

**El erizo de mar *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) en un mundo en cambio**

**The sea urchin *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) in a changing world**



*Trabajo de Fin de Grado*

***Asia Mattaliano***

*Tutorizado por Jose Carlos Hernández y Sara González-Delgado*

*Grado en Biología. Septiembre de 2020*

## *Agradecimientos de la Tesis*

Al final de esta gran experiencia educativa quisiera agradecer, en primer lugar, a mis tutores José Carlos Hernández y Sara González-Delgado, sin los cuales no habría podido descubrir el maravilloso y apasionante mundo de la investigación en biología marina.

Además, me gustaría recalcar que, a pesar de las complicaciones inherentes a la COVID-19, mis tutores han mostrado comprensión y disponibilidad en todo momento.

He escrito este trabajo de fin de grado (TFG) durante mi año Erasmus y sin haber terminado aún mi curso universitario en Italia. Sin embargo, después de todas las lecturas y revisiones de artículos sobre el cambio climático y la adaptación de los invertebrados marinos, ahora tengo claro que deseo continuar mis estudios sobre estas materias.

Quiero agradecer especialmente a mi familia, mi papá, mi mamá, mi perro y mis dos gatos por darme su apoyo incondicional. A mis amigos Elena, Giulio y Evelyn, quienes han estado cerca de mí y me han apoyado mucho, incluso desde lejos, durante este año. Agradezco a todos mis compañeros, profesores y a todo el personal de la Universidad de La Laguna, que tanto me enseñaron durante este año a nivel didáctico y humano. Un reconocimiento especial también para mi compañera de piso Paola Andrea Gómez Narváez, quien fue para mí un ejemplo de determinación y pasión por el trabajo, especialmente durante el difícil período de cuarentena. Saludos también a Catalina, Mario y Henrieke, compañeros de viaje y aventuras.

# *Indice*

<b>Resumen</b>	<b>4</b>
<b>I. Introducción</b>	<b>5</b>
<b>II. Arbacia lixula y su Biología</b>	<b>8</b>
II. 1. Taxonomía y Anatomía	9
II. 2. Ciclo de vida de Arbacia lixula: reproducción, gametogénesis, desarrollo embrionario y características de las larvas	12
II. 2. 1 Etapas del ciclo de vida	12
II. 2. 3 Desarrollo embrionario	15
II. 2. 4 Características de las larvas	16
<b>III. Distribución de Arbacia lixula: estudios ecológicos y filogenéticos</b>	<b>18</b>
III. 1. Interacciones ecológica con Paracentrotus lividus	19
III. 2 Distribución de Arbacia lixula: estudios filogenéticos	20
<b>IV. Estudios del efecto del cambio climático: experimentos de laboratorio y observaciones en laboratorios naturales</b>	<b>22</b>
IV. 1. Experimentos de laboratorio	24
IV. 2 Observación en los laboratorios naturales.	26
<b>V. Reflexión final y propuesta de experimento</b>	<b>30</b>
V .I Conclusiones	31
V. I Conclusions	32
<b>VI. Bibliografía</b>	<b>34</b>

## ***Resumen***

En los últimos años, los invertebrados marinos han sido utilizados como modelo para la predicción de las respuestas biológicas y ecológicas al cambio climático. En particular, en este estudio bibliográfico se ha estudiado en profundidad el caso del erizo cachero, *Arbacia lixula*. Se ha analizado su anatomía, fisiología y función ecológica, así como su filogeografía, y se han examinado las adaptaciones frente a cambios climáticos, observadas en laboratorio y en medios naturales. Por lo tanto, el principal objetivo de este trabajo ha sido realizar una revisión bibliográfica sobre la respuesta de *Arbacia lixula* a los cambios ambientales pasados y futuros, para determinar la plasticidad adaptativa de este erizo, así como las implicaciones ecológicas que esto conlleva.

## ***Abstract***

In recent years, marine invertebrates have been used as a model for predicting biological and ecological responses to climate change. In particular, this bibliographic study in depth the case of the sea urchin "cachero", *Arbacia lixula*. Its anatomy, physiology and ecological function have been analyzed, together with its phylogeography, and the adaptations observed in the laboratory and in natural environments in the face of climatic changes. Therefore, the main aim of this work has been a bibliographic review of the responses of *Arbacia lixula* to the past and future environmental changes to determine its plasticity of this sea urchin, and the related ecological implications.



## *I. Introducción*

Durante millones de años, la atmósfera, el océano y la tierra han desarrollado equilibrios termodinámicos y ciclos biogeoquímicos, que han permitido a la evolución poner en escena su espectáculo creativo (Hutchinson, 1965). En este escenario, los seres vivos constituyen un elemento fundamental para el mantenimiento de estos equilibrios. Un solo cambio en uno de los elementos del sistema, puede tener consecuencias importantes directas e indirectas en todos los demás. Estos cambios producen lo que se conoce como efecto “dominó”, difícil de contener una vez que la primera pieza se ha caído. De esta forma, el simple aumento del CO<sub>2</sub> antropogénico en los océanos puede conducir a la extinción de algunos invertebrados marinos (Harrould-Kolieb y Savitz, 2009). El aumento de las temperaturas del océano por este exceso de CO<sub>2</sub>, causa, por ejemplo, la expansión de blanquiales (Hernández et al., 2008) y la muerte de los corales (Sundquist et al., 2008).

El erizo negro o cachero *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) de la región Atlanto-Mediterráneo, no es una excepción ante estos cambios ambientales observados en los últimos años. Su comportamiento frente a estos cambios climáticos podría afectar a los ecosistemas marinos a gran escala (Wangensteen, 2013; Gianguzza et al., 2014). Por eso, es importante investigar y combinar varias disciplinas científicas, y así poder describir en detalle las consecuencias de nuestro actual modelo de vida.

Para darse cuenta de la amplitud del efecto del cambio climático, es necesario mejorar la investigación, obtener resultados más precisos y exactos, así como pronósticos más fiables. Con este estudio bibliográfico, se pretende presentar la información disponible hasta el momento, mediante una recopilación exhaustiva de todos los trabajos científicos, tanto de investigaciones de laboratorio, como de observaciones directas en la naturaleza, relacionadas con la adaptación de *A. lixula* al calentamiento y a la acidificación de las aguas; ambos fenómenos consecuencias directas del cambio climático (Harrould-Kolieb y Savitz, 2009).

De manera general, con este trabajo pretendemos desarrollar una mayor capacidad crítica para hablar sobre las consecuencias de las transformaciones globales hacia las que nos dirigimos; predecir las adaptaciones de *A. lixula* en un mundo en cambio, y su posible impacto indirecto sobre las comunidades marinas bentónicas. Específicamente, se ha tratado en primer lugar la taxonomía, anatomía y el ciclo de vida de *A. lixula*, lo que ha sido necesario para entender correctamente la especie en cuestión. A continuación, se han explicado los resultados de trabajos filogeográficos y ecológicos, que nos han permitido

entender su historia evolutiva y las condiciones ambientales en las que vive esta especie. Seguidamente, se han expuesto las investigaciones y los resultados obtenidos en laboratorio sobre los efectos y las adaptaciones a los cambios globales en el medio natural. Y finalmente, se ha terminado con algunas consideraciones personales sobre el futuro de las investigaciones y de las poblaciones de *A. lixula* en los océanos del futuro.



## *II. Arbacia lixula y su Biología*



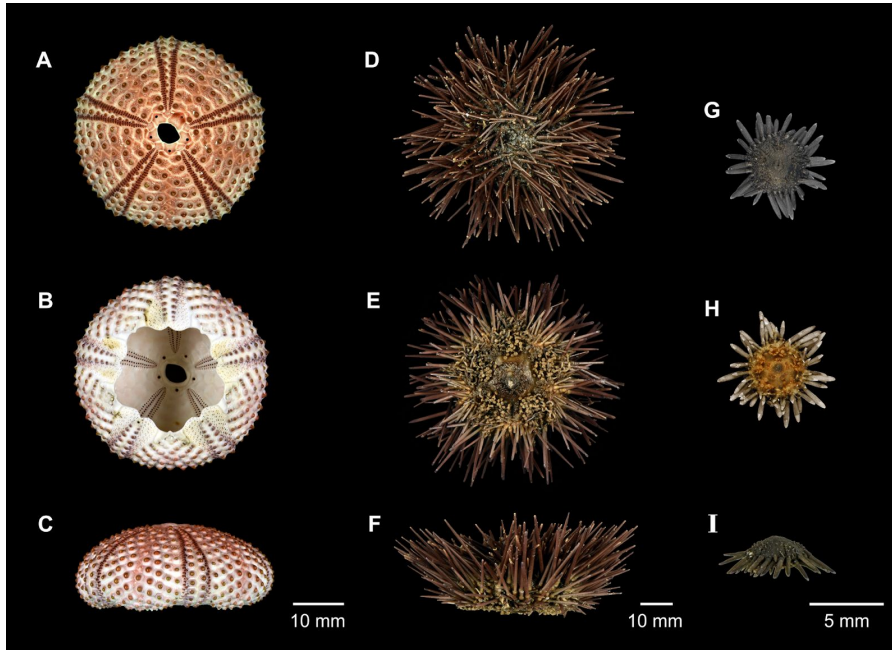
## II. 1. Taxonomía y Anatomía

*Arbacia lixula* es una especie del phylum Echinodermata, clase Echinoidea. La distribución actual es Atlanto-Mediterráneo de origen Neotropical. Pertenece al orden “Arbacioida”, a la familia “Arbaciidae” (la única presente en este orden) y al género “*Arbacia*”; el cual contiene 5 especies: 4 Neotropicales y una (*A. dusfrenii*) sub-antártica (Wangensteen, 2013). Las características anatómicas de *A. lixula* fueron definidas por primera vez en la décima edición del “Systema Naturae” de Carlos Linneo (1758). El epíteto inicialmente elegido fue *Equinus lixula* y por mucho tiempo no se le atribuyó ningún individuo o hallazgo, ya que las descripciones de Linneo eran poco claras (Wangensteen, 2013). Sucesivamente, Blainville (1825), Agassiz (1842, 1846) y Lovén (1887) reconocieron la sinonimia, entre la especie conocida en aquella época como *Echinus aequituberculatus* y *Equinus lixula*. En el mismo periodo, John Edward Gray sustituyó “*Echinus*” por “*Arbacia*”, que viene del sustantivo Griego “Αρβάκης” (Arbāces), nombre de un importante general de la antigua Persia (Hickman et al., 2015). Por lo tanto, se estableció *Arbacia lixula* como nombre definitivo para la especie, aludiendo a la forma de la galleta “lixula” de los antiguos romanos (Wangensteen, 2013).

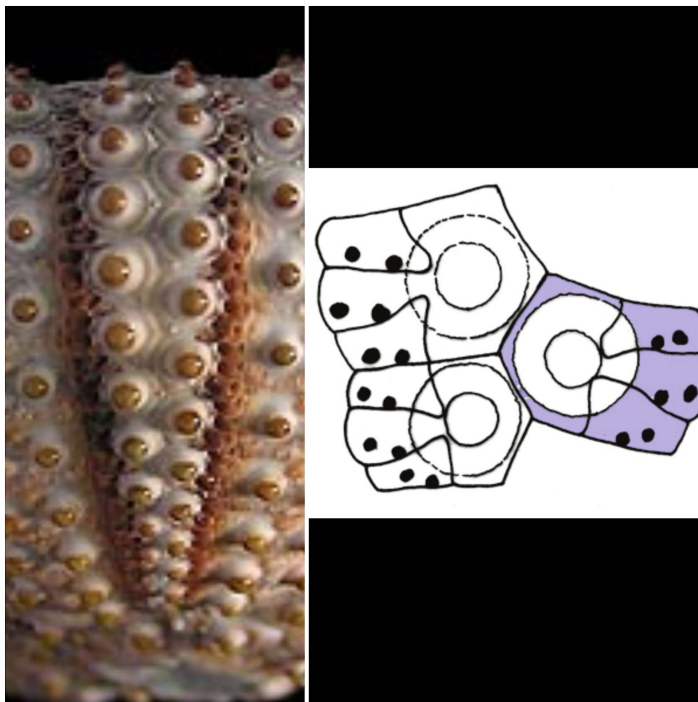
Con respecto a su anatomía, el dermatoesqueleto de *A. lixula* puede medir de 15 a 50 mm, tiene una forma aplanada en la parte superior (Anal) y suavemente ovalada en la parte inferior (Oral). En la figura 1 se puede observar perfectamente la morfología del cuerpo de *A. lixula* en la fase adulta y en los juveniles. El caparazon calcareo mesodérmico está cubierto por un epidermis de color negro (Gianguzza, 2020). Este esqueleto mesodérmico, contrariamente a los crustáceos, cnidarios, moluscos y similares, no se origina del epitelio sino de un sincitio de esclerocitos que acumulan calcita monocristalina y que se fusionan (Westheide y Rieger, 2011).

El esqueleto de *A. lixula* está constituido por dos tipos de placas calcáreas asociadas entre ellas: ambulacrales e interambulacrales. Las ambulacrales presentan un color rojo oscuro, mientras que las interambulacrales son más claras (Fig. 1). Ambas se distribuyen en 5 doble filas, las primeras siguiendo los planos radiales del cuerpo, las segundas en posición interr radial. Pero lo que caracteriza específicamente el orden “Arbacioida” es la presencia de la “placa arbacioida ambulacral” (Fig. 2). Esta placa está constituida por tres elementos: un

elemento central más ancho y dos menores que no alcanzan el interrradio (Wangenstein, 2013).

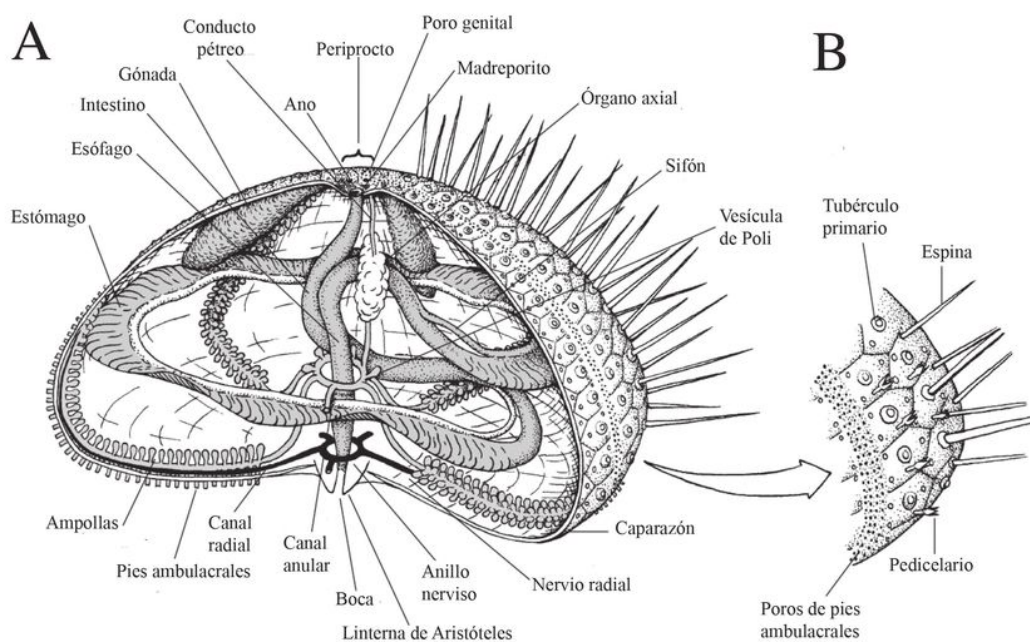


**Figura 1.** *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) visión aboral (A, D, G); visión oral (B, E, H); visión lateral (C, F, ) (imagen tomada de Madeira et al., 2019).



**Figura 2.** Izquierda, caparazón de *A. lixula*, visión lateral orientada con el lado oral arriba y el lado suboral abajo (Novák, 2005). Derecha, esquema de la placa ambulacral arbacioida (imagen tomada de Wangenstein, 2013).

Con respecto a los órganos internos, estos se disponen en el interior del caparazón del erizo respetando su simetría pentarradial, según la disposición de las 5 dobles columnas de placas y de su función, ya sea ambulacral-respiración y locomoción o interambulacral-protección. En la cara anal (superior), los pares de placas ambulacrales terminan con 5 placas ocelares conectadas con el hidrocele y el sistema ambulacral; mientras que los pares de placas interambulacrales terminan con 5 placas, provistas cada una de un gonoporo (Westheide y Rieger, 2015) (Fig. 1A). En la cara oral (inferior), cada par de columnas de placas termina con una placa terminal, cerca del peristoma (Fig. 1B).



**Figura 3.** Echinoidea. (A) Anatomía interna de un erizo de mar. (B) Detalle de una parte del endoesqueleto (imagen tomada de Hickman et al., 2011).

*A. lixula* no presentan púas secundarias, y el tamaño de las primarias depende de su posición en el cuerpo. Pueden ser, por ejemplo, aplanadas y esmaltadas cerca de la apertura oral. Además, entre las extensiones sobresalientes del caparazón, se encuentran los pies ambulacrales y los pedicelarios específicos según la región del cuerpo (Fig. 3). Estos últimos, son los que tienen la función defensiva y de captura de alimento (Westheide y Rieger, 2015), y juntos con la linterna de Aristóteles constituyen elementos fundamentales para la alimentación de *A. lixula*. De hecho, por su tendencia a la carnívora, la linterna de Aristóteles, es decir su aparato mandibular, es muy robusta (Gianguzza, 2020). Esta estructura se constituye de cinco elementos piramidales en posición interradianal a las que se conectan

algunos músculos y dos dientes, cuya extremidades emergen de la boca. A continuación está el esófago, el intestino y el ano en el lado opuesto a la boca (Westheide y Rieger, 2015) (Fig. 3). Otras características específicas del género *Arbacia* son la presencia de branquias, de cuatro placas alrededor de la válvula anal, de un peristoma extenso con bordes ondulados (ver Fig 1B) y placas incrustadas .

## ***II. 2. Ciclo de vida de *Arbacia lixula*: reproducción, gametogénesis, desarrollo embrionario y características de las larvas***

Al contrario de lo que es habitual en otros erizos de mar, los gonoporos de *Arbacia lixula* se desarrollan en fases muy tempranas de su ciclo vital (Kroh et al., 2011). Por esta razón y por las marcadas diferencias morfológicas (ver Fig. 1D y G), algunos juveniles han sido confundidos por otras especies de erizos como *Arbaciella elegans* (Mortensen, 1910). Gracias a los estudios realizados en las comunidades canarias y a la comparación del gen mitocondrial COI, se demostró la sinonimia entre las dos especies (Hernández, 2005; López, 2012). Tras la aclaración científica de este malentendido morfológico, y la correcta identificación de las etapas tempranas de vida, se pudo dar otro sentido a los conocimientos biológicos, ecológicos y filogeográficos de *A. lixula*.

### ***II. 2. 1 Etapas del ciclo de vida***

El ciclo de vida de *A. lixula*, al igual que los otros erizos de mar, es planctobentónico. La reproducción es exclusiva de los adultos y consiste en fertilización externa con el desove de ovocitos y espermatozoides en la columna de agua (Wangensteen, 2013). Mientras algunas especies de equinoideos son capaces de criar a los juveniles en su cuerpo, la mayoría de ellos, incluyendo *A. lixula*, desarrollan sus larvas en la columna de agua y se denominan “Equinopluteus”. Antes de conseguir la forma adulta, *A. lixula* va pasando por varias etapas de vida, resultantes de la interacción entre factores endógenos y exógenos (Gianguzza, 2020) (Fig. 4). Si bien, los factores exógenos influyen en mayor medida en las fases tempranas de vida.

## II. 2. 2 Reproducción y gametogénesis

En general, la anatomía de los órganos sexuales de los erizos de mar es caracterizada por la presencia de cinco gónadas, de color violeta oscuro en las hembras de *A. lixula*, que ocupan simétricamente el interior del esqueleto pentaradial (Gianguzza, 2020). En ambos sexos, las paredes de las gónadas están compuestas por dos estratificaciones (una más interna y la otra externa), cada una constituida por varios niveles y linajes celulares. La parte externa absorbe los nutrientes procedentes del fluido celómico, esencial para la formación de los fagocitos nutritivos; mientras que la parte interna almacena los precursores de las células germinales (Pearse y Cameron, 1991).

De hecho, la maduración de las gónadas, depende de la interacción de dos procesos asíncronos: por una parte, el aumento en tamaño y volumen de los fagocitos nutritivos y por otra, la maduración del tejido germinal. En primer lugar, los fagocitos aumentan de tamaño absorbiendo nutrientes, hasta madurar completamente como tejido nutritivo. Luego, el tejido germinal se expande, alimentándose a partir de los fagocitos maduros. Mientras un tejido aparece, el otro desaparece, así que en las últimas fases de la maduración gonadal, el tejido nutritivo está ausente (Walker et al., 2001). En *A. lixula*, a menudo se encuentran gónadas en diferentes etapas de maduración: las maduras del desove anterior son eliminadas, mientras que las que están en desarrollo son nutridas para que continúen su crecimiento (Wangensteen, 2013).

Al igual que otros erizos de mar, la reproducción de las especies de *Arbacia* está controlada por un conjunto de factores endógenos y ambientales, que interactúan de una manera sinérgica compleja (Byrne, 1990; Levitan, 1991). El ambiente entonces es responsable de procurar señales, de forma más o menos directa, al sistema endocrino de los erizos que controla el desarrollo de las gónadas. Estas señales pueden depender del fotoperiodo, de la fase lunar, de la temperatura, de las concentraciones de nutrientes (Metaxas, 2020).

De 2008 a 2012, Wangensteen et al. (2013) realizó un seguimiento de algunas poblaciones de *A. lixula* en el Noroeste del Mediterráneo. Su objetivo era comprender cómo los factores externos regulan e influyen en su ciclo de vida. Según los registros anuales de desove y los cortes histológicos de las gónadas, *A. lixula* muestra un ciclo gametogénico

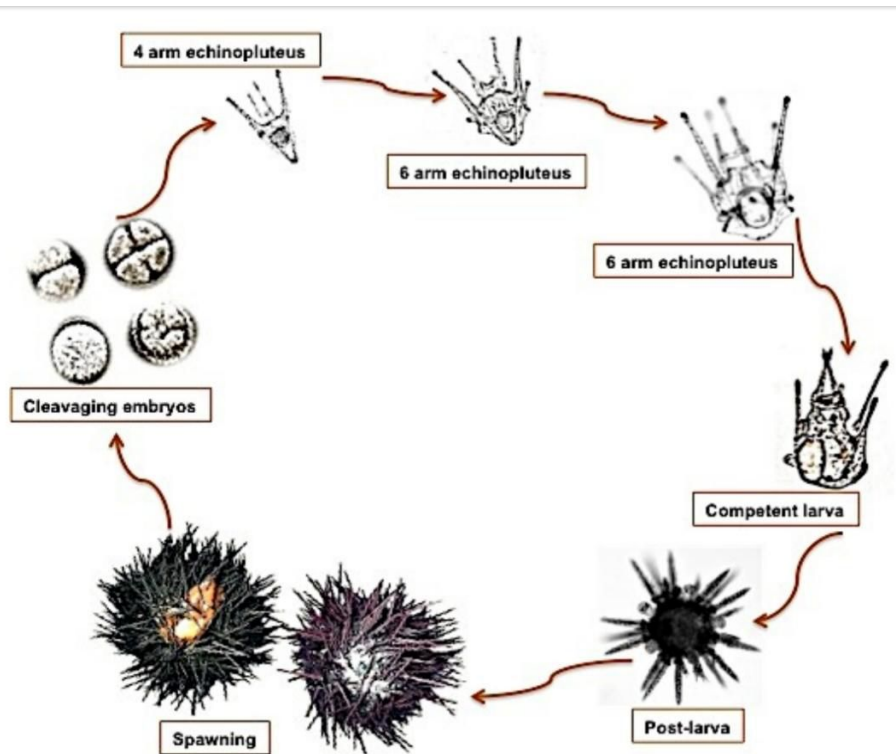
único por año (Gianguzza, 2020). Sin embargo, existe una notable heterogeneidad en la maduración de las gónadas, que podría estar determinada por sus orígenes tropicales.

Los resultados del seguimiento de Wangensteen confirmaron los trabajos de Fenaux (1968), quien había estudiado por primera vez las poblaciones de Arbacia en la misma zona. Ambos encontraron picos del índice gonadosomático (GSI) entre mayo y julio, y picos de aparición de pluteus entre julio y noviembre. Sin embargo durante los 4 años que duró el estudio, tanto las temperaturas como el valor de los picos de GSI no fueron estables.

En los primeros dos años se presentaron condiciones más frías con lo que se registraron menores concentraciones de individuos maduros. Los últimos dos años, al ser más cálidos, mostraron valores mayores de GSI.

Además Wangensteen (2013) demostró que la magnitud del máximo anual para GSI depende precisamente de las temperaturas de invierno y primavera, correspondientes a las fases de “recuperación” y “crecimiento” gonadal (Wangensteen, 2013). No obstante, la temperatura no parece ser un factor regulador único. El fotoperiodo también parece jugar un papel importante en el desove de los gametos, entre mayo y julio. De hecho las temperaturas siguen aumentando hasta alcanzar su máximo ya cuando las larvas están en el plancton. Por lo tanto, es probable que el fotoperiodo estimula la maduración gonadal final y el desove, mientras que la temperatura actúa como potenciador. Estos resultados están de acuerdo con la naturaleza termófila de *A. lixula*, ya que el desarrollo larval coincide con los meses más cálidos.

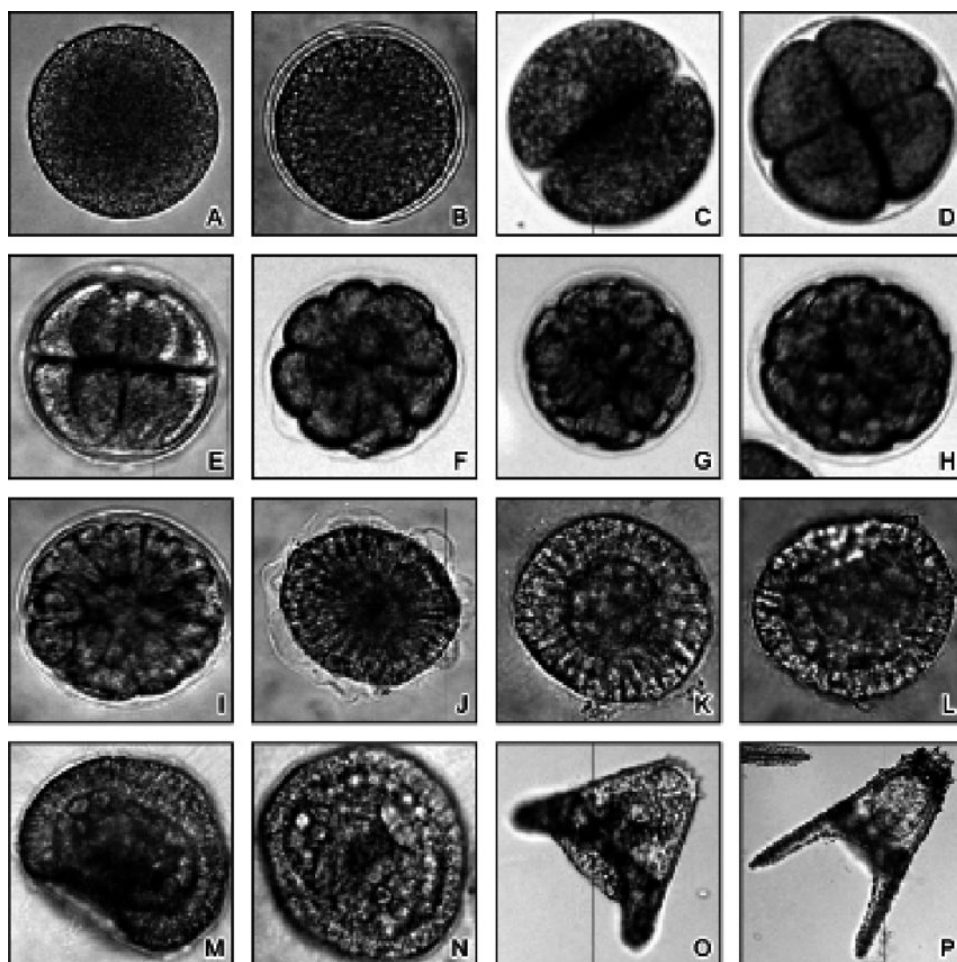
En el estudio de Wangensteen (2013), parece más probable considerar como “normal”, el ciclo documentado durante los años más fríos. Sin embargo, la tendencia actual de calentamiento en el Mediterráneo, podría normalizar las temperaturas elevadas, aumentando así la fertilidad de esta especie termófila. Esta conclusión justifica la mayor abundancia de *A. lixula* en el Mediterráneo, de los últimos años (Francour et al., 1994; Harmelin et al., 1995). Por ejemplo, en Marsella, se ha registrado durante los últimos 30 años un aumento de las comunidades de *A. lixula* (Petit et al. 1950). En Córcega se reveló un incremento de 12 veces mayor durante un período de nueve años (1983-1992) (Francour et al., 1994). En la isla de Ustica, durante un seguimiento de 5 años (2003-2008) se vio un claro incremento de la reproducción potencial con la temperatura (Gianguzza, 2020).



**Figura 4.** Ciclo de vida de *Arbacia lixula* (García Padrón, 2014).

### II. 2. 3 Desarrollo embrionario

La duración del desarrollo embrionario-larval, también es sensible a la temperatura. A los 25°C todas las etapas de crecimiento representadas en la figura 5, pueden realizarse en 24 horas, y en 120 horas a los 15 °C (Maximo et al., 2008). Las estructuras larvarias y su función varían en conjunto con las etapas de maduración. Durante el desarrollo temprano, las larvas desarrollan unas estructuras capaces de capturar alimentos, como por ejemplo la extensión de la banda ciliada que recubre los brazos larvarios (Boidron-Metairon, 1988; Hart y Strathmann, 1994; Sewell et al., 2004). Durante la fase juvenil, sus energías están orientadas principalmente en la estimulación del neuropilo, responsable de la metamorfosis de larva a juvenil.



**Figura 5.** Desarrollo embrionario-larval del erizo *Arbacia lixula* a 25 ° C. 2.A: óvulo ; 2.B: óvulo con membrana de fertilización; 2.C: etapa de 2 células (50 minutos); 2.D: etapa de 4 células; E: etapa de 8 células; 2.F: etapa de 16 células ; 2.G: etapa de 32 células; 2.H: mórula; 2.I: blástula; 2.J: blástula nativa; 2.K: blástula con mesénquima desarrollado; 2.L: gástrula recién formada; 2.M: gástrula completamente desarrollada; 2.N: escenario del prisma; 2.O: entre prisma y pluteus; 2.P: etapa de larva pluteus (imagen tomada de Maximo et al., 2008).

#### II. 2. 4 Características de las larvas

La larva equinopluteus se caracteriza por la presencia de boca, esófago, estómago y de unos brazos que varían en número y en tamaño según la especie. Estos dos últimos, son muy importantes para su maduración, ya que regulan la natación y la nutrición (Metaxas, 2020). Las corrientes filtradoras, generadas por las bandas ciliadas de los brazos, tienen como misión la natación y llevar el alimento al estómago, donde se realiza la absorción de nutrientes. Por otro lado, el número y la longitud de los brazos larvales, les permite regular la direccionalidad ascendente y la velocidad de la natación (Pennington, 1986; Young, 1995). También el esqueleto participa significativamente en la direccionalidad del movimiento, la estabilidad pasiva (su flotabilidad) y la velocidad de hundimiento. A medida que la larva crece, aumenta la densidad del esqueleto y su volumen. Esto disminuye la flotabilidad y la



capacidad natatoria, de tal manera que el juvenil puede alcanzar con facilidad el bentos y metamorfosearse por completo (Pennington and Strathmann, 1990; Strathmann et al., 1992, Clay y Grünbaum, 2011). Si se elimina el esqueleto larvario, por ejemplo por descalcificación por experimentos de acidificación, los individuos no sólo perderían la capacidad de regular la dirección del movimiento (Pennington y Strathmann, 1990) y la flotabilidad en la columna de agua, sino que también el avance de su ciclo de vida sería comprometido (Wangensteen, 2013). Las larvas pluteus son capaces de buscar las condiciones ambientales adecuadas para asentarse en el hábitat bentónico (Metaxas, 2020). Antes de establecerse, las larvas exploran el sustrato, separando brevemente sus podios primarios. Las señales que utilizan para identificar el hábitat adecuado, se dividen en cuatro categorías: películas microbianas (p. ej. Bacterias o microalgas), macroalgas (p. ej. Coralinas, fanerógamas marinas), con específicos y sustratos naturales no vivos (p. ej. Rocas, arena y conchas) (Pearse, 1997). Al comparar las larvas de *A. lixula* con las de otras especies de equinoideos, vemos que el asentamiento y la metamorfosis de las larvas de *A. lixula* dependen muy poco de la presencia de algas (Privitera et al., 2011). Ésto es así, probablemente porque su alimentación es omnívora con tendencia a la carnivoría, y prefiere ambientes con menos algas. Una vez asentadas, las larvas completan la metamorfosis, toman su aspecto de erizo definitivo y adoptan una vida bentónica (Metaxas, 2020). *A. lixula* alcanza la madurez sexual entre los 9.0 y los 14 mm de diámetro de caparazón, aunque se han encontrado especímenes sexualmente maduros con 6 mm (Tommasi, 1964).



***III. Distribución de Arbacia lixula:  
estudios ecológicos y filogenéticos***

*Arbacia lixula* habita en ecosistemas costeros poco profundos, de 0 a 50 m de profundidad. Normalmente, se pueden encontrar en superficies rocosas verticales muy expuestas a las corrientes y al movimiento de las olas, aunque también es posible encontrarlos en superficies planas o incluso fondos de arena (Wangensteen, 2013). *A. lixula* es una de las especies de erizo de mar más comunes del Océano Atlántico y del Mar Mediterráneo (Gianguzza, 2020). Esta distribución viene condicionada, sobretodo, por factores climáticos entre los que se destaca la temperatura (Wangensteen et al., 2013). Como ya se ha introducido anteriormente, el medio ambiente juega un papel fundamental en la función fisiológica de *A. lixula*, al igual que en todos los seres vivos.

### ***III. 1. Interacciones ecológica con Paracentrotus lividus***

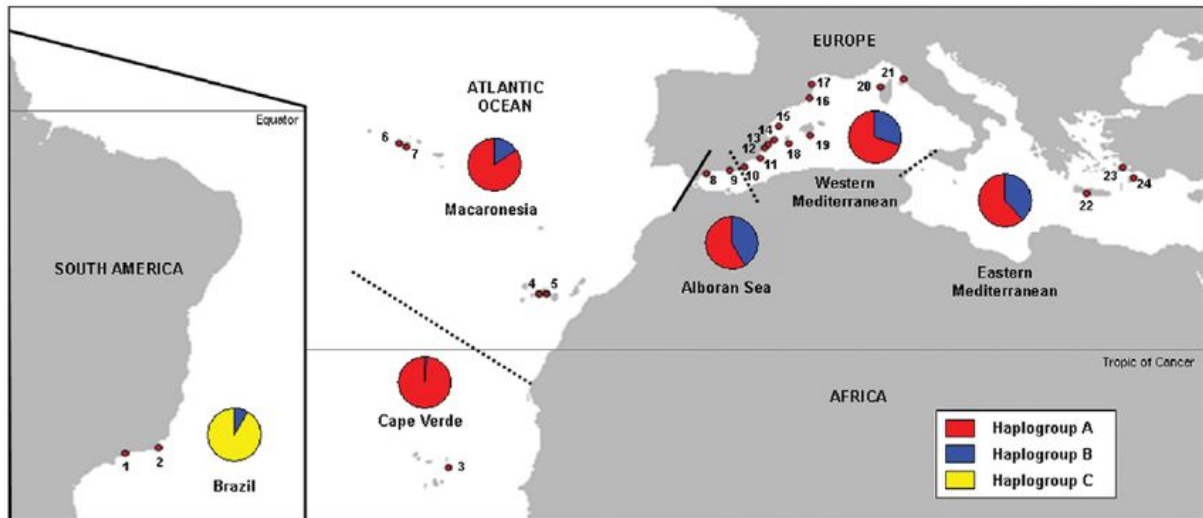
*Paracentrotus lividus* es más abundante en el mar Mediterráneo que *Arbacia lixula*, y al ser herbívoro, ha sido considerado el principal promotor de la formación de blanquizales (Wangensteen, 2013). Además, lo normal sería pensar que los erizos herbívoros, sobretodo aquellos que se alimentan de comunidades algales, jueguen un papel relevante en la modificación del fondo bentónico. Sin embargo, las relaciones ecológicas entre los organismos marinos y su hábitat no son siempre tan evidentes. Inicialmente, la diferencia de densidades entre *A. lixula* y *P. lividus*, fue interpretada como un efecto de una competencia trófica (Gianguzza, 2020). No obstante, los análisis del contenido intestinal de *A. lixula*, de su actividad enzimática y de las trazas de los isótopos  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en sus tejidos, han revelado un régimen omnívoro, con tendencia a la carnivoría (Wangensteen, 2013). Asimismo, los residuos calcáreos encontrados en el interior del intestino, que anteriormente se habían reconocido como algas coralinas, podrían haber sido también residuos de conchas de cirrípedos (Wangensteen, 2013). Por lo tanto, las dos especies ocupan dos nichos ecológicos claramente diferenciados, y no compiten entre ellas. Se ha supuesto que otros factores ecológicos pueden estar influyendo en la diferencia de concentración de las dos especies; como depredadores, resistencia a las corrientes y otras condiciones ambientales. Por ejemplo, *P. lividus* es más abundante en el mar Mediterráneo, sin embargo, en las zonas rocosas más expuestas al oleaje, *A. lixula* es quien domina (Gianguzza, 2020). Gracias a su robusta linterna de Aristoteles, puede raspar fácilmente las superficies rocosas e alimentarse de organismos incrustados, sus pies ambulacrales, además tienen una gran adherencia que

permite el movimiento en zonas batidas (Maggiore et al., 1987; Santos y Flammang, 2007; Gianguzza et al., 2010; Agnetta et al., 2013 ; Gianguzza, 2020).

*P. lividus* es eminentemente herbívoro por lo que su capacidad raspadora no le permite sobrevivir frente a las condiciones desérticas de los blanquiales. Consiguientemente, una vez que *P. lividus* ha consumido su pasto de macroalgas y/o *Posidonia oceanica*, no resiste a las condiciones desérticas y deja un sustrato árido, liso y disponible para la colonización de *A. lixula*. Es *A. lixula* quien evita que las nuevas comunidades algales crezcan, incluso las de *Posidonia oceanica* (Wangensteen, 2013); que constituyen un hábitat fundamental para la sobrevivencia de muchas especies (Venturella. y Calvo, 2018). En conclusión, es posible que *P. lividus* facilite a *A. lixula* un hábitat adecuado en vez de competir con él como se pensaba anteriormente.

### ***III. 2 Distribución de *Arbacia lixula*: estudios filogenéticos***

Para poder definir la historia filogeográfica de *Arbacia lixula*, se han comparado secuencias del COI (citocromo c oxidasa I) mitocondrial y de la proteína de reconocimiento de gametos, en poblaciones de las costas occidentales y orientales del Atlántico hasta el Mediterráneo (Wangensteen, 2013). Se detectaron 3 haplogrupos (Fig. 6): el Grupo A en el Atlántico oriental y en el Mediterráneo, el Grupo B en ambos lados del Atlántico y el Grupo C que se encuentra solo en Brasil. La especie *A. lixula* proviene de un ancestro común del grupo hermano *A. punctulata*. La segregación de algunos individuos de esta especie ancestral, *A. stellata*, condujo a la diversificación del taxón hace unos 2.2-3.0 Ma (Lessios et al., 2012).



**Figura 6.** Mapa de distribución de los 3 haplogrupos: A, B, C (tomado de Wangensteen, 2013)

La población de *A. lixula* se formó por colonizadores que cruzaron el Atlántico y que se establecieron en la costa occidental Africana. En esta parte del Atlántico Oriental, de hecho, se encuentra la mayor diversidad haplotípica (Fig. 6). Este grupo se reconoce como Grupo A, del cual pronto se destacó el segundo haplogrupo B. El haplogrupo C se originó del segundo viaje a través del Atlántico hacia la costa de Brasil. Su formación fue muy temprana, (hace 1.8 y 3.4 Ma), con respecto a la colonización del mar Mediterráneo (hace 100.000 años). Por esta razón, en el Mar Mediterráneo las comunidades se parecen mucho a las del Atlántico oriental. No se ha encontrado un haplogrupo característico mediterráneo, ni siquiera fósiles de *A. lixula*. (Wangensteen, 2013). En la actualidad, *A. lixula* se encuentra en el Mediterráneo, la costa atlántica de España, Portugal y el noroeste de África; en las Azores, las islas de Cabo Verde, las Islas Canarias, Madeira y en las costas de Brasil (Gianguzza, 2020). El hecho que la colonización del Mediterráneo sea reciente, muestra la gran adaptabilidad de *Arbacia*, así como su gran resistencia y capacidad de dispersión. Esta es una consideración esencial para poder predecir la evolución de sus comunidades en los océanos del futuro (Gianguzza, 2020). Es más, el aumento de las temperaturas debido a la mayor concentración de gases de efecto invernadero, podría influir positivamente en su expansión, incluso su capacidad para resistir pHs bajos lo hacen una especie muy robusta a la acidificación (García et al., 2018). Por esta razón, en los últimos años se han realizado experimentos en el laboratorio y en el medio natural, para estudiar las posibles adaptaciones de *A. lixula* a las condiciones físico-químicas de los océanos del futuro.



*IV. Estudios del efecto del cambio climático:  
experimentos de laboratorio y observaciones  
en laboratorios naturales*

Durante el Holoceno, las actividades humanas han establecido progresivamente nuevos desafíos para el mantenimiento de los equilibrios naturales. A partir del siglo XVIII, con la industrialización, nuestro impacto en el planeta Tierra dio un giro significativo. Al utilizar los combustibles fósiles de manera masiva como fuente de energía, se está alterando el ciclo biogeoquímico natural del carbono. Las cantidades de CO<sub>2</sub> que supuestamente deberían volver a la atmósfera en millones de años, a través de las actividades volcánicas y geofísicas de la tierra, se están movilizandando mucho más rápidamente (Sundquist, et al., 2008). Si esta actividad desenfrenada continua como en la actualidad, en 250 años, la presión parcial de CO<sub>2</sub> pasará de 267 ppm a 1000 ppm (Padrón, 2014).

Este aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico está causando en primera instancia un calentamiento global considerable. Se prevé un incremento de las temperaturas superficiales globales de los océanos de 1.1° hasta 6.4° C para el final del siglo XXI (IPCC, 2007; Fabry et al., 2008) y valores más bajos de pH de entre 0.3 a 0.5 unidades (Gianguzza, 2020). De hecho, por la presencia de equilibrios de óxido-reducción entre océano y atmósfera, el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico se refleja en el incremento de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> y H<sup>+</sup>, y por lo tanto de la acidificación del agua (Gattuso et al., 2013). Otros efectos de este cambio climático, no menos importantes, son el aumento del nivel del mar; una mayor frecuencia e intensidad de incendios forestales, inundaciones, sequías, tormentas tropicales, cambios en el régimen de las lluvias, nieve y escorrentía (Sundquist et al., 2008).

Hoy en día, las investigaciones sobre los erizos de mar se han centrado en el análisis de los efectos del aumento de las temperaturas y la acidificación en el desarrollo embrionario y larval, la supervivencia, la metamorfosis, el éxito del asentamiento y el crecimiento (Kurihara, 2008, Dupont et al., 2010; Byrne y Hernández 2020). Cada especie de erizo de mar tiene una reacción diferente, que depende además de las fases de su vida que estemos estudiando. Algunas especies muestran un claro deterioro morfológico de sus larvas, otras presentan un aumento de su mortalidad, un retraso en el desarrollo o malformaciones morfológicas relacionadas con los cambios en las condiciones normales de pH y temperatura (Byrne y Herández 2020). Sin embargo, sorprendentemente, *A. lixula* parece tener en el laboratorio reacciones positivas al calentamiento y a la acidificación del medio. Los efectos negativos del cambio climático han sido observados claramente en ciertos erizos como *Paracentrotus lividus* (ej. García et al., 2015; Calosi et al., 2013), mientras que para *A. lixula*

todavía quedan muchas preguntas por responder. Aun así, los resultados obtenidos hasta el momento ofrecen nuevas perspectivas sobre los mecanismos de adaptación de las especies al cambio climático y generan nuevas líneas de investigación.

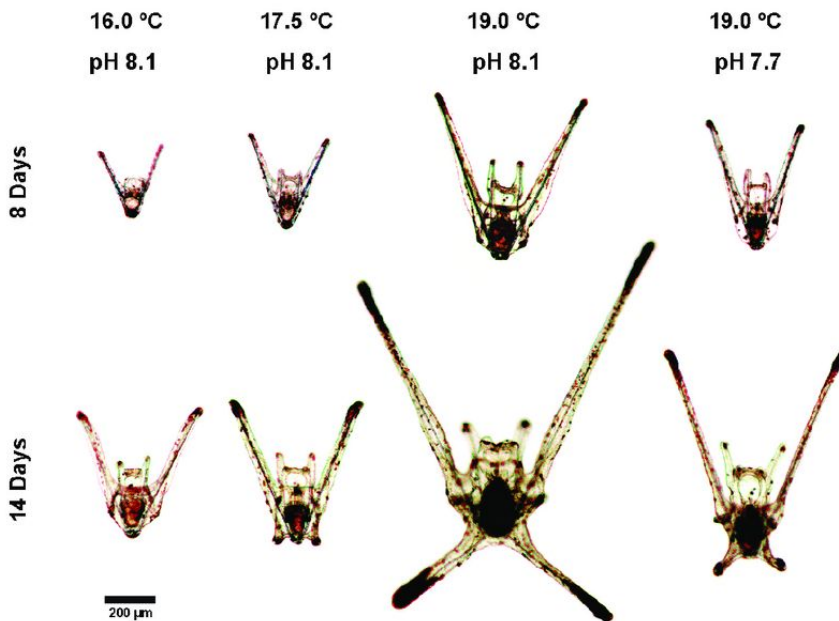
#### ***IV. 1. Experimentos de laboratorio***

La temperatura es el principal propulsor de los procesos biológicos en los equinodermos. Su incremento afecta al crecimiento, el comportamiento, la fecundidad, la respuesta inmune, la expresión génica y la supervivencia de los erizos de mar. Controla también la progresión del desarrollo larvario, en consecuencia la duración del período planctónico, y juega un papel clave en la dinámica del reclutamiento (Hart y Scheibling, 1988; O'Connor et al., 2007; Hernández et al., 2010; Hardy y Byrne, 2014).

La disminución del pH debida al aumento del CO<sub>2</sub> también es muy relevante. El CO<sub>2</sub> compromete el equilibrio de la disolución tampón de los carbonatos en el agua de mar y de su posible utilización por los seres vivos para la construcción de conchas o, como en este caso, de un dermatoesqueleto. Dado que los erizos de mar ya calcifican desde sus etapas tempranas de vida, tanto planctónicas como bentónicas, y tienen una gran importancia ecológica, se han utilizado como modelo para investigar los efectos de la acidificación (Dupont y Thorndyke, 2013; Byrne y Hernández, 2020).

En el caso de *A. lixula*, Wangensteen en 2012, comparó los efectos sobre el crecimiento de los erizos expuestos a temperaturas crecientes: 16°; 17,5° y 19°C; a pH de 8,1 por los primeros dos valores, y variando el pH de 8,1 a 7,7 para la última temperatura. De esta manera comprobó, en el mismo experimento, los posibles efectos de los dos estresores juntos. Los investigadores concluyeron que la temperatura es el factor principal que regula el desarrollo morfológico de las larvas de *A. lixula*, y de su supervivencia. En la figura 5 es visible como la diferencia del tamaño de las larvas depende claramente de las temperaturas. A los 8 y a los 14 días, las condiciones de crecimientos, son óptimas a los 19°C.





**Figura 7.** Morfología y tamaño típicos de las larvas de *Arbacia lixula* cultivadas bajo diferentes condiciones de pH y temperatura. Después de ocho días (fila superior) y catorce días (fila inferior) de cultivo (tomado de Wangensteen et al., 2013).

Los experimentos de exposición a largo plazo (de semanas a años) proporcionan información sobre las respuestas al calentamiento global gradual (Suckling et al., 2015; Brothers et al., 2016; Carey et al., 2016; Delorme y Sewell, 2016; Harianto et al., 2018). Sin embargo, los experimentos en laboratorio limitan las observaciones de todos los efectos posibles. Parece que, los erizos de mar puedan ajustar su respuesta metabólica y reducir su sensibilidad al estrés térmico. Esto es posible hasta ciertos límites de temperaturas, más tardes la tasa metabólica sufre de una depresión, que puede causar la muerte (Gianguzza et al., 2014; Carey et al., 2016; Delorme y Sewell, 2016; Harianto et al., 2018). Frecuentemente, las especies con un amplio rango térmico, tienen mayor tolerancia a los cambios en las temperaturas (Byrne et al., 2011). En el caso de *A. lixula* tiene un rango de tolerancia de 10°C, y es una especie termófila; por lo que se ve muy favorecida por el aumento de las temperaturas (Gianguzza, 2020).

En general, para todos los erizos de mar, tanto para las etapas de vida planctónica como bentónica, parece que el estrés térmico tiene más probabilidades de causar mortalidad, mientras que la acidificación tiene más probabilidades de causar efectos subletales. Pero contrariamente, para *Arbacia lixula* el índice de supervivencia de las larvas mejoran a mayores temperaturas, al bajar el pH (Wangensteen, 2013).

Cómo hemos nombrado anteriormente, los resultados del experimento de Wangensteen en 2012, mostraron un aumento de la supervivencia de las larvas expuestas a menor pH. Durante los primeros 14 días, la tasa de supervivencia fue estable, pero luego fue significativamente mayor a pH de 7,7. La comparación de los valores de la tasa de supervivencia con las mediciones de la longitud del cuerpo, sugieren que estas diferencias en la supervivencia no dependen de un retraso en el desarrollo. Según los autores, lo que probablemente está ocurriendo, es una interacción positiva entre los valores de pH y temperatura, la cual favorece claramente la supervivencia de *A. lixula*. Los resultados del experimento de Wangensteen en 2012, sí reportan una reducción de la longitud del cuerpo de las larvas en presencia de pH de 7,7, que es evidente a partir del octavo día de desarrollo embrio-larval (Fig. 5). Pero a pesar de esta reducción, las larvas parecen ser favorecidas, con respecto a las expuestas a pH normal. Aun así, la formación de larvas pequeñas en medios naturales, podría tener algunas consecuencias negativas todavía por determinar.

Gianguzza et al. (2013), a través de un experimento similar, pero con mayores temperaturas, mostraron que el pH de 7,7 tiene un efecto positivo en la dinámica del desarrollo a los 20°C, neutrales a los 24°C y negativos a los 27°C. Por consiguiente, *A. lixula* tiene un rango de tolerancia de 10 °C; es decir que en laboratorio puede sobrevivir entre los 16°C y los 26°C. Además, se obtuvo efectos antagónicos alrededor de los 20°C y sinérgicos negativos al acercarse a los 27°C (Gianguzza et al., 2014).

En conclusión, los experimentos efectuados en laboratorio con *A. lixula* sugieren un efecto positivo frente a las condiciones del cambio climático. Los equinopluteus presentan una mejor supervivencia, a pesar de su menor tamaño, y un ligero retraso en las primeras fases de desarrollo que recupera al final del periodo plantónico. Esto sugiere que las condiciones del cambio climático, previstas para un futuro cercano, podrían favorecer el asentamiento y la supervivencia de *A. lixula* (Gianguzza et al. 2014).

#### ***IV. 2 Observación en los laboratorios naturales.***

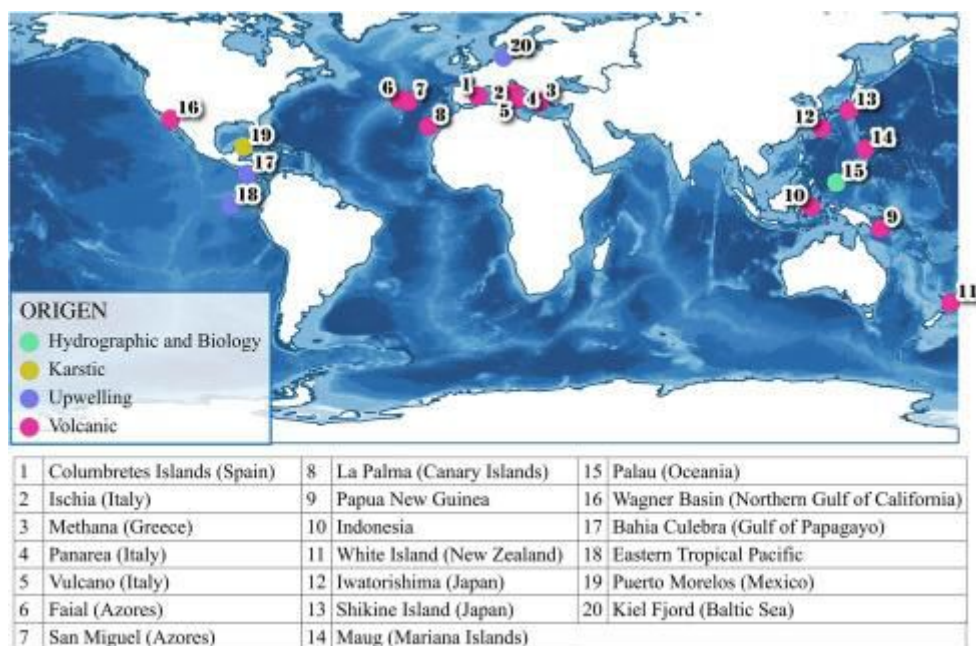
Una gran cantidad de factores fisicoquímicos y biológicos pueden regular o modular el ciclo de vida de *Arbacia lixula* (Gianguzza, 2020). Aunque el cambio climático afecta

principalmente a la temperatura y el pH, es igualmente cierto que existen procesos indirectos en los ecosistemas marinos que también se van a ver afectados y que pueden afectar también a las poblaciones de los organismos (González-Delgado y Hernández 2018). Por esta razón, también hay fenómenos indirectos a través del ecosistema que deben ser tenidos en cuenta.

Por ejemplo, aunque los resultados de laboratorio indiquen la formación de larvas pequeñas con mayor tasa de supervivencia a pHs bajos, como hemos visto en apartados anteriores, en la naturaleza, esto podría cambiar. El tamaño reducido de las larvas puede hacer que las larvas sean más susceptibles a la depredación, disminuyendo las posibilidades de supervivencia y de reclutamiento (Allen, 2008). Además, su menor tamaño podría alterar la captación de las señales del sustrato, necesarias para el asentamiento larvario y la metamorfosis (Espinel-Velasco et al., 2018).

Por lo tanto, lo ideal sería poder realizar unos experimentos más cercanos a la realidad. Con esto en mente, se han pensado en dos posibles soluciones, por un lado sería realizar experimentos en medios naturales confinados, pero utilizando bombas artificiales de CO<sub>2</sub>, también conocidos como experimentos de mesocosmos (por ejemplo Moulin et al., 2014). Por otro lado, sería elegir áreas particulares donde de manera natural podemos encontrar los valores de pH y de temperatura previstos para el final del siglo (por ejemplo Calosi et al., 2013). Esta segunda opción es la más codiciada por los investigadores pero necesita de los llamados laboratorios naturales o sistemas naturalmente acidificados (González-Delgado y Hernández, 2018). Estas zonas especiales permiten además, realizar seguimientos a largo plazo y tener en cuenta una gran variedad de organismos e interacciones.

De manera más específica, se define un sistema acidificado como un área con elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub>, por causas naturales, suficientes para acidificar el medio marino (González-Delgado y Hernández, 2018). Los orígenes de esta acidificación pueden ser volcánicos (actividad volcánica subacuática reciente, como crestas oceánicas o islas o magmatismo intraplaca) (Tarasov et al., 2005), kárstico (lagunas ácidas), biológico o generadas por afloramientos de agua rica en nutrientes (Fig. 8).



**Figura 8.** Ubicaciones de los "Laboratorios Naturales" para estudiar la acidificación del océano. Los colores indican el origen de las zonas acidificadas (tomado de González-Delgado y Hernández, 2018).

Los sistemas que interesan para el estudio de *Arbacia lixula* son:

- La isla de Ischia, en el mar Mediterráneo.
- Methana en el mar Mediterráneo.
- La isla de Vulcano en el mar Mediterráneo.
- La isla de La Palma en el Océano Atlántico occidental.

A pesar de que *A. lixula* tenga una gran plasticidad adaptativa (Wangensteen, 2013), las comunidades tanto algales como de animales, de la que normalmente se alimentan o condicionan su distribución, sí se ven afectadas por la acidificación de los océanos. Las algas coralinas y algunos invertebrados calcificantes, tienden a desaparecer, mientras que las algas rojas tienden a dominar las comunidades (Fig. 9) (González-Delgado y Hernández, 2018). Este hecho podría justificar el efecto negativo de la acidificación en el sistema de Ischia (Mar Tirreno), (Kroeker et al. 2013) tanto para *A. lixula* como para *Paracentrotus lividus*. Sin embargo, las dos disminuciones deben depender de factores tróficos y espaciales específicos e independientes, ya que, como ya señalamos anteriormente, *A. lixula* y *P. lividus* ocupan dos nichos ecológicos distintos. Foo et al. (2018) utilizaron este mismo gradiente de pH en Ischia para observar otras adaptaciones de ambas especies. Se encontró una relación entre el tamaño del ovocito y sus capas externas, siendo más robustas en el entorno de pH bajo. Esta puede ser una estrategia adaptativa materna o una respuesta plástica de la especie. No obstante, esta

adaptación está afectada también por una disminución del número de ovocitos en el ovario y por lo tanto, de la fecundidad de las poblaciones (González-Delgado et al. 2018).

En general, los erizos de mar en estos laboratorios naturales han mostrado algunas características inesperadas. *A. lixula*, *Evechinus chloroticus*, *P. lividus* y *Echinometra* sp. pueden tolerar o incluso desarrollarse mejor en las condiciones de pH reducido (Calosi et al., 2013; Bray et al., 2014; Brinkman, 2014; Collard et al., 2016; Uthicke et al., 2016; Hernández, 2018). Aunque este continuo ajuste homeostático tiene un costo energético (Dubois, 2014) que se refleja en el menor tamaño corporal de *A. lixula* (Hernández, 2018).



**Figura 9.** Muestras de rocas bentónicas de la isla de La Palma. Arriba muestra recolectadas en la zona de pH 8,1; abajo muestra recolectadas en la zona de pH 7,7 a unos pocos metros de distancia. A pesar de la proximidad de las dos rocas, es claramente visible como la variación de pH disminuye la biodiversidad creando una comunidad totalmente distinta.



*V. Reflexión final y propuesta de experimento*

Una vez realizada la revisión, ya sabemos que se trata de una especie termófila, que se encuentra tanto en zonas al límite de su distribución geográfica neotropical, como en el Mediterráneo. Por lo tanto, gracias a las acciones de monitoreo, se puede pensar que *A. lixula* tiene potencialidad de expansión, aunque todavía está contenida por las bajas temperaturas del Noroeste del Mediterráneo. Sin embargo, esto podría variar en el futuro cercano debido al cambio climático, que favorecería su capacidad de colonizar nuevas zonas. Según las respuestas a la disminución del pH su posible adaptación es más compleja de prever, si bien parece quedar clara su tolerancia a bajos pH.

Por todo lo anteriormente expuesto, propongo realizar un experimento con individuos de *A. lixula* que han estado viviendo en condiciones de pH diferentes, utilizando el gradiente generado en el laboratorio natural de la isla de La Palma (Fuencaliente). El pH afecta a la calidad de los ovocitos, y en consecuencia, de las larvas que se desarrollan (George et al., 1990). Por lo que, parece interesante comprobar el efecto que tienen las madres que han estado viviendo bajo unas condiciones determinadas de pH en las generaciones siguientes. Para ello, se podrían realizar experimentos de cruce de gametos provenientes de padres y madres del gradiente de pH con los de zonas control. La idea es estudiar cuál es la importancia de la epigenética en la herencia de la progenie (larvas) para comprobar su posible influencia en la tolerancia a las condiciones de cambio climático.

## ***V.I Conclusiones***

1. Los estudios del ciclo reproductivo de *A. lixula* ponen de manifiesto su adaptación a temperaturas altas.
2. *A. lixula* es una especie omnívora, con tendencia a la carnivoría, capaz de ocupar substrato sin cobertura algal (blanquizales), resistir al movimiento de las olas y competir con las macroalgas por la disponibilidad de sustrato. Por lo que, aunque ocupe un nicho ecológico diferente al de *P. lividus*, es igualmente responsable de la aparición de los blanquizales.

3. Gracias a los estudios filogeográficos sabemos que *A. lixula* es una especie con altas capacidades de plasticidad adaptativa y con alta resiliencia a los cambios ambientales. Las tecnologías moleculares actuales podrían ayudarnos a comprender y prever las adaptaciones de *A. lixula* a las nuevas fronteras climáticas.
4. Los experimentos efectuados en laboratorio y las observaciones en los sistemas naturalmente acidificados, muestran, una respuesta positiva o neutral al aumento de la temperatura y a la disminución del pH. A nivel genético, los dos estresores tienen un efecto antagónico, que permite a las larvas de *A. lixula* sobrevivir y adaptarse a las nuevas condiciones.
5. El origen tropical de *A. lixula*, su tolerancia térmica junto con su resistencia a los bajos pHs, la hacen ser una candidata ideal para perpetuarse en los océanos del futuro. Su ventaja adaptativa, además, podría implicar la extensión de los blanquiales, el aumento de la competitividad por el sustrato con otras especies. Por lo que parece fundamental, incrementar las acciones de seguimiento de las comunidades donde *A. lixula* está presente.

## ***V. I Conclusions***

1. The studies of the reproductive cycle of *A. lixula* show its adaptation to high temperatures.
2. *A. lixula* is an omnivorous species, with a tendency to carnivory, which is capable of occupying substratum without algal cover (barren areas), resisting wave movement and competing with macroalgae for the availability of substrate. Therefore, although it occupies an ecological niche different from that of *P. lividus*, it is also responsible for the appearance of barren areas.
3. Thanks to phylogeographic studies we know that *A. lixula* is a species with high adaptive plasticity capacities and with high resilience to environmental changes. Current molecular technologies may help us understand and anticipate the adaptations of *A. lixula* to new climatic frontiers.



4. Laboratory experiments and observations in natural acidified systems show a positive or neutral response to increasing temperatures and decreasing pH. At the genetic level, the two stressors have an antagonistic effect, allowing *A. lixula* larvae to survive and adapt to the new conditions.
  
5. The tropical origin of *A. lixula*, its thermal tolerance together with its resistance to low pHs, make it an ideal candidate to perpetuate itself in the oceans of the future. Its adaptive advantage, in addition, could imply the extension of the barren areas as well as the increase of the competitiveness for the substrate with other species. Therefore, it seems essential to increase the monitoring actions of the communities where *A. lixula* is present.



## *VI. Bibliografía*

**Agnetta, D., Bonaviri, C., Badalamenti, F., Scianna, C., Vizzini, S., et al., 2013.** Functional traits of two co-occurring sea urchins across a barren/forest patch system. *J. Sea Res.* **76**: 170–177.

**Allen, J., 2008.** Size-Specific Predation on Marine Invertebrate Larvae. *The Biological bulletin.* **214**: 42-9. doi:10.2307/25066658.

**Boidron-Metairon, I.F., 1988.** Morphological plasticity in laboratory-reared echinoplutei of *Dendraster excentricus* (Eschscholtz) and *Lytechinus variegatus* (Lamarck) in response to food conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **119**: 31–41.

**Bray, L., Pancucci-Papadopoulou, M. y Hall-Spencer, J.M., 2014.** Sea urchin response to rising pCO<sub>2</sub> shows ocean acidification may fundamentally alter the chemistry of marine skeletons. *Mediterr. Mar. Sci.* **15**: 510–519.

**Brinkman, T.J., 2014.** Suitability of Volcanic Vents at White Island, New Zealand for Climate Change Research: Effects on Sea Urchins and Coralline Algae. Ph. D. Thesis, University of Otago, Otago.

**Brothers, C.J., Harianto, J. y McClintock, J.B., et al., 2016.** Sea urchins in a high-CO<sub>2</sub> world: the influence of acclimation on the immune response to ocean warming and acidification. *Proc. R. Soc. B* **283**: 20161501. doi: 10.1098/rspb.2016.1501

**Byrne, M., Soars, N., Selvakumaraswamy, P., Dworjanyn S. A. y Davis, A. R., 2010.** Sea Urchin Fertilization in a Warm, Acidified and High pCO<sub>2</sub> Ocean Across a Range of Sperm Densities. *Mar. Environ. Res.* **69** (4): 234-239. doi:10.1016/j.marenvres.2009.10.014.

**Byrne, M., 2011.** Impact of Ocean warming and Ocean Acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanogr Mar Biol: An Annual Review*, **49**: 1–42.

**Byrne, M. y Hernández, J. C., 2020.** Sea urchins in a high CO<sub>2</sub> world: Impacts of climate warming and ocean acidification across life history stages, p. 281-297. *En: Elsevier B.V. (eds.), Developments in aquaculture and fisheries science* **43**. doi:10.1016/B978-0-12-819570-3.00016-0

**Calosi, P., Rastrick, S.P.S., Graziano, M., Thomas, S.C., Baggini, C., et al., 2013.** Distribution of sea urchins living near shallow water CO<sub>2</sub> vents is dependent upon species acid-base and ion-regulatory abilities. *Mar. Pollut. Bull.* **73**(2):470-484. doi:10.1016/j.marpolbul.2012.11.040

**Calvo, R., Venturella, G. y Saporita, P., 2018.** Ecological role and exploitation of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean area p.59-59. *En: Salmeri, C., Domina, G. and Raimondo, F. M., (eds.), Botany at the intersection of Nature, Culture, Art and Sciences: Book of abstracts Lectures, Oral presentations, Posters, Palermo.*

**Carey, N., Harianto, J. y Byrne, M., 2016.** Sea urchins in a high-CO<sub>2</sub> world: partitioned effects of body size, ocean warming and acidification on metabolic rate. *J. Exp. Biol.* **219**: 1178–1186.

**Clay, T.W., Grunbaum, D., 2011.** Swimming performance as a constraint on larval morphology in plutei. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **423**:185–196.

**Collard, M., Rastrick, S.P., Calosi, P., Demolder, Y., Dille, J., et al., 2016.** The impact of ocean acidification and warming on the skeletal mechanical properties of the sea urchin *Paracentrotus lividus* from laboratory and field observations. *ICES J. Mar. Sci.* **73**: 727-738; doi: 10.1093/icesjms/fsv018.

**Delorme, N.J. y Sewell, M.A., 2016.** Effects of warm acclimation on physiology and gonad development in the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* **198**: 33–40.

**Dubois, P., 2014.** The skeleton of postmetamorphic echinoderms in a changing world. *Biol. Bull.* **226**: 223–236.

**Dupont, S., Lundve, B. y Thorndyke, M.C., 2010b.** Near future ocean acidification increases growth rate of the lecithotrophic larvae and juveniles of the sea star *Crossaster papposus*. *J. Exp. Zool. Part. B*, **314**: 382–389.

**Dupont, S. y Thorndyke, M., 2013.** Direct impacts of near-future ocean acidification on sea urchins. *En: Fernández-Palacios J.M., de Nascimento L., Hernández J.C., Clemente S., González A. et al., (eds), Climate Change Perspectives from the Atlantic: Past, Present and Future. Servicio de publicaciones de La Universidad de La Laguna, La Laguna, Spain.*

**Espinel-Velasco, N., Hoffmann, L., Agüera, A., et al.**, 2018. Effects of ocean acidification on the settlement and metamorphosis of marine invertebrate and fish larvae: a review. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **606**: 237–257.

**Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A. y Orr, J. C.**, 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J. Mar. Sci.* **65**: 414–432.

**Fénaux, L.**, 1968. Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* à Villefranche-Sur-Mer. *Vie et Milieu Série A Biologie Marine* **19**: 1–52.

**Foo, S.A., Gambi, M.C. y Byrne, M.**, 2018. Residing at low pH matters, resilience of the egg jelly coat of sea urchins living at a CO<sub>2</sub> vent site. *J. M. Biol.* **65**: 97–102. doi:10.1007/s00227-018-3359-2.

**Francour, P., Boudouresque, C.F., Harmelin, J.G., Harmelin-Vivien, M.L y Quignard, J.P.**, 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Poll. Bull.* **28**: 523–526.

**García Padrón E.**, 2014. Effects of Global Warming and Ocean Acidification on Fertilization, Larvae Development and Settlement of the Sea Urchins in the Canary Islands (Tesis doctoral), Universidad de la Laguna. doi:10.13140/rg.2.2.24851.17440.

**García, E., Hernández, J.C., Clemente, S., Cohen-Rengifo, M., Hernández, C. A., et al** , 2015a. Robustness of *Paracentrotus lividus* larval and post-larval development to pH levels projected for the turn of the century. *J. Mar. Biol.* **162**: 2047–2055.

**Garcia, E., Hernandez, J.C. y Clemente, S.**, 2018. Robustness of larval development of intertidal sea urchin species to simulated ocean warming and acidification. *Mar. Environ. Res.* **139**: 35–45. doi:10.1016/j.marenvres.2018.04.011.

**Gattuso, J., Mach, K.J. y Morgan, G.**, 2013. Ocean acidification and its impacts: an expert survey. *Clim. Change* **117**: 725–738 . doi: 10.1007/s10584-012-0591-5

**George, S.B., Cellario, C. y Fénaux, L.**, 1990. Population differences in egg quality of *Arbacia lixula* (Echinodermata: Echinoidea): proximate composition of eggs and larval development. *J Exp Mar Biol Ecol* **141**: 107–118.

**Gianguzza P., Bonaviri C., Milisenda G., Barcellona A., Agnetta D., et al., 2010.** Macroalgal assemblage type affects predation pressure on sea urchins by altering adhesion strength. *Mar. Environ. Res.* **70**: 82–86.

**Gianguzza, P., Visconti, G., Gianguzza, F., Vizzini, S., Sarà, G., et al., 2014.** Temperature modulates the response of the thermophilous sea urchin *Arbacia lixula* early life stages to CO<sub>2</sub>-driven acidification. *Mar. Environ. Res.* **93**:70-77. doi:10.1016/j.marenvres.2013.07.008

**Gianguzza, P., 2020.** *Arbacia*, p. 419-429. *En: Elsevier B.V., Developments in Aquaculture and Fisheries Science.* **43**, doi:10.1016/B978-0-12-819570-3.00024-X.

**González-Delgado, S. y Hernández, J. C., 2018.** The importance of natural acidified systems in the study of ocean acidification: What have we learned? p. 57-99. *Adv Mar Biol.* **80**: 57-99. doi:10.1016/bs.amb.2018.08.001

**González-Delgado, S, Hernández, J. C., Epherra, L. y Alfonso, B., 2018.** Effect of a natural CO<sub>2</sub> gradient on egg characteristics of *Arbacia lixula*, p. 165. *En: Program & Abstracts, 16th International Echinoderm Conference, Nagoya (Japan).*

**Hardy N.A. y Byrne M., 2014.** Early development of congeneric sea urchins (*Heliocidaris*) with contrasting life history modes in a warming and high CO<sub>2</sub> ocean. *Mar Environ Res*, doi: 10.1016/j.marenvres.2014.07.007.

**Hariato, J., Nguyen, H.D. y Holmes, S.P., et al., 2018.** The effect of warming on mortality, metabolic rate, heat-shock protein response and gonad growth in thermally acclimated sea urchins (*Heliocidaris erythrogramma*). *Mar. Biol.* **165**: 96.

**Harmelin, J.G., Hereu, B., De Maisonnave, L.M., Teixidor, N., Domínguez, L., et al., 1995.** Indicateurs de biodiversité en milieu marin: les échinodermes. Fluctuations temporelles des peuplements d'échinodermes à Port-Cros. Comparaison entre les années 1982-84 et 1993-95. Internal Report. Port Cros National Park.

**Harrould-Kolieb, L. y Savitz, J., 2009.** ACIDIFICACIÓN:¿CÓMO AFECTA EL CO<sub>2</sub> A LOS OCÉANOS?, p.1-32. *Oceana: Protegiendo los océanos del mundo* **3**. [https://eu.oceana.org/sites/default/files/reports/Acidification\\_Report\\_2009\\_Spa.pdf](https://eu.oceana.org/sites/default/files/reports/Acidification_Report_2009_Spa.pdf)

**Hart M.W. y Scheibling, R.E.,1988.** Comparing shapes of echinopluteus using principal

components analysis, with an application to larvae of *Strongylocentrotus droebachiensis* p 277–284. *En*: Burk, R.D., Mladenov, P.V., Lamber P., Parsley, R.L. (eds), Echinoderm biology. A.A. Balkema, Rotterdam.

**Hart, M.W. y Strathmann, R.R.**, 1994. Functional consequences of phenotypic plasticity in echinoid larvae. *Biol. Bull.* **186**: 291–299.

**Hernandez. C., Epherra, L., Alfonso, B. , Gonzalez-Delgado, S. y Hernandez, J. C.**, 2018. Characterization of a CO<sub>2</sub> vent in La Palma, Canary Islands and its effects on the calcified structures of *Arbacia lixula*, p. 63. *En*: Abstract: 16th International Echinoderm Conference, Nagoya (Japan).

**Hernández, J.C., Toledo, K., Girard, D., Clemente, S. y Cubero, E.**, 2005. Descripción de la post-larva y primeras fases juveniles de tres equinoideos presentes en las Islas Canarias: *Diadema antillarum Philippi*, 1845, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) y *Arbaciella elegans* Mortensen, 1910. *Vieraea* **33**: 385–398.

**Hernández, J.C., Clemente, S., Sangil, C. y Brito, A.**, 2008. The key role of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): an spatio-temporal approach. *Mar. Environ. Res.* **66**: 259–70.

**Hernández, J.C., Clemente. S., Girard. D., Pérez-Ruzafa, Á. y Brito, A.**, 2010. Effect of temperature on settlement and post-settlement survival in a barren-forming sea urchin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **413**: 69–80.

**Hickman C.P. Jr., Roberts L.S., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A., et al.**, 2011-2015. Chetognati, echinodermi ed emicordati, p. 587-616. *En*: McGraw-Hill, (eds.) Zoologia. Milano.

**Hutchinson, G. E.**, 1965. *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press.

**IPCC**, 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribuciones de los grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra.

**Kroeker, K.J., Gambi, M.C. y Micheli, F.,** 2013. Community dynamics and ecosystem simplification in a high-CO<sub>2</sub> ocean. *PNAS* **110**: 12721–12726.

**Kroh, A., Madeira, P. y Haring, E.,** 2011. Species distributions: virtual or real - the case of *Arbaciella elegans* (Echinoidea: Arbaciidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **50**: 99–105.

**Kurihara, H.** (2008). Effects of CO<sub>2</sub>-driven ocean acidification on the early developmental stages of invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **373**: 275–284. doi: 10.3354/meps07802

**Lessios, H.A., Lockhart, S., Collin, R., Sotil, G., Sánchez-Jérez, P., et al.,** 2012. Phylogeography and bindin evolution in *Arbacia*, a sea urchin genus with an unusual distribution. *Mol Ecol Resour* **21**: 130–144.

**Levitan, D.R.,** 1991. Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *Biol. Bull* **181**: 261–268.

**López, C., Regales Pérez, N., Martín Carrillo, N., Solé Sabater, M. y Hernández, J.C. et al.,** 2012. Estatus taxonómico de dos especies de equinoideos presentes en Canarias: *Arbacia lixula* y *Arbaciella elegans*, ¿Quién es quién? . *Investig. Mar.* **19**: 431–432.

**Madeira, P., Kroh, A., Cordeiro, R., De, António M., Martins, F. et al.,** 2019. The Echinoderm Fauna of the Azores (NE Atlantic Ocean), p. 1-231. *Zootaxa* **4639** (1) : 105-107

**Maggiore, F., Berthon, J.F., Boudouresque, C.F. y Lawrence, J.M.,** 1987. Données préliminaires sur les relations entre *Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula* et le phytobenthos dans la baie de Port-Crs (Var, France, Méditerranée), p 65–82. *En*: Boudouresque, C.F. (ed.) Colloque International Sur *Paracentrotus Lividus* Et Les Oursins Comestibles. GIS Posidonie Publ., Marseille.

**Máximo, M. V., Mottola, L. S. M. y Resgalla , C. JR.,** 2008. Sensibilidade do Ouriço *Arbacia lixula* (Echinodermata: Echinoidea) em Testes de Toxicidade. *J. Braz. Soc. Ecotoxicol.* **3**(1): 47-52

**Metaxas, A.,** 2020. Larval Ecology of Echinoids, p.77-93. *En*: Elsevier B.V. (eds.), *Developments in Aquaculture and Fisheries Science.* **43**,doi:10.1016/B978-0-12-819570-3.00006-8.

**Mortensen, T.,** 1910. *Arbaciella elegans*. Eine neue Echiniden-Gattung aus der Familie



*Arbaciidae*. Mitt. Nat.historisch. Mus. HH **27**: 327–334.

**Novák J.**, 2005, *A. lixula* (Linneus, 1758), [imagen]. Pag, Šimuni (Croatia).

**O'Connor, M.I., Bruno, J.F. y Gaines, S.D.**, et al., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. **104**:1266–1271.

**Pearce, C.M.**, 1997. Induction of settlement and metamorphosis in echinoderms p. 238–341. *En*: Fingerman, M., Nagabhusbanam, R., Thompson, M.F. (eds.), Recent Advances in Marine Biotechnology, Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.

**Pearse, J.S. y Cameron, R.A.**, 1991. Echinodermata:Echinoidea, p. 514-624. *En*: Gièse A.C., Pearse, J.S. And Pearse, V.B. (eds.) Reproduction of Marine Invertebrates **4**: Echinoderms and Lophophorotes, Pacific Grove.

**Pearse, C.M.**, 1997. Induction of settlement and metamorphosis in echinoderms, p. 238–241. *En*: Fingerman, M., Nagabhusbanam, R., Thompson, M.F. (eds.), Recent Advances in Marine Biotechnology. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi,.

**Pennington, J.T. y Emllet, R.B.**, 1986. Ontogenetic and diel vertical migration of a planktonic echinoid larva, *Dendraster excentricus* (Eschscholtz): occurrence, causes, and probable consequences. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **104**: 69–95.

**Pennington, J.T. y Strathmann, R.R.**, 1990. Consequences of the calcite skeletons of planktonic echinoderm larvae for orientation, swimming, and shape. Biol. Bull. **179**: 121–133.

**Petit, G., Delamare-Deboutteville, C y Bougis, P.**, 1950. Le fichier faunistique du laboratoire Arago. Vie Milieu A Biol. Ma. **1**: 356–360.

**Privitera, D., Noli, M., Falugi, C. y Chiantore, M.**, 2011. Benthic assemblages and temperature effects on *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* larvae and settlement. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **407**: 6-11.

**Santos, R.V. y Flammang, P.**, 2007. Intra and interspecific variation of attachment strength in sea urchins. Mar. Ecol. Prog. Ser. **332**:129–142.

**Sewell, M.A., Cameron, M.J. y McArdle, B.H.**, 2004. Developmental plasticity in larval development in the echinometrid sea urchin *Evechinus chloroticus* with varying food ration. *J. Exp. Biol.* **309**: 219–237.

**Strathmann, R.R., Fenaux, L., Strathmann, M.F.**, 1992. Heterochronic developmental plasticity in larval sea urchins and its implications for evolution of non feeding larvae. *Evolution* **46**: 972–986.

**Suckling, C.C., Clark, M.S. y Richard, J.**, et al., 2015. Adult acclimation to combined temperature and pH stressors significantly enhances reproductive outcomes compared to short-term exposures. *J. Anim. Ecol.* **84**: 773–784.

**Sundquist, E. T.**, 2008. Carbon sequestration to mitigate climate change. Reston, Va.: U.S. Dept. of the Interior, U.S. Geological Survey. <http://purl.access.gpo.gov/GPO/LPS107899>

**Tarasov, V. G., Gebruk, A.V., Mironov, A.N. y Moskalev, L.I.**, 2005. Deep-sea and shallow-water hydrothermal vent communities: Two different phenomena?, p. 5-39. *Chemical Geology* **224**: 1–3.

**Tommasi, L. R.**, 1964. Observações sôbre Equinoídes do Brasil p. 83-93. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 24, n. 1, Rio de Janeiro.

**Uthicke, S., Ebert, T., Michelle, L., Johansson, C. y Fabricius, K. E.**, 2016. Echinometra sea urchins acclimated to elevated pCO<sub>2</sub> at volcanic vents outperform those under present-day pCO<sub>2</sub> conditions. *Global Change Biology* **22**: 2451–2461.

**Walker, C.W., Unuma, T., McGinn, N.A., Harrington, L.M. y Lesser, M.P.**, 2001. Reproduction of sea urchins, p. 5-26. *En*: Lawrence, J.M. (ed.), *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. New Hampshire 03824, USA.

**Wangensteen Fuentes, O. S.**, 2013. Biology and Phylogeography of the Black Sea Urchin *Arbacia Lixula* (*Echinoidea: Arbacioidea*) = Biología Y Filogeografía Del Erizo De Mar Negro *Arbacia Lixula* (*Echinoidea: Arbacioidea*) (Tesis doctoral). Universitat de Barcelona.

**Westheide, W. y Rieger, R.**, 2011-2015. Echinodermi p. 526-560. *En*: Zanichelli (eds.), *Zoologia sistemática: Filogenesi e diversità degli animali*. 40126 Bologna

**Young, C.M., Devin, M.G., Jaeckle, W.B., Ekaratne Suk y George S.B., 1996.** The potential for ontogenetic vertical migration by larvae of bathyal echinoderms. *Oceanol. Acta* **19**: 263–271.