas (entre 16 y 22°C). Con estos ejemplares no se pretendía conseguir la reproducción en condiciones de laboratorio, sino estudiar sobre todo la emisión de espermátóforos por parte de los machos, así como el proceso de su captura por las hembras. También se intentaba observar la posible eclosión de juveniles y larvas, el tiempo de vida libre, su comportamiento antes de la fijación al sustrato y el proceso de asentamiento.

3.2. RESULTADOS

Los datos obtenidos sobre la reproducción de *Dendropoma petraeum* en las islas Chafarinas coinciden casi con exactitud con lo descrito previamente en ejemplares del sureste de España (Calvo et al., 1998), pero difieren de los obtenidos en ejemplares de Sicilia (obs. pers.) o de Israel (Usvyatsov, 2007).

El resultado de los estudios histológicos y anatómicos sugieren que se trata de una especie gonocórica (de sexos separados). Nunca se han encontrado ejemplares maduros con gónada masculina y femenina simultáneamente. De un total de 90 ejemplares medidos, resultaron ser 33 hembras y 57 machos (la relación entre sexos es similar a la obtenida para los ejemplares de Murcia y Almería anteriormente estudiada). Las hembras incuban las ovicápsulas en el interior de la cavidad paleal, y no unidas a la pared interna de la concha, como sucede en otras especies de esta familia.

De los ejemplares estudiados en marzo, 41 resultaron ser hembras incubantes y 4 de ellos presentaban la gónada femenina desarrollada, pero no presentaban cápsulas ovígeras en su cavidad paleal. El número máximo observado de ovicápsulas por hembra en este periodo fue de 28. La mayor parte de ellas contenían embriones en primeros estadios del desarrollo (desde huevos sin segmentar hasta el estadio de trocófora). En junio se observaron 24 hembras con cápsulas ovígeras en su cavidad paleal (con un número máximo de 19 ovicápsulas por hembra), y buena parte de ellas contenían en este periodo estadios avanzados del desarrollo (velígeras premetamórficas), aunque todavía algunas presentaban estadios tempranos. Ya en noviembre no se observó ninguna hembra incubando ovicápsulas. Todo ello indica que el periodo reproductor se concentra en primavera y principios de verano, lo cual coincide con lo observado en las costas del sureste peninsular.

El tipo de desarrollo larvario observado, tanto en la islas Chafarinas, como en las distintas áreas del Mediterráneo, es en todos los casos lecitotrófico totalmente intracapsular sin una fase larvaria libre. Es decir, de las cápsulas ovígeras eclosionan ya juveniles reptantes. Sin embargo, se han observado notables diferencias en algunos aspectos del desarrollo entre las poblaciones del

Mediterráneo occidental con las del Mediterráneo central y oriental (véase la Tabla 9), que vienen a corroborar las diferencias genéticas encontradas y que se detallan más adelante en el correspondiente apartado de esta memoria.

Las hembras estudiadas en las islas Chafarinas, así como en varias localidades del Mediterráneo occidental (costas de Murcia y Almería) y de las costas atlánticas de Marruecos (al norte de Casablanca) incuban todas ellas ovicápsulas que contienen un único huevo o embrión de tamaño grande (462-488 μm de diámetro, $n= 40$) (fig. 32) y no existen huevos nutricios. Estos datos coinciden con los publicados por Calvo *et al.* (1998). Sin embargo, las hembras estudiadas de Córcega y Sicilia incuban un número inferior de ovicápsulas (hasta 12), cada una de las cuales podía contener hasta 25 huevos de tamaño algo menor (410-448 μm , $n= 21$) y algunos de los cuales son utilizados posteriormente como huevos nutricios. Por otro lado, Usvyatsov (2007) encuentra en las costas de Israel hembras que incuban hasta 17 ovicápsulas, cada una de ellas con unos 10 huevos o embriones en su interior (esta autora no aporta datos sobre el tamaño de los huevos o sobre la presencia o ausencia de huevos nutricios).

Tabla 9. Datos comparativos del desarrollo de *Dendropoma petraeum* en diferentes áreas del Mediterráneo (número de ovicápsulas incubadas simultáneamente por una hembra, diámetro de las ovicápsulas, número de huevos por ovicápsula, presencia o ausencia de huevos nutricios y diámetro de los huevos antes de la primera segmentación).

zona	Nº ovicápsulas	O ovicápsulas	Nº huevos/ovicápsula	Huevos nutricios	O huevos
Occidental	Hasta 90	0.71-0.99 mm ($n= 100$)	1 ($n= 100$)	NO	460-487 μm ($n= 40$)
Central	Hasta 12	1.59-2.21 mm ($n= 34$)	9-25 ($n= 34$)	SI	410-448 μm ($n= 21$)
Oriental	Hasta 17	0.91-0.99	Up to 10	?	?

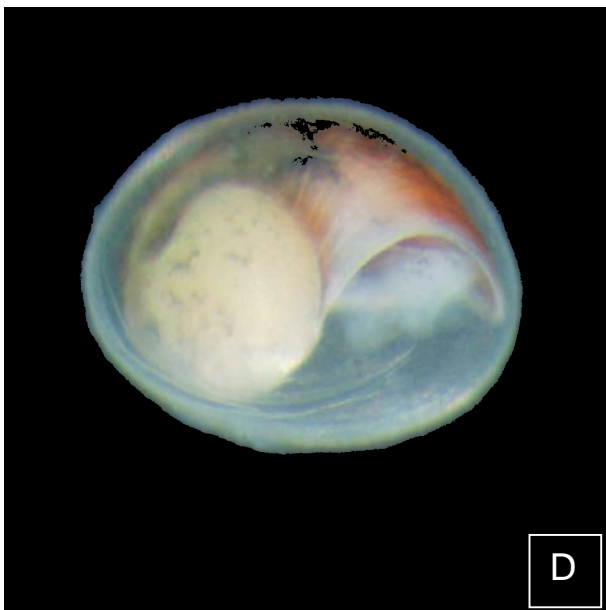
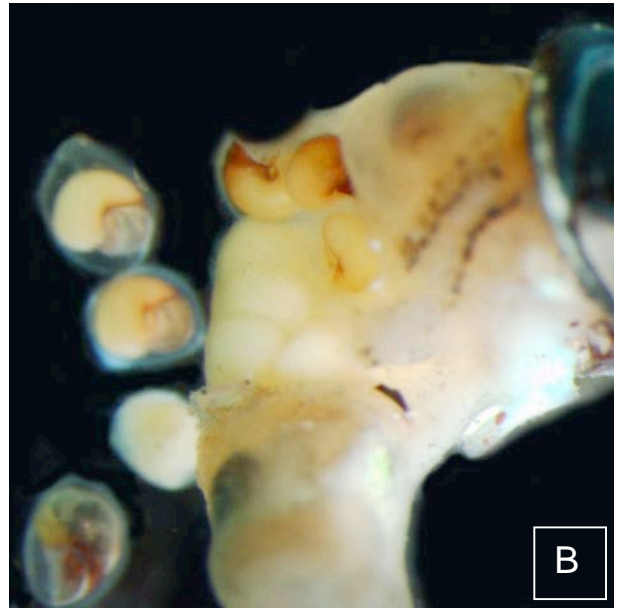


Figura 32.

Cápsulas de *Dendropoma petraeum*.

- (A) Hembra incubando embriones iniciales
- (B) Hembra incubando embriones más desarrollados
- (C) Huevo en fase de primera segmentación
- (D) y (E) Juveniles justo antes de la eclosión

La metamorfosis tiene lugar cuando el vitelo del embrión se ha consumido en su mayor parte y la velígera ocupa casi todo el espacio interior de la ovicápsula. Este proceso está caracterizado por la reducción de los lóbulos del velo y el desarrollo de los tentáculos cefálicos y del pie (fig. 33A), el cual queda claramente diferenciado en dos partes un estrecho y extensible propodio y un ancho metapodio.

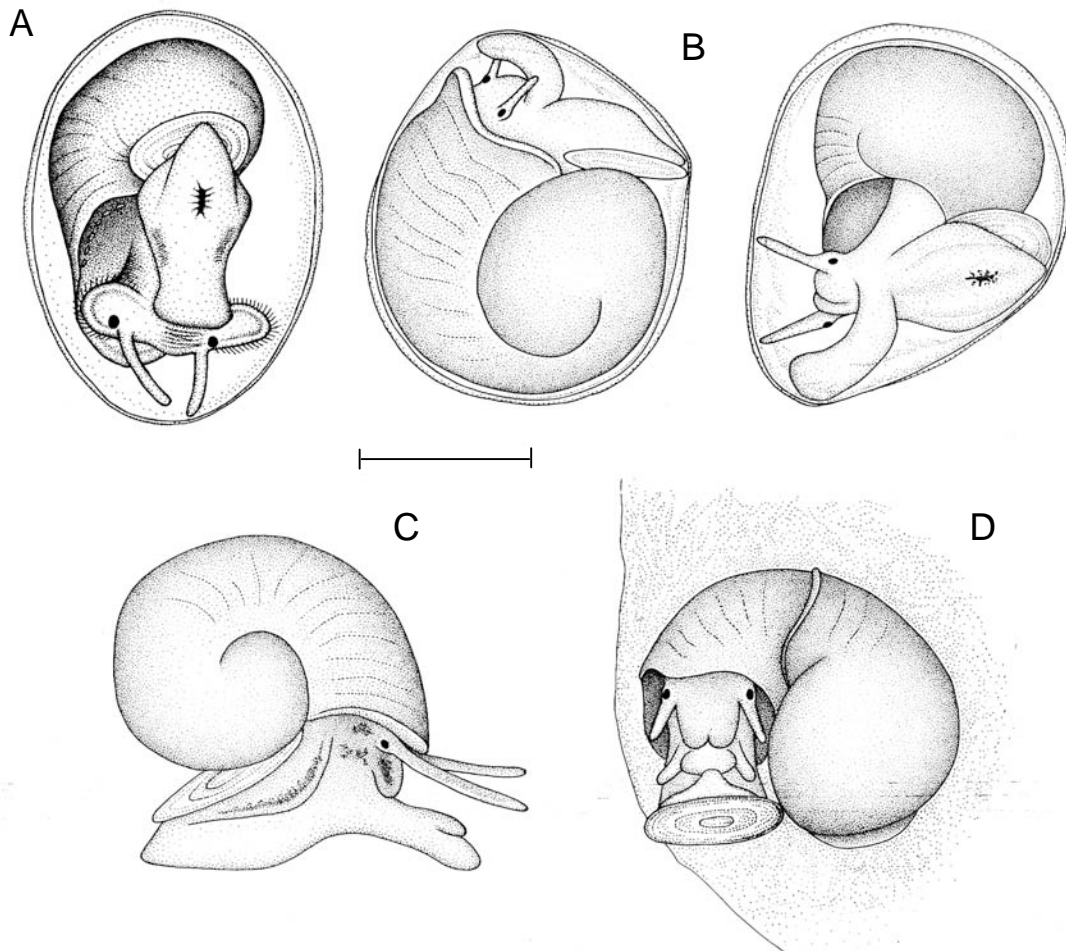


Figura 33. Dibujos de distintos estadios avanzados del desarrollo. A. Estadio de pedivelígera; los lóbulos del velo se reducen y los tentáculos cefálicos y del pie se alargan. B. Juveniles metamorfoseados, presionan la pared con el propodio y el opérculo. C. Juvenil reptante. D. Ejemplar recién fijado.

La zona cefalo-pedal adquiere entonces una pigmentación oscura muy destacada. Una vez completada la metamorfosis los juveniles ya están listos para eclosionar, apenas caben dentro de la ovicápsula y presionan su pared con el propodio y el opérculo (fig. 33B). Primero, la cubierta externa de la ovicápsula se debilita y acaba disgregándose y, finalmente, se rompe la pared interna, liberándose el juvenil, ya reptante.

El tamaño de la concha al eclosionar varió de 680 a 900 μm de longitud (\bar{x} ,= 728 μm ; dt= 63,89; n= 81), presentaba algo más de una vuelta de espira y el núcleo embrionario midió de 230 a 300 μm de diámetro (\bar{x} = 266 μm ; dt=25,8; n= 48). La metamorfosis queda marcada en la concha por un reborde blanco en la abertura, el cual constituye el límite entre la protoconcha y la teloconcha. Este reborde blanco contrasta fuertemente con el color castaño oscuro de la concha. Después de la metamorfosis la concha del juvenil presenta un notable saliente en la parte media del borde externo de la abertura, el cual determina que ésta se configure en dos planos, con un ángulo de unos 90° del uno con respecto al otro. Este doble plano de la abertura tiene gran importancia en el posterior proceso de fijación al sustrato del juvenil.

La eclosión tiene lugar dentro de la cavidad del manto de la hembra, de la cual salen directamente los juveniles reptantes. Algunas veces se observó que las hembras expulsaban ovicápsulas intactas, aparentemente como respuesta a su manipulación en el laboratorio. En una ocasión, se observó a una hembra tragarse una ovicápsula y pocos segundos después expulsó un juvenil reptante de la boca. Esto podría implicar un comportamiento muy elaborado de la hembra, que implica la ruptura activa de las ovicápsulas, pero no podemos afirmar si esta observación responde a un comportamiento natural o si se trata de un comportamiento anómalo derivado de las condiciones del laboratorio.

Los juveniles reptantes (fig. 33C) presentan un propodio grueso, largo y muy móvil, con el cual palpan continuamente el sustrato. En la cara ventral del metapodio se aprecia una aparente abertura de la glándula pedal. Estos juveniles tardan poco tiempo (no más de unas pocas horas) en encontrar un sustrato adecuado donde asentarse, normalmente una fina capa del alga coralina incrustante *Neogoniolithon*

brassica-florida o la concha de un adulto de la misma especie. La glándula pedal de los juveniles secreta un hilo mucoso muy pegajoso mientras reptan, que dificulta que el vaivén del mar los separe del sustrato. Cuando los juveniles reptantes encuentran un sustrato adecuado para establecerse, a menudo próximo al lugar de la eclosión, excavan una hendidura en el sustrato, raspando con la rádula, para acomodarse al mismo. Poco después, el pequeño caracol aplica el plano derecho de la abertura, a la vez que fija la concha al sustrato (fig. 33D). El animal puede entonces extender la cabeza y pie fuera de la concha a través del plano izquierdo de la abertura, que queda libre. A partir de aquí el animal comienza a secretar la teloconcha, la cual crece girando en torno a la protoconcha. Por tanto, el eje de giro de la teloconcha forma un ángulo de unos 90° con respecto al de la protoconcha.

El propodio y los tentáculos cefálicos se reducen después de la fijación, a la vez que se desarrollan un par de largos tentáculos pedales. Ejemplares recién fijados se muestran en las (fig. 34).

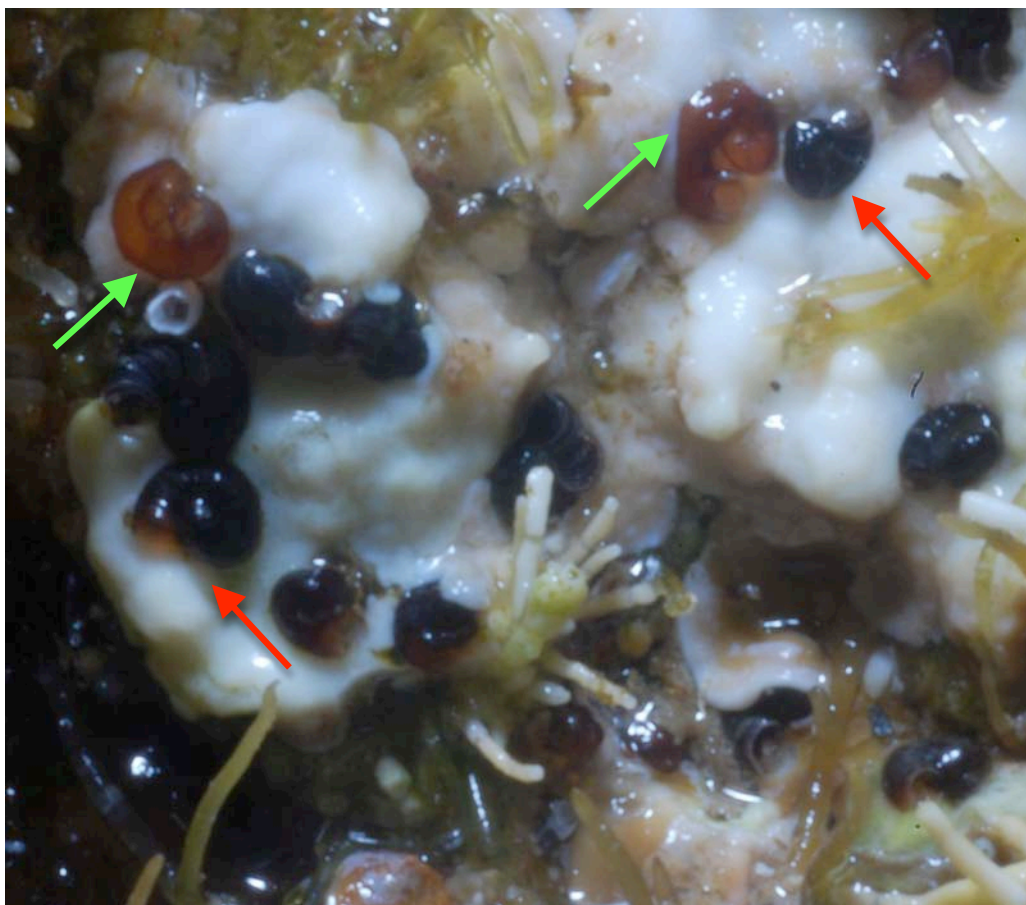


Figura 34. Fijación de juveniles de *Dendropoma petraeum* (flechas rojas) y de *Vermetus triquetrus* (flechas verdes).

Parece que el juvenil reptante no se alimenta desde la eclosión hasta la fijación al sustrato, y el crecimiento de la concha en este corto periodo de tiempo (unas pocas horas) no es significativo. Las conchas recién fijadas mostraron un amplio rango de tamaños, desde 625 hasta 1025 μm (\bar{x} = 756; dt = 81,18; n = 40), aunque hay que señalar que el 7,25% de las conchas medían de 675 a 775 μm . Asimismo, en el momento de la eclosión, el 73,2%, (n = 82) de las conchas se situaban dentro de éste intervalo de tamaños. En las islas Chafarinas se ha observado un elevado número de ejemplares recién fijados en el mes de junio (fig. 35).

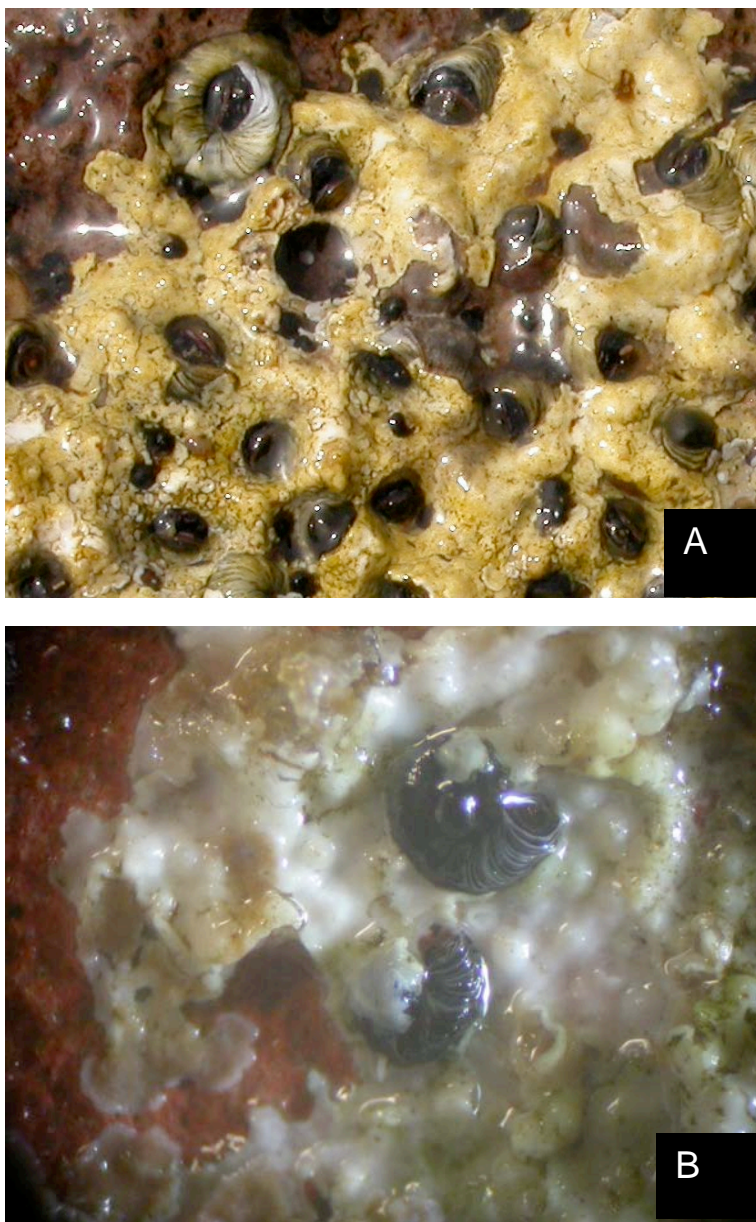


Figura 35 . Fijación de *Dendropoma petraeum*. (A) Sustrato natural, algas recién instaladas. El alga rodofita incrustante *Neogoniolothon brassica-florida*, cementa toda la estructura. (B) Sustrato artificial, se trata de un ladrillo atornillado en la costa.

4. ESTUDIO GENÉTICO

4.1. METODOLOGÍA

Se ha realizado ya el estudio de la estructura genética de diversas poblaciones de esta especie en distintos puntos de su área de distribución a lo largo de todo el Mediterráneo utilizando marcadores mitocondriales y nucleares.

Se han secuenciado 658 pares de bases (pb) del gen COI, al ser el más variable de los mitocondriales estudiados hasta el momento y, por tanto, el que puede aportar más información. Dado el trabajo previo, contamos con 18 localidades para su comparación y análisis de diferenciación a lo largo del área de distribución de la especie. Para comprobar la posible divergencia entre las distintas islas de Chafarinas, se tomaron muestras de cada una de ellas:

- son 6 ejemplares del SE isla de Congreso Dp428-Dp433 del sector c074 procedente del embarcadero de levante de Congreso (35°10'40.7"W; 2°26'17.6"W)
- son 3 ejemplares Norte de Rey Francisco Dp515-Dp517 del sector r009 procedente del embarcadero de levante de Congreso (35°11'03.7"W; 2°25'22.1"W)
- son 4 ejemplares del Norte de Congreso Dp640-Dp643 del sector c020
- son 6 ejemplares del Este de Isabel EPI, CH1-CH8 sector i033

Las secuencias obtenidas se revisaron en el programa Sequencher y una vez cortadas las regiones de los cebadores, se incorporaron, para su tratamiento en una matriz en el programa de análisis filogenético PAUP o fueron analizadas en otros paquetes como MacClade, etc.

4.2. RESULTADOS

Las filogenias resultantes de los análisis de las secuencias obtenidas identificaron 4 grupos muy bien diferenciados a nivel de los genes mitocondriales

(figuras 35 y 36), a pesar de que apenas existen diferencias morfológicas. Los niveles de divergencia fueron superiores al 9% en todos los casos, lo que indicaría que estos cuatro grupos corresponderían a cuatro especies diferentes. Además dichos grupos presentan una clara separación geográfica a lo largo del eje este-oeste dentro del Mediterráneo. Por tanto, nuestro estudio indica que lo que se conoce como *Dendropoma petraeum* abarca en realidad a un conjunto de cuatro especies crípticas. Una de ellas se distribuye desde las costas atlánticas por todo el Mediterráneo suroccidental hasta las costas de Túnez, e incluye también todas las poblaciones de las costas mediterráneas españolas. Una segunda especie se sitúa en el Mediterráneo central (Sicilia, Malta, Tirreno y Córcega). La tercera especie corresponde a los ejemplares recogidos en el mar Jónico (Creta y la península Salentina, en el sureste de Italia). Por último, la cuarta especie corresponde al Mediterráneo oriental (costas de Israel y Líbano). Estas diferencias se corresponden también con las encontradas en el desarrollo larvario y que se han mencionado en el apartado referente a la reproducción.

Dado que *Dendropoma petraeum* es una especie descrita originariamente de Sicilia, este nombre debe aplicarse a la especie del Mediterráneo central, mientras que las otras tres necesitan ser descritas como nuevas y asignarle un nombre a cada una. Los ejemplares estudiados de Chafarinas, quedan bien encuadrados genéticamente dentro de la especie del Mediterráneo suroccidental, la cual presenta una gran homogeneidad genética, a pesar de ser la que tiene una distribución más amplia.

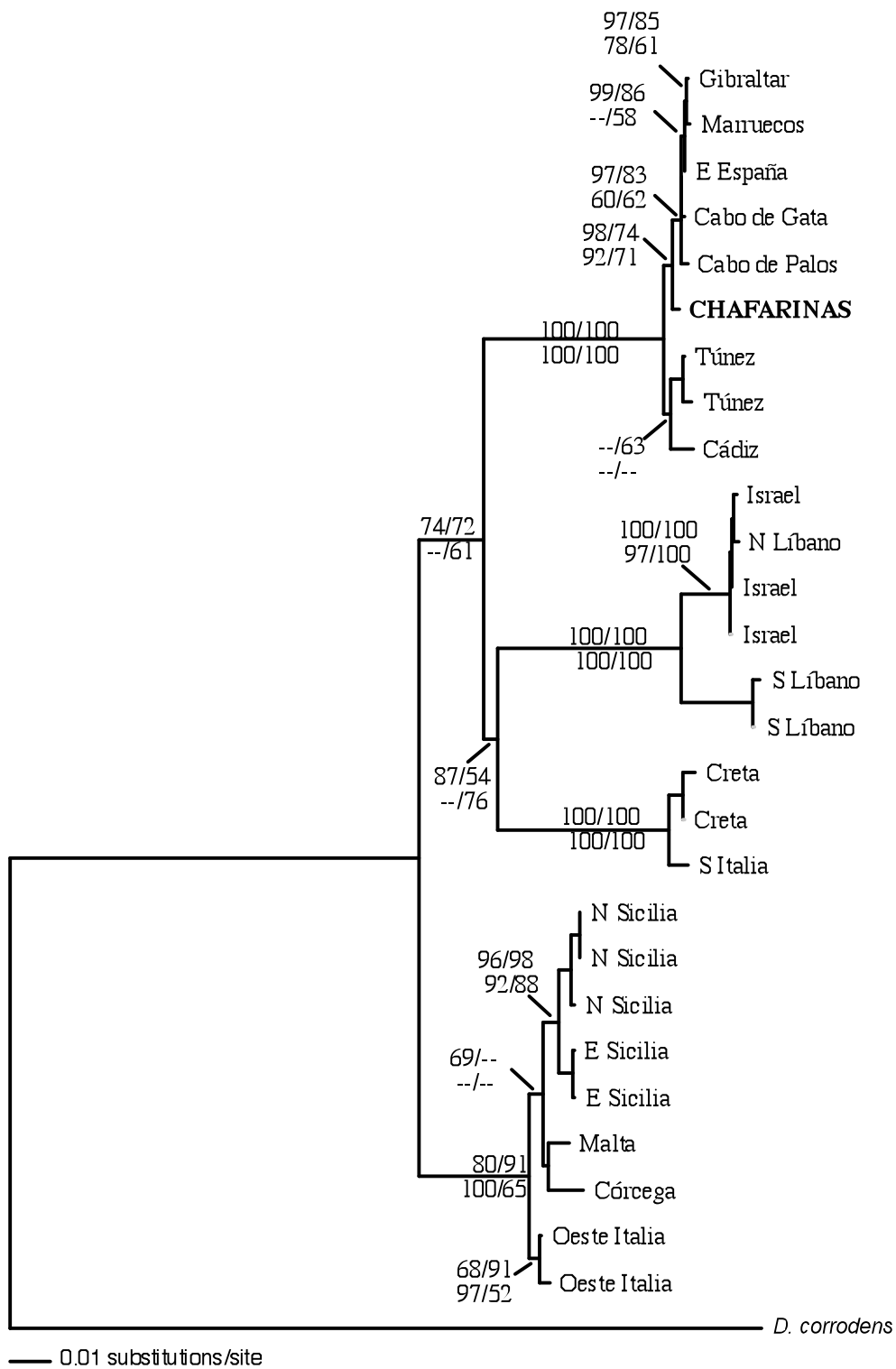


Figura 35. Árbol filogenético basado en las secuencias de los genes mitocondriales citocromo oxidasa subunidad I, 16S ARNr y la región nuclear ITS.

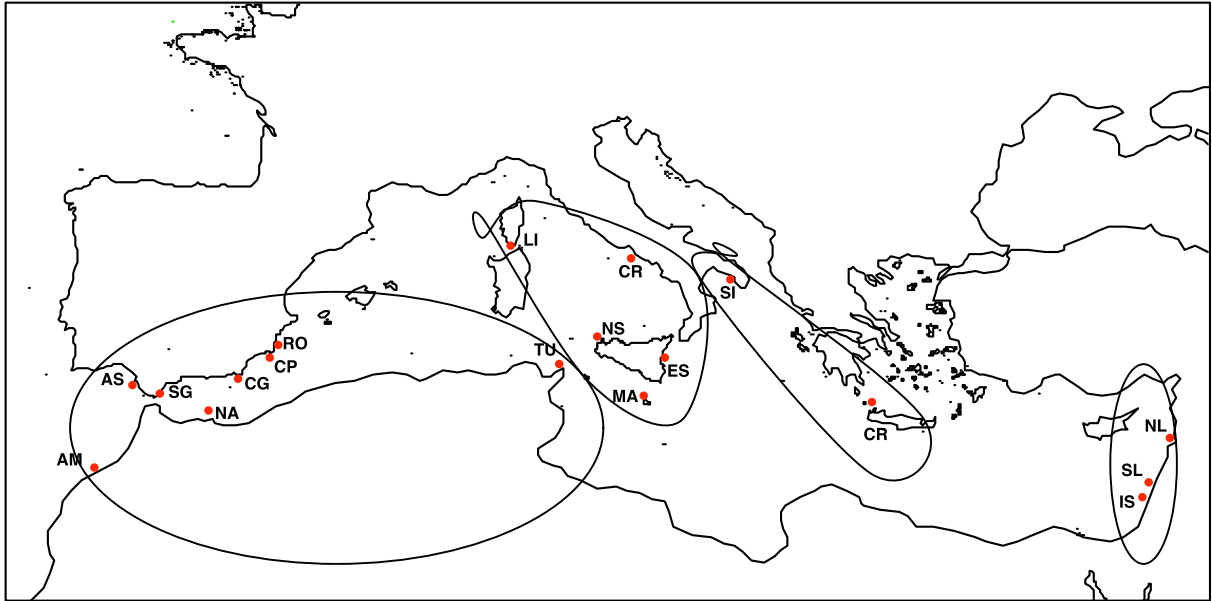


Figura 36. Mapa de las localidades de procedencia de los ejemplares analizados en el estudio genético, indicando la distribución de las cuatro especies crípticas detectadas dentro del complejo de *Dendropoma petraeum*.

En estos estudios generales (fig. 35) se observa cómo los ejemplares analizados procedentes de Chafarinas forman parte del denominado grupo occidental, aunque presentaran una ligera diferenciación con respecto a las poblaciones próximas. Por ello, se amplió el número de ejemplares y su procedencia en Chafarinas, recolectando especímenes en las tres islas (Isabel II, Rey Francisco y Congreso). Este nuevo análisis, centrado ya en el grupo occidental (figura 37), apoya al anterior mostrando una clara diferenciación de los individuos procedentes de Chafarinas. Sin embargo, al analizar las secuencias se advierte que esta diferenciación radica en un escaso número de caracteres genéticos: de los 658 nucleótidos secuenciados del COI, dos presentan variantes exclusivas a las islas Chafarinas (posiciones 442 y 643 del alineamiento), mientras que otras dos diferencian a Chafarinas junto a Sancti Petri y Túnez, del resto del grupo occidental (posiciones 40 y 409 del alineamiento). Esto indica un aislamiento genético de estas poblaciones con respecto al resto que, dada su magnitud, podría corresponder con un asentamiento reciente (incluso podría corresponder a épocas postglaciales) o ser debido al mantenimiento de una mayor reproducción “interior” en las islas por ciertas corrientes. Los caracteres compartidos con Túnez y Sancti Petri, deben explicarse mejor. Por una parte, detallar que en el grupo occidental se determinaron dos subgrupos, integrados uno de ellos por

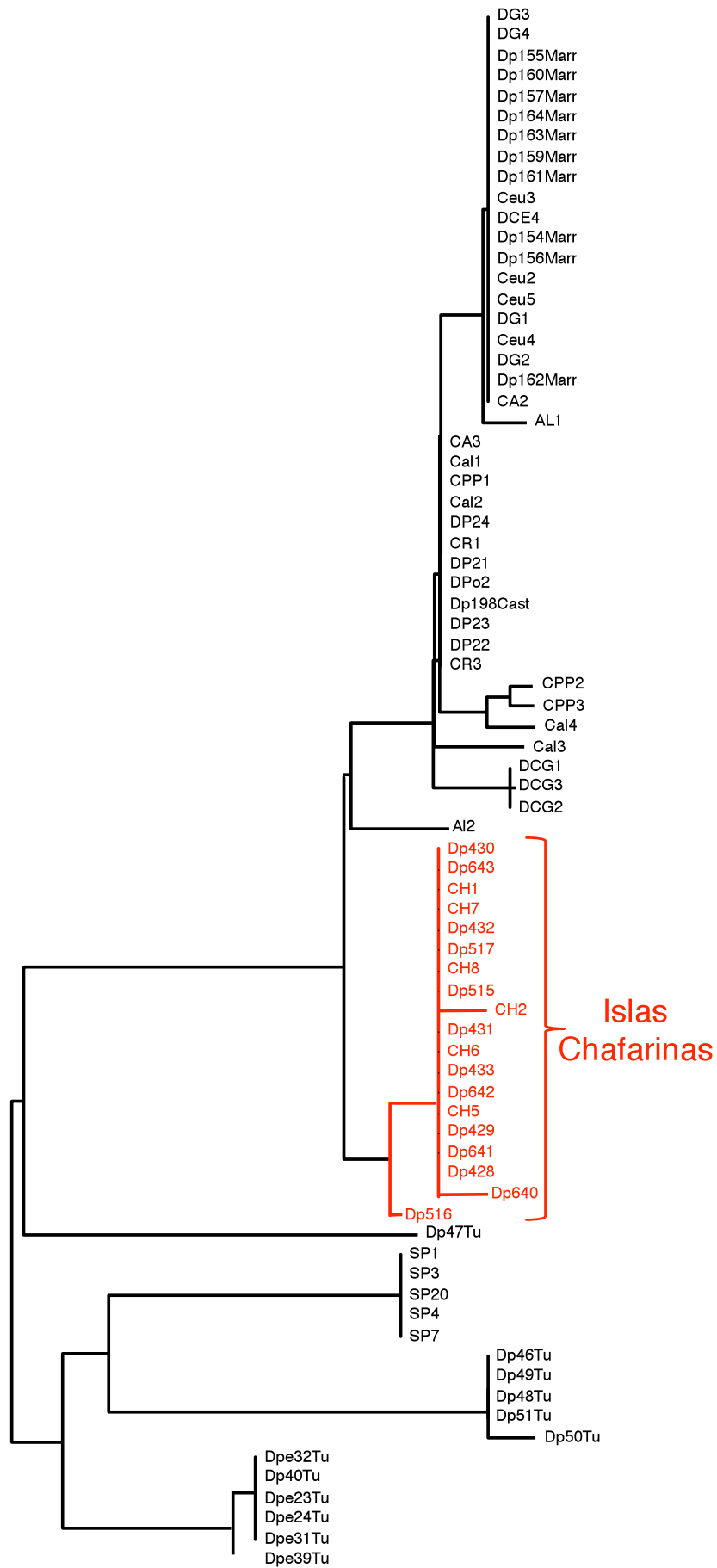


Figura 37. Árbol filogenético basado en las secuencias del gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I.

ejemplares de zonas disyuntas: Túnez y Cádiz (en Sancti Petri). Las corrientes o tipo de asentamiento que han permitido una mayor relación genética entre estas dos poblaciones están aún por determinar. El segundo grupo integra un alto número de poblaciones que pueden estar tan distantes como Mohammedia (oeste de Marruecos) de Peñíscola (Castellón de la Plana), e incluso un ejemplar procedente de Túnez, que se diferencia de los del resto de su población, ocupando una posición basal en el otro grupo. El siguiente agrupamiento que se encuentra en el último cluster citado es precisamente el que engloba a los ejemplares de Chafarinas, ocupando, por tanto, una posición que podría considerarse “intermedia”. Como hemos visto, estos ejemplares comparten caracteres diagnósticos con los del grupo Sancti Petri – Túnez.

Marcadores aún más variables de los utilizados en este caso pueden arrojar luz a los complejos modelos de corrientes o asentamientos/extinciones que pueden explicar los resultados encontrados. Estos marcadores hipervariables, microsatélites en este caso, están siendo puestos a punto y serían unos indicadores idóneos para el conocimiento de la historia reciente de estas poblaciones.

5. BIBLOGRAFÍA

- ANTONIOLI, F.; CHEMELLO, R.; IMPROTA, S. Y RIGGIO S. 1999. *Dendropoma* intertidal reef formations and their paleoclimatological significance, NW Sicily. *Marine Geology*, 161: 155-170.
- AZZOPARDI, L. Y SCHEMBRI, P.J. 1997. Vermetid crusts from the Maltese Islands (Central Mediterranean). *Marine Life*, 7(1-2): 7-16.
- BADALAMENDI, F.R.; CHEMELLO, R.; CRISTINA, M.; RIGGIO, S. y TOCCACELI, M. 1992a. Caratterizzazione delle piattaforme a Molluschi Vermetidi nella costa della Riserva Naturale dello Zingaro (TP). *Oebalia*, suppl. 17: 543-545.
- BADALAMENDI, F.R.; CHEMELLO, R.; CRISTINA, M.; RIGGIO, S. y TOCCACELI, M. 1992b. Caratterizzazione delle piattaforme a Molluschi Vermetidi nella costa fra Capo Gallo ed Isola delle Femine (PA): arca proposta come riserva naturale marine. *Oebalia*, suppl. 17: 547-549.
- BANDEL, K. 1984. The radulae of Caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda. *Zool. Verh. (Leiden)*, 214: 1-47.
- BARBA, R., MORENO, D. (y ocho autores más) 2005. "Programa de gestión sostenible de recursos para la conservación del medio marino andaluz": datos preliminares del censo de *Dendropoma petraeum* (Monterosato, 1884). Abstracts del IV International Congress of the European Malacological Societies, Noticiario SIM, Nápoles, p. 4.
- BAREA-AZCÓN, J.M.; BALLESTEROS-DUPERÓN, E. Y MORENO, D. (coords.). 2008. *Libro rojo de los invertebrados de Andalucía*. 4 Tomos. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, 1430 pp.
- BAYLE, J.; VÁZQUEZ, M.; SÁNCHEZ JEREZ, P.; JIMÉNEZ CASALDUERO, F. Y RAMOS, A. 2004. Evaluación de la situación y propuestas de actuación para la conservación de las formaciones de verméticos (*Dendropoma petraeum*) en LICs de la provincia de Alicante. Universidad de Alicante, 107 pp (informe no publicado).
- BARASH, A. y ZENZIPER, Z. 1980. Egg masses of Mollusca from Mediterranean waters of Israel and notes on reproduction of the freshwater species *Theodoxus jordani* and *Melanoides tuberculata*. *Veliger*, 22(4): 299-317.
- BIELER, R. 1996. Morch's worm-snail taxa (Caenogastropoda: Vermetidae, Siliquariidae, Turitellidae). *Am. Malacol. Bull.*, 13(1/2): 23-35.

- BIVONA-BERNARDI, A. 1832. Continuazione dell'articolo sui vermeti, estratto dalle Collettanee di Storia naturale del barone Bivona. *Effemer. Sci. Lett. Sicilia*, 2: 3-13, 1 lám.
- BLANC, J.J. y MOLINIER, R. 1955. Les formations organogènes construites superficielles en Méditerranée occidentale. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1067: 1-26.
- BOETTGER, C.R. 1930. Studien zur Physiologie der Nahrungsaufnahme festgewachsener Schnecken. Die Ernährung der Wurmschnecke *Vermetus*. *Biol. Zentralbl.*, 50(10): 581-598.
- BOUDOURESQUE, C. F.; BEAUBRUN, P. C.; RELINI, G.; TEMPLADO, J.; VAN KLAVEREN, P. y WALMSLEY, J. G. 1996. *Critères de sélection et liste révisée des espèces en danger et menacées (marines et saumâtres) en Méditerranée*. GIS Posidonie Publishers, Marseille. 67 pp.
- CALVO, M. 1999. *Biología reproductora de tres especies de la familia Vermetidae (Gastropoda: Prosobranchia) de las costas mediterráneas de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, 341 pp.
- CALVO, M. y TEMPLADO, J. 1996a. Biología reproductora del vermético solitario *Serpulorbis arenaria* (Gastropoda, Prosobranchia). *Libr. Resúm. XI Congr. Nac. Malacol.* (D. Moreno, ed.), Almería: 63-64.
- CALVO, M. y TEMPLADO, J. 1996b. Biología reproductora del gasterópodo sésil *Vermetus triquetrus* Bivona, 1832 (Prosobranchia, Vermetidae). *Libr. Resúm. IX Simp. Bentos Mar.* (J. M. Viéitez y J. Junoy, eds.), Alcalá de Henares: 156-157.
- CALVO, M.; TEMPLADO, J. Y PENCHASZADEH, P.E. 1998. Reproductive biology of the gregarious Mediterranean gastropod *Dendropoma petraeum*. *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 78: 1-25.
- CAMPOY, A. y ALQUÉZAR, E. 1982. Anélidos poliquetos de las formaciones de *Dendropoma petraeum* (Monterosato) de las costas del sureste de España. *Actas II Simp. Ibér. Estud. Bentos Mar.*, 3: 121-137.
- CHEMELLO, R.; CIUNA, I.; PANDOLFO, A. y RIGGIO, S. 1998. Molluscan assemblages associated with intertidal vermetid formations: a morpho-functional approach. *Boll. Malacol.*, 33(5-8): 105-114.
- GARCÍA RASO, J.E.; LUQUE, A.A.; TEMPLADO, J.; SALAS, C.; HEGUETA, E.; MORENO, D. y CALVO, M. 1992. *Fauna y flora marinas del Parque Natural de Cabo de Gata Níjar*. Madrid. 283 pp.

- GARDNER, S.M. 1989. A new Vermetid from the west coast of Mexico (Gastropoda: Vermetidae). *Venus*, 48: 250-254.
- GIANNUZZI-SAVELLI, R.; PUSATERI, F.; PALMERI, A. y EBREO, C. 1997. *Atlante delle conchiglie marine del Mediterraneo / Atlas of the Mediterranean seashells*, Vol. 2 (Caenogastropoda parte 1: Discopoda-Heteropoda). Edizione de "La Conchiglia", Roma. 258 pp.
- GONZÁLEZ-DELGADO, J.A., ZAZO, C.; GOY, J.L.; CIVIS, J.; TEMPLADO, J.; CALVO, M. Y DABRIO, C.J. 2005. Paleoenvironmental significance of C and O isotopic signal in last interglacial gastropod *Dendropoma* shell concentrations from Canary (Spain) and Sal (Cape Verde) Islands. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 18(3-4): 207-211.
- GOULD, S.J. 1994. *Petalconchus sculpturatus alaminatus*, a new Pliocene subspecies of vermetid gastropods lacking its defining generic character, with comments on vermetid systematics in general. *J. Paleontol.*, 68(5): 1025-1036.
- GOULD, S.J. y ROBINSON, B.A. 1994. The promotion and prevention of recoiling in a maximally snail-like vermetid gastropod: a case study for the centenary of Dollo's Law. *Paleobiology*, 20(3): 368-390.
- GUALLART, J., 2002. Seguimiento del Medio Marino: *Dendropoma petraeum*. En: Control y Seguimiento de los Ecosistemas en el R. N. C. de las islas Chafarinas. 5. Informe GENA S. L. – Organismo Autónomo de Parques Nacionales (Ministerio de Medio Ambiente) (no publicado).
- GUALLART, J., M. CALVO, 2006. Distribución y abundancia de las formaciones de *Dendropoma petraeum* (Mollusca, Vermetidae) en las islas Chafarinas (Mediterráneo SW). XIV Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina, Barcelona.
- HADFIELD, M.G. y HOOPER, C.N. 1980. Ecological and evolutionary significance of pelagic spermatophores of vermetid gastropods. *Mar. Biol.*, 57: 315-325.
- HADFIELD, M.G. e IAEA, D.K. 1989. Velum of encapsulated veligers of *Petalconchus* (Gastropoda), and the problem of re-evolution of planktotrophic larvae. *Bull. Mar. Sci.*, 45(2): 377-386.
- HADFIELD, M.G.; KAY, E.A.; GILLETTE, M.U. y LLOYD, M.C. 1972. The Vermetidae (Mollusca: Gastropoda) of the Hawaiian Islands. *Mar. Biol.*, 12: 81-98.
- HEALY, J.M. 1988b. Sperm morphology in *Serpulorbis* and *Dendropoma* and its relevance to the systematic position of the vermetidae (Gastropoda). *J. Moll. Stud.*, 54: 295-308.

- HOPPER, C.N. 1982. *The ecology and reproductive biology of some Hawaiian Vermetid Gastropods*. Thesis Ph. D. University of Hawaii. 379 pp.
- HUGHES, R.N. 1978a. The biology of *Dendropoma corallinaceum* and *Serpulorbis natalensis*, two South African vermetid gastropods. *Zool. J. Linn. Soc.*, 64: 111-127.
- HUGHES, R.N. 1978b. A new species of *Serpulorbis* (Gastropoda: Vermetidae) from South Africa. *Veliger*, 20(3): 288-291.
- HUGHES, R.N. 1979a. Colonialism in Vermetidae. En: *Biology and Systematics of Colonial Organisms* (G. Larwood y B. R. Rosen, eds.). Systematics Association, Special Volume, 11. Academic Press. London, New York & San Francisco. Pp. 243-253.
- HUGHES, R.N. 1979b. Notes on the reproductive strategies of the South African Vermetid Gastropods *Dendropoma corallinaceum* and *Serpulorbis natalensis*. *Veliger*, 21: 423-427.
- HUGHES, R.N. 1983. The vermetid gastropod of Hong Kong. *Proc. 2nd Int. Works. Malacofauna Hong Kong S. China* (J. E. Morton, ed.). Hong Kong: 127-138.
- HUGHES, R.N. 1985. Feeding behaviour of the sessile gastropods *Trypsycha tulipa* (Vermetidae). *J. Moll. Stud.*, 51: 326-330.
- HUGHES, R.N. 1990. Larval development of *Morum oniscus* (L.) (Gastropoda: Harpidae). *J. Moll. Stud.*, 56: 1-8.
- HUGHES, R.N. 1993. The vermetid gastropods of Rottneest Island, Western Australia. En: *The marine flora and fauna of Rottneest Island, Western Australia* (F.E. Wells, D. I. Walker, H. Kirkmon y R. Lethbridge, eds.). Western Australian Museum, Perth. Pp. 193-205.
- HUGHES, R.N. y LEWIS, A.H., 1974. On the spatial distribution, feeding and reproduction of the vermetid gastropod *Dendropoma maximum*. *J. Zool. (London)*, 172: 531-547.
- JONES, B. y HUNTER, I.G. 1995. Vermetid buildups from Grand Cayman, British West Indies. *J. Coast. Res.*, 11(4): 973-983.
- JORGENSEN, C. B.; KIORBOE, T.; MOHLENBERG, F. y RIISGARD, H. U. 1984. Ciliary and mucus-net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 283-292.

- KEEN, A.M. 1961. A proposed classification of the gastropod family Vermetidae. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 7: 183-213.
- LABOREL, J. 1980. Les gastéropodes Vermetidés: leur utilisation comme marqueurs biologiques de rivages fossiles. *Oceanis*, 5(Fasc. hors. série): 221-239.
- LABOREL, J. 1987. Marine biogenic constructions in the Mediterranean. *Sci. Rep. Port-Cross Natl. Parc*, 13: 97-126.
- LABOREL, J. y LABOREL-DEGUEN, F. 1994. Biological indicators of relative sea-level variations and of co-seismic displacements in the Mediterranean region. *J. Coast. Res.*, 10(2), 395-415.
- LACAZE-DUTHIERS, H. 1860. Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des vermetes (*Vermetus triqueter* et *V. semisurrectus* Phil.). *Ann. Sci. Nat., 4ème Sér. (Zool.)*, 13: 209-296.
- LIPKIN, Y. y SAFRIEL, V. 1971. Intertidal zonation on rocky shores at Mikhmoret (Mediterranean, Israel). *J. Ecol.*, 59: 1-30.
- MILOSLAVICH, P. y PENCHASZADEH, P. E. 1992. Reproductive biology of *Vermetus* sp. and *Dendropoma corrodens* (Orbigny, 1842): two vermetid gastropods from the southern Caribbean. *Veliger*, 35(1): 78-88.
- MOLINIER, R. 1954. Première contribution à l'étude des peuplements superficiels des îles Pithyuses (Balears). *Vie Milieu*, 5(2): 226-242.
- MOLINIER, R. 1955. Les plates-formes et corniches récifales de Vermetes (*Vermetus cristatus* Biondi) en Méditerranée occidentale. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 240: 361-363.
- MOLINIER, R. y PICARD, J. 1956. Aperçu bionomique sur les peuplements marins littoraux des côtes rocheuses méditerranéennes de l'Espagne. *Bull. Trav. Stat. Aquic. Pêches Castiglione, Alg.*, nouvelle série, 8: 1-17.
- MONTEROSATO, T. 1892. Monographia dei Vermeti del Mediterraneo. *Boll. Soc. Malacol. Ital.*, 17: 7-48, 7 láms.
- MORENO, D. 2008. *Dendropoma petraeum* (Monterosato, 1884). En: Barea-azcón, J.M.; Ballesteros-Duperón, E. y Moreno, D. (coords.). *Libro rojo de los invertebrados de Andalucía*. Tomo I. pp. 323-329. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

- NISHIWAKI, S. 1969. Seasonal size variations of the pallial slit in female *Serpulorbis imbricatus* (Prosobranchia, Vermetidae). *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sect. B*, 14(208): 69-78.
- PANDOLFO, A.; CHEMELLO, R. y RIGGIO, S. 1992a. Notes sur la signification écologique de la faune d'un "Trottoir à vermetes" le long de la côte de Palerme (Sicile). *Oebalia*, suppl. 17: 379-382.
- PANDOLFO, A.; CHEMELLO, R. y RIGGIO, S. 1992b. Notes sur la signification écologique associat: ai "Trottoir" a vermetid delle coste siciliane: Molluschi. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 33: 47.
- PONDER, W.F. 1969. A new species of *Dendropoma* from New Zeland (Mollusca, Vermetidae). *Trans. R. Soc. New Zealand, Zool.*, 10: 17-20.
- RAMOS, A.; VÁZQUEZ, M.; IZQUIERDO, A. Y ANTÓN, I. 2008. Cartografía de las formaciones de verméticos: *Dendropoma petraeum* en la comunidad Valenciana y evaluación de su estado de conservación. Servicio de conservación de la biodiversidad (Generalitat Valenciana) y Universidad de Alicante, 117 pp. (inédito)
- SABELLI, B.; GIANNUZZI-SAVELLI, R. y BEDULLI, D. 1990. *Catalogo annotato dei Molluschi marini del Mediterraneo*, Vol. I. Società Italiana di Malacologia. Bologna. 348 pp.
- SALENSKY, M. 1887. Études sur le développement du Vermet. *Arch. Biol.*, 6: 655-759, 9 láms.
- SAFRIEL, U.N. 1966. Recent vermetid formation on the Mediterranean coast of Israel. *Proc. 9th Int. Malacol. Congr.*, London, 37: 27-34.
- SAFRIEL, U.N. 1974. Vermetid gastropods and intertidal reefs in Israel and Bermuda. *Science*, 186: 1113-1115.
- SAFRIEL, U.N. 1975. The role of vermetid gastropods in the formation of Mediterranean and Atlantic reefs. *Oecologia*, 20: 85-101.
- SAFRIEL, U.N. y HADFIELD, M.G. 1988. Sibling speciation by life-history divergence in *Dendropoma* (Gastropoda, Vermetidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 35(1): 1-13.
- SAFRIEL, U.N. y HADFIELD, M.G. 1992. Life-history divergence and sibling speciation in tropical Indo-Pacific *Dendropoma* (Gastropoda, Prosobranchia, Vermetidae). *Proc. 9th Int. Malacol. Congr.* (E. Gittenberger y J. Goud, eds.). Edinburgh: 309-315.

- SAVAZZI, E. 1996. Adaptations of vermetid and siliquariid gastropods. *Palaeontology*, 39: 157-177.
- SCHEUWIMMER, A. 1979. Sperm transfer in the sessile gastropod *Serpulorbis* (Prosobranchia: Vermetidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1: 65-70.
- SCHIAPARELLI, S.; ALBERTELLI, G. Y CATTANEO-VIETTI, R. 2006. Phenotypic plasticity of Vermetidae suspension feeding: a potential bias in their use as biological sea-level indicators. *Marine Ecology*, 27: 44-53.
- SCUDERI, D. 1995. Il genere *Dendropoma* (Gastropoda: Vermetidae) nel Mediterraneo. *Boll. Malacol.*, 31(1-4): 1-6.
- SILENZI, S.; ANTONIOLI, F. Y CHEMELLO R. 2004. A new marker for sea surface temperature trend during the last centuries in the temperate areas: Vermetid reef. *Global and Planetary Change*, 40: 105-114.
- TEMPLADO, J. (Sr.) 1961. Sobre las agrupaciones animales de la costa rocosa de Cabo Palos I y II. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Secc. Biol.)*, 59: 207-214 y 60: 113-115.
- TEMPLADO, J.; CALVO, M.; GARVÍA, A.; LUQUE, A.A.; MALDONADO, M. Y MORO, L. 2004. *Guía de invertebrados y peces marinos protegidos por la legislación nacional e internacional*. Naturaleza y Parques Nacionales, serie técnica, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 214 pp.
- TEMPLADO, J.; TEMPLADO, D. y CALVO, M. 1992. The formations of the vermetid gastropod *Dendropoma petraeum* (Monterosato, 1884) on the coasts of the Iberian Peninsula (Western Mediterranean). *Abstr. 11th Int. Malacol. Congr.* (F. Giusti y G. Manganelli, eds.). Siena: 514-515.
- USVYATSOV, S. 2007. *Dendropoma petraeum* (Monterosato, 1884): a Mediterranean species complex based on reproductive characteristics? *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 38.
- VERDAGUER, A. 1979. *Función y evolución de las bioconstrucciones litorales y su aplicación a la neotectónica y paleogeografía, entre Campello y el Mar Menor (provs. Alicante-Murcia)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Barcelona. 147 pp.
- YONGE, C. e ILES, E. J. 1939. On the mantle cavity, pedal gland and evolution of mucus feeding in Vermetidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3: 536-555.