

UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCIÓN DE BIOLOGÍA

**ESTIMACIÓN DEL CRECIMIENTO DEL
ERIZO DE MAR *Arbacia lixula***

**GROWTH ESTIMATION OF THE SEA
URCHIN *Arbacia lixula***



Amaya Miguel Barrera

Máster en Biología Marina: Biodiversidad y
Conservación

Julio 2018

JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ PÉREZ profesor Contratado Doctor del Dpto. Biología Animal, Edafología y Geología y ADRIANA RODRÍGUEZ HERNÁNDEZ, investigadora postdoctoral del Dpto. Biología Animal, Edafología y Geología.

CERTIFICAN:

Que la memoria presentada por Amaya Miguel Barrera, titulada “Estimación del crecimiento del erizo de mar *Arbacia lixula*” ha sido realizada bajo nuestra dirección y consideramos que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico requeridas para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2017- 2018.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente certificado en San Cristóbal de La Laguna, a 26 de Junio de 2018.

Fdo: Dr. José Carlos Hernández

Fdo: Dra. Adriana Rodríguez

INDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Generalidades de equinoideos.	1
1.2. El crecimiento en equinoideos.....	2
1.3. <i>Arbacia lixula</i>	5
1.4. <i>Arbacia lixula</i> en Canarias.	8
2. OBJETIVOS	9
3. MATERIAL Y MÉTODOS	10
3.1. Área de estudio.	10
3.2. Marcaje y recaptura de individuos.....	11
3.3. Estudio del crecimiento.	13
3.4. Modelos de crecimiento utilizados.	15
3.5. Análisis de la estructura poblacional.	17
4. RESULTADOS	18
4.1. Marcaje y recaptura de individuos.....	18
4.2. Modelos de crecimiento.....	19
4.3. Análisis de la estructura de edades poblacional.	22
5. DISCUSIÓN	28
6. CONCLUSIONES	32
AGRADECIMIENTOS	34
REFERENCIAS	35

RESUMEN

En el presente trabajo se propone por primera vez un modelo de crecimiento para el erizo de mar *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758). Se marcaron un total de 1900 individuos con calceína en cuatro localidades de Tenerife y se recapturaron 1638 ejemplares después de un año, de los cuales 32 estuvieron marcados. Posteriormente se midió el incremento de la demi-pirámide de la linterna de Aristóteles bajo luz ultravioleta. Ésto permitió conocer el aumento del tamaño del caparazón durante ese periodo. Con el objetivo de estimar qué modelo de crecimiento se ajustaba mejor a los datos se aplicaron diferentes modelos, siendo el modelo Logístico Dosis-Respuesta el que mejor explicó el crecimiento de *A. lixula*. Esta especie crece muy rápido los dos primeros años de vida, a partir de los cuales reduce drásticamente su crecimiento. Se estudió la estructura poblacional y de edad de los individuos, obteniendo que las poblaciones estudiadas estuvieron compuestas principalmente por ejemplares adultos, con unas tallas comprendidas entre 40 y 50 mm, entre los 2 y 5 años de edad. A pesar de que la presencia de individuos juveniles fue muy baja en ambos años, creemos que el rápido crecimiento observado en sus individuos está favoreciendo claramente su expansión en las zonas someras de las islas Canarias.

Palabras clave: *Arbacia lixula*, calceína, crecimiento, estructura poblacional, Modelo Logístico Dosis-Respuesta.

ABSTRACT

In the present paper a growth model for the sea urchin *Arbacia lixula* is proposed for the first time. A total of 1900 individuals were tagged with calcein, in four localities of Tenerife. After one year, a total of 1638 specimens were recaptured, of which 32 were tagged. Later, the increase in the demi-pyramid of Aristotle's lantern was measured under UV light. This allows to know the test size increase during that period. In order to estimate which growth model best fitted the data, different models were applied, being the Logistic Dose-Response model the one that best explained the *A. lixula* growth. This species grows very fast during the first two years of life, from which it drastically reduces its growth. The population structure and age of individuals were studied, resulting that the populations were composed mainly by adult specimens with a size between 40 and 50 mm and an age between 2 and 5 years old. Although the presence of juvenile individuals was very low in both years, we believe that the rapid growth observed is clearly favoring the expansion of this sea urchin in the shallow areas of the Canary Islands.

Key words: *Arbacia lixula*, calcein, growth, population structure, Logistic Model Dose-Response.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Generalidades de equinoideos.

Los erizos son considerados especies clave en muchas partes del mundo debido a su ramoneo sobre las comunidades bentónicas. Esta actividad modifica la estructura y el funcionamiento de la comunidad (Sala y Zabala, 1996). Principalmente se alimentan de algas, aunque pueden consumir una amplia variedad de alimentos como fanerógamas o animales. La presión del ramoneo de los equinoideos origina un cambio en la composición de la comunidad de las algas coralinas, algas carnosas, esponjas, tunicados etc. Diversos estudios concluyen que los erizos de mar desempeñan un papel muy importante en el control de la estructura de la comunidad, principalmente como resultado de la efectividad de la linterna de Aristóteles. Debido a este alto potencial ramoneador aparecen en diversas partes del mundo los denominados “barren grounds”, zonas donde los erizos aumentan de forma exagerada sus poblaciones, eliminando la cubierta vegetal. Como consecuencia de esta actividad ramoneadora se pierde el potencial productivo de algas y la función de zona de refugio, reproducción y cría que cumplen los fondos algales, además de producirse una elevada pérdida de biodiversidad (Ling et al., 2015; Hernández, 2017).

En zonas costeras, las comunidades bentónicas son el eslabón más importante en el flujo de materia y energía, siendo relevantes para la preservación de los ecosistemas marinos (Zaixso et al., 2015). Su estructura y las características poblacionales de los organismos que la habitan se relacionan con la disponibilidad de recursos, las características del ambiente y la interacción entre los organismos (Beddingfield y McClintock, 2000; Vadas et al., 2002). En las zonas templadas del planeta existen numerosos casos de fluctuaciones poblacionales de erizos de mar, tanto de fenómenos de asentamientos masivos devastadores para comunidades algales, como grandes mortandades que han favorecido el restablecimiento de los sistemas algales (Filbee-Dexter y Scheibling, 2014; Hernández, 2017). Además, las poblaciones de erizos de mar pueden tolerar fluctuaciones en su densidad debido a que poseen una gran plasticidad en la asignación de recursos en los diferentes órganos (Johnson y Mann, 1982).

Al menos 12 especies han sido señaladas como causantes de este tipo de modificaciones de hábitat, entre ellas las especies más destacables por su capacidad para modificar el hábitat pertenecen a las familias Arbaciidae, Diadematidae y Strongylocentrotidae (Uthicke et al., 2009; Filbee-Dexter y Scheibling, 2014; Ling et al., 2015; Hernández, 2017). Estas especies poseen diferentes hábitos alimenticios, que van desde

omnívoros / carnívoros como *Arbacia* (Wangensteen et al., 2011), a herbívoros y detritívoros como sería el caso de las especies del género *Diadema* o del género *Strongylocentrotus* (Lawrence, 1975; Hernández et al., 2008).

Algunos modelos de organización de comunidades bentónicas sugieren un sistema de control “top-down” en el que los depredadores pueden controlar las poblaciones de erizos de mar y por efecto cascada prevenir la formación de áreas con sobrepastoreo (Estes y Palmisano, 1974; Duggins, 1980; McClanahan y Sala, 1997; Clemente et al., 2009). La eliminación de sus depredadores naturales (nutrias, langostas, peces) puede conllevar a una explosión demográfica de erizos que altera drásticamente el ecosistema submareal somero, formando zonas extensas de algas coralináceas, donde antes se encontraban comunidades dominadas por macroalgas (Ling et al., 2015). Sin embargo, factores como el éxito del reclutamiento, la competencia, la productividad de algas o las mortalidades catastróficas, entre otros, no deben ser ignorados como determinantes de su abundancia (Elnor y Vadas, 1990; Levitan, 1992; Sala et al., 1998a; Ling et al 2009; Hernández et al., 2010).

Además de su importancia ecológica, los erizos han despertado un interés comercial desde hace años por su valor para el consumo, convirtiéndose en recursos costeros muy vulnerables a la actividad pesquera (Ourens, 2013). Como prueba de ello, las capturas de equinoideos han disminuido drásticamente a nivel mundial y son varios los ejemplos de pesquerías colapsadas (Keesing y Hall, 1998, Andrew et al., 2002, Micael et al., 2009). Por todo esto, se hace indispensable el estudio concienzudo de la biología de los erizos de mar para conocer con detalle los factores que afectan a las variaciones poblacionales de las especies, tanto desde el punto de vista ecológico como desde el punto de vista de explotación de recursos.

1.2. El crecimiento en equinoideos.

El crecimiento en equinoideos supone el cambio en crecimiento peso o diámetro del erizo, lo que supone extensión, por calcificación y producción de tejidos blandos. Los esqueletos en equinoideos consisten en osículos que incluyen espinas, elementos calcáreos de la linterna de Aristóteles y placas que se unen entre sí mediante pequeñas proyecciones de hilos de colágeno (Telford, 1985). El crecimiento se realiza por calcificación alrededor de las placas individuales, también conocidos como osículos, así como por la creación de nuevas placas en el extremo anal de las filas ambulacrales e interambulacrales. El crecimiento de los

osículos en equinoideos es el resultado de la creación de una matriz orgánica en el proceso de calcificación (Dubois y Chen, 1989; Ameye et al., 1998, 1999). Estas características esqueléticas proporcionan información muy útil para interpretar el crecimiento global del cuerpo e incluso la influencia de las condiciones ambientales (Ebert, 2007).

La reabsorción de la calcita parece ser un fenómeno general en los equinoideos. El análisis de Märkel (1979) sobre el crecimiento de los osículos de la linterna de Aristóteles, para *Arbacia lixula* y *Eucidaris tribuloides*, mostró que los revestimientos policristalinos de los osículos, así como el estructura interna monocristalina, deben ser reabsorbidos, particularmente en las rótulas. El crecimiento y la reabsorción en las rótulas son interesantes debido a que el centro de crecimiento se pierde durante la ontogenia a medida que se reabsorben las áreas de las placas más jóvenes. La influencia de la reabsorción en respuesta a la escasez de alimento ha sido demostrada en el tamaño del caparazón, tanto en el campo como en el laboratorio, reportando una disminución en el diámetro del mismo para la especie *Strongylocentrotus purpuratus* (Ebert, 1967; Ebert, 1968; Pearse y Pearse, 1975)

El uso de las líneas de crecimiento en los osículos esqueléticos de los erizos para determinar la edad de los individuos y, por tanto, los parámetros de crecimiento y su supervivencia, ha sido ampliamente aplicado. Moore (1935) fue uno de los pioneros en el estudio del crecimiento en equinoideos, en los que se estimó por primera vez el crecimiento de *Echinus esculentus* a partir de las líneas de crecimiento en las placas del caparazón. Estas líneas se forman en las épocas de crecimiento somático reproductivo, pudiéndose distinguir entre líneas de alta y baja densidad respectivamente. Sin embargo, estas líneas son difíciles de observar cuando el crecimiento es muy lento, pues son tan finas que pueden llegar a solaparse (Ebert, 1988; Gage, 1991, 1992; Bray et al., 1995; Russel y Meredith, 2005). Además, en especies como *Stroglyocentrotus purpuratus* o *S. droebachensis* se ha visto que los individuos pueden incorporar más de una línea por año (Ebert, 1988; Russell y Meredith, 2000). Esto también fue observado en *Paracentrotus lividus*, donde el estrés producía líneas adicionales, haciéndose una sobrestimación del crecimiento (Turón et al., 1995).

Debido a las limitaciones que presentaba la modelización del crecimiento mediante el estudio de las bandas de crecimiento se han desarrollado otras técnicas de marcaje que permiten una estima más precisa. Estos procedimientos de marcaje varían desde la introducción en la cavidad celómica de marcadores internos (Hagen, 1996; Kalvas et al., 1998), al anclaje al caparazón de marcadores externos (Ebert, 1965; Neill, 1987; Clemente et

al., 2007) o también el uso de marcadores químicos tales como los fluorocromos calceína o tetraciclina (Rowley, 1990; Hagg et al., 2013, Rodríguez et al., 2015). De entre todas las técnicas utilizadas, el marcaje-recaptura proporciona los resultados más correctos (Russell y Meredith, 2005). Por ello, para una estimación del crecimiento de los erizos de mar adecuada, se han utilizado diferentes métodos de marcaje-recaptura en diversas especies de equinodermos (Ebert, 1965; Kobayashi y Taki, 1969; Pearse y Pearse, 1975; Gage, 1992; Lamare y Mladenov, 2000; Rogers-Bennet, 2003; Russel y Meredith, 2000; Russel y Urbaniak, 2004).

A continuación se detallan las ventajas e inconvenientes que presentan cada uno de estos procedimientos de marcaje (Ver Hagen, 1996 para más detalle):

1. Tubos de plástico en púas. Técnica utilizada en estudios de crecimiento de la especie *Eucidaris tribuloides* (McPherson, 1968), que consiste en la colocación de tubos plásticos en las púas. Se trata de una técnica simple pero sólo debería utilizarse en estudios a corto plazo ya que en estudios con *Strongylocentrotus purpuratus* la marca se perdió a las 6 semanas como consecuencia del crecimiento (Ebert, 2007).

2. Etiquetas de nylon o acero insertadas a través del caparazón. Dichos marcajes colocados con un número externo o código de color, permiten múltiples mediciones de individuos pero son propensos a la pérdida y también puede disminuir el crecimiento y las tasas de supervivencia. Estudios realizados por Neill (1987) muestran que ciertas especies de erizos de mar etiquetados con etiquetas de anclaje sobrevivieron en el laboratorio hasta 60 días, pero que erizos marcado en el campo presentaron una vida media de tan sólo 11 días. Nelson y Vance (1979) mostraron en sus experimentos, que la vida media de *Centrostephanus coronatus* marcados con acero inoxidable sólo fue de 15 días. Otros estudios reportan que tras marcar con acero inoxidable en el campo la pérdida fue del 92% tras 9 meses en el medio natural (Lees, 1970). Sin embargo, un estudio realizado por Clemente et al., (2007) mostró que con la inserción de etiquetas de nylon a través del caparazón presentaron supervivencia en adultos y juveniles de *Diadema africanum* del 100% para periodos de 10 días.

3. Productos químicos. El uso de marcadores químicos se ha ido incrementando debido al abaratamiento de los mismos. Los más usados son los antibióticos tetraciclina y calceína, que se han utilizado extensamente para estimar el crecimiento en diversas especies de erizos de mar (Kobayashi y Taki, 1969; Smith, 1980; Ebert, 1988; Hagg et al., 2013; Rodríguez et al., 2015). Ambos productos químicos se unen a los iones de calcio y se incorporan en el

esqueleto durante la calcificación. Posteriormente, y bajo iluminación ultravioleta, la tetraciclina se ve de un color amarillo mientras que la calceína presenta una tonalidad verde. Este tipo de marcaje ha sido utilizado en diversos estudios con diferentes concentraciones. Por ejemplo, Ebert (1988) realizó tratamientos de 1-8 mg/l de tetraciclina que no tuvieron efectos sobre el crecimiento o la supervivencia de *Strongylocentrotus purpuratus* de 3 cm de talla. Así mismo, no se encontraron efectos en el crecimiento por el uso de tetraciclina en la especie *S. franciscanus* (Bureau, 1996; Kalvas et al., 1998). Sin embargo, concentraciones de calceína mayores, entre 160 y 240 mg/l, sí han tenido efectos adversos sobre larvas de peces (Bumguardner y King, 1996). Otros estudios de crecimiento en el laboratorio, con *Strongylocentrotus purpuratus*, han demostrado un éxito de marcaje del 100% con tetraciclina durante todas las estaciones del año (Fansler, 1983; Russel, 1987; Ebert, 1988; Edwards y Ebert, 1991).

4. PIT tags (Passive Integrated Transponder) basados en el magnetismo. Los erizos marcados con etiquetas PIT tienen una alta tasa de supervivencia. Hagen (1996) demostró que el crecimiento de *Strongylocentrotus droebachiensis* no difirió entre los individuos etiquetados con las etiquetas de PIT y los controles. Sin embargo, otros autores sí han encontrado un claro efecto sobre el crecimiento y la supervivencia de los individuos (Morgan et al., 2000; Lauzon-Guay y Scheibling, 2008).

En general, las etiquetas invasivas como el PIT o el monofilamento de nylon parecen modificar tanto la supervivencia como el crecimiento, debiendo usarse sólo para estudios a corto plazo y con objetivos muy específicos. Otra fuente de variación importante se debe a los errores cometidos al medir los caparazones de los erizos y tienden a ser mayores con el aumento del tamaño del erizo de mar y la falta de experiencia de los investigadores (Ebert, 2007). Por otro lado, los marcadores químicos presentan una alta fiabilidad pudiendo detectar crecimientos milimétricos así como nulos. Sin embargo, presentan ciertas desventajas, tales como la necesidad de sacrificar los individuos para la detección de la marca y el tedioso trabajo de preparación de las muestras (Ebert, 2007).

1.3. *Arbacia lixula*.

La especie *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758) pertenece a la familia Arbaciidae y se le llama también erizo negro debido a su color característico (Figura 1). Es una especie

resistente al hidrodinamismo y a la alta insolación (Entrambasaguas, 2008), por eso es común verlo en lugares muy someros y expuestos al oleaje, al contrario que *Diadema africanum*.

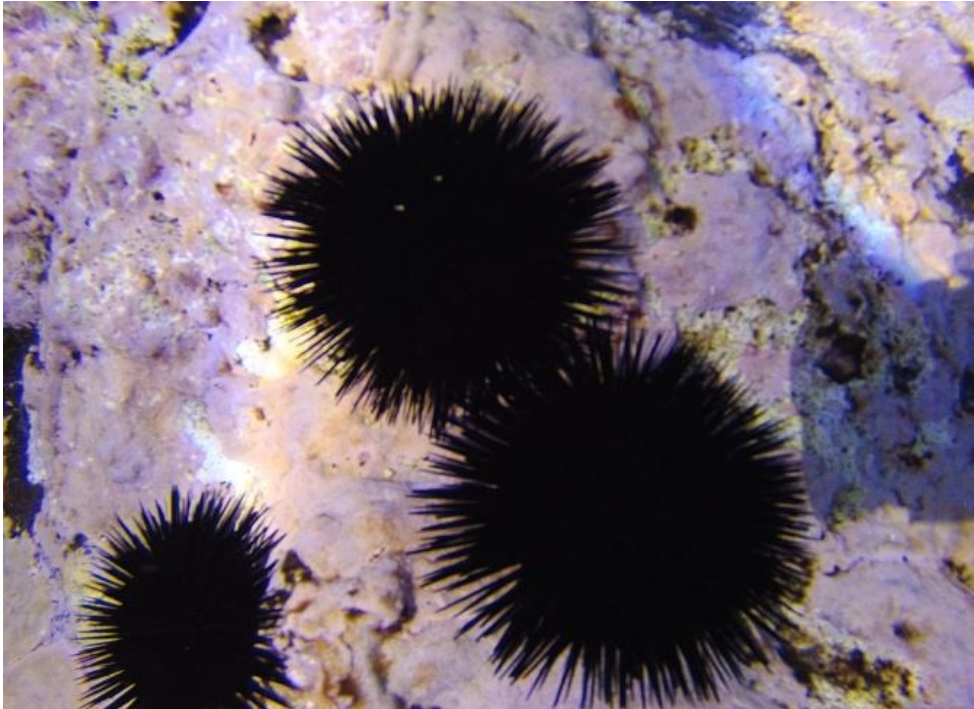


Figura 1. Individuos de *A. lixula* en la localidad de Punta Larga, en la isla de Tenerife.

Actualmente se considera que *A. lixula* es una especie con afinidades tropicales (Wangensteen et al., 2012). Se distribuye principalmente a lo largo de la costa Atlántica de América del Sur, en la costa africana, las islas Canarias, Madeira, Azores y el Mar Mediterráneo (Tommasi, 1966) (Figura 2). Las densidades poblacionales de esta especie pueden llegar a alcanzar los 10 individuos por metro cuadrado en algunas zonas del Mediterráneo (Guidetti et al., 2003). Habita en sustratos rocosos de inclinación variable, entre los 0 y los 40 m de profundidad, aunque predomina en los primeros metros de profundidad (Entrambasaguas, 2008; Hernández et al., 2013). Son varios los factores que afectan a su distribución, la presencia del alimento adecuado, la depredación, el asentamiento y reclutamiento, así como las interacciones competitivas con otras especies (Pinnegar et al., 2000; Cabanillas, 2009).

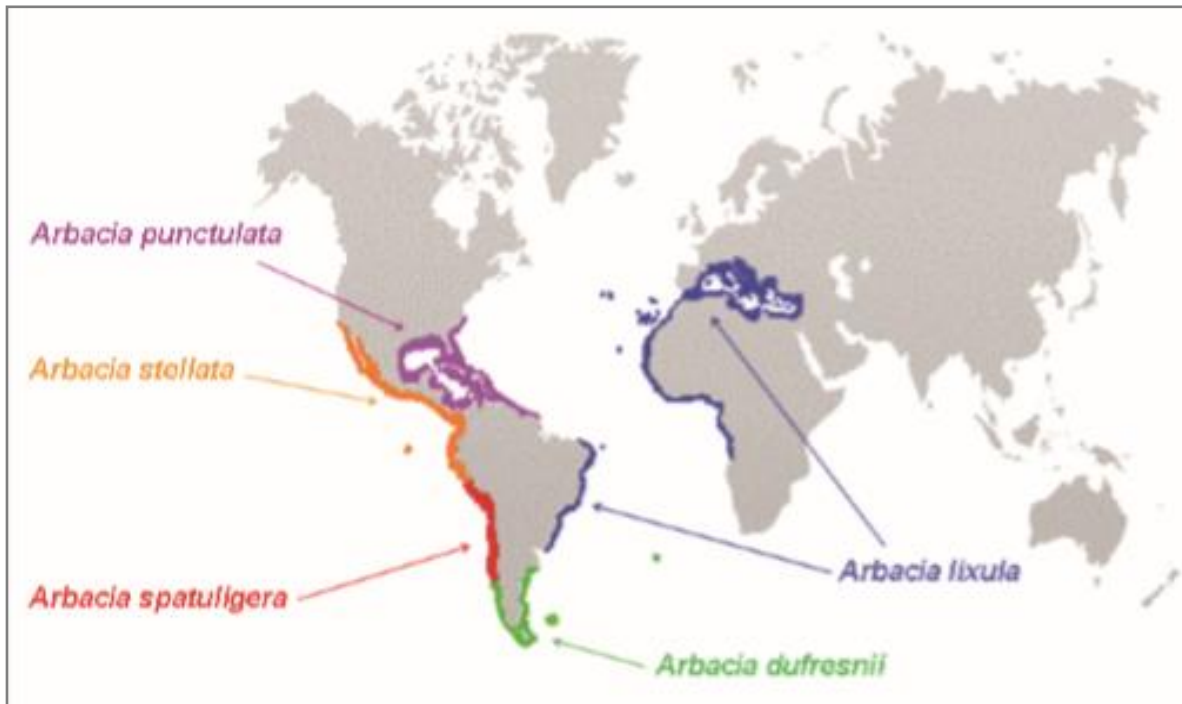


Figura 2. Distribución mundial del género *Arbacia*. Fuente: Wangensteen et al. (2012)

La estructura genética actual de *Arbacia lixula* en el Mediterráneo y en el Atlántico Este ha sido moldeada por procesos demográficos muy recientes. A pesar de su gran abundancia y posición dominante actual en ecosistemas mediterráneos, la ausencia de registros fósiles muestra que *A. lixula* es un colonizador reciente, que se expandió por la cuenca Mediterránea durante el período cálido del Pleistoceno. Este hecho refleja el elevado potencial colonizador de la especie, pudiendo llegar a tener un papel dominante en un tiempo relativamente corto (Wangensteen et al., 2012).

En el género *Arbacia*, los reclutamientos son escasamente reportados (Gianguzza y Bonaviri, 2013) debido probablemente a una segregación de hábitat entre adultos y juveniles (Kroh, et al., 2011). *Arbacia lixula* se reproduce entre los meses de agosto-septiembre en el Mediterráneo, en concordancia con los resultados de análisis del índice gonadosomático (Wangensteen et al., 2013). A pesar de este evento principal, también se pueden encontrar algunos individuos maduros (machos y hembras) durante la mayor parte del año. Estos resultados refuerzan la idea de que *A. lixula* es una especie termófila, cuyo potencial reproductivo podría aumentar con la temperatura.

Arbacia lixula es una especie que, en general, vive en espacios abiertos libres de macroalgas erectas, consumiendo costras y organismos colonizadores (Guidetti et al., 2003;

Privitera et al., 2008). Presenta una linterna de Aristóteles muy robusta que le permite raspar el sustrato y alimentarse de su alimento preferido que son las algas costrosas (Bonaviri et al., 2011). Sin embargo, en estudios recientes se ha considerado que es un erizo omnívoro con tendencia a la carnivoría (Wangenstein et al., 2011) y esto, unido a su elevada densidad poblacional hace que posea un elevado potencial para alterar los ecosistemas donde se localiza (Gianguzza et al., 2011).

Normalmente *Paracentrotus lividus* ha sido considerado la especie más importante modeladora de los ecosistemas mediterráneos en comparación con *Arbacia lixula*. Sin embargo, en los últimos años y gracias a estudios recientes este punto de vista ha ido cambiando y la importancia ecológica de esta especie ha sido claramente reconocida (Guidetti et al., 2003; Guidetti y Dulčić, 2007; Bonaviri et al., 2011; Gianguzza et al., 2011; Privitera et al., 2011; Wangenstein et al., 2011).

1.4. *Arbacia lixula* en Canarias.

En las costas canarias encontramos principalmente cuatro especies de equinoideos: *Arbacia lixula*, *Sphaerachinus granularis*, *Paracentrotus lividus* y *Diadema africanum*. Algunas especies como *D. africanum* ha sido extensamente estudiada (Hernández et al., 2013). Por ejemplo, se ha demostrado que para *D. africanum* existe un patrón de distribución de las poblaciones de erizos relacionado con la orientación frente al oleaje pero también relacionada con la actividad turística, pesquera, es decir, con el número de habitantes por perímetro de costa. Siendo las islas más explotadas aquellas que presentan una mayor densidad de erizos (Hernández et al., 2008). Tanto *Diadema africanum* como *Arbacia lixula* (Figura 3) son capaces de formar blanquizales (Hernández et al., 2013) sin embargo, los estudios se han centrado sobre todo en *D. africanum* y se sabe muy poco de *A. lixula*. La mayoría de estudios con *A. lixula* se han realizado en el Mediterráneo y por este motivo es importante conocer su biología y ecología en las islas Canarias.



Figura 3: Imagen de un blanquizal originado por la especie *Arbacia lixula* en Güímar (Tenerife).

2. OBJETIVOS

En Canarias, apenas se han realizado estudios con la especie *Arbacia lixula* por lo que nos pareció interesante abordar en el presente trabajo el estudio del crecimiento de este erizo de mar en el litoral de Tenerife, islas Canarias, mediante el marcaje químico con el fluorocromo calceína, en cuatro localidades de la isla. Los objetivos específicos de este trabajo son:

1. Evaluar la eficiencia del marcador químico utilizado (calceína) en adultos y juveniles de la especie de erizo de mar *Arbacia lixula*.
2. Estimar el modelo de crecimiento que mejor se ajusta al erizo de mar *A. lixula* en Tenerife.
3. Estudiar la estructura poblacional de *A. lixula* en la isla de Tenerife en diferentes orientaciones, con el propósito de conocer la distribución espacial de la frecuencia de edades, así como conocer la importancia relativa de procesos, tales como el reclutamiento o la supervivencia, a lo largo del litoral tinerfeño.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio.

El presente estudio se realizó en la isla de Tenerife (Islas Canarias). Se seleccionaron 4 localidades situadas en las diferentes vertientes de la isla, en el norte, San Marcos, perteneciente al municipio de Icod de los Vinos, en el este, la Escuela de Náutica de la ULL en Santa Cruz de Tenerife, en el sur-este, la localidad de Punta Larga en el municipio de Candelaria, con orientación sur-oeste y Las Galletas en Arona (Figura 4 y Tabla 1).

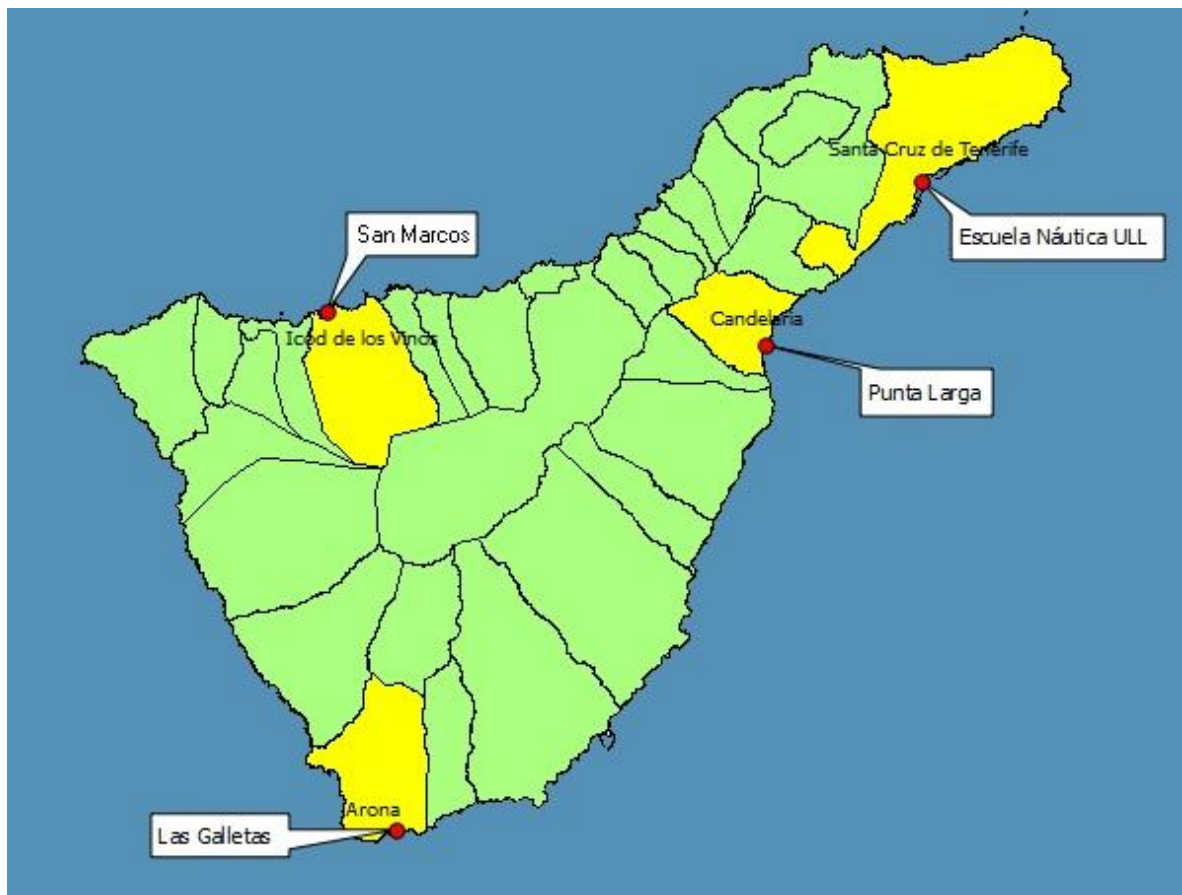


Figura 4. Localidades seleccionadas para el estudio de crecimiento *in situ* de *Arbacia lixula*.

La localidad de San Marcos se caracteriza por presentar un sustrato con grandes piedras, dominados por una extensa cubierta vegetal en la que predominaron las algas *Halopteris scoparia*, *Lophocladia trichoclados*, *Asparagopsis taxiformis*, *Lobophora variegata* y *Padina pavonica*. La localidad de la Escuela Náutica presenta grandes bloques artificiales de hormigón desprovistos de algas y refugiados en el interior del muelle. La localidad de Punta Larga está constituida por grandes bloques naturales, en los que dominaron

algas cespitosas *Halopteris scoparia* y *Dictyota* sp. En la localidad de las Galletas predominaron los bloques de hormigón artificiales desprovistos de macroalgas.

En todas las localidades la recolección de individuos se realizó en el submareal y mediante la utilización de escafandra autónoma a una profundidad máxima de 5 metros.

Tabla 1. Coordenadas de las localidades de muestreo

Localidad	Latitud	Longitud
Las Galletas	28°00'25.8"N	16°39'40.5"W
San Marcos	28°22'41.9"N	16°43'28.0"W
Punta Larga	28°22'03.2"N	16°21'44.4"W
Escuela Náutica	28°28'52.9"N	16°14'23.0"W

3.2. Marcaje y recaptura de individuos.

Se recurrió al marcaje químico con el fluorocromo calceína por sus múltiples ventajas. Este tipo de marcaje permite trabajar con un gran número de individuos rápidamente, además se pueden detectar y medir incrementos muy pequeños en la talla de los individuos (Ebert, 2007).

En erizos adultos se inyectó a cada individuo 2 ml, de una disolución de calceína en agua de mar a una concentración de 20 mg/l, a través de la membrana peristomial como ya se había realizado anteriormente para el erizo de mar *Paracentrotus lividus* (Toledo et al., 2014). Una vez inyectada la solución, los adultos fueron devueltos al medio natural. Sin embargo, los juveniles, individuos cuya talla osciló entre los 2 y 12 mm de diámetro de caparazón, fueron marcados por inmersión durante 24 horas en una disolución de calceína a una concentración de 20 mg/l, ya que al ser pequeños la inyección es un tratamiento muy agresivo, tal y como ya se había descrito para los juveniles de otras dos especies de equinoideos *Diadema africanum* y *Paracentrotus lividus* y con las que se había obtenido una supervivencia del 100% mediante el marcaje por inmersión (Rodríguez et al., 2015).

El diámetro horizontal de todos los erizos recolectados fue registrado mediante un calibrador digital con una precisión de 0,01 mm. Se marcaron un total de 1900 individuos,

correspondiendo 1560 ejemplares adultos (con capacidad de poseer gónadas maduras), con tallas que oscilaron entre 16 y 64,63 mm de diámetro de caparazón y 340 juveniles con tallas entre 2,99 y 16 mm (ver Tabla 2).

Tabla 2. Número de individuos marcados en cada localidad: número de individuos adultos, marcados fecha de recolección y número de individuos juveniles marcados.

Localidad	Nº de adultos marcados	Fecha de recolección	Nº de juveniles marcados	Fecha de recolección	Nº total de individuos marcados
San Marcos	397	09/08/2016	64	11/10/2016	461
Escuela Náutica ULL	283	15/07/2016	58	15/07/2016	341
Punta Larga	396	14/07/2016	107	14/09/2016	503
Las Galletas	484	12/08/2016	111	14/09/2016	595
TOTAL	1560		340		1900

La recaptura de ejemplares se realizó pasado un año en cada una de las localidades (ver tabla 3 para detalle de fechas) entre los meses de septiembre y diciembre de 2017. Se recapturó un total de 1638 ejemplares. El mismo día de recolección los ejemplares fueron trasladados al laboratorio en seco y se mantuvieron en cámaras frigoríficas hasta ser procesados y analizados.

Tabla 3. Número de individuos recapturados en cada localidad.

Localidad	Nº de individuos recolectados	Fecha de recaptura
San Marcos	463	06/12/2017
Escuela Náutica ULL	247	09/11/2017
Punta Larga	554	12/09/2017
Las Galletas	374	23/11/2017
TOTAL	1638	

La preparación de las muestras comenzó con la limpieza manual de cada individuo. Primero, se vació el interior del caparazón del erizo conservando la linterna de Aristóteles (Figura 5) y seguidamente se sometió a un baño en hipoclorito sódico al 6% durante 24 horas,

eliminando así la materia orgánica presente y los restos de tejidos blandos. Pasadas 24 horas los erizos fueron limpiados y aclarados en agua corriente y se pusieron sobre papel secante al aire durante otras 24 horas para eliminar el contenido en cloro. Cuando estuvieron completamente secos y sin humedad, se etiquetaron y se guardaron cada uno de ellos (caparazón, púas y linterna de Aristóteles) en una bolsa zip hermética identificada con el nombre de la especie, número de individuo, fecha y lugar de recolección y nombre de las personas que realizaron la recaptura.



Figura 5. Proceso de extracción de la linterna de Aristóteles y limpieza de tejidos blandos.

3.3. Estudio del crecimiento.

El estudio del crecimiento basado en marcajes químicos se realiza usando el incremento en tamaño en las demi-pirámides (piezas esqueléticas que sostienen el diente en la linterna de Aristóteles), así como otros osículos (Ebert, 2007). La longitud de la demi-pirámide está claramente relacionada con el diámetro del caparazón, por ello, los incrementos de crecimiento en la demi-pirámide son generalmente proporcionales al crecimiento del caparazón (Ebert, 1980).

En nuestro caso, el estudio se realizó utilizando una demi-pirámide de cada ejemplar y se observó bajo una lupa-microscopio Nikon AZ100 Multizoom con un filtro de fluorescencia FITC: Ex 482/35, 506 DM, Em. 536/40 (Figura 6). Cada demi-pirámide se colocó boca arriba, sobre un trozo de plastilina que facilitó la fijación de la demi-pirámide al portaobjetos. Las estructuras fueron orientadas en la misma dirección, siempre paralelas al portaobjeto.

Bajo la magnificación 1. La luz ultravioleta permitió observar si el erizo estaba marcado o no con calceína (Figura 7). En el caso de los individuos marcados se pudo observar una línea fluorescente vertical a lo largo de la demi-pirámide gracias a la cual pudimos estimar el crecimiento. Como el crecimiento de la demi-pirámide se produce en ambos extremos (Grupe, 2006), para no subestimarlos se tomaron dos medidas. La primera, es la distancia desde la base de la demi-pirámide hasta la línea de marcaje con calceína y la segunda medición corresponde al crecimiento en la punta de la demi-pirámide. Para medirlo fue necesario colocar la demi-pirámide perpendicular al portaobjetos con la punta hacia arriba utilizando la magnificación 2. De esta manera, se observó una marca de calceína secundaria que se produce en dicho extremo, que representa el crecimiento distal de la linterna. Así pues, utilizando tanto el incremento en la base como el de la punta de la demi-pirámide podemos estimar de manera muy precisa el crecimiento del erizo.

Para la calibración de las medidas con escala ocular se utilizó un porta calibrado. De esta forma pudimos determinar a qué se correspondía cada medida en la escala ocular. Posteriormente, todas las medidas fueron realizadas con la magnificación 1x.

Una vez conocido el crecimiento anual de la demi-pirámide de cada individuo marcado se le restó dicha cantidad a la longitud total de la demi-pirámide. De esta forma estimamos la talla del erizo en el momento del marcaje.

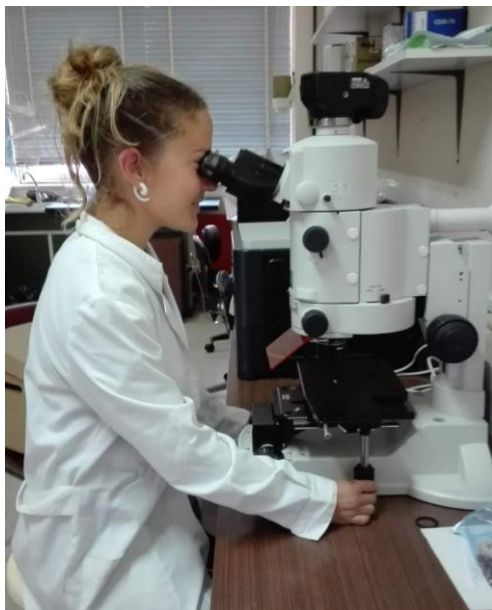


Figura 6. Observación de la demi-pirámide bajo la lupa-microscopio.

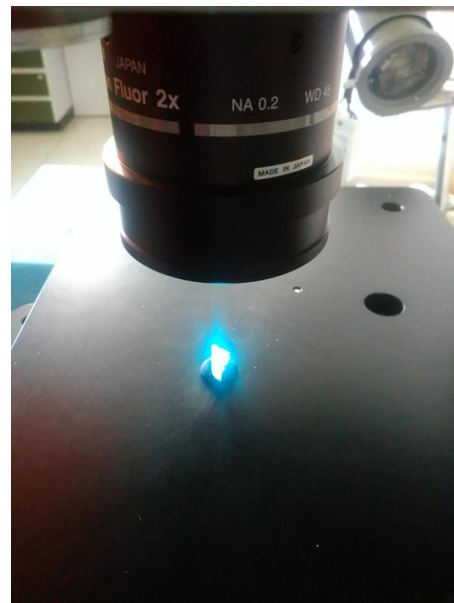


Figura 7. Demi-pirámide bajo la lupa-microscopio, donde se puede observar la incidencia de la luz ultravioleta que permitió observar las líneas de marcaje con calceína.

3.4. Modelos de crecimiento utilizados.

Varios modelos se han utilizado para describir el crecimiento de los erizos de mar, incluyendo los modelos de Gaussian, Gamma, Tanaka, Respuesta de Dosis-Logística, Richards, Bertalanffy, Gompertz y Logístico (Ebert, 2013) (Figura 8). Previamente, en Canarias, para la especie de erizo de mar *Paracentrotus lividus* se había utilizado el modelo de Respuesta a la Dosis-Logística (Toledo et al., 2014), con buenos resultados. Sin embargo, en este caso decidimos utilizar todos los modelos de crecimiento disponibles para decidir cual de ellos se ajustaba mejor a los datos provenientes del marcaje de *Arbacia lixula* puesto que es una especie en la que no se ha determinado el crecimiento con anterioridad.

De todos los modelos de crecimiento disponibles exploramos aquellos que tenían más de tres parámetros más el error y seleccionamos ocho como representación de la totalidad. Cuatro de los modelos fueron no asintóticos: Gaussian, Gamma, Tanaka y Respuesta de Dosis-Logística. De esos cuatro, solo Tanaka y Respuesta de Dosis-Logística incluyen la variación en el tiempo como variable. Los cuatro modelos asintóticos fueron, Richards, Bertalanffy, Gompertz y Logístico, e incluyen la variación en el tiempo fijo para un año.

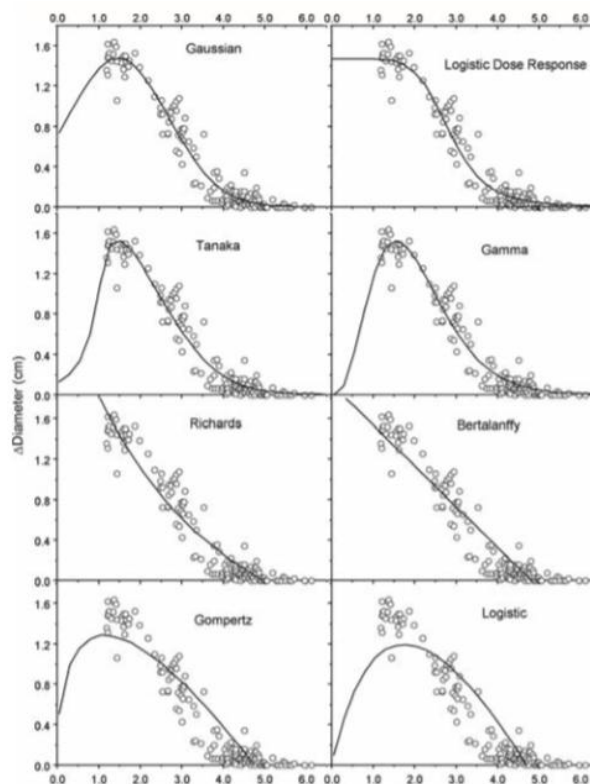


Figura 8. Modelos de crecimiento aplicados al estudio del crecimiento del erizo de mar *Echinometra mathaei*. Fuente: Ebert, 2013.

En nuestro caso, decidimos transformar los parámetros de crecimiento de las demi-pirámides al crecimiento en el diámetro del caparazón porque así podemos estimar la supervivencia a partir del crecimiento y la estructura de edades de las poblaciones estudiadas (Ebert 1987, 1998; Smith y Bostord 1998). En este sentido, en primer lugar se realizó una regresión lineal que relacionó el tamaño del caparazón con el tamaño de la demi-pirámide de todos los erizos para conseguir una ecuación que representara a todos los organismos estudiados. En base a los parámetros de la función calculada se transformó el crecimiento de la demi-pirámide observado bajo la lupa, en el crecimiento del caparazón del erizo mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Crecimiento} = \exp \text{ intercept} \times [\text{Tamaño final demipiramide}^{\text{pendiente}}] - (\text{Tamaño inicial demipiramide}^{\text{pendiente}})]$$

Dónde “Crecimiento” correspondió al incremento del diámetro del caparazón, la “pendiente” fue la obtenida en la regresión lineal entre el tamaño de la demi-piramide y el tamaño del caparazón y “exp intercept” fue el exponencial de la otra constante de la recta obtenida en la regresión lineal. Conociendo el crecimiento estimado del caparazón de cada individuo, al restarlo al diámetro final del caparazón conocimos el diámetro inicial de cada erizo. Finalmente, representamos el diámetro inicial del erizo frente al incremento en centímetros del erizo. De esta forma obtuvimos un gráfico de puntos sobre los cuales se ajustó el modelo de crecimiento más apropiado (Tabla 4).

Tabla 4. Modelos matemáticos utilizados para la estimación del crecimiento de los erizos de mar. Dónde ΔD =Crecimiento del diámetro del caparazón, D_t = Diámetro inicial, Δt = variación de tiempo. Fuente: Ebert, 2013.

Model	ΔD vs. original size, D_t
Gaussian	$\Delta D = \Delta D_{\max} e^{-(D_t - D_{\infty})^2} / 2\sigma^2 + \epsilon$
Gamma model	$\Delta D = ke^{-D_t/\lambda} D_t^{\alpha-1} + \epsilon$
Tanaka	$\Delta D = D_t + \frac{1}{\sqrt{f}} \ln [2G + 2\sqrt{G^2 + fa}] + d + \epsilon$ $G = E / 4 - fa / E + f\Delta t$ $E = e^{(\sqrt{f(D_t-d)})}$
Logistic dose response	$\Delta D = \frac{\Delta D_{\max}}{[1 + (D_t / B)^c]} + \epsilon$
Richards	$\Delta D = -D_t + D_{\infty} (1 - e^{-k\Delta t})^{-n} + \epsilon, b = \frac{D_{\infty}^{-1/n} - D_t^{-1/n}}{D_{\infty}^{-1/n}}$
Bertalanffy	$\Delta D = (D_{\infty} - D_t)(1 - e^{-k\Delta t}) + \epsilon$
Gompertz	$\Delta D = -D_t + D_{\infty} \left(\frac{D_t}{D_{\infty}}\right)^{e^{-k\Delta t}} + \epsilon$
Logistic	$\Delta D = -D_t + \frac{D_{\infty}}{\left(1 - \left(1 - \frac{D_{\infty}}{D_t}\right) + e^{-k\Delta t}\right)} + \epsilon$

Para estimar los parámetros de todos los modelos utilizamos el modulo NONLIN del programa SYSTAT (2004) para Windows. La bondad de ajuste para cada modelo de crecimiento fue estimada mediante el método de “Akaike Information Criterion” AIC (Burham y Anderson, 2002), con ajuste para muestras pequeñas AIC_c .

$$AIC = n \ln(\sigma^2) + 2J$$

Dónde $\sigma^2 = \frac{SSE}{n}$ y $AIC_c = AIC + \frac{2J(J+1)}{n-J-1}$. J es el número de parámetros que incluye el modelo. Por ejemplo, en el modelo del Respuesta de Dosis Logística J=4, con los parámetros ΔD_{max} , B, C, y SSE. Las diferencias AIC, Δ_i , fueron computadas calculando AIC_c :

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

Y las diferencias Δ_i , usan el cálculo del peso de Akaike W_i , que es el peso de evidencia del modelo, siendo i el mejor modelo del grupo de modelos considerado. Se calcula de la siguiente forma:

$$W_i = \frac{e^{(-0.5\Delta_i)}}{\sum_{r=1}^R e^{(-0.5\Delta_r)}}$$

3.5. Análisis de la estructura poblacional.

El diámetro y la altura del caparazón de todos los ejemplares se midió con un calibrador electrónico y con una precisión de 0,01 mm. Para cada localidad se realizó un diagrama de frecuencia de tallas tanto para los ejemplares recolectados y marcados en 2016, como para los recapturados en 2017. La amplitud de las clases de tallas fue de 5 mm. Teniendo en cuenta que el erizo más pequeño tuvo un diámetro de 2,99 mm y el más grande 64,63 mm las poblaciones se dividieron en un total de 13 clases de talla. De esta manera, establecimos la estructura poblacional para cada una de nuestras localidades de muestreo en dos momentos diferentes.

Una vez calculado el crecimiento para cada individuo, aplicando el modelo de crecimiento Logístico Dosis-Respuesta a nuestros datos, se pudo calcular la edad de los individuos según el diámetro del caparazón. Por lo que pudimos elaborar una gráfica que relacionó el diámetro del caparazón con la edad de los individuos, tomando como edad 0 el individuo recolectado más pequeño (2.99 mm) y como edad 1 año, el erizo recapturado marcado más pequeño (9.02 mm). Con el modelo de crecimiento se calculó entonces el

incremento en diámetro estimado para cada año y este valor se sumó al diámetro del erizo del año anterior y así se conoció el tamaño para cada edad. El mismo modelo fue utilizado para obtener las frecuencias de edades de cada localidad.

4. RESULTADOS

4.1. Marcaje y recaptura de individuos.

La recaptura de individuos se realizó aproximadamente un año después del marcaje (ver Tabla 3 para detalles). Se recapturaron un total de 1638 erizos en las cuatro localidades, 32 de ellos presentaron marca de calceína (Tabla 5, Figura 9). Esto representó un 0,21% de los ejemplares recapturados (Tabla 5). La localidad de San Marcos presentó un mayor número de erizos marcados (16 individuos), sin embargo, todos fueron ejemplares adultos de 45-50 mm de diámetro horizontal.

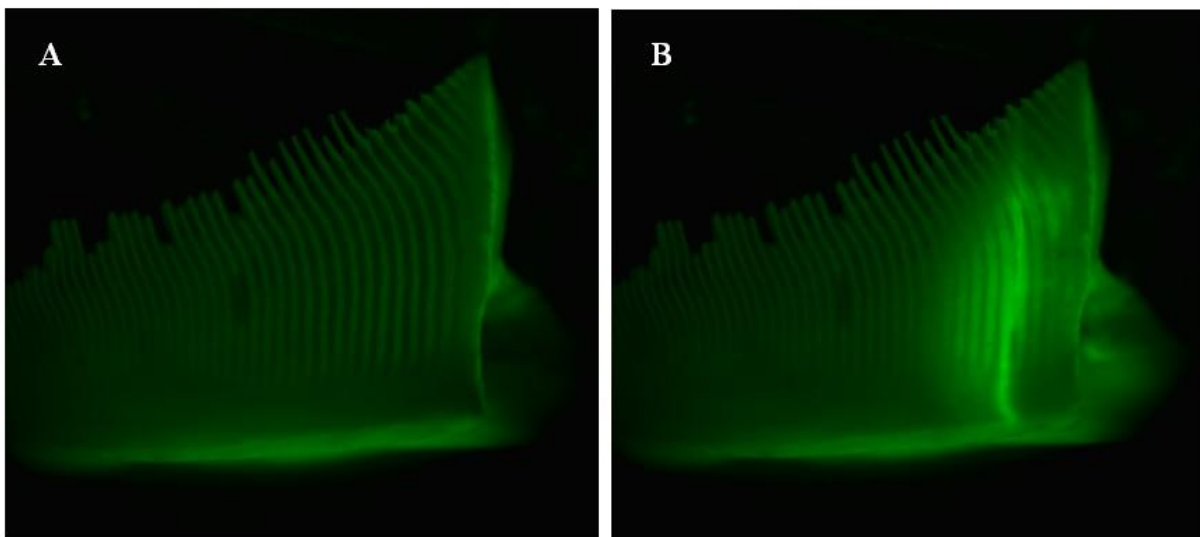


Figura 9. Detalle de una demi-pirámide bajo la lupa-microscopio de fluorescencia-UV. A. Imagen capturada sin activar la luz ultravioleta. B. Imagen capturada bajo la luz ultravioleta, donde se puede observar la banda fluorescente de calceína.

En la localidad de Las Galletas el porcentaje de erizos recapturados marcados fue también muy bajo, sin embargo la presencia de dos erizos marcados de pequeño tamaño (35 mm aprox.) fue esencial a la hora de desarrollar el modelo de crecimiento para *A. lixula*. En la localidad Punta Larga se obtuvieron un total de 11 erizos adultos de dimensiones similares a los recapturados en San Marcos. En la Escuela Náutica no se consiguió recapturar ningún individuo marcado.

Debido a la baja tasa de recaptura todos los individuos marcados, procedentes de las distintas localidades estudiadas fueron tratados conjuntamente en el modelo de crecimiento.

Tabla 5. Individuos capturados en 2016 y recapturados en 2017, número de individuos recapturados marcados y éxito de recaptura de individuos marcados en cada una de las localidades.

Localidad	Nº de individuos marcados en 2016	Nº individuos recapturados en 2017	Nº individuos recapturados marcados en 2017	Éxito de recaptura de individuos marcados
San Marcos	461	463	17	3,46
Escuela Náutica ULL	341	247	0	0,00
Punta Larga	503	554	11	1,99
Las Galletas	595	374	4	1,07
TOTAL	1900	1638	32	0,21

4.2. Modelos de crecimiento.

Se observó una relación significativa entre el diámetro horizontal del caparazón y la altura de la demi-pirámide de Aristóteles ($R^2 = 0.736$) para los individuos marcados (Figura 10). Esta relación es fundamental para la extrapolación de los datos de crecimiento en demi-pirámide a crecimiento en diámetro de caparazón.

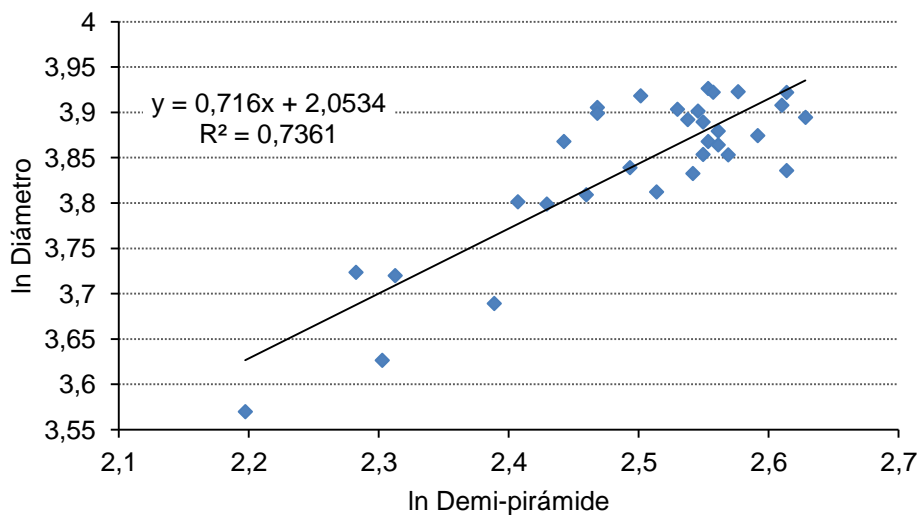


Figura 10. Regresión lineal simple entre la longitud de la demi-pirámide (In Demi-pirámide) y el diámetro del caparazón (In Diámetro) en los individuos marcados de las localidades de estudio.

Previo a la aplicación del modelo de crecimiento se comparó, mediante el Criterio de Información de Akaike, la idoneidad de los distintos modelos de crecimiento, citados en el apartado anterior, para explicar así el crecimiento de *Arbacia lixula*. El modelo más adecuado para explicar la variación de nuestros datos fue el modelo Logístico Dosis Respuesta ($W_{ii}=45,912$) (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados tras aplicar el Criterio de Información de Akaike para buscar el modelo de crecimiento más adecuado para *Arbacia lixula*.

Modelo	Parámetros	SSE	AIC	AICc	ΔI	$\exp -.5*\Delta I$	wi
Dose response	4	117.70245	49.678	51.159	0.000	1.000	45.912
Gaussian	4	122.69308	51.006	52.488	1.329	0.515	23.625
Tanaka	4	123.52345	51.222	52.704	1.545	0.462	21.208
Gamma	4	133.30705	53.661	55.143	3.984	0.136	6.264
Bertalanffy	3	152.54569	55.975	56.832	5.673	0.059	2.691
Gompertz	3	175.85722	60.526	61.383	10.224	0.006	0.277
Logistic	3	205.22565	65.468	66.325	15.166	0.001	0.023
						2.178	100.000

Se aplicó el modelo Logístico Dosis-respuesta y tras ajustar los coeficientes b y c (Tabla 7), se calculó la curva del crecimiento para *A.lixula* en las localidades estudiadas, representando el crecimiento estimado (D_{est}) en función del diámetro inicial del erizo (Figura 11).

Tabla 7. Estimación de los coeficientes ΔD_{max} b y c mediante SYSTAT para la aplicación del modelo Logístico Dosis Respuesta.

Modelo	Parámetros	Estimación	SE	SSE	AICc	wi
Dose response	ΔD_{max}	28.004	1.427	117.702	51.159	45.912
	b	28.585	2.100			
	c	4.278	0.696			

Esta curva nos permite conocer la variación del tamaño experimentado por el caparazón en un año, conociendo su medida inicial. El diámetro inicial para cada individuo se pudo estimar una vez determinado el modelo de crecimiento para cada erizo.

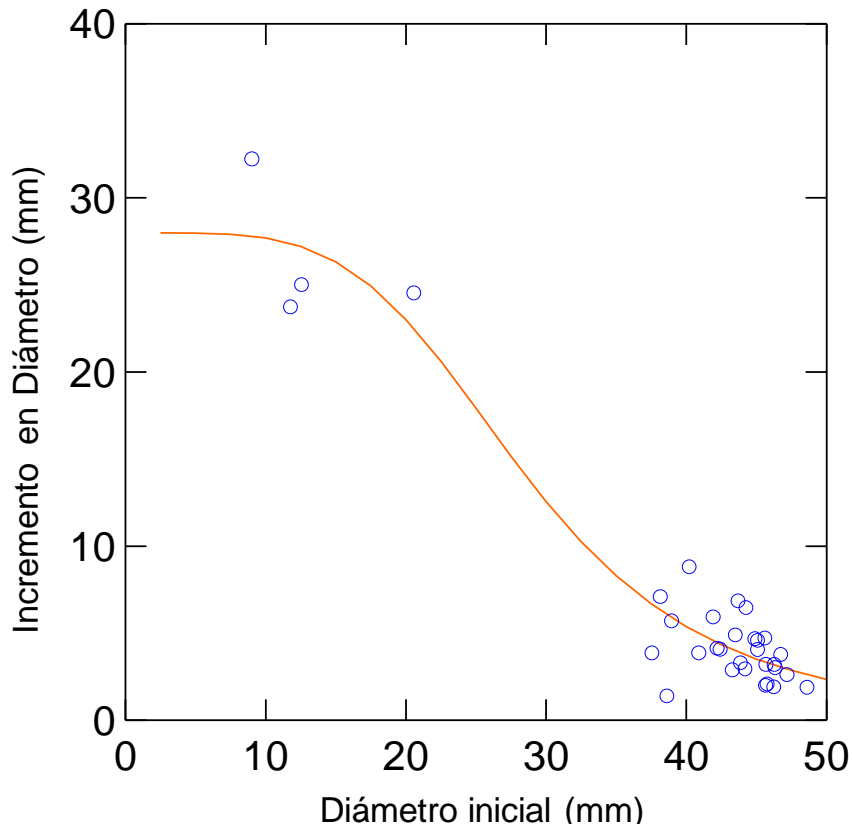


Figura 11. Representación del incremento en diámetro del caparazón (mm) de *Arbacia lixula* en función del diámetro inicial para el periodo de un año según el modelo Logístico Dosis-Respuesta.

Los resultados obtenidos mostraron como los individuos de mayor tamaño fueron los que menos crecieron mientras que los individuos más pequeños mostraron un crecimiento mayor. El erizo que experimentó mayor crecimiento tenía un diámetro inicial de 9,02 mm y sorprendentemente incrementó su tamaño en 32,24 mm en un año (Figura 12) mientras que el individuo con un diámetro inicial mayor de 48,60 mm, tan solo experimentó un crecimiento de 1,89 mm.

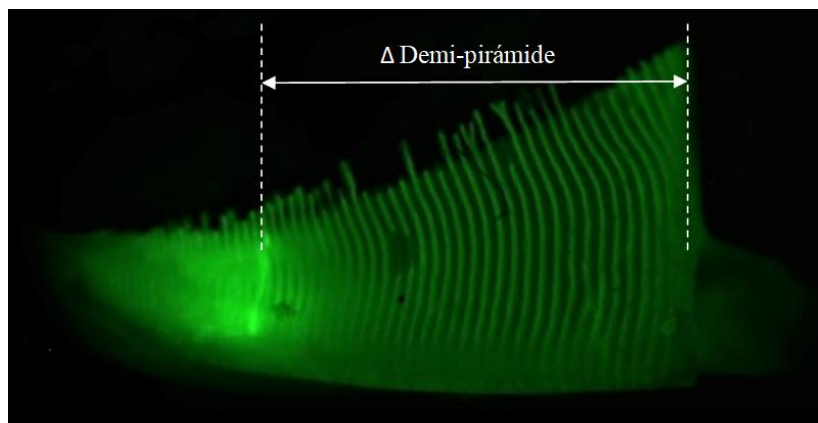


Figura 12. Detalle del incremento registrado en la demi-pirámide en el individuo recapturado marcado que mayor crecimiento presentó durante el periodo de estudio.

Como comentamos anteriormente los datos obtenidos también nos permitieron calcular la edad de los erizos en relación a su diámetro (Figura 13). Esta curva de crecimiento muestra como en las primeras etapas de vida, *A. lixula* aumenta el tamaño de su caparazón muy rápidamente, hasta la edad de cuatro años, a partir de la cual presenta un crecimiento más lento.

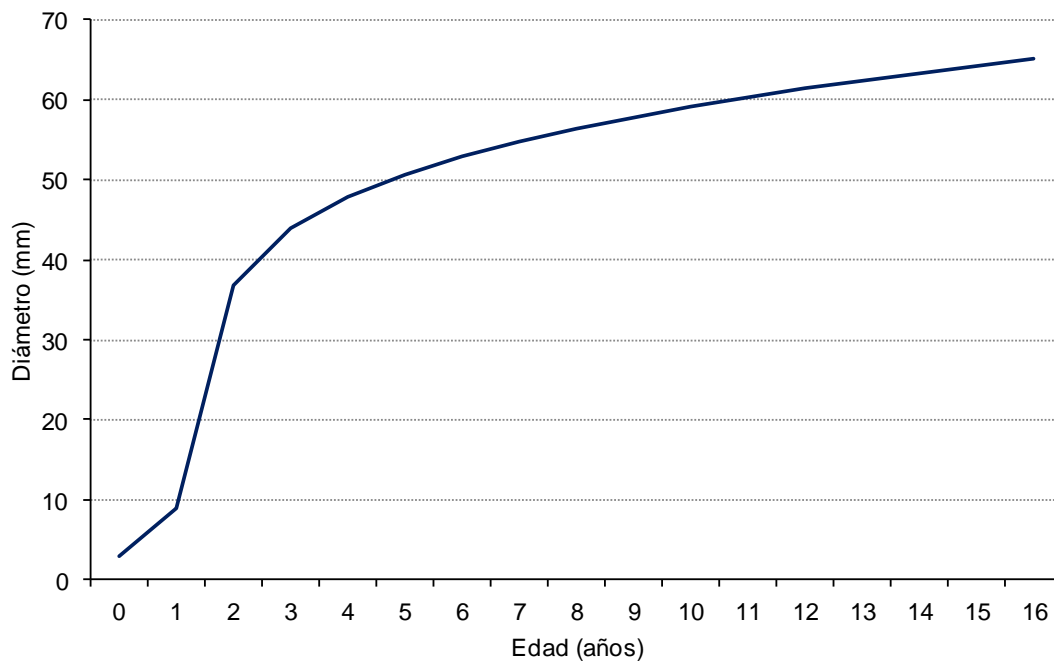


Figura 13. Representación de la curva de crecimiento estimado por edades para la especie de erizo de mar *Arbacia lixula*, utilizando el modelo de crecimiento Logístico Dosis-Respuesta.

4.3. Análisis de la estructura de edades poblacional.

De forma general, los ejemplares del estudio comprendieron un rango de tallas que osciló entre los 35 y 55 mm, sin embargo el año 2017 se caracterizó por mayor número de individuos en clases de tallas de diámetro superior (entre 45 y 55 mm). Las gráficas de frecuencias de tallas para cada localidad reflejan que el grueso de la población tanto en 2016 como en 2017 presentó un tamaño de entre 35 y 50 mm para todas las localidades de estudio.

En todas las localidades, hubo una mayor cantidad de erizos juveniles de la clase 0-10 mm de diámetro que de la clase 10-20 mm. Esto concuerda con los resultados del crecimiento, ya que estas clases de talla presentan un crecimiento muy rápido y pueden pasar de tallas inferiores a 10 mm a tallas de 30mm en tan solo un año. En las siguientes clases de

talla hubo un aumento de la frecuencia de individuos, con un máximo alrededor de los 45 mm de diámetro de caparazón (Figura 14A).

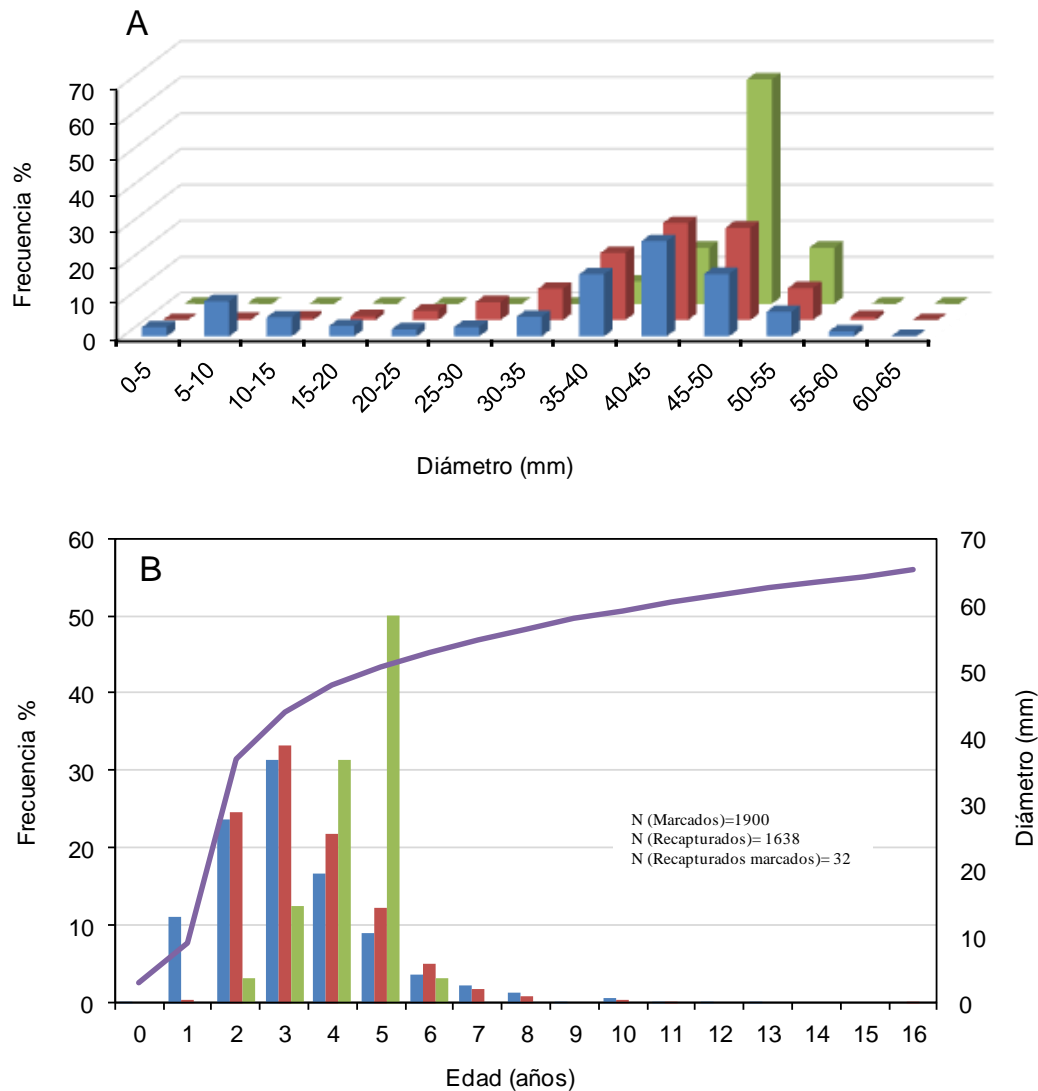


Figura 14. Estructura poblacional según clases de talla y edad de *Arbacia lixula* para todas las localidades de estudio. Las barras de color azul representan los individuos marcados en 2016, las barras de color rojo los recapturados en 2017 y las barras de color verde los recapturados marcados. La curva de crecimiento para *A. lixula* se muestra en color lila.

Por otro lado, al representar la estructura poblacional en función de la edad se pudo observar que la población total de erizos se distribuía entre las edades de 0 y 16 años, siendo el rango de 2 a 5 años el que presentó un mayor número de ejemplares (Figura 14B). Desde los 0 años (recién asentados), al aumentar el rango de edad, aumenta el número de ejemplares progresivamente. El máximo se alcanzó a la edad de 5 años y a partir de ahí descendió el número drásticamente, habiendo muy pocos erizos de más de 6 años.

En la Escuela Náutica y San Marcos, la edad media poblacional aumentó en el periodo de estudio y en Las Galletas y Punta Larga disminuyó (Tabla 8).

Tabla 8. Edad media en años calculada para cada localidad y el total de los individuos en el momento del marcaje en el año 2016 y en su recaptura en el año 2017.

Localidad	Marcados	Recapturados	Recapturados marcados
Escuela Náutica	3,63	3,96	-
Las Galletas	2,74	2,66	2,75
Punta Larga	3,36	3,29	4,55
San Marcos	3,38	4,17	4,65
TOTAL	3,21	3,49	4,38

En la Escuela de Náutica se recolectaron los erizos con la máxima talla en ambos años (Figura 15A), pero no fue la localidad que presentó una mayor talla media. Esto se debe a que la distribución de tallas fue más heterogénea y por eso el coeficiente de variación también fue más elevado, sobre todo en 2016 cuando la presencia de juveniles fue más notable (Tabla 5, (Figura 16A)). Se observa un envejecimiento de la población en los años sucesivos. El porcentaje de frecuencia de ejemplares de entre 35 y 55 mm aumentó en 2017 respecto a 2016 (Figura 15A), desapareciendo prácticamente las clases de tallas inferiores. Su población presentó edades mayores en el año 2016 (3,63 años) y se encontró el erizo más viejo de todos los recolectados, de aproximadamente 16 años de edad.

En 2017, San Marcos, fue la localidad con una edad media mayor (4,17 años) superando la máxima registrada en 2016 en la Escuela Náutica (Tabla 8). Además, presentó los valores más altos de talla media en ambos años, 37,96 mm en 2016 y 44,95 mm en 2017. Esto se debió a que las clases de tallas presentes oscilaron principalmente entre 35-55 mm (Figura 15D). La población envejeció de un año para otro, aumentando el número de erizos de todas las clases superiores a 4 años (Figura 16D).

Tabla 9. Resumen de la estadística descriptiva para cada localidad y para la población total de ejemplares de *Arbacia lixula* estudiados.

		N	Media (mm)	Mínimo (mm)	Máximo (mm)	CV	Moda
Escuela Náutica	Marcados (2016)	341	36,28	3,00	62,00	0,43	50,00
	Recapturados (2017)	247	42,99	4,64	64,63	0,21	30,59
Las Galletas	Marcados (2016)	595	33,91	3,21	54,14	0,38	42,77
	Recapturados (2017)	374	36,34	12,56	49,09	0,18	40,64
	Recapturados marcados (2017)	4	38,59	35,51	41,26	0,07	-
Punta Larga	Marcados (2016)	503	34,93	2,99	60,00	0,47	45,00
	Recapturados (2017)	554	40,08	7,62	55,75	0,21	40,47
	Recapturados marcados (2017)	11	47,83	44,76	50,50	0,03	-
San Marcos	Marcados (2016)	461	37,96	3,59	61,16	0,36	48,86
	Recapturados (2017)	463	44,95	19,18	58,52	0,15	50,24
	Recapturados marcados (2017)	17	47,98	41,41	50,72	0,06	-
TOTAL	Marcados (2016)	1900	35,59	2,99	62,00	0,41	45,00
	Recapturados (2017)	1638	41,04	4,64	64,63	0,29	45,00
	Recapturados marcados (2017)	32	46,76	35,51	50,72	0,08	-

En Punta Larga los erizos marcados presentaron edades entre 4 y 5 años, al igual que la mayor parte de la población de esa localidad (Figura 16C). No hubo mucha variación en cuanto a frecuencia de tallas de un año para otro, excepto la ausencia de juveniles en 2017 (Figura 15C).

Para Las Galletas se obtuvo una talla media más baja que en el resto de localidades en ambos años (Tabla 6). En 2016 hubo ejemplares de entre 0 y 15 mm que estuvieron ausentes pasado un año. Sin embargo, aumentó el porcentaje de frecuencia de los rangos de tallas entre 15 y 40 mm (Figura 15B). No se observaron erizos de edades superiores a 7 años, por lo que fue la localidad con la edad media más baja (Tabla 5). Además, los erizos recapturados marcados tuvieron entre 2 y 3 años, siendo los más jóvenes de todas las localidades (Figura 16B).

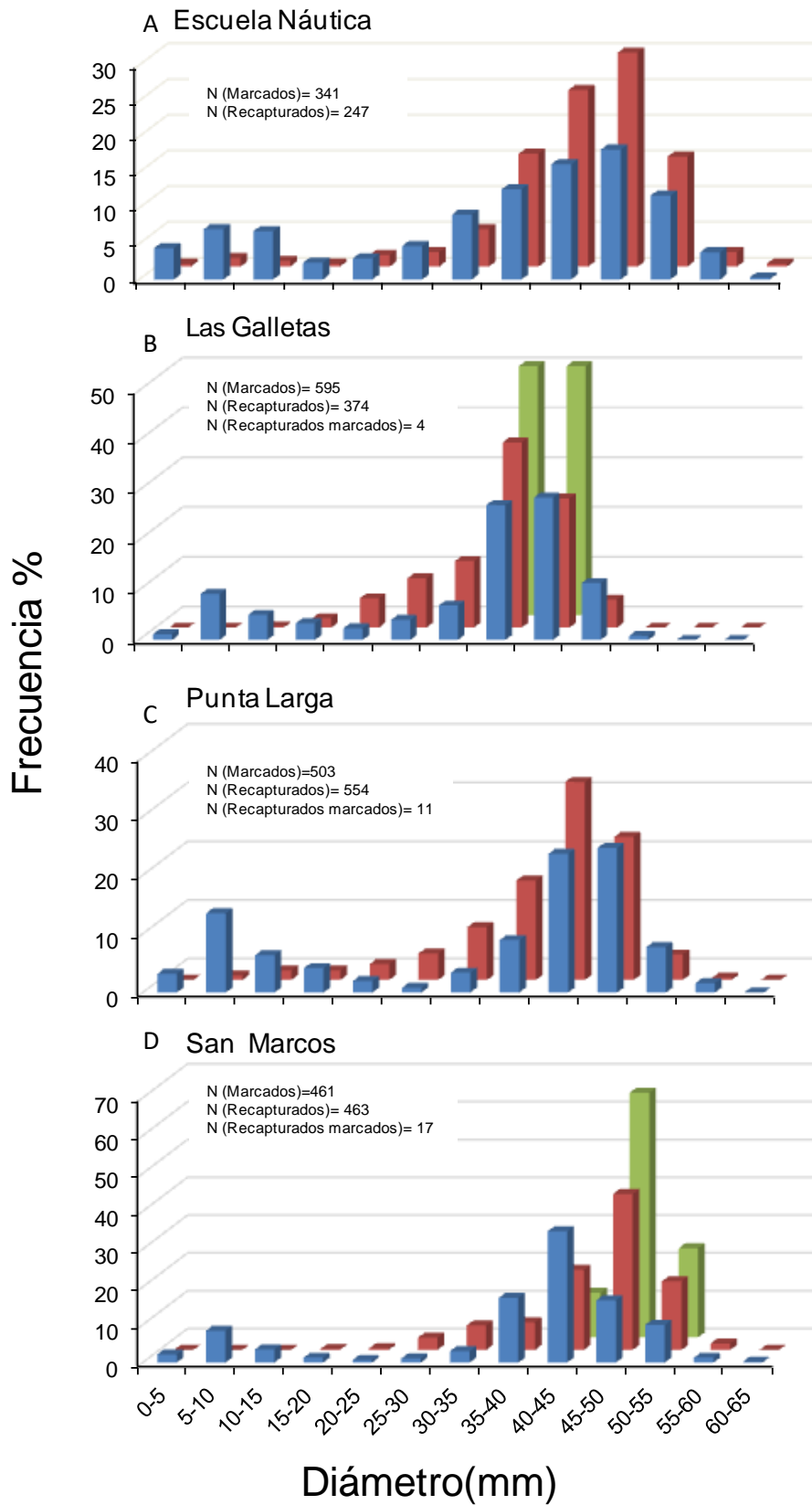


Figura 15. Estructura poblacional según clases de talla de *Arbacia lixula* en cada una de las localidades: Escuela Náutica (A), Las Galletas (B); Punta Larga (C) y San Marcos (D). Las barras de color azul representan los individuos marcados en 2016, las barras de color rojo los recapturados en 2017 y las barras de color verde los recapturados marcado.

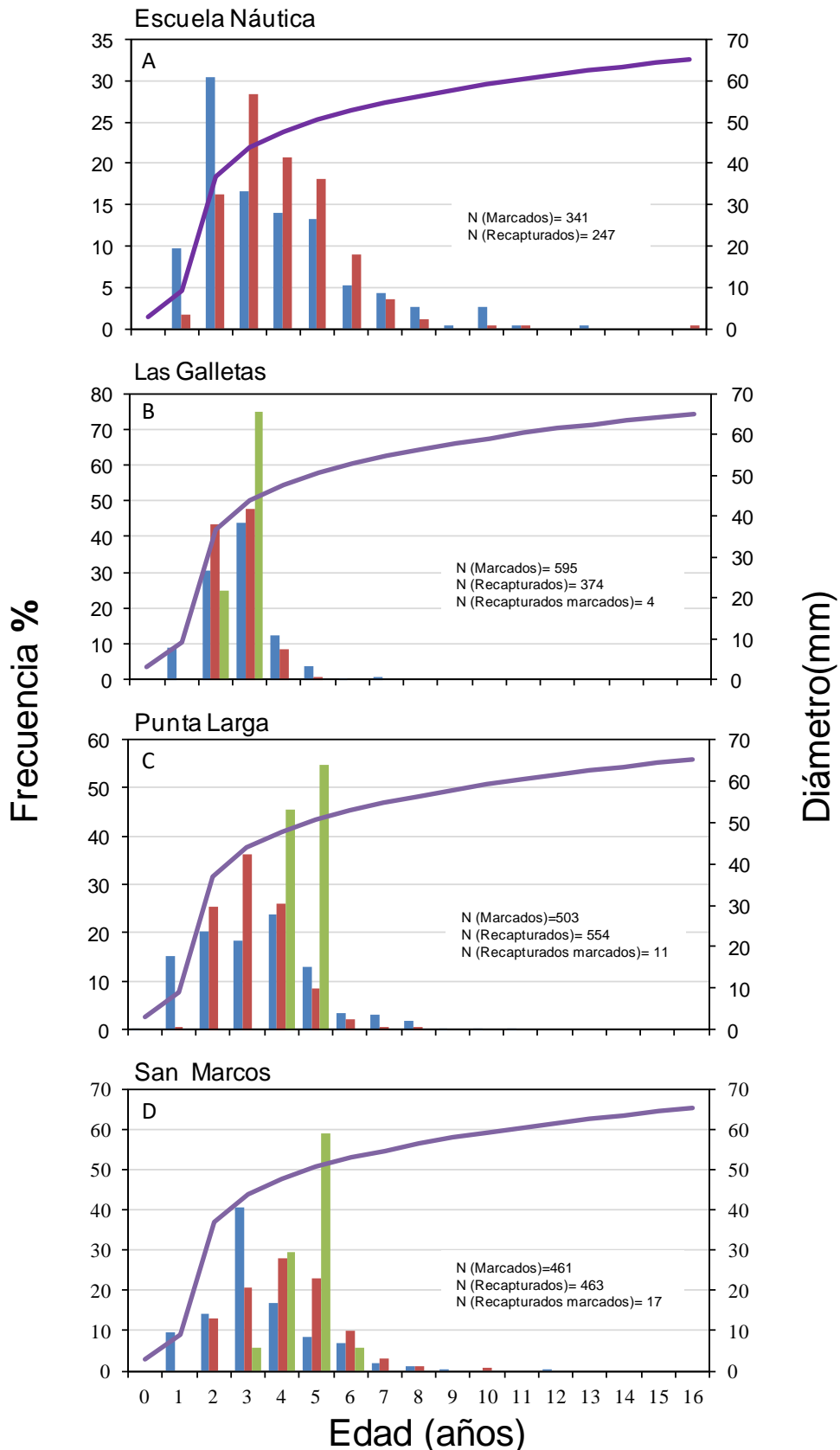


Figura 16. Estructura poblacional según clases de edad de *Arbacia lixula* en cada una de las localidades: Escuela Náutica (A), Las Galletas (B); Punta Larga (C) y San Marcos (D). Las barras de color azul representan los individuos marcados en 2016, las barras de color rojo los recapturados en 2017 y las barras de color verde los recapturados marcados. La curva de crecimiento para *A. lixula* se muestra en color lila.

5. DISCUSIÓN

El modelo de crecimiento Logístico Dosis -Respuesta es el que mejor se ajustó a los datos obtenidos para *Arbacia lixula*. Dicho modelo ya ha sido utilizado, por su idoneidad, en otras especies de erizos como *Mesocentrotus franciscanus* (Rogers-Bennet, 2003) o *Paracentrotus lividus* (Toledo et al., 2014). El crecimiento exponencial de las primeras etapas de vida se transforma en un crecimiento más lento en la fase adulta y va disminuyendo de forma paulatina hasta a penas sufrir variación, a partir de los 16 años (máxima edad registrada en este estudio). De manera que, a partir de los 55 mm de diámetro los incrementos en tamaño para los individuos de *A. lixula* son casi nulos. Esta característica en el crecimiento de los erizos de mar ya ha sido reportada en otras especies de equinodermos como *Mesocentrotus franciscanus* (Rogers-Bennet, 2003), *Pseudechinus huttoni* (Kirby et al., 2006), *Strongylocentrotus purpuratus* (Grupe, 2006), *Strongylocentrotus droebachiensis* (Russel y Meredith, 2000) o *P. lividus* (Toledo et al., 2014). Esto quiere decir que si nos encontramos con un ejemplar de *A. lixula* con un diámetro de caparazón superior a 60 mm estamos hablando de un erizo longevo, de más de 20 años de edad.

El crecimiento máximo observado para esta especie, del primer al segundo año de edad, fue de 32.23 mm. Esto es sorprendente y quizás estamos hablando del erizo de mar estudiado que más rápido crece. Por ejemplo, si lo comparamos con el crecimiento registrado por Toledo et al., (2014) para *Paracentrotus lividus* en Canarias, durante la misma etapa de crecimiento, el valor registrado fue de tan solo 17,62 mm. Estas diferencias notables en las tasas de crecimiento de ambas especies son muy interesantes, desde el punto de vista ecológico, puesto que ambas especies habitan ambientes similares y compiten por el espacio y algunos recursos alimenticios. Los resultados que hemos obtenido en este estudio demuestran claramente la gran ventaja que presenta *A. lixula* frente a *P. lividus*. Sin embargo, el trabajo realizado por Toledo et al., (2014) mostró que los individuos de *P. lividus* pueden alcanzar más de 75 años de vida. En el caso de *A. lixula*, el erizo de mayor tamaño capturado presentó una edad de 16 años, por lo que es una especie menos longeva. Así pues, se trata de dos estrategias completamente diferentes y la ventaja de un crecimiento rápido durante los primeros años de vida puede revertirse al presentar una menor supervivencia.

Otras especies, tales como *S. purpuratus* también registraron un crecimiento mucho más lento que *A. lixula* (Pearse y Cameron, 2001). Sin embargo, en cuanto al crecimiento en diámetro de caparazón, otra especie, *Mesocentrotus franciscanus*, es capaz de alcanzar un

tamaño de 89 mm (talla de captura) pasados 6,6 años (Rogers-Bennett, 2003), siendo muy superior a la dimensión que alcanza *A. lixula* a esa misma edad, 52 mm aproximadamente. Sin embargo, a pesar de no alcanzar tallas tan grandes en su fase adulta, la tasa de crecimiento de *A. lixula* es muy superior en la fase juvenil.

El bajo éxito de recaptura obtenido en este estudio puede estar relacionado con diversos factores, tales como los que a continuación se comentan. El trabajo con individuos que habitan en el submareal mediante el método de marcaje-recaptura es más complicado que con individuos del intermareal, ya que estos últimos tienen barreras físicas que limitan su capacidad de movimiento. Sin embargo, otros estudios de crecimiento en *Mesocentrotus franciscanus* desarrollados por Rogers-Bennet et al., (2003) en los que se utilizó la tetraciclina como marcador químico para marcar ejemplares a 5 y 17 metros de profundidad, obtuvieron porcentajes de recaptura del 26,4 %, muy superior al obtenido para *A. lixula* en este estudio. A pesar de ello, hay otros factores que afectan al éxito de recaptura, ya que por ejemplo Toledo et. al., (2014) obtuvo un bajo éxito de recaptura en el estudio de crecimiento de *Paracentrotus lividus* (12, 28 %) en un charco del intermareal. Otro estudio de crecimiento utilizando marcaje con calceína, fue el realizado por Kirby et al. (2006) en el que estudiaron el crecimiento de *Pseudechinus huttoni* en el submareal, entre 10 y 15 m, en dos localidades diferentes de Nueva Zelanda, presentando valores de recapturas de erizos marcados de entre 6,3 y 9,8 %, a pesar del gran número de erizos recolectados (N=1391) y recapturados después de un año (N=1037). Los autores de este trabajo afirman que esto fue debido principalmente al movimiento espacial de los erizos y no tanto a la mortalidad de los individuos, ya que la densidad de erizos en el lugar de estudio fue muy parecida de un año para otro. Comparativamente, nuestras bajas tasas de recaptura también puede indicar que *A. lixula* presenta una alta capacidad de movimiento, lo que provocó la dificultad en la recaptura de los individuos marcados. En este sentido, parece conveniente destacar que la localidad en la que se recapturó un mayor número de individuos marcados fue San Marcos, que es la localidad con una mayor hidrodinamia, lo que pudo claramente limitar el desplazamiento de los erizos y asegurarnos esa mayor tasa de recaptura.

A pesar de que el uso de calceína ha sido utilizado en otros equinoideos con éxito, ciertas variables ambientales como temperatura, cantidad de alimento, reproducción y la concentración de magnesio afectan al proceso de calcificación; y por lo tanto, también pueden haber afectado al éxito de marcaje de las diferentes especies, tal y como ya ha sido descrito por Ebert (2007). Los factores que pueden modificar las tasas de crecimientos, son la

temperatura o calidad del agua (Fuji, 1967; Nichols et al., 1985; Raymond y Scheibling, 1987), la luz, las variables ambientales y climáticas (Ebert 1968; Meidel y Scheibling, 1998; Russell, 1987 y 1998), el hábitat (Fuji, 1967; Ebert, 1968; Crapp y Willis, 1975, Vadas, 1977; Nichols et al., 1985; Gage et., al 1986; Raymond y Scheibling, 1987; Morgan et al., 2000), la densidad de individuos (Grabowski et al., 2000), o la carga proteica en la dieta (Lowe y Lawrence 1976; Hammer, 2005). Sin embargo, hasta la fecha, no se han realizado este tipo de estudios experimentales para valorar qué variables ambientales afectan al crecimiento de *A. lixula* y tampoco se han evaluado diferentes métodos de marcaje sobre esta especie. El hecho de haber recapturado muy pocos juveniles también podría ser debido a que el marcaje con calceína no tuvo el éxito esperado con el método utilizado, siendo conveniente hacer estudios concretos para esta especie en laboratorio, como los realizados por Rodríguez et al., (2015) con juveniles de las especies de erizos de mar *Paracentrotus lividus* y *Diadema africanum*. Sin embargo, y a pesar del bajo índice de recaptura de individuos marcados, los individuos marcados presentaron una banda muy clara de calceína, por lo que presuponemos que se trata de un buen método de marcaje. Así que nos decantamos por una alta capacidad de movimiento de los individuos para explicar la baja tasa de recaptura.

Otros factores que pudieron mermar el éxito de los juveniles recapturados marcados son, por un lado, la alta mortalidad por depredación a la que están sometidos los individuos en los primeros estadios de vida, y por otro lado, la existencia de una segregación de hábitats entre adultos y juveniles (Kroh et al., 2011). De esta forma, las localidades seleccionadas para este estudio podrían albergar hábitats no adecuados para juveniles, lo que explicaría la baja tasa recaptura de ejemplares juveniles que hemos obtenido.

Trabajos previos para el género *Arbacia* han descrito variaciones en las densidades poblacionales relacionadas con la disponibilidad y calidad del alimento, la abundancia de depredadores o con eventos de reclutamiento masivos (Sala et al., 1998b; Hill y Lawrence, 2003; Hereu et al., 2012). Aquellas localidades con poblaciones más jóvenes, como Las Galletas, ponen de evidencia un reclutamiento reciente de individuos, mientras que poblaciones como la de San Marcos, con una edad media mucho más elevada, reflejan una escasa entrada de nuevos ejemplares. La complejidad del ambiente también suele afectar a la abundancia de los erizos de mar (Clemente & Hernández, 2008; Labbé Bellas et al., 2016) pero además, la disponibilidad de alimento y la estabilidad de factores ambientales influyen tanto en la densidad y sus fluctuaciones, como en la estructura poblacional (Brey et al., 1995; Turon et al., 1995; Herrero-Pérezrul et al., 2015). Estos factores podrían ser la causa de las

diferencias encontradas en la estructura poblacional entre los años consecutivos de estudio, siendo más homogéneas en 2017 que en 2016. Punta Larga, por ejemplo, obtuvo la mayor heterogeneidad en la estructura poblacional en 2016 (CV= 0.47) y al año siguiente presentó una gran variación en la distribución de tallas volviéndose mucho más homogénea (CV= 0.21).

El conocimiento de la dinámica de las poblaciones de *A. lixula* en Canarias es muy importante ya que numerosos estudios han comenzado a relacionar a esta especie con el calentamiento global y ya ha sido propuesta como posible indicador de cambio climático en el Mediterráneo (Francour et al., 1994). Dada la tendencia actual, se ha sugerido la posibilidad de que en un futuro próximo pueda experimentar notables incrementos poblacionales que podrían favorecer la aparición de blanquiales (Privitera et al., 2011), como ya ocurre en Canarias (Hernández et al., 2013). Si a este hecho unimos la evidencia de que especies que cohabitan con él como *P. lividus* tienen un crecimiento más lento y presentan menor tolerancia a la elevada concentración de CO₂ y bajo pH (Calosi et al., 2013), puede experimentar una expansión aún mayor. En este sentido, queremos destacar el reciente trabajo de Wangensteen y colaboradores (2012) quienes hablan de la reciente expansión de esta especie en el Mediterráneo, relacionada con el aumento de las temperaturas por glaciación.

En el Atlántico aún no se han reportado evidencias de un aumento de la densidad poblacional o una expansión de las mismas, pero podríamos enfrentarnos al mismo problema que ya ocurre con *Diadema africanum* (Hernández et al., 2008). En este último caso, el actual aumento de la temperatura del mar y la expansión de los erizos de mar ya han sido correlacionados positivamente con las temperaturas (Hernández et al., 2010). En Tasmania también está teniendo lugar un caso parecido al de Canarias (Ling et al. 2008). Ling y colaboradores comprobaron que la densidad poblacional de la especie de erizo *Centrostephanus rogersii* estaba significativamente relacionada con el aumento de la temperatura del océano. Así mismo, Hart and Scheibling (1988) ya habían reportado evidencias para la especie *Strongylocentrotus droebachiensis*, la cual mostraba grandes incrementos poblacionales correlacionados positivamente a la anómala temperatura del océano que beneficiaba el desarrollo larval de esa especie.

Por último, queremos destacar que es muy probable que las variaciones climáticas de los últimos tiempos, combinado con el rápido crecimiento que muestra esta especie, podrían

estar favoreciendo la expansión de este erizo de mar y esto podría acarrear efectos indirectos en la biodiversidad y las cadenas tróficas de las islas Canarias.

6. CONCLUSIONES

La dinámica poblacional en las especies pertenecientes al género *Arbacia* ha sido escasamente estudiadas en todo el mundo (Gianguzza y Bonaviri, 2013), por eso, los resultados del presente estudio aportan información muy relevante. Las principales conclusiones que se extraen del presente estudio son:

1. Se presenta por primera vez un modelo de crecimiento para la especie de erizo de mar *Arbacia lixula*. Dicho modelo refleja un gran crecimiento en sus fases juveniles, entre 0 y 2 años de edad, alcanzando su máximo entre el primer y segundo año de vida, con un incremento del diámetro del caparazón de hasta 32,2 mm.
2. El uso de calceína como marcador químico es un método fiable para el estudio del crecimiento en la especie *Arbacia lixula*, pues todos los individuos marcados presentaron una banda clara y definida al observarlos bajo luz ultravioleta. Sin embargo, dada la baja recaptura de juveniles marcados en el campo es necesario realizar estudios específicos de mortalidad y movilidad que nos ayuden a determinar las causas de una baja tasa de recaptura.
3. La curva del modelo Logístico Dosis-Respuesta predice correctamente el crecimiento de los erizos de mar estudiados. Este modelo queda definido por la siguiente expresión:

$$\Delta D = \frac{\Delta D_{max}}{(1 + (D_1/b)^c)}$$

Siendo: $\Delta D_{max} = 28,004$; $b = 28,585$; $c = 4,278$

4. El erizo *Arbacia lixula* presentó mayores tasas de crecimiento que otra especie de erizos con la que coexiste en Canarias, *Paracentrotus lividus*, sobre todo en las primeras fases de desarrollo. Esto puede ser una estrategia ventajosa bajo condiciones de cambio climático, que favorezcan su rápida expansión.

5. El estudio de la estructura poblacional refleja un mayor número de ejemplares adultos que de juveniles, en cada una de las localidades de estudio, lo que puede estar reflejando una segregación de hábitat entre juveniles y adultos, como ya se ha reportado para otras especies del género *Arbacia*.

6. Existen diferencias en la estructura poblacional de las localidades estudiadas siendo Las Galletas la que reflejó una mayor renovación de individuos al tener una media de edad más baja y San Marcos la que menor tasa de reclutamiento experimentó al tratarse de erizos más viejos.

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo han sido muchas las personas que de una forma u otra han puesto su granito de arena para que saliera adelante, gracias a todas ellas.

Quiero agradecer al Dr. José Carlos Hernández por confiar en mí para la realización de este proyecto y al Dr. Thomas A. Ebert por su colaboración en el análisis de los datos. A la Dra. Adriana Rodríguez por su gran apoyo, tanto en lo profesional como en lo personal y a todo el profesorado y personal de La Universidad de La Laguna que han hecho posible que pueda presentar este trabajo.

Muchas e infinitas gracias a mi familia por todo el apoyo recibido, no solo en este nuevo reto que decidí llevar cabo, sino en cada decisión que he tomado, aunque a veces haya sido difícil para ellos. Siempre habéis estado ahí en los buenos y en los malos momentos, sin vuestro cariño y comprensión no hubiera tenido el valor de seguir adelante en muchas ocasiones.

Quiero agradecer a toda “la cuadri” por su apoyo desde mi Pamplona querida y a todas esas amistades que siempre están ahí pase el tiempo que pase y me encuentre dónde me encuentre aunque haya océanos, continentes y miles de kilómetros de por medio. A toda la gente nueva y maravillosa que he conocido durante esta etapa y especialmente a los “bichejos” por compartir tan buenos momentos en esta isla y hacer que el tiempo pasara volando.

A mis compañeros de CIMA muchas gracias por vuestra paciencia conmigo y por aguantarme todo este tiempo.

Y por último gracias a mi ángel. Gracias por estar siempre cuidándome y mandándome fuerzas desde dónde quiera que estés. Gracias por compartir tu pasión por el océano conmigo en todos esos momentos juntos en el mar, ojalá hubieran podido ser más, sé que siempre estarás allí. Te encontraré en cada gota de agua salada.

Amaya

REFERENCIAS

- Ameye, L., Compère, P., Dille, J. y Dubois, P. 1998. Ultrastructure and cytochemistry of the early calcification site and of its mineralization organic matrix in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea). *Histochemistry and Cell Biology*. 110(3):285-294.
- Ameye, L., Hermann, R., Killian, C., Wilt, F. y Dubois, P. 1999. Ultrastructural Localization of Proteins Involved in Sea Urchin Biomineralization. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*. 47(9):1189-1200.
- Andrew, N. L., Agatsuma, Y., Ballesteros, E., Bazhin, A. G., Creaser, E. P., Barnes, D. K. A., Botsford, L. W., Bradbury, A., Campbell, A., Dixon, J. D., Einarsson, S., Gerring, P. K., Hebert, K., Hunter, M., Hur, S. B., Johnson, C. R., Juinio-Menez, M. A., Kalvass, P., Miller, R. J., Moreno, C. A., Palleiro, J. S., Rivas, D., Robinson, S. M. L., Schroeter, S. C., Steneck, R. S., Vadas, R. L., Woodby, D. A. y Xiaoqi, Z. 2002. Status and management of world sea urchin fisheries. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 40:343-425.
- Beddingfield, S. D. y McClintock, J. B. 2000. Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. 21(1):17-40.
- Bonaviri, C., Vega Fernández, T., Fanelli, G., Badalamenti, F. y Gianguzza, P. 2011. Leading role of the sea urchin *Arbacia lixula* in maintaining the barren state in southwestern Mediterranean. *Marine Biology*. 158(11):2505-2513.
- Brey, T., Pearse, J., Basch, L., McClintock, J. y Slattery, M. 1995. Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. *Marine Biology*. 124(2): 279-292.
- Bumguardner, B. y King, T. 1996. Toxicity of Oxytetracycline and Calcein to Juvenile Striped Bass. *Transactions of the American Fisheries Society*. 125(1):143-145.
- Bureau, D. 1996. Relationship between feeding, reproductive condition, jaw size and density in the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. Thesis for the degree of Master of Science, Simon Fraser University, Canada.
- Burham, P. y Anderson, R. 2002. Model selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. *The Journal of Wildlife Management*. 67 (3).
- Cabanillas, N. 2009. Ecología y estatus trófico del erizo de mar *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) en los fondos rocosos de las Islas Canarias. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, España.
- Calosi, P., Rastrick, S. P. S., Graziano, M., Thomas, S. C., Baggini, C., Carter, H. A., HallSpencer, J. M., Milazzo, M. y Spicer, J. I., 2013. Distribution of sea urchins living near shallow water CO₂ vents is dependent upon species acid-base and ion-regulatory abilities. *Marine Pollution Bulletin*. 73(2):470-484.
- Clemente, S. y Hernández, J. C. 2008. Influence of wave exposure and habitat complexity in determining spatial variation of the sea urchin *Diadema aff. antillarum* (Echinoidea: Diadematidae) populations and macroalgal cover (Canary Islands-Eastern Atlantic Ocean). *Revista de Biología Tropical*. 56(3):229-254.
- Clemente, S., Hernández, J. C. y Brito, A. 2007. An external tagging technique for the long-spined sea urchin *Diadema aff antillarum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.*, 87:777-779.
- Clemente, S., Hernández, J.C. y Brito A. 2009. Evidence of the top – down role of predators in structuring sublittoral rocky-reef communities in a Marine Protected Area and nearby areas of the Canary Islands. *ICES Journal of Marine Science*. 66:64-71.
- Crapp, G.B. y Willis, M. E. 1975. Age determination in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck), with notes on the reproductive cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 20: 157 – 178.
- Dubois, P. y Chen, C. 1989. Calcification in echinoderms. *Echinoderm studies*. 3:109-178.
- Duggins, D.O. 1980. Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology*. 61:447–453.

- Ebert, T. A. 1965. A technique for the individual marking of sea urchins. *Ecology*. 46:193-194.
- Ebert, T. A. 1967. Negative Growth and Longevity in the Purple Sea Urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Science*. 157(3788):557-558.
- Ebert, T. A. 1968. Growth Rates of the Sea Urchin *Strongylocentrotus purpuratus* Related to Food Availability and Spine Abrasion. *Ecology*. 49(6):1075-109.
- Ebert, T. A. 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bulletin Marine of Science*. 30:467-474.
- Ebert, T.A. 1987. Estimating growth and survival parameters by nonlinear regression using average size in catches. En: *Length-based methods in fisheries research* (Pauly, D. y Morgan, G. R.): 35-44 Manila, Philippines.
- Ebert, T. A. 1988. Calibration of natural growth lines in ossicles of two sea urchins, *Strongylocentrotus purpuratus* and *Echinometra mathaei*, using tetracycline. En: *Echinoderms, Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference* (Burke, R. D., Mlsadenov, P., Lambert, P. y Parsley R. L.): 435-444. Rotterdam. Netherlands.
- Ebert, T. A. 1998. An analysis of the importance of Allee effects in management of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. En: *Echinoderms* (Mooi, R. y Telford, M.): 619-627. San Francisco. USA.
- Ebert, T. A. 2007. Chapter 6: Growth and survival of postsettlement sea urchins. En: *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology* (Lawrence, J.M.): 95-134. Amsterdam. Netherlands.
- Ebert, T. A. 2013. Use of diverse growth models to estimate annual survival from mean size in a sample: examples using sea urchins. *Cahiers de Biologie Marine*. 54:605-613.
- Edwards, P.B. y Ebert, T.A. 1991. Plastic responses to limited food availability and spine damage in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 145(2):205-220.
- Elnor, R.W. y Vadas, R. L. 1990. Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the northwestern Atlantic. *The American Naturalist* .136:108-125.
- Entrambasaguas Monsell, L. 2008. Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. Doctorado en Ciencias Biológicas. Departamento de Ecología e Hidrología Facultad de Biología Universidad de Murcia, España.
- Estes, J.A. y Palmisano, J. F. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*. 185:1058-1060.
- Fansler, S. C. 1983. Phenotypic plasticity of skeletal elements in the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. Tesis de Doctorado. San Diego State University. EEUU.
- Filbee-Dexter, K. y Scheibling, R. E. 2014. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*. 495:1-25.
- 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. *Marine Pollution Bulletin* 28: 523-526.
- Fuji, A. 1967. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*. 15(2): 83-160.
- Gage, J. D. 1991. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. *Marine Biology*. 110(2):217-228.
- Gage, J. D. 1992. Growth Bands in the sea Urchin *Echinus esculentus*: Results from Tetracycline-Mark/Recapture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 72(01):257.

- Gage, J.D., Tyler, P.A. y Nichols, D. 1986. Reproduction and growth of *Echinus acutus* var. *norvegicus* Duber & Koren and *E. elegans* Duber & Koren on the continental slope off Scotland *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 101: 61 – 83.
- Gianguzza, P., Agnetta, D., Bonaviri, C., Di Trapani, F., Visconti G., Gianguzzaband, F. y Riggioa, S. 2011. The rise of thermophilic sea urchins and the expansion of barren grounds in the Mediterranean Sea. *Chemistry and Ecology*. 27(2):129–134.
- Gianguzza, P. y Bonaviri, C. 2013. Chapter 19: *Arbacia*. En: *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. (Lawrence, J. M.) 38:275-283. Amsterdam. Netherlands.
- Grabowski, R., Russell, R., Chen, Y. y Hunter, M. 2000. Estimating the Maine green sea urchin stock biomass using a spatial statistics approach. A Report submitted to the Maine Department of Marine Resources and Maine Sea Urchin Zone Council. Master of Science Thesis. University of Maine. USA
- Grupe, B. 2006. Purple sea urchins (*Strongylocentrotus purpuratus*) in and out of pits: The effects of microhabitat on population structure. Morphology, growth and mortality. Thesis for the degree Master of Science. University of Oregon. EEUU.
- Guidetti, P. y Dulcic, J. 2007. Relationship among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. *Marine Environmental Research*. 63:168-184.
- Guidetti, P., Frascchetti, S., Terlizzi, A. y Boero, F. 2003. Distribution patterns of sea urchins and barrens in shallow Mediterranean rocky reefs impacted by the illegal fishery of the rock-boring mollusc *Lithophaga lithophaga*. *Marine Biology*. 143(6):1135-1142.
- Haag, N., Russell, M. P., Hernández, J. C. y Dollahon, N. 2013. Assessing fluorochrome-staining efficacy in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller, 1776). *Cahiers de Biologie Marine*. 54:625-631.
- Hagen, N.T. 1996. Tagging sea urchins: a new technique for individual identification. *Aquaculture*. 139(3-4):271-284.
- Hammer H., Watts, S. Lawrence, A., Lawrence, J. y Desmond, R. 2005. The effect of dietary protein on consumption, survival, growth and production of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture*. 254 (1): 483-495.
- Hart, M. W. y Scheibling, R. E. 1988. Heat waves, baby booms, and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Marine Biology* 99:167-176.
- Hernández, J.C. 2017. Influencia humana en las fluctuaciones poblacionales de rizos de mar. *Revista de Biología Tropica*. 65: 1-1.
- 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): a spatio-temporal approach. *Marine Environmental Research*. 66:259-270.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Girard, D., Pérez-Ruzafa, A. y Brito, A. 2010. Effect of temperature on settlement and postsettlement survival in a barrens-forming sea urchin. *Marine Ecology Progress Series*. 413:69-80.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Tuya, F., Pérez-Ruzafa, A., Sangil, C., Moro-Abad, L. y Bacallado-Aránega, J.J. 2013 Echinoderms of the Canary islands, Spain. En: Echinoderm research and diversity in Latin America (Alvarado, J. A y Solís-Marín, F.): 471–510. Berlín. Alemania.
- Hereu, B., Linares, C., Sala, E., Garrabou, J., Garcia-Rubies, A., Diaz, D. y Zabala, M. 2012. Multiple processes regulate long-term population dynamics of sea urchins on Mediterranean rocky reefs. *PLoS ONE* 7(5): e36901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.003690>

- Herrero-Pérezrul, M. D., Ramírez-Ortíz, G., Rosales-Estrada, M., y Reyes-Bonilla, H. 2015. Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*. 63(2):221-232.
- Hill, S. K. y Lawrence, J. M. 2003. Habitats and characteristics of the sea urchins *Lytechinus variegatus* and *Arbacia punctulata* (Echinodermata) on the Florida Gulf coast shelf. *Marine Ecology*. 24(1):15-30.
- Johnson, C. R., y Mann, K. H. 1982. Adaptations of *Strongylocentrotus droebachiensis* for survival on barren grounds in Nova Scotia. En: *Echinoderms. Proceedings of the International Echinoderm Conference, Tampa Bay* (Lawrence, J.M.):277-283. Rotterdam, Netherlands.
- Kalvas, P. E., Henrix, J. M. y Law, P. M. 1998. Experimental analysis of 3 internal marking method for red sea urchins. *California Fish and Game*. 84:88-99.
- Keesing, J. y Hall, J. 1998. Review of harvests and status of world sea urchin fisheries points to opportunities for aquaculture. *Journal of Shellfish Research*. 17(5):1597-1604.
- Kirby, S., Lamare, M. D. y Barker, M. F. 2006. Growth and morphometrics in the New Zealand sea urchin *Pseudechinus huttoni* (Echinoidea: Temnopleuridae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 40(3):413-428.
- Kobayashi, S. y Taki, J. 1969 Calcification in sea urchins I. A tetracycline investigation of growth of the mature test in *Strongylocentrotus intermedius*. *Calcified Tissue Research*. 4:210-223.
- Kroh, A., Madeira, P. y Haring, E. 2011. Species distributions: virtual or real – the case of *Arbaciella elegans* (Echinoidea: Arbaciidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 50:99-105.
- Labbé-Bellas, R., Cordeiro, C. A., Floeter, S., y Segal, B. 2016. Sea urchin abundance and habitat relationships in different Brazilian reef types. *Regional Studies in Marine Science*. 8:33-40.
- Lawrence, J. M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*.13:213-286.
- Lees, D. C. 1970. The relationship between movement and available food in the sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. Thesis for the degree of Master of Sciences. San Diego University. EEUU.
- Lamare, M. D. y Mladenov, P. V. 2000. Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 243:17-44.
- Lauzon-Guay, J. S. y Scheibling, R. E. 2008. Evaluation of passive integrated transponder (PIT) tags in studies of sea urchins: caution advised. *Aquatic Biology*. 2: 105-112.
- Levitan, D. R. 1992. Community structure in times past: influence of human fishing pressure on algal urchin interactions. *Ecology*. 73:1597–1605.
- Ling, S. D., Johnson, C. R., Frusher, S. y King, C. K. 2008. Reproductive potential of a marine ecosystem engineer at the edge of a newly expanded range. *Global Change Biology* 14:907-915.
- Ling, S.D., Johnson, C.R., Ridgway, K., Hobday, A.J. y Haddon, M. 2009. Climate-driven range extension of a sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Global Change Biology*. 15: 719-731.
- Ling, S. D., Scheibling, R. E., Rassweiler, A., Johnson, C. R., Shears, N., Connell, S. D., Salomon, A. K., Norderhaug, K. M., Pérez-Matus, A., Hernández, J. C., Clemente, S. Blamey, L. K., Hereu, B., Ballesteros, E., Sala, E., Garrabou, J., Cebrian, E., Zabala, M., Fujita, D. y Johnson, L. E. 2015. *Global regime shifts dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 370:20130269. <http://rstb.royalsocietypublishing.org>

- Lowe, E. F. y Lawrence, J. M. 1976 Absorption efficiencies of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) for selected marine plants. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 21:61-83.
- Märkel, K. 1979. Structure and growth of the cidaroid socket-joint lantern of Aristotle compared to the hinge-joint lanterns of non-cidaroid regular echinoids (Echinodermata, Echinoidea). *Zoomorphologie*, 94(1):1-32.
- McClanahan, T.R. y Sala, E. 1997. A Mediterranean rocky-bottom ecosystem fisheries Model. *Ecological Modelling*. 104:145-164.
- McPherson, B. F. 1968. Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Bulletin of Marine Science*. 18:400-443.
- Meidel, S.K y R.E. Scheibling, R. E. 1998. Size and age structure of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in different habitats. En: *Echinoderms* (Mooi, R.y Telford, M.): 737-742. Rotterdam, Netherlands.
- Micael, J., Alves, M., Costa, A. y Jones, M. 2009. Exploitation and conservation of echinoderms. *Oceanography Marine Biology Annual Review*. 47:191-208.
- Moore, H. B. 1935. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part II. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*. 20:109-128.
- Morgan, L. E., Botsford, L. W., Wing, S. R. y Smith, B. D. 2000. Spatial variability in growth and mortality of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, in northern California. *Canadian Journal of Fisheries and Aquat Science*. 57:980-99.
- Neill, J. B. 1987. A novel technique for tagging sea urchins. *Bulletin of Marine Science*. 41(1):92-94.
- Nelson, B.V. y Vance, R. R. 1979. Diel foraging patterns of the sea urchin *Centrostephanus coronatus* as a predator avoidance strategy. *Marine Biology*. 51:251-258.
- Nichols, D., Sime, A.A.T. y Bishop, G.M. 1985. Growth in populations of the sea urchin *Echinus esculentus* L. (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel and firth of Clyde. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 86: 219 – 228.
- Ouréns, R. 2013. Estrategia vital y dinámica poblacional del erizo *Paracentrotus lividus*. Tesis del Doctorado en Biología Marina y Acuicultura. Universidade da Coruña. España.
- Pearse, J. S. y Pearse, V.B. 1975. Growth Zones in the Echinoid Skeleton. *American Zoologist*. 15(3):731-751.
- Pearse, J. S. y Cameron, R. A. 1991. Echinodermata: echinoidea. En: *Reproduction of marine invertebrates, vol VI* (Giese, A. C., Pearse, J. S. y Pearse, V. B.):513–662. Academic Press, New York. USA.
- Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C.; Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M. L., Hereu, B., Milazo, M., Zabala, M., D'Anna, G. y Pipitone, C. 2000. Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*. 27:179–200.
- Privitera, D., Chiantore, M., Mangialajo, L., Glavic, N., Kozul, W. y Cattaneo-Vietti, R. 2008. Inter- and intra-specific competition between *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in resource-limited barren areas. *Journal of Sea Research*. 60(3):184-192.
- Privitera D., Noli M., Falugi C. y Chiantore M. 2011 Benthic assemblages and temperature effects on *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* larvae and settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 407:6-11.
- Raymond, B.G. y Scheibling, R.E. 1987. Recruitment and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller) following mass mortalities off Nova Scotia, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 108: 31 – 54.

- Rodríguez, A., Hernández, J. C. y Clemente, S. 2015. Efficiency of calcein tagging on juveniles of the sea urchins *Diadema africanum* and *Paracentrotus lividus*. *Marine Ecology*. 1-7.
- Rogers-Bennett, L. 2003 Modeling Red Sea Urchin Growth Using Six Growth Functions. *Fishery Bulletin*. 101(3):614-626.
- Rowley, R. J. 1990. Newly settled sea urchins in a kelp bed and urchin barren ground: a comparison of growth and mortality. *Marine Ecology Progress Series*. 62:229-240.
- Russell, M. P. 1987. Life history traits and resource allocation in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 108(3):199-216.
- Russell, M.P. 1998. Resource allocation plasticity in the purple sea urchin: rapid diet induced, phenotypic changes in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller). *Journal of Experimental Marine Ecology*. 220:1 – 14.
- Russell, M. P. y Meredith, R. W. 2000. Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Invertebrate Biology*.119:410-420.
- Russell, M. P. y Meredith, R.W. 2005. Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Invertebrate Biology*. 119(4):410-420.
- Russell, M. P. y Urbaniak, L. M. 2004. Does calcein affect estimates of growth rate in sea urchins? En: *Echinoderms*.(Heinzeller, T. y Nebelsick, J.):53-57. München, Balkema, Leiden.
- Sala, E. y Zabala, M. 1996. Fish predation and the structure of the sea urchin *Paracentrotus lividus* populations in the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*. 140:71-81.
- Sala, E., Boudouresque, C. y Harmelin-Vivien, M. 1998a. Fishing, Trophic Cascades, and the Structure of Algal Assemblages: Evaluation of an Old but Untested Paradigm. *Oikos*. 82(3):425.
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alva, V., Coma, R. y Garrabou, J. 1998b. Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series*. 168:135-145.
- Smith, A. B. 1980. Stereom microstructure of the echinoid test. *Special Papers In Palaeontology*. 25: 1-81.
- Smith, B. D. y Bostord, L.W. 1998. Interpretation of growth, mortality parameters from size-at-age, growth increment, and size frequency data. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 125:125-139.
- Telford, M. 1985. Domes, arches and urchins: The skeletal architecture of echinoids (Echinodermata). *Zoomorphology*. 105(2):114-124.
- Toledo, H., Clemente, S. y Hernández, J.C. 2014. Estimación del crecimiento del erizo de mar *Paracentrotus lividus*. Trabajo Fin de Grado en Biología. Universidad de La Laguna. España.
- Tommasi, L. R. 1966. Lista dos equinóides recentes do Brasil. *Série Oceanografia biológica*. 11:1-50.
- Turon, X., Giribet, S., Lopez, S., y Palacín, C. 1995. Growth and population structure of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 122:193-204.
- Uthicke, S., Schaffelke, B., y Byrne, M. 2009. A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecological Monographs*. 79:3-24.
- Vadas, R. L. 1977. Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchin. *Ecological Monographs*. 47:337-371.
- Vadas, R. L., Barry, D. S., Beal, B. y Dowling, T. 2002. Sympatric growth morphs and size bimodality in the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Ecological Monograph*. 72(1):113-132.

- Wangensteen, O., Turon X., García-Cisneros, A. C., Recasens, M., Romero, J. y Palacín, C. 2011. A wolf in sheep's clothing: carnivory in dominant sea urchins in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*. 441:117–128.
- Wangensteen, O., Turon X., Pérez-Portela R. y Palacín C. 2012. Natural or naturalized? phylogeography suggests that the abundant sea urchin *Arbacia lixula* is a recent colonizer of the Mediterranean. *PLoS ONE* 7 (9), e45067. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045067>
- Wangensteen, O., Turon, X., Casso, M. y Palacín, C. 2013. The reproductive cycle of the sea urchin *Arbacia lixula* in northwest Mediterranean: potential influence of temperature and photoperiod. *Marine Biology*. 160(12):3157-3168.
- Zaixso, H. E., Boraso de Zaixso, A. L., Pastor de Ward, C. T., Lizarralde, Z., Dadón, J. y Galván, D. E. 2015. El bentos costero patagónico. En: *La zona costera patagónica Argentina (Vol. 2)* (Zaixso, H. E.). Comodoro Rivadavia, Argentina.