



Universitat
de les Illes Balears

Influencia de la temperatura en la ecología de los herbívoros invertebrados dominantes del litoral mediterráneo (*Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*)

Magdalena Sastre Perelló

Memoria del Trabajo de Fin de Máster

Máster Universitario en Ecología Marina
de la
UNIVERSITAT DE LES ILLES BALEARS

Curso Académico 2016-2017

Fecha 1 de Septiembre de 2017

Tutor del Trabajo : Fiona Tomàs Nash

Cotutor : Jorge Terrados Muñoz

RESUMEN

El cambio climático está afectando a la biosfera de múltiples maneras, tanto a los organismos terrestres como acuáticos. El aumento de la temperatura del mar y de las concentraciones de CO₂ (acidificación oceánica) representan dos de los factores más influyentes del cambio global que están sufriendo los ecosistemas marinos, por lo que sus consecuencias cobran protagonismo.

Unos de los ecosistemas costeros más comunes son los formados por macrófitos marinos, productores primarios que sustentan gran diversidad de organismos. Uno de los factores clave en determinar su distribución y abundancia es el herbivorismo. En comunidades templadas de macrófitos marinos, como los bosques de algas, o las praderas de fanerógamas marinas, los erizos de mar son los herbívoros principales, los cuales pueden transformar radicalmente dichos ecosistemas. En el mar Mediterráneo existen dos especies de erizo de mar, *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*, que son los herbívoros generalistas más comunes del mediterráneo.

El presente estudio se centra en evaluar los efectos del aumento de la temperatura para las dos especies de equinodermos, tanto a nivel somático como a nivel etológico. Para ello, se simularon distintos escenarios de temperatura (23, 25, 27 y 29°C) y se alimentó a los erizos con tres macrófitos marinos costeros; *Halopteris scoparia*, *Padina pavonica* y *Cystoseira stricta*. Las distintas condiciones de temperatura se mantuvieron durante 3 meses.

Los resultados de este estudio sugieren que los 25°C son una temperatura óptima en lo que respecta al consumo de los erizos, tanto para *P. lividus* como para *A. lixula*, ya que ambas especies presentan su máximo a dicha temperatura. Esta temperatura, no obstante, parece ser un umbral, puesto que si la temperatura sigue aumentando, los efectos sobre el consumo se vuelven negativos, siendo la temperatura de 29°C crítica para las especies. El efecto de la temperatura sobre el consumo afecta de manera distinta a las dos especies tanto en rapidez como en intensidad, ya que *P. lividus* responde antes y la magnitud del efecto es mayor. En cambio, *A. lixula* la respuesta del consumo a la temperatura se aprecia más tarde y esta es menor. Por otro lado, *A. lixula* sufre más las consecuencias físicas como la degradación de la epidermis. Los resultados obtenidos al estudiar el crecimiento, el peso de las gónadas, el peso del intestino y el de la linterna de Aristóteles revelan una vez más que 25°C es una temperatura óptima para *Paracentrotus lividus*, siendo 29°C una temperatura con claros efectos negativos para ambas especies. Teniendo en cuenta el aumento de la temperatura de las aguas del mediterráneo debido al cambio climático y los datos obtenidos en este

estudio, es de esperar que las poblaciones de *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* se vean afectadas. Cambios en las poblaciones de *P. lividus* y *A. lixula* tendrán repercusiones sobre la comunidad bentónica submareal ya que ambas especies son clave y determinan la composición y la abundancia de los productores primarios de dicha comunidad. Teniendo en cuenta la importancia ecológica de estos ecosistemas de macrófitos marinos, es importante destacar que su funcionamiento puede verse alterado al modificarse el comportamiento alimenticio y posiblemente las poblaciones de los erizos que las consumen.

ABSTRACT

Climate change is affecting the biosphere in many ways, both terrestrial and aquatic organisms. Rising sea temperatures and CO₂ concentrations (ocean acidification) represent two of the most influential factors in global change that marine ecosystems are experiencing, and their consequences are gaining prominence. Some of the most common coastal ecosystems are those formed by marine macrophytes, primary producers that support a great diversity of organisms. One of the key factors in determining their distribution and abundance is herbivory. In temperate communities of marine macrophytes, such as algal forests or seagrass meadows, sea urchins are the main herbivores, and they can radically transform these ecosystems. In the Mediterranean Sea there are two species of sea urchin which are the most common herbivores of the Mediterranean: *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula*. The present study focuses on evaluating the effects of increasing temperatures on the two species of echinoderms, examining both the consequences at the somatic and at the ethological levels. In order to examine this issue, different temperature scenarios (23, 25, 27 and 29°C) were simulated and the sea urchins were fed with three coastal marine macrophytes; *Halopteris scoparia*, *Padina pavonica* and *Cystoseira stricta*. The different temperature conditions were maintained for 3 months. The results of this study suggest that 25°C is an optimum temperature in terms of the consumption rates of both species of urchins, both exhibiting their maximum at that temperature. This temperature, however, appears to be a threshold, since if the temperature continues to rise, the effects on consumption become negative, with 29°C being critical for the species. The effect of temperature on consumption affects the two species in a different way both in speed and intensity, since *P. lividus* responds before and the magnitude of the effect is greater. In contrast, in *A. lixula* the response of the consumption to increased temperature is observed later and it is smaller in magnitude. On the other hand, *A. lixula* suffers more the physical consequences of higher temperatures, and we observe the degradation of the epidermis. The results obtained when studying the growth, gonad weight, intestine weight and Aristotle's lantern reveal once again that 25°C is an optimum temperature for *Paracentrotus lividus*, with 29°C being a temperature with clear negative effects on both species. Taking into account the increase in temperature of the Mediterranean waters predicted from climate change models and the data obtained in this study, it is expected that the populations of *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* will be affected. Changes in the populations of *P. lividus* and *A. lixula* will likely have strong ecological impacts on the subtidal benthic

communities as both species are key in determining the composition and abundance of primary producers of those community. Considering the ecological importance of these marine macrophyte ecosystems, it is important to note that their functioning can be altered by temperature-driven changes in the feeding behavior and possibly the populations of the sea urchins that consume them.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	7
2. METODOLOGÍA	11
2.1 Especies de estudio	11
2.2 Diseño experimental	12
2.3 Análisis estadístico	15
3. RESULTADOS	16
3.1 Parámetros biológicos	16
Mortalidad	16
Crecimiento y peso del esqueleto.....	17
Linterna de Aristóteles	19
Intestino	20
Gónadas	22
3.2 Consumo y preferencia	23
4. DISCUSIÓN	27
5. CONCLUSIONES	33
6. AGRADECIMIENTOS	34
7. BIBLIOGRAFÍA	35

ÍNDICE de figuras y tablas

Figura 1. <i>Paracentrotus lividus</i> y <i>Arbacia lixula</i>	11
Figura 2. <i>Halopteris scoparia</i> , <i>Padina pavonica</i> y <i>Cystoseira stricta</i>	12
Figura 3. Esqueleto, gónadas, intestino y linterna de Aristóteles de <i>Arbacia lixula</i>	14
Figura 4. Porcentaje de <i>Arbacia lixula</i> afectados por la pérdida de púas y/o muerte.....	16
Figura 5. Crecimiento de los erizos <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	18
Figura 6. Peso seco del esqueleto de <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	18
Figura 7. Efecto visual del efecto de la temperatura en <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	19
Figura 8. Peso seco de la linterna de Aristóteles en <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	20
Figura 9. Peso seco del intestino de <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	21
Figura 10. Peso seco de las gónadas de los erizos <i>P. lividus</i> y <i>A. lixula</i>	22
Figura 11. Tasas de consumo de <i>P. lividus</i> (A) y <i>A. lixula</i> (B).....	24
Figura 12. Efectos acumulativos de la temperatura sobre el consumo.....	25
Figura 13. Porcentaje de las algas consumidas	26

Tabla 1. Resultados del análisis de la varianza del diámetro inicial.....	16
Tabla 2. Resultados del análisis de la covarianza del crecimiento.....	17
Tabla 3. Resultados del análisis de la covarianza del Peso del esqueleto.....	17
Tabla 4. Resultados del ANCOVA del Peso de la linterna de Aristóteles y de su Índice ...	19
Tabla 5. Resultados del ANCOVA del Peso del intestino y del Índice somato-digestivo...	21
Tabla 6. Resultados del ANCOVA del Peso seco de las gónadas y del Índice gonádico . .	22
Tabla 7. Resultados del análisis de la covarianza de medidas repetidas de los efectos de la temperatura sobre el consumo en el tiempo.....	23
Tabla 8. Resultados del análisis de la covarianza de dos vías del consumo final normalizado por el peso (mg consumido/día · mg erizo)	24

1. INTRODUCCIÓN

El cambio climático es una de las alteraciones del medio que afectan a la biosfera de manera más general y representa una de las mayores amenazas para el funcionamiento de los ecosistemas tanto acuáticos como terrestres (Rosenzweig et al., 2007). Los cambios globales están avanzando más rápido de lo que se había previsto (IPCC, 2007); la atmósfera y el océano se han calentado, los volúmenes de nieve y hielo han disminuido, el nivel del mar se ha elevado y las concentraciones de gases de efecto invernadero han aumentado (IPCC 2013).

El exceso de CO₂ (incrementado un 40% desde la era preindustrial, (IPCC 2013)) altera la química del carbono del océano (Caldeira y Wickett, 2003) provocando su acidificación (variación de pH de -0,1 desde la era preindustrial, (IPCC 2013)) lo que acarrea grandes consecuencias para el medio natural. Pero además del problema de la acidificación, hay que prestarle especial atención al incremento de la temperatura, ya que cada uno de los tres últimos decenios ha sido sucesivamente más cálido que cualquier decenio anterior (IPCC 2013); la temperatura superficial media global ha incrementado en +0,82°C en los últimos 130 años y se estima que aumente entre 1,1°C y 4,1°C para finales del siglo XXI (IPCC, 2013).

El calentamiento global afecta a todas las regiones del planeta, pero el 90% de la energía acumulada se queda en el océano, y más del 60% del incremento neto de energía se almacena en la capa superior de éste (0-700 metros) (IPCC, 2013), por lo que las consecuencias en estas zonas pueden ser más destacables, y los ecosistemas que se encuentran en estas zonas más sensibles a las perturbaciones. Además, particularmente, modelos climáticos prevén que la cuenca mediterránea será una de las regiones más afectadas (IPCC, 2007), donde se predice un aumento de la temperatura superficial ($3.4 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ para finales de siglo; IPCC 2013), y un incremento en la frecuencia e intensidad de los episodios climáticos extremos, por lo que se cree que estos cambios se intensificarán y se generalizarán en el futuro (IPCC, 2007).

Este calentamiento tendrá mayores consecuencias en las comunidades costeras, ya que estas zonas también se ven altamente afectadas por otros impactos humanos como son la destrucción del hábitat, la contaminación, o la eutrofización (Boudouresque et al., 2009), impactos que son aún mayores en zonas de densidad poblacional alta, como son las costas del Mediterráneo occidental (Malvárez et al., 2000). Realizar estudios que aborden la problemática del calentamiento en esta zona se vuelve por lo tanto más significativo. Además, hay que tener en cuenta que el litoral

mediterráneo tiene una gran relevancia en términos socio-económicos, ya que los recursos marinos son de vital importancia para la subsistencia y el desarrollo de la sociedad mediterránea (Costanza *et al.* 1997), de manera que esta zona cobra un especial interés, no solo ecológico, sino también social.

El aumento de la temperatura tiene consecuencias directas sobre el metabolismo de los organismos (Price *et al.*, 2012). La teoría metabólica ecológica (MTE) es una teoría cuantitativa que relaciona la variación de la tasa metabólica con el tamaño del cuerpo y la temperatura. Esta teoría se basa en la idea de que al aumentar la temperatura la cinética enzimática de los procesos metabólicos básicos también incrementa (Brown *et al.*, 2004), modificando la tasa metabólica de los individuos, lo cual a su vez alterará procesos ecológicos en todos los niveles de organización.

Para conocer el efecto final de la variación de un factor ambiental global (como es la temperatura) sobre una comunidad es necesario que se integren las relaciones existentes entre los organismos de dicha comunidad, ya que la interacción entre organismos es una de las fuerzas más relevantes en la estructuración de las comunidades y es comúnmente dependiente del clima (Angilletta, 2009), de modo que si se modifica un factor global, como la temperatura, las consecuencias biológicas se aprecian a varios niveles (Harley *et al.*, 2006, O'Connor 2009). A nivel individual, se pueden observar cambios en el rendimiento: consumo, crecimiento y reproducción. A nivel de población los cambios afectan a procesos de transporte (Ej. cambios en corrientes oceánicas cambian el transporte de las larvas y por lo tanto la distribución de la especie (Harley *et al.*, 2006)) que influyen en la dispersión y reclutamiento de los organismos. A nivel de comunidad se modifican las interacciones tróficas y las relaciones de competencia (Voigt *et al.* 2003, Harley *et al.* 2006, Pincebourde *et al.* 2008, O'Connor 2009) alterándose así el equilibrio global del ecosistema.

A menudo, un par de interacciones clave contribuyen a mantener la composición y el funcionamiento de una comunidad o ecosistema (Paine, 1992). La relación inter-específica planta-herbívoro es una de éstas interacciones y es una de las más estudiadas debido a su gran importancia ecológica, ya que la fuerza de esta interacción determina la composición, distribución y la abundancia de los productores primarios de la comunidad (Paine 1992, O'Connor 2009, Kordas *et al.*, 2011). En comunidades marinas templadas, los erizos de mar son los principales herbívoros, desempeñando un papel primordial en la distribución y densidad de macrófitos, definiendo la estructura de las comunidades bentónicas submareales (Sala *et al.*, 1998, Hay M., 2003, Privitera *et al.*, 2008).

Según Byrne et al., (2009) la temperatura es uno de los factores ambientales más determinantes en la distribución, fisiología, morfología y comportamiento de los invertebrados marinos, por lo que la comprensión del rol que ejercen los erizos de mar y las consecuencias que tendrá el aumento de temperatura para el ecosistema es un objetivo básico en la investigación biológica litoral mediterránea.

Bajo condiciones de estrés (ej., restricción alimentaria, competencia) los erizos de mar suelen mostrar cambios en su rendimiento, modificando ciertos parámetros biológicos, tanto somáticos (tamaño y peso del cuerpo y/o del aparato masticador (Levitan 1991, Thomas et al., 2005b)), como reproductivos (cantidad y calidad de las gónadas (Spirlet 2000, Thomas et al., 2005b, Gianguzza et al., 2010)). Cambios en un factor global como es la temperatura también podría considerarse como un factor de estrés, de manera que los parámetros de los erizos podrían verse influenciados.

Paracentrotus lividus y *Arbacia lixula* son los herbívoros más abundantes en el litoral mediterráneo (Privitera et al., 2008, Agnetta et al., 2012) y son considerados como especies clave en las comunidades bentónicas de aguas someras. Ambas especies coexisten y generalmente se considera que comparten un papel ecológico similar (Sala et al., 1998, Boudouresque & Verlaque., 2007), aunque estudios recientes usando isótopos estables sugieren que *A. lixula* puede también considerarse un omnívoro con tendencia a la carnivoría, jugando un papel importante no solo en la distribución y abundancia de las macroalgas, sino también sobre los invertebrados bentónicos de la comunidad (Wangenstein, 2013a)

Arbacia lixula es considerada una especie termófila con afinidades tropicales (Gianguzza et al., 2010, Wangenstein et al., 2013b). Parece que *A. lixula* probablemente se originó en la región del Atlántico tropical, y se extendió en todo el Mediterráneo durante el último período interglacial del Pleistoceno (Wangenstein et al., 2012). Durante este período, en el mar Mediterráneo las temperaturas mínimas superficiales en invierno eran superiores a los 19°C y esto podría haber facilitado que larvas de *A. lixula* de la población del Atlántico tropical colonizaran el norte del Mediterráneo a través del estrecho de Gibraltar (Wangenstein et al., 2012). En un escenario de aumento de temperatura *A. lixula* podría verse favorecido, tal como sugiere la expansión que se está observando de dicha especie en el Mediterráneo y que podría ser debida a un mayor éxito larval impulsado por el calentamiento climático en curso (Wangenstein et al., 2014). Por otro lado, *Paracentrotus lividus* no se considera una especie termófila, ya que los 29°C se considera que puede ser un umbral mortal para la especie. De hecho, es particularmente común en regiones donde la

temperatura del agua en invierno es de 10-15°C y en verano es de 18-25°C (Boudouresque & Verlaque., 2007)

La mayor parte de trabajos que han mirado efectos del calentamiento en erizos se han focalizado sobretodo en la tolerancia de los estadios larvarios al aumento de la temperatura, o bien han examinado aspectos de fertilización en adultos (Guianguza et al., 2010, Privitera et al., 2011, Wangensteen et al., 2013b,c, Guianguza et al., 2014), pero los efectos de la temperatura en estadios más tardíos y en sus implicaciones para la herbivoría prácticamente no han sido explorados. Por estas razones, he realizado un estudio para contribuir al conocimiento de cómo el aumento de la temperatura en la Mar Mediterráneo influencia a los dos principales invertebrados herbívoros y sus posibles repercusiones en la comunidad.

Objetivos de la presente tesis:

- Evaluar los efectos del aumento de temperatura sobre parámetros biológicos, tanto somáticos como reproductivos, de individuos adultos de *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula*.
- Determinar los efectos de la temperatura en la interacción herbívoro-alga, analizando el consumo y la preferencia alimentaria de *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* en respuesta a un aumento de la temperatura.

2. METODOLOGÍA

2.1 Especies de estudio

El trabajo se realizó con *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* (Figura 1) ya que son las dos principales especies de invertebrados herbívoros en el Mediterráneo y tienen por tanto una gran importancia ecológica en las comunidades bentónicas de aguas someras.



Figura 1. *Paracentrotus lividus* (Linnaeus, 1758), a la izquierda y *Arbacia lixula* (Lamarck, 1816) a la derecha (Wangensteen OS, 2013).

En mayo de 2014 en las costas de Sant Elm (39° 34' 51.416" N 2° 21' 2.917" E), Mallorca, se llevó a cabo la recogida de un total de 72 individuos adultos de erizos (de entre 4 y 6 cm de diámetro de caparazón); 36 *Arbacia lixula* y 36 *Paracentrotus lividus*, para la realización del experimento y toma de datos. La recolección se llevó a cabo manualmente a una profundidad aproximada de entre 1 y 3 metros, y el transporte hasta las instalaciones del PalmaAquarium se realizó en agua marina a temperatura ambiente (20°C) en neveras portátiles.

Para examinar los efectos en el comportamiento alimenticio de dichos erizos, se trabajó con tres especies de algas pardas muy comunes de los fondos someros rocosos del litoral mallorquín: *Halopteris scoparia*, *Padina pavonica* y *Cystoseira stricta* (Figura 2). Estas especies fueron recogidas en la misma zona de donde fueron extraídos los erizos. Para la correcta recolección de las algas se utilizaron tijeras y bolsas de red y para su transporte hasta las instalaciones donde serían coladas y congeladas utilizamos una vez más neveras portátiles.

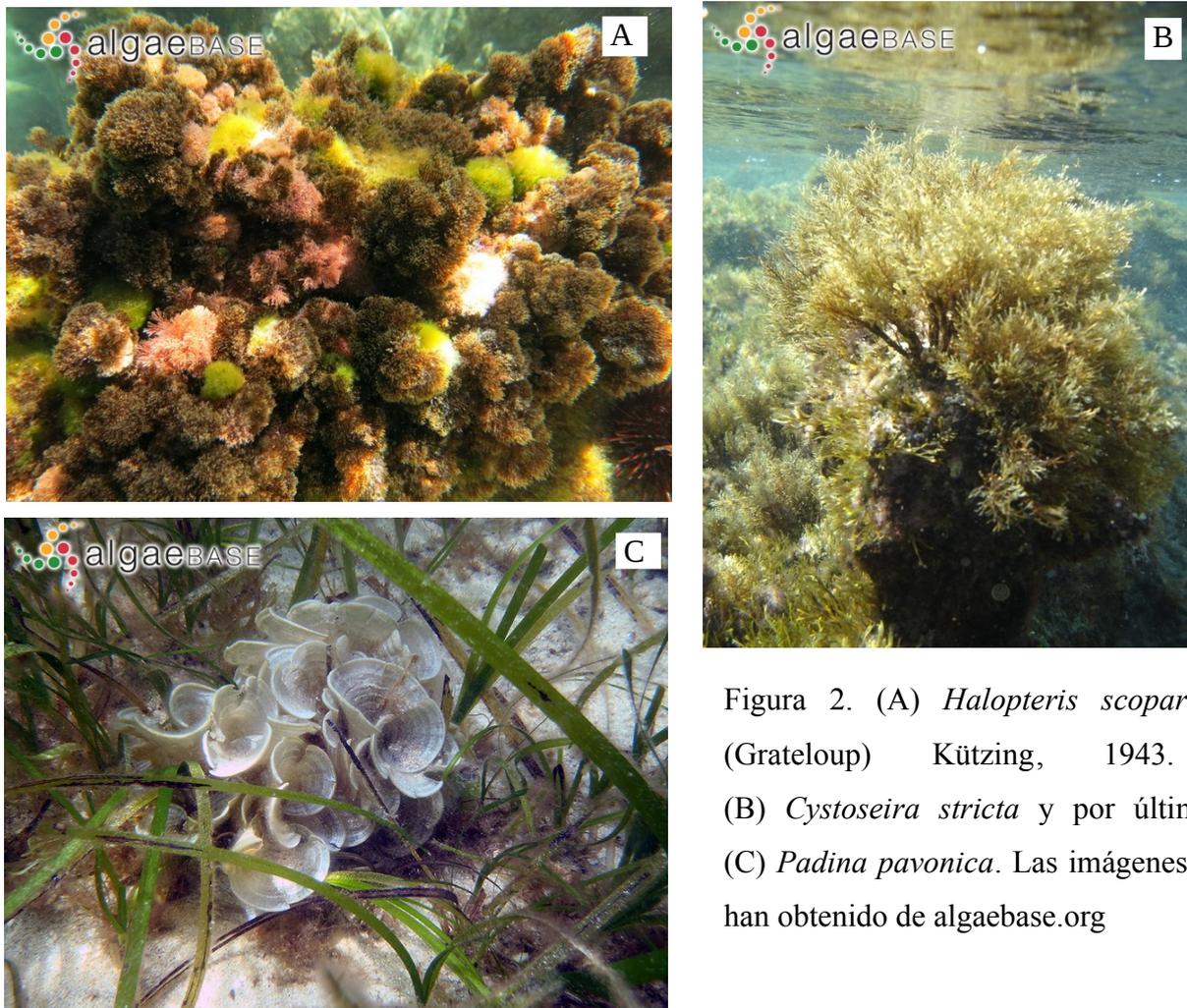


Figura 2. (A) *Halopteris scoparia* (Grateloup) Kützing, 1943. (B) *Cystoseira stricta* y por último (C) *Padina pavonica*. Las imágenes se han obtenido de algaebase.org

2.2 Diseño experimental

Una vez en el PalmaAquarium, los erizos se repartieron equitativamente en (4) tanques de 1000L provistos de un sistema de circulación continuo, con una entrada constante de agua a 23°C y 36‰ de salinidad y con aireadores para mantener la concentración de gases disueltos en óptimas condiciones. Cada tanque contenía 18 jaulas individuales (9 *A. lixula* y 9 *P. lividus*) con un tamaño de 18x18x18cm (6L aproximadamente).

Para examinar cómo la temperatura influye en el consumo (tasas de consumo y preferencia) y desarrollo de los erizos, se establecieron 4 tratamientos de temperatura para los cuales se instalaron calentadores para alcanzar diferentes temperaturas en cada uno de los tanques; 23, 25, 27 y 29°C (± 0.5). Para lograr alcanzar estas temperaturas, se llevó a cabo un calentamiento paulatino del agua

para evitar choques térmicos a los erizos. De este modo, se aumentó la temperatura 1°C cada 5 días desde los 20°C de partida hasta la requerida por cada tanque. Este proceso de aclimatación duró 45 días, durante el cual se alimentó a los erizos de mar con *Ulva sp. ad libitum*, previamente recogida y congelada. Una vez obtenida la temperatura deseada (el 30 de junio), se mantuvieron las condiciones de temperatura constantes durante aproximadamente tres meses (finalización el 2 de Octubre). Las tomas de medidas de comportamiento alimenticio se iniciaron una vez los erizos habían estado sometidos a las condiciones experimentales durante un mínimo aproximado de 45 días.

Durante los tres meses de duración del experimento, los erizos fueron alimentados con las tres algas mencionadas con anterioridad (*Halopteris scoparia*, *Padina pavonica* y *Cystoseira stricta*) habiendo sido descongeladas previamente. Estas algas (entre 2 y 4 g de Peso Fresco de cada especie) se reponían cada 2 – 3 días con material nuevo.

La cuantificación de las tasas de consumo de los erizos (Peso Fresco consumido durante 24 horas) se realizó 5 veces, espaciadas aproximadamente 10 días entre sí (t1 = 14 Agosto; t2 = 25 de Agosto; t3 = 4 de Septiembre; t4 = 15 de Septiembre; t5 = 25 de Septiembre). Antes de ser pesadas (PF en mg) al inicio y al final del periodo experimental, las algas fueron pasadas por un colador de ensalada (20 vueltas) para eliminar el agua sobrante. Por último, se colocaron 3 controles sin herbivoría (jaulas con algas pero sin erizos) en cada tanque pudiendo así corregir las pérdidas de biomasa vegetal no causadas por el consumo.

La biomasa consumida se estimó a partir de $[(H_i \times C_f / C_i) - H_f]$; donde H_i y H_f son los pesos de tejido fresco expuestos a los herbívoros, inicial y final, respectivamente, y C_i y C_f son los pesos medios de los macrófitos control correspondientes, también inicial y final. A partir de estos datos se estimó el porcentaje de consumo relativo al total de biomasa consumida para realizar los análisis de preferencia alimenticia [ej. (consumo de *Halopteris filicina*/consumo total) * 100].

Al finalizar el experimento (tres meses), los erizos fueron llevados al Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA) y congelados para su posterior manipulación. En el laboratorio éstos se descongelaron y se diseccionaron, quedando diferenciados en: esqueleto, gónadas, intestino y linterna de Aristóteles (Figura 3). Todo debidamente etiquetado fue secado en la estufa (60°C) durante aproximadamente 3 días, hasta que el peso fue constante. Una vez obtenidos los pesos secos de las distintas partes, se calculó la relación existente entre las partes del cuerpo (Tomas et al., 2005, 2010).

Los índices calculados fueron:

- a) Índice gonádico (IG) = (Peso seco de las gónadas /Peso seco total)*100
- b) Índice somato-digestivo (ISD) = (Peso seco intestino/ Peso seco total)*100.
- c) Índice de la linterna de Aristóteles (LI) = (Peso seco de la linterna/ Peso seco total)*100

El IG se consideró para reflejar el rendimiento reproductivo (Vadas., 1977) y LI junto con ISD representan la inversión energética del organismo en alimentación (Levitan, 1991).

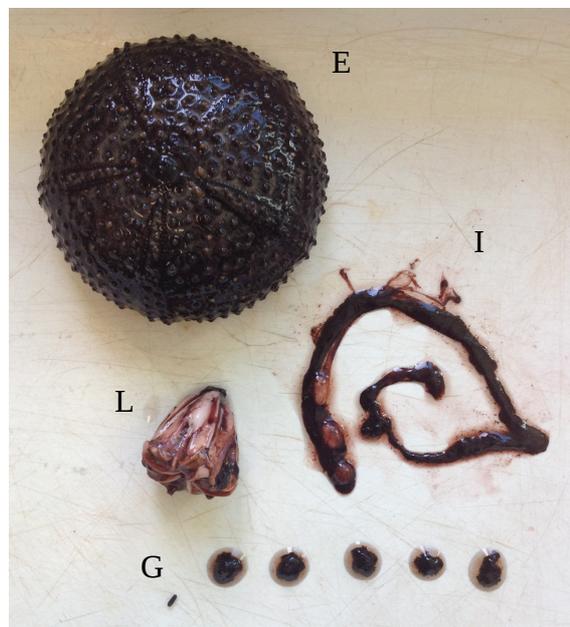


Figura 3. Esqueleto (E), gónadas (G), intestino (I) y linterna de Aristóteles (L) de un ejemplar de *Arbacia lixula*.

Obs: Las gónadas no estaban desarrolladas.

El crecimiento de cada erizo se obtuvo a partir de la diferencia de diámetros. La medida del diámetro inicial (antes del inicio del experimento) y la medida final del mismo justo antes de la retirada del experimento, nos proporciona la herramienta necesaria para estimar el crecimiento de los erizos durante el periodo en el que han estado sometidos a las diferentes condiciones de temperatura.

2.3 Análisis estadístico.

Para evaluar los efectos acumulativos de la temperatura sobre el consumo (Evolución de la tasa de consumo mg PF/día en el tiempo) se realizó un análisis de la covarianza (ANCOVA) de medidas repetidas, considerando como variable dependiente el consumo en el tiempo (5 tiempos); y como variables categóricas la Especie, con dos niveles; *P. lividus* y *A. lixula* y la Temperatura, con 4 niveles; 23, 25, 27 y 29°C; y el diámetro inicial del individuo se usó como covariable.

Los efectos de la temperatura y de la especie de erizo sobre el consumo final de algas se analizó a través de un ANCOVA de dos vías, normalizando los datos en función del peso (mg consumido/día · mg erizo). Las preferencias alimenticias (consideradas como porcentaje de biomasa consumido) se analizaron mediante Hotelling test modificados (Lockwood 1998, Price 2004).

Para analizar los distintos parámetros biológicos (tanto los pesos secos de las variables estudiadas como los índices) se realizaron ANCOVAs de dos vías, considerando como variable categórica la Especie, con dos niveles (*P. lividus* y *A. lixula*) y la Temperatura, con 4 niveles (23, 25, 27 y 29°C), y usando el diámetro inicial como covariable.

Las asunciones de normalidad y homogeneidad de varianzas se examinaron con el test de Kolmogorov-Smirnov y con el test de Cochran, respectivamente. Para aquellas variables en las cuales se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron test a posteriori de Newman-Keuls (SNK). Para todo ello se utilizó el programa STATISTICA, menos para los análisis de preferencia, que se utilizó el programa R.

3. RESULTADOS

El tamaño inicial de los erizos difirió entre especies (Tabla 1) siendo el de *Paracentrotus lividus* (Promedio=5,05± 0,06 (SE); F(1,64)= 17,63; p<0,001) ligeramente superior al de *Arbacia lixula* (Promedio= 4,62 + 0,06 (SE)). Por esta razón en todos los análisis estadísticos se utilizó el diámetro inicial como covariable.

	Df	MS	F	p
Temperatura	3	0,063	0,48	0,69
Especie	1	2,329	17,63	<0,01
Temperatura*Especie	3	0,045	0,34	0,79
Error	64	0,132		

Tabla 1. Resultados ANOVA evaluando las diferencias en el diámetro inicial.

3.1 Parámetros biológicos.

Mientras que prácticamente no se observó mortalidad en *P. lividus* durante la realización del experimento (solamente 1 individuo del tratamiento de 23°C a la décima semana), en *A. lixula* se observaron importantes efectos negativos con el aumento de temperatura, tanto a nivel de pérdida de púas, como a nivel de mortalidad (Figura 4). Los individuos asemejaban enfermos, mostrando un deterioro de la epidermis y del sistema ambulacral, resultando en necrosis epidérmica y la liberación de espinas, dando lugar finalmente a la muerte del individuo.

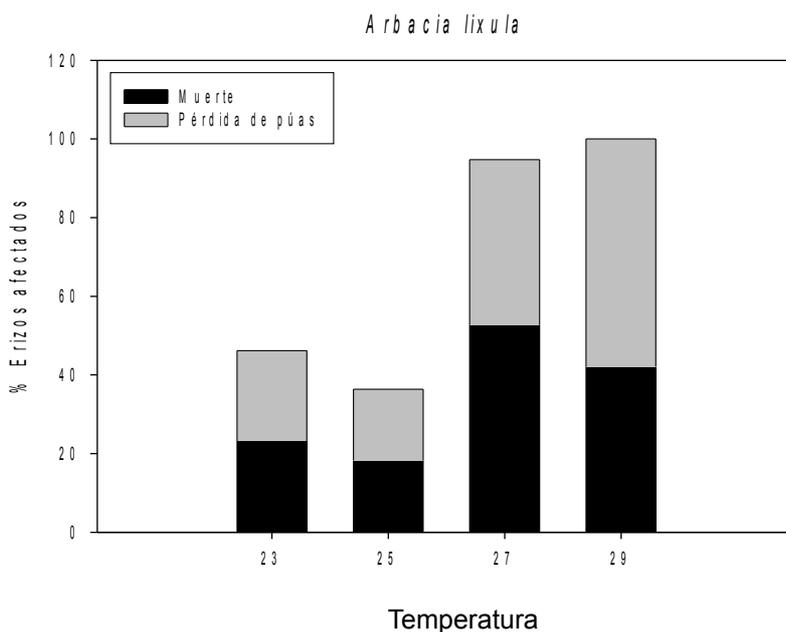


Figura 4. Porcentaje de individuos de *Arbacia lixula* afectados por la pérdida de púas y/o muerte al cabo de 3 meses de tratamiento en las distintas temperaturas.

Los *P. lividus* de 29°C que respondieron perdiendo púas lo hicieron hacia la parte final del experimento (décima semana), mientras que *A. lixula* mostraron estos síntomas desde la primera toma de medidas (sexta semana).

Las tasas de crecimiento no difirieron entre especies, y tampoco se obtuvieron efectos de temperatura claros. Si bien se aprecia una tendencia a disminuir el crecimiento a mayores temperaturas, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 2, Figura 5). Por otro lado, la temperatura sí afectó al peso del esqueleto (Tabla 3, Figura 7), siendo significativamente más bajo a 27°C y 29°C (SNK) que a 23°C y 25°C y siempre mayor para *P. lividus* que para *A. lixula*.

	Df	MS	F	p
Diámetro inicial	1	1,857	12,066	<0,01
Temperatura	3	0,218	1,421	0,244
Especie	1	0,025	0,167	0,683
Temperatura*Especie	3	0,138	0,899	0,446
Error	63	0,153		

Tabla 2. Resultados del ANCOVA del crecimiento, para evaluar el efecto de la temperatura sobre el cambio de tamaño tras 3 meses de tratamiento.

	Df	MS	F	p
Diámetro inicial	1	130,1913	17,79	<0,01
Temperatura	3	76,3124	10,428	<0,01
Especie	1	435,4347	59,503	<0,01
Temperatura*Especie	3	8,2612	1,128	0,344
Error	63	7,3178		

Tabla 3. Resultados del ANCOVA del Peso del esqueleto, para evaluar los efectos de la temperatura sobre el peso del esqueleto, durante los 3 meses de tratamiento en ambas especies de erizo.

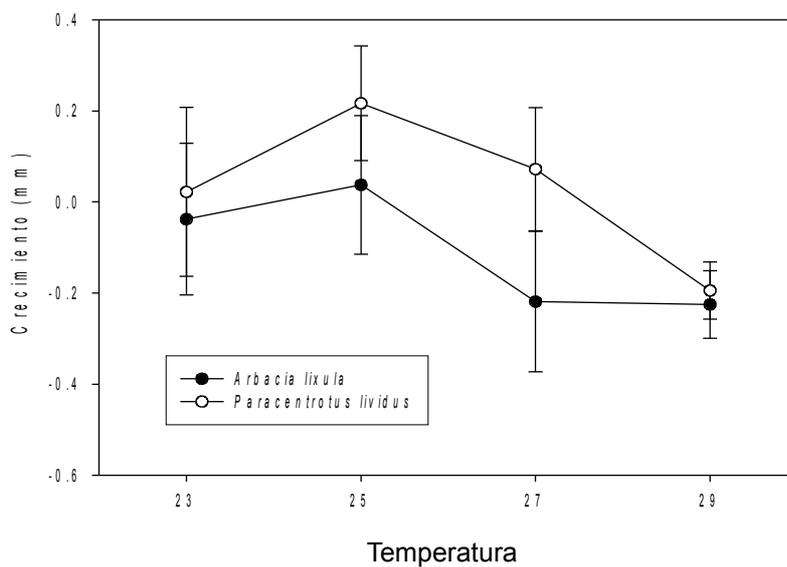


Figura 5. Crecimiento del esqueleto (diferencia entre diámetro inicial y final) de los erizos *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* al finalizar los 3 meses de tratamiento a las diferentes temperaturas.

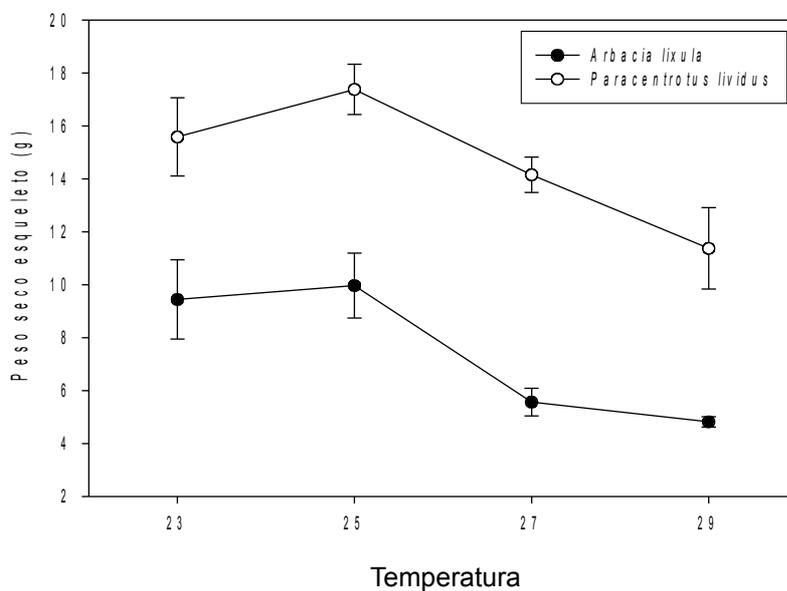


Figura 6. Peso seco del esqueleto de *P. lividus* y *A. lixula* después de los 3 meses de tratamiento estando sometidos a las diferentes temperaturas.

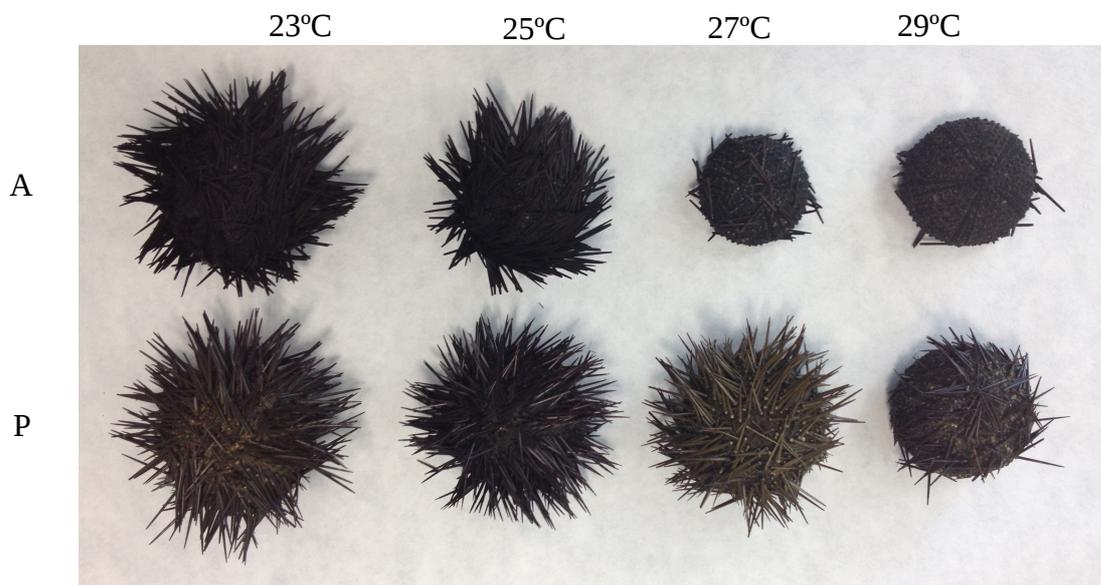


Figura 7. Información visual sobre los efectos de los tratamientos a las diferentes temperaturas sobre los erizos. Individuos de *Arbacia lixula* en la zona superior de la foto. En la parte inferior tenemos los especímenes de *Paracentrotus lividus* correspondientes a cada temperatura.

El peso seco de la linterna de Aristóteles no se vio influenciado por la temperatura pero sí por el diámetro inicial del individuo (Tabla 4A, Figura 8A). En cambio, la temperatura sí tuvo un efecto en el Índice de la linterna (LI), pero solamente en el caso de *A. lixula* (Tabla 4B, Figura 8B), siendo el LI de esta especie mayor a temperaturas más elevadas (27 y 29°C, SNK).

	Df	MS	F	p
Peso de la linterna de Aristóteles				
Diámetro inicial	1	1,224	27,678	<0,01
Temperatura	3	0,065	1,487	0,226
Especie	1	1,562	35,31	<0,01
Temperatura*Especie	3	0,043	0,989	0,403
Error	63	0,044		

Tabla 4A. Resultados del ANCOVA del Peso de la linterna de Aristóteles para evaluar los efectos de la temperatura sobre el aparato masticador tras los 3 meses de tratamiento.

Índice de la linterna de Aristóteles				
Diámetro inicial	1	2,741	0,331	0,566
Temperatura	3	61,852	7,481	<0,01
Especie	1	1349,763	163,261	<0,01
Temperatura*Especie	3	47,361	5,728	<0,01
Error	63	8,267		

Tabla 4B. Resultados del ANCOVA del Índice de la linterna de Aristóteles (LI), para evaluar los efectos de la temperatura sobre el aparato masticador tras los 3 meses de tratamiento.

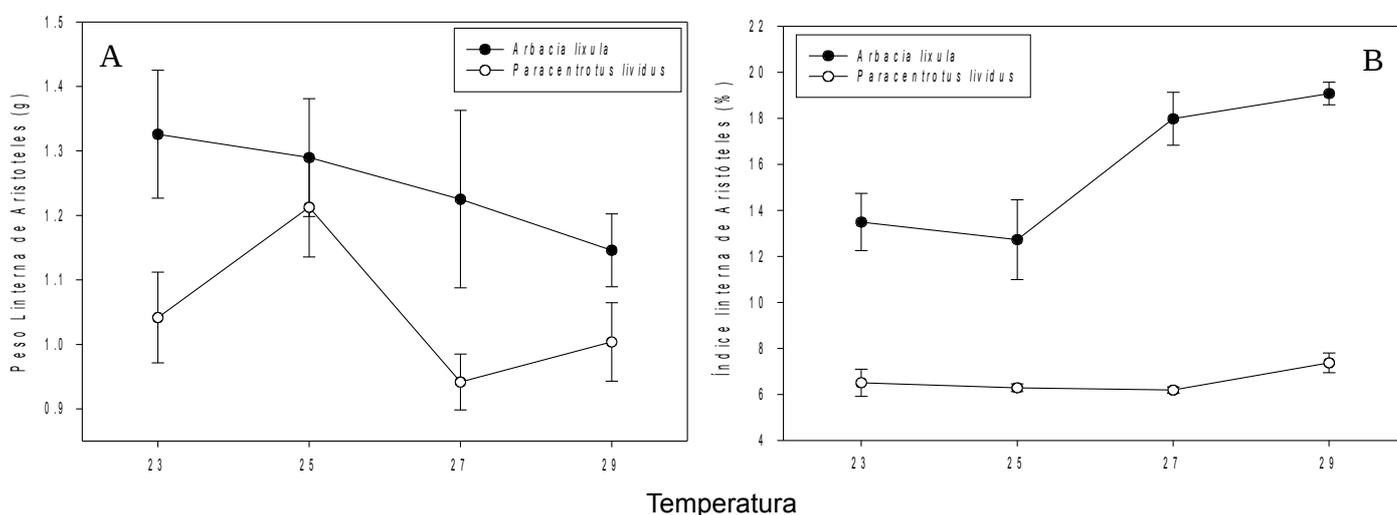


Figura 8. Peso seco de la linterna de Aristóteles (A) e Índice de la linterna de Aristóteles (B) en *P. lividus* y *A. lixula* después de 3 meses de tratamiento, sometidos a las diferentes temperaturas

La temperatura también influyó en el peso del intestino y su influencia difirió entre especies (Tabla 5, Figura 9). El peso del intestino desciende paulatinamente para *A. lixula* a medida que aumenta la temperatura, mientras que en *P. lividus* se observa un aumento claro a 25°C que contrasta con el valor a 29°C (SNK). Ambas especies presentan los valores más bajos para el peso del intestino a 29°C. Al tener en cuenta el peso del esqueleto y hacer el índice somato-digestivo, la influencia de la temperatura desaparece (Tabla 5, Figura 10B). Es decir, la proporción de intestino por el tamaño del individuo, es la misma independientemente de la temperatura.

	Df	MS	F	p
Peso intestino				
Diámetro inicial	1	0,000095	0,86	0,357
Temperatura	3	0,000355	3,226	0,028
Especie	1	0,000708	6,441	0,013
Temperatura*Especie	3	0,000100	0,91	0,441
Error	63	0,000110		
Índice somato-digestivo				
Diámetro inicial	1	0,002695	0,22	0,64
Temperatura	3	0,002674	0,218	0,883
Especie	1	0,146629	11,975	<0,01
Temperatura*Especie	3	0,017062	1,393	0,253
Error	63	0,012244		

Tabla 5. Resultados del ANCOVA para examinar el Peso del intestino y el Índice somato-digestivo, para evaluar los efectos de la temperatura tras los 3 meses de tratamiento.

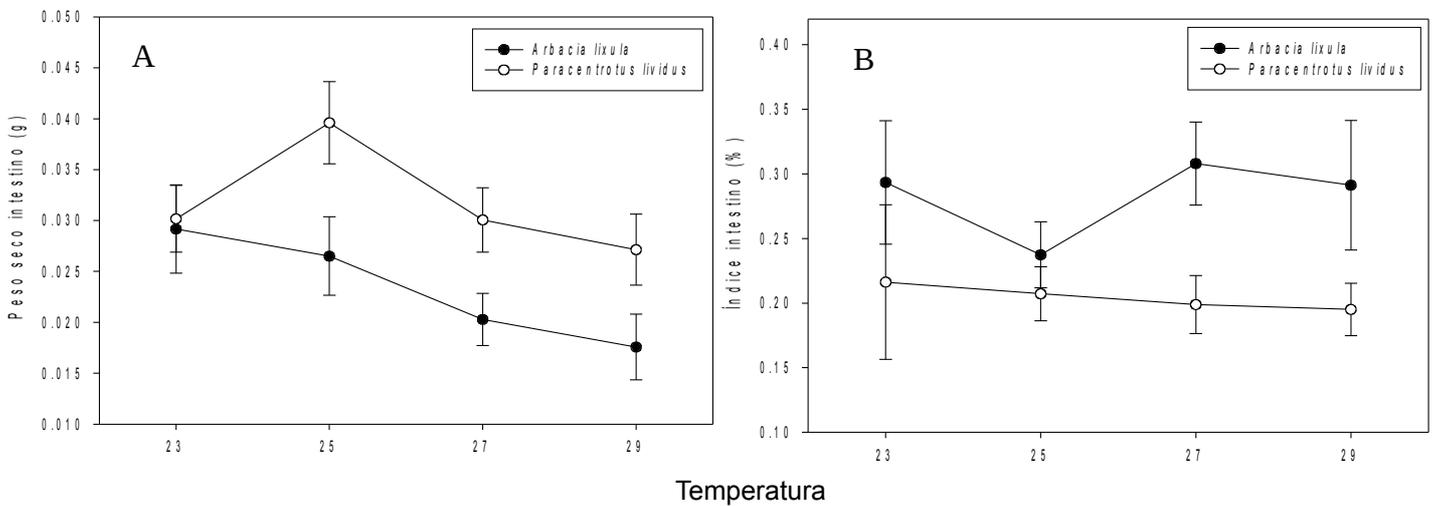


Figura 9. Peso seco del intestino (A) e Índice somato-digestivo (B) de *P. lividus* y *A. lixula* después de 3 meses de tratamiento sometidos a las diferentes temperaturas.

De manera similar al intestino, la temperatura influyó en el peso de las gónadas y su influencia fue distinta entre especies (Tabla 6, Figura 10). Mientras que las gónadas de *A.lixula* son prácticamente inexistentes en todos los tratamientos, en *P. lividus* se puede apreciar un aumento claro a 25°C (SNK). Las mismas tendencias se observan para el índice gonádico (Tabla 6, Figura 10B).

	Df	MS	F	p
Peso gónadas				
Diámetro inicial	1	0,04	1,847	0,178
Temperatura	3	0,272	12,562	<0,01
Especie	1	0,609	28,102	<0,01
Temperatura*Especie	3	0,312	14,386	<0,01
Error	63	0,021		
Índice gonádico				
Diámetro inicial	1	0,874	1,724	0,193
Temperatura	3	5,635	11,110	<0,01
Especie	1	22,284	43,937	<0,01
Temperatura*Especie	3	7,177	14,152	<0,01
Error	63	0,507		

Tabla 6. Resultados del ANCOVA del Peso seco de las gónadas y del Índice gonádico, para evaluar los efectos de la temperatura en las gónadas de las dos especies de erizo tras los 3 meses de tratamiento.

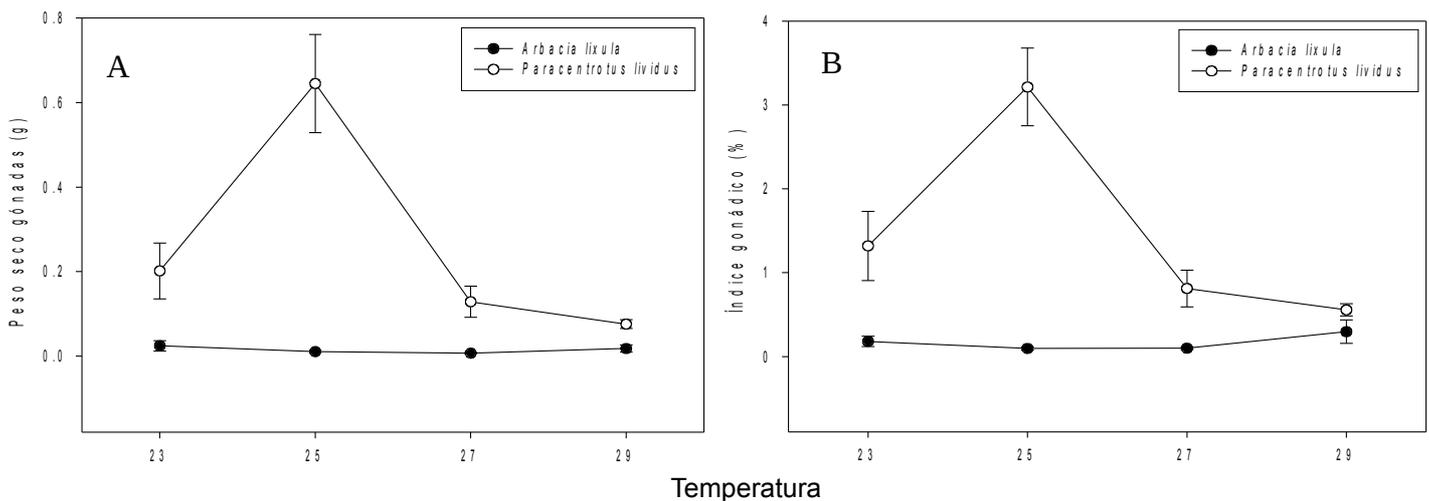


Figura 10. Peso seco de las gónadas (A) e Índice gonádico (B), de los erizos *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* después de 3 meses sometidos a los diferentes tratamientos de temperatura.

3.2 Consumo y Preferencia

Se observa un efecto de la temperatura en las tasas de consumo, el cual difiere entre especies (Tabla 7, Figura 11). Las tasas de consumo de *P. lividus* son más elevadas que las de *A. lixula*. Además, el efecto de la temperatura en *P. lividus* se aprecia desde el inicio del experimento (Figura 11), ya que los consumos quedan bien diferenciados según tratamientos desde la primera toma de medidas (aproximadamente 1 mes y medio después de la recogida inicial de los erizos), presentando a 25°C la mayor tasa de consumo y a 29°C la menor. Así pues, *P. lividus* responde antes que *A. lixula* a las condiciones del tratamiento; las diferencias entre temperaturas en *P. lividus* se evidencian desde t2 (octava semana), y en *A. lixula* este efecto no se observa hasta t5 (undécima semana; SNK). Además, si nos fijamos en la temperatura de 29°C, *P. lividus* presenta diferencias estadísticamente relevantes entre las 3 primeras medidas y las dos últimas, mientras que en *A. lixula* solo se diferencia el primer consumo del último (SNK). Esto deja entrever que las consecuencias del efecto de la temperatura sobre el consumo/día es mayor en *P. lividus* que en *A. lixula*.

	Df	MS	F	p
Diámetro inicial	1	802838	0,926	0,339
Temperatura	3	30029751	34,658	<0,01
Especie	1	350311723	404,303	<0,01
Temperatura*Especie	3	9893199	11,418	<0,01
Error	63	866458		
TIEMPO	4	668563	1,517	0,197
TIEMPO*Diámetro inicial	4	441312	1,001	0,407
TIEMPO*Temperatura	12	1926794	4,374	<0,01
TIEMPO*Especie	4	2644597	6,003	<0,01
TIEMPO*Temperatura*Especie	12	699255	1,587	0,095
Error	252	440489		

Tabla 7. Resultado del ANCOVA de medidas repetidas realizado para evaluar los efectos acumulativos de la temperatura sobre el consumo en el tiempo (Evolución de la tasa de consumo mg/día en el tiempo).

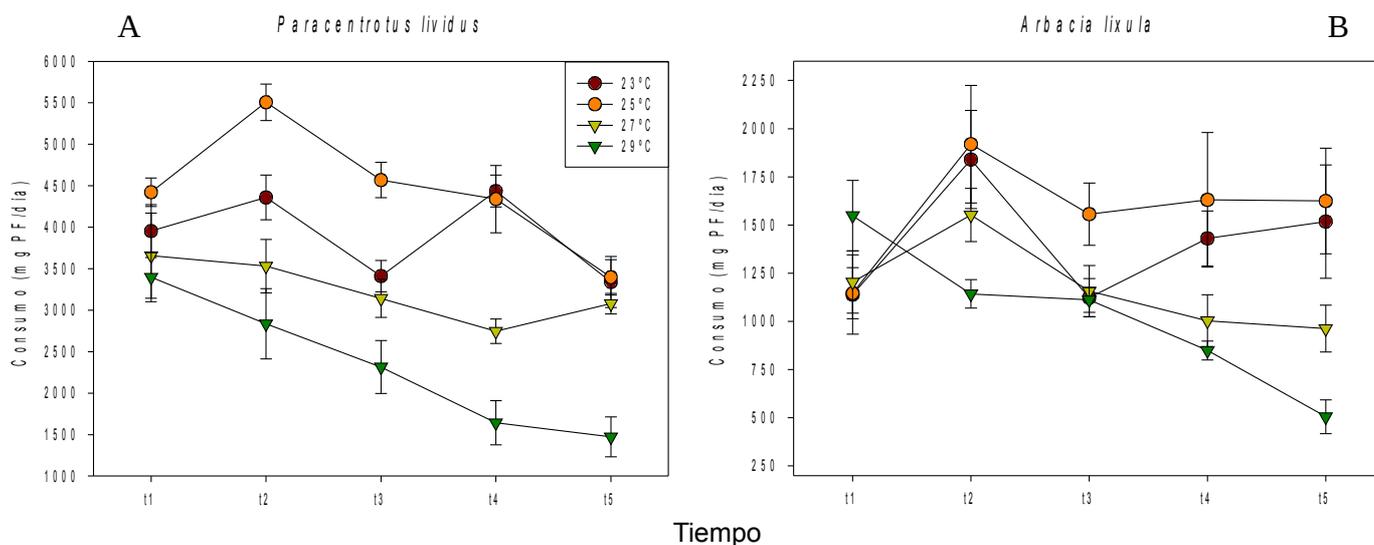


Figura 11. Tasas de consumo de *Paracentrotus lividus* (A) y *Arbacia lixula* (B) a las diferentes temperaturas. El tiempo entre medidas es aproximadamente de 10 días. *Nótese la diferencia de escala entre gráficas.

Al comparar las tasas de consumo obtenidas a los 3 meses de tratamiento (t5) teniendo en cuenta el peso del individuo, observamos un efecto negativo de la temperatura en el consumo, presentando a 29°C la menor tasa de consumo. Este efecto no difiere entre las especies de erizos (Tabla 8, Figura 12).

	Df	MS	F	p
Diámetro i	1	0,000663	0,071	0,79
Temperatura	3	0,050	5,448	<0,01
Especie	1	0,024	2,606	0,111
T x E	3	0,003	0,341	0,795
Error	63	0,009		

Tabla 8. Resultados del ANCOVA de dos vías del consumo final normalizado por el peso (mg consumido/día · mg erizo) para evaluar los efectos de la temperatura y de la especie sobre el consumo final de algas (pasados 3 meses de tratamiento).

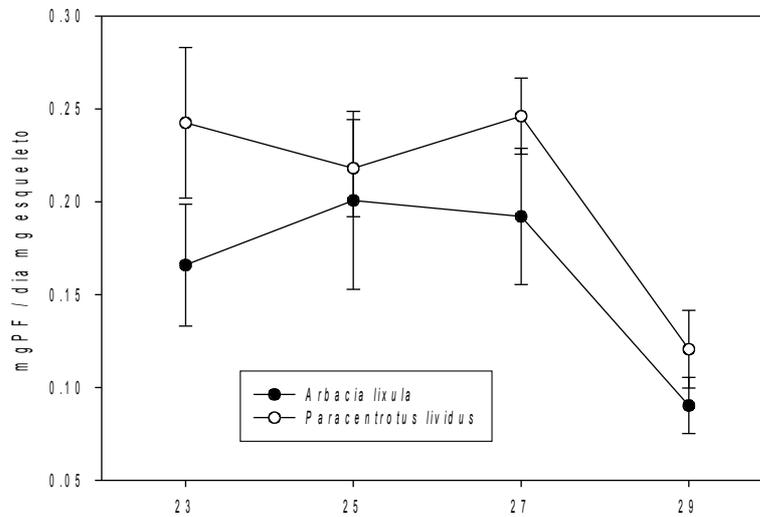


Figura 12. Efectos acumulativos de la temperatura sobre el consumo, extraído a partir de la última medida tomada en el tiempo (t5; pasados 3 meses de tratamiento).

En lo que se refiere al patrón de preferencias alimenticias, se observa una preferencia por *Padina pavonica* antes que por *Halopteris scoparia* y/o *Cystoseira stricta* como algo generalizado en *P. lividus* (Figura 13). A medida que aumenta la temperatura esta preferencia se acentúa, de manera que a 23 y 25°C se pueden considerar dos grupos de alimentos (a) *Halopteris scoparia* y *Padina pavonica* (b) *Cystoseira stricta*, mientras que a 27 y 29°C aparece una diferencia de preferencia entre *Halopteris scoparia* y *Padina pavonica*, de manera que detectamos la siguiente preferencia: *Padina pavonica* > *Halopteris scoparia* > *Cystoseira stricta*. En el caso de *Arbacia lixula* se obtienen resultados muy similares a los de *P. lividus*; hay una preferencia generalizada por *Padina pavonica*, pero se observan dos grupos de alimentos en todos los tratamientos (a) *Halopteris scoparia* y *Padina pavonica* por un lado y (b) *Cystoseira stricta*, por otro.

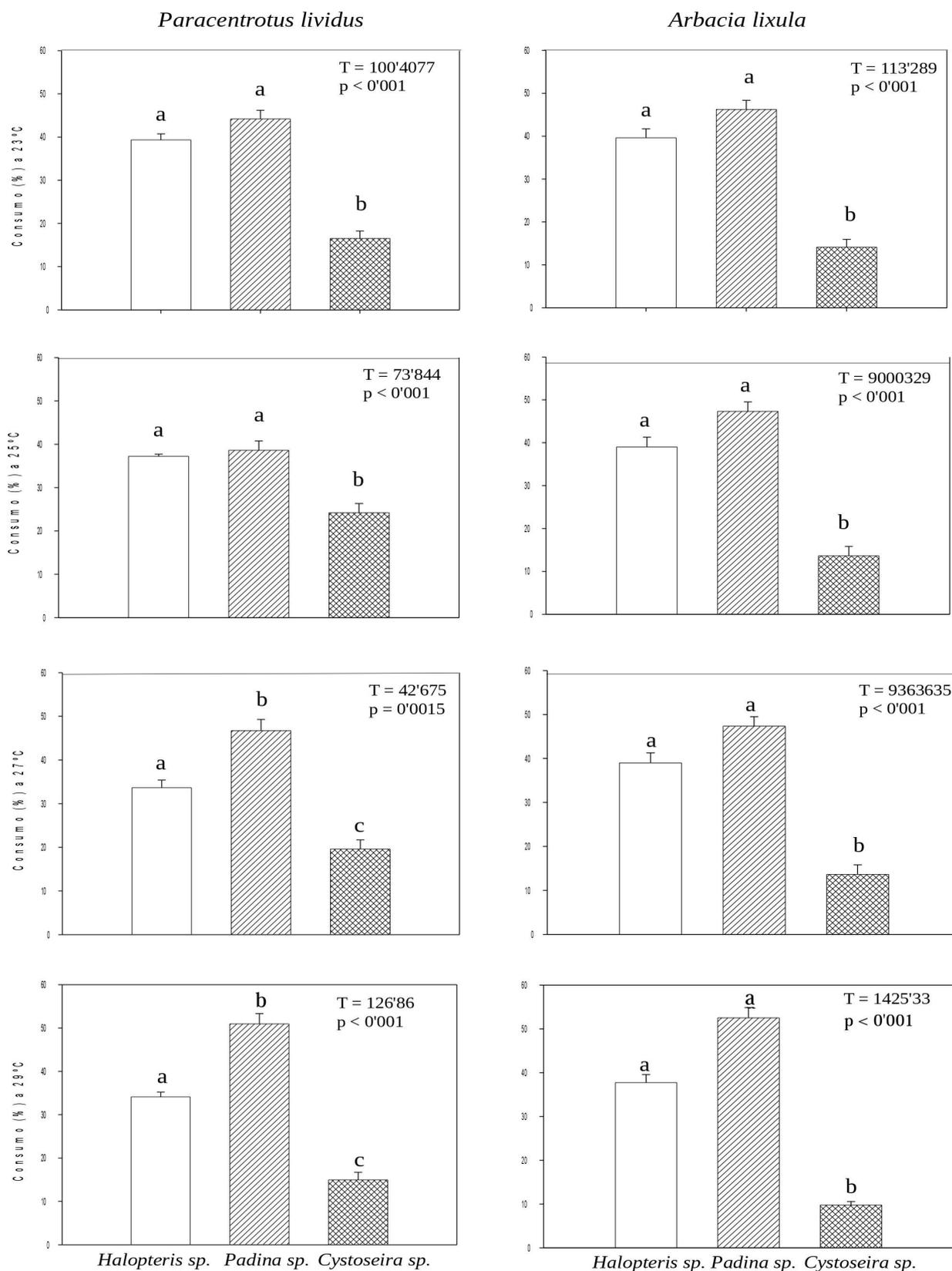


Figura 13 Representación del % de alga consumido, mostrando la preferencia alimentaria de *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* en los distintos tratamientos.

4. DISCUSIÓN

En líneas generales hemos podido comprobar que el aumento de temperatura por encima de los 27°C provoca en *Paracentrotus lividus* y *Arbacia lixula* efectos negativos que afectan al estado de salud y al consumo, y por tanto afectan al potencial de presión de herbivoría que estas especies podrían ejercer sobre las comunidades de macroalgas fotófilas. Aunque las dos especies de erizo se ven afectadas en lo que se refiere al consumo de manera parecida, pues en ambas disminuyen su consumo un 33% al aumentar la temperatura (Figura 12), este efecto es más inmediato en *P. lividus* que en *A. lixula*, lo cual sugiere distintos niveles de tolerancia termófila entre ambas especies. Por otro lado, la especie de erizo más afectada morfológicamente es *A. lixula*, con una pérdida de púas y deterioro de la epidermis más agudo, que conducen a unos niveles de estrés y/o muerte elevados. Este efecto podría deberse, al menos en parte, al tipo de alimentación a la que estuvieron sometidos los erizos durante el experimento, ya que, si bien es cierto que *A. lixula* se alimenta de todo tipo de algas (con más preferencia por las incrustantes; Agnetta et al., 2012), estudios recientes sugieren que *A. lixula* es un erizo omnívoro con fuerte tendencia a la carnivoría (Wangensteen et al. 2013c). Esta deficiencia alimentaria puede haber hecho que *A. lixula* fuera más sensible a los cambios ambientales. Los efectos en *A. lixula* obtenidos debido a la restricción alimentaria por carencia de algas incrustantes e invertebrados bentónicos no se esperaba a priori, puesto que es sabido que esta especie consume también algas erectas (Agnetta et al., 2012), aunque nuestro estudio sugiere que a largo plazo hay consecuencias negativas, tanto somáticas como reproductivas.

A. lixula está considerada una especie termófila (Guianguzza et al., 2010, Wangensteen et al., 2013b) ya que se ha visto una correlación positiva entre el desarrollo de sus larvas y el aumento de temperatura, pero siempre dentro de unos rangos de temperatura. En efecto, Wangensteen et al. (2013b) observaron que la supervivencia y el tamaño de las larvas incrementaba significativamente con el aumento de temperatura, pero dentro del rango 16.5°C- 19°C. Por otro lado, Gianguzza et al. (2014) obtuvieron una correlación positiva entre la temperatura y la fertilidad de los adultos y la supervivencia larval por debajo de los 20°C, mientras que no había una correlación a 24°C y ésta era negativa a los 26°C, ya que el crecimiento de las larvas era más lento. Cabe destacar que la información existente sobre el impacto de la temperatura y la acidificación sobre *A. lixula* se concentran sobretodo en primeros estadios de vida o en la fertilidad de los adultos, pero no se han explorado las respuestas de otros parámetros biológicos a nivel de adultos (ej. Gianguzza et al., 2010, 2014, Wangensteen et al., 2013a,b), de modo que no se sabe con certeza el efecto que tiene la

temperatura $>26^{\circ}\text{C}$ en los individuos adultos. Según lo observado a lo largo de este experimento, aunque *A. lixula* sea considerada una especie termófila, una vez se pasa de los 27°C , esta especie puede no beneficiarse del aumento de la temperatura, y como se observa puede llegar a presentar pérdida de púas y muerte.

Boudouresque & Verlaque (2007) consideran la temperatura de 29°C como letal para *P. lividus*; en nuestro caso no se ha observado una elevada mortalidad a dicha temperatura, aunque sí mucho estrés. Hemos observado que *P. lividus* aguanta las altas temperaturas (29°C) sin sufrir un grave deterioro de la epidermis y del aparato ambulacral, pero sufriendo mucho estrés, tal como vemos reflejado en su fisiología y comportamiento. Esto sugiere que 29°C no es una temperatura óptima para el desarrollo de *P. lividus*, ya que tanto el consumo, como el tamaño del esqueleto como otros parámetros biológicos (el peso del intestino y de las gónadas) se ven afectados negativamente. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Guianguzza et al., (2011) donde vieron que la gametogénesis en *P. lividus* se ve afectada negativamente por las altas temperaturas. La supervivencia de las larvas de *P. lividus* también se ven afectada por el aumento de la temperatura, en rangos que se espera que se alcancen en el mar mediterráneo durante el próximo siglo (García et al., 2015). Estos resultados podrían sugerir que el calentamiento global puede dar lugar a un ambiente desfavorable para la supervivencia de *Paracentrotus lividus*, pero algunos resultados sugieren que, aunque sobrevivan menos larvas al aumentar la temperatura, las que sobreviven tienen la capacidad de modificar su presupuesto energético para desarrollarse y crecer con éxito (García et al., 2015). *P. lividus* tiene una amplia gama latitudinal, y tiene la capacidad de hacer frente a cambios ambientales (Moulin et al., 2011), lo que sugiere que podría tener la plasticidad genética necesaria para adaptarse.

El fenómeno del deterioro progresivo de la epidermis y del sistema ambulacral de los erizos, seguido de una necrosis epidérmica y la liberación de espinas que acaban en la muerte del individuo, observado en *Arbacia lixula* por encima de los 27°C , ha sido observado con anterioridad en otras especies de erizo tales como *Diadema africanum* (Clemente et al., 2014), *Diadema antillarum* (Lessios et al., 1984), *Strongylocentrotus droebachiensis* (Scheibling y Stephenson, 1984), *Strongylocentrotus franciscanus* y *S. purpuratus* (Hendler 2013). Este fenómeno se ha achacado a infecciones bacterianas. Hay evidencias de que el aumento de las temperaturas favorecen las infecciones por bacterias patógenas transmitidas por el agua, dando como resultado eventos de mortalidad, como en el caso de *Diadema africanum*, cuya población de las Islas

Canarias y Madeira disminuyeron en un 65% en 2009-2010 (Clemente et al., 2014), o *Strongylocentrotus droebachiensis*, cuya población en las costas de Nueva Escocia (Canadá) disminuyó un 70% en 1984 (Scheibling y Stephenson, 1984). En nuestro caso, *A. lixula* presentó altos niveles de mortalidad (27 y 29°C), a diferencia de *P. lividus*, por ello si el agente causante de la muerte de los individuos se debió a una infección, debería tratarse de una infección especie-específica ya que los erizos *P. lividus* y *A. lixula* compartían el agua y *P. lividus* no manifestó signos de posible infección. También podría ser que *P. lividus* tenga una distinta sensibilidad al posible patógeno.

En lo que respecta al cambio de tamaño de los erizos, se puede apreciar la tendencia a una disminución del tamaño (diámetro) al aumentar la temperatura en ambas especies. Si bien es cierto que la disminución del tamaño podría deberse en *A. lixula* a otros factores, como la presencia limitada de alimentos (Levitan, 1991, Agnetta et al., 2012) nosotros vemos que la temperatura es un factor determinante en el peso del esqueleto en ambas especies (Tabla 3). Una disminución del peso del esqueleto, pero no del diámetro, implica una reducción del grosor y/o densidad del caparazón, o una pérdida considerable de púas. Parece ser que el aumento de temperatura (>27°C) provoca un estrés en los erizos *A. lixula* que hace que inviertan menos energía en el mantenimiento y/o desarrollo del esqueleto.

El peso del esqueleto es siempre mayor en *Paracentrotus lividus* que en *Arbacia lixula* (Figura 7), pero el peso de la linterna de Aristóteles es siempre mayor en *A. lixula* (Figura 8). Este hecho puede sugerir que *A. lixula* invierta más energía en el tamaño del aparato de alimentación como respuesta a vivir en zonas de menor productividad; indicativo de una mayor adaptación a zonas estériles, con algas incrustantes y sin algas erectas (Agnetta et al., 2012). Además, algunos estudios (Levitan, 1991) sugieren que en situaciones de restricción alimentaria hay erizos (*Diadema antillarum*) que aumentan el tamaño relativo de la linterna de Aristóteles en comparación con el tamaño del esqueleto, principalmente por la disminución del tamaño del esqueleto. Este hecho, es observable en nuestro caso, donde se puede apreciar que tanto a 27 °C como a 29°C para *A. lixula* hay una mayor pérdida de peso de esqueleto que de linterna de Aristóteles, dando como resultado el mencionado aumento relativo del aparato masticador (Figura 8B).

Se podría interpretar que *A. lixula* ha estado en condiciones de restricción alimentaria, ya que no sólo prefiere algas incrustantes con alto contenido en carbonatos antes que erectas, de las cuales no disponía (si bien *Padina pavonica* es una alga erecta con relativamente alto contenido en

carbonatos; Okazaki et al., 1986), sino que además recientemente se ha descubierto que tiene una fuerte tendencia a la carnivoría (Wangenstein 2013c) de manera que el hecho de que no tuviera a su disposición invertebrados bentónicos tan comunes en su dieta en el medio natural ha podido influenciar negativamente al erizo, comportándose como si estuviera en condiciones de restricción alimentaria y aumentando relativamente su aparato masticador. Este aumento relativo de la linterna no se aprecia de la misma manera en *P. lividus* lo cual se puede explicar por el hecho de que esta especie no se considera que haya estado en condiciones de restricción alimentaria ya que está más adaptada a la herbivoría de algas erectas (Privitera et al., 2008). Así pues, parece que la posible restricción de alimento influye de forma indirecta sobre el tamaño del aparato masticador (el tamaño de la linterna aumenta en relación al tamaño del esqueleto) a elevadas temperatura.

Además de ver efectos en lo que se refiere al aparato masticador, también observamos que el aumento de la temperatura afecta al intestino, el cual pierde peso en ambas especies al aumentar la temperatura por encima de los 25°C. En *P. lividus* observamos un pico a 25°C (Figura 9) que corresponde a un mayor peso del intestino a esa temperatura (SNK) lo que concuerda con los datos de otros parámetros biológicos donde se deja entrever que 25°C es una temperatura óptima para el desarrollo de este erizo. En *A. lixula* el intestino pierde peso paulatinamente a medida que se aumenta la temperatura hasta los 29°C. Esta pérdida de peso del intestino sugiere que podría haber una limitación de la capacidad de *A. lixula* para obtener la nutrición necesaria, contribuyendo a influenciar de manera negativa a esta especie. De esta forma, podríamos decir que *A. lixula* se comporta como si estuviera en condiciones de restricción alimentaria no solo por el tipo de alimento disponible sino también por el estado de su intestino.

Experimentos con *A. lixula* (Gianguzza P. et al., 2010 y Wangenstein et al., 2014) muestran que el calentamiento del medio puede dar lugar a un entorno cada vez más favorable para la reproducción y desarrollo de dicha especie ya que parece haber una correlación positiva entre el aumento de la temperatura superficial y su Índice gonádico. En dichos trabajos se muestra un mayor desarrollo de las gónadas a 26°C que a 23°C. En nuestro caso, no obstante, al final del experimento todas las gónadas encontradas en *A. lixula* tenían un pequeño tamaño, y color oscuro. Agnetta et al., (2012) demuestra que la presencia de una baja masa gonadal en *A. lixula* cuando se alimenta principalmente de algas erectas es debida a una carencia alimentaria, lo cual puede relacionarse con el hecho de que los erizos de mar utilizan sus gónadas para el almacenamiento de nutrientes y, en caso estrés, los individuos pueden movilizar las reservas acumuladas en las gónadas para obtener la

energía necesaria para hacer frente a los gastos de mantenimiento somático durante el período de estrés (Wangensteen et al., 2013c). Así pues, es plausible que la posible restricción alimentaria a la que ha estado sometida esta especie durante el experimento haya provocado la disminución del tamaño de las gónadas. Por otro lado, también hay que tener en cuenta que existe una clara relación entre la maduración gonadal de *A. lixula* y el fotoperiodo, de manera que la duración del día actúa de regulador principal de su desarrollo gonadal, siendo septiembre-octubre-noviembre el periodo de mayor emisión de gametos (Wangensteen et al., 2013c). A lo largo de nuestro experimento se mantuvo siempre el mismo fotoperiodo (12h día / 12 h noche: de 7 a 19h.), de manera que los erizos no detectaron ningún cambio de fotoperiodo que habría sido necesario para inducir la maduración de las gónadas.

El rango de 16-20°C se considera óptimo para la fertilización, supervivencia y desarrollo de las larvas de *P. lividus* (Gianguzza P. et al., 2010, García et al., 2015), siendo las condiciones de 24°C y 9h luz/día unas condiciones óptimas para el desarrollo de las gónadas de *P. lividus* (Spirlet, 2000) lo que concuerda con los resultados obtenidos en este experimento, donde el peso de las gónadas de *P. lividus* es mayor a 25°C (Figura 11). En efecto, 25°C parece ser una temperatura óptima para el desarrollo de *P. lividus*, tanto en lo que se refiere a factores somáticos (intestino y linterna de Aristóteles) como reproductivos (gónadas), como alimentarios (consumo).

En *P. lividus*, se aprecia una diferencia entre los consumos a las diferentes temperaturas desde el inicio del experimento, (presentando a 25°C la mayor tasa de consumo y a 29°C la menor. Figura 11A, t1) lo cual corrobora el hecho de que 25°C sea una temperatura óptima para el desarrollo de *P. lividus*.

Como en *A. lixula* estas diferencias no aparecen hasta la tercera medida (Figura 12B, t3), podemos decir que *P. lividus* responde antes que *A. lixula* a las condiciones del tratamiento, de manera que es más susceptible al aumento de temperatura. Esto concuerda con el hecho de que *Arbacia lixula* sea considerada una especie termófila, por lo que tolera mejor los rangos de temperatura, aunque quizás debido a la alimentación proporcionada durante este experimento, esta termofilia no es evidente.

Arbacia lixula presenta las tasas iniciales de consumo homogéneas, sin embargo, a medida que pasa el tiempo se van diferenciando debido al efecto acumulativo del aumento de la temperatura sobre los erizos, de manera que (con el tiempo) el consumo de *A. lixula* queda definido según las temperaturas igual que en *Paracentrotus lividus*; 25>23>27>29. Aunque a diferente velocidad, la tendencia es la misma; disminuir el consumo al aumentar la temperatura, solo que en *P. lividus* este

patrón se intuye desde el principio, y en *A. lixula* tarda más en aparecer.

Las dos especies presentan comportamientos similares en cuanto a preferencia y esta preferencia no cambia sustancialmente con la temperatura. Esto es a priori sorprendente pues contrasta con el hecho de que las especies difieren en su dieta (Agnetta et al., 2013), ya que *A. lixula* tiende a consumir algas incrustantes y *P. lividus* algas erectas. Se esperaba que *A. lixula* tuviera una preferencia más clara por *Padina pavonica*, cuyo porcentaje de carbonatos es mayor que en *Halopteris scoparia* o *Cystoseira stricta*. Por otro lado, la tasa de consumo varía en función de la temperatura y de la especie, pero no hay interacción tiempo-temperatura-especie. Esto implica que las especies tienen la misma tendencia; disminuir el consumo al aumentar la temperatura. Este hecho deja entrever que a partir de los 25°C el organismo empieza a no beneficiarse de la situación. Según la teoría metabólica ecológica, más temperatura implica más metabolismo y por lo tanto más consumo, y esto se cumple hasta los 25°C, punto de inflexión a partir del cual el aumento de la temperatura no implica un aumento del consumo, sino todo lo contrario, puesto que se ha alcanzado el umbral de tolerancia de la especie, y un aumento de la temperatura implica consecuencias negativas para el individuo.

Con tamaños similares ($\pm 0,4\text{cm}$), *P. lividus* presenta mayores pesos que *A. lixula* (Figura 8) y por lo tanto, especímenes del mismo tamaño tendrán discrepancias en cuanto a consumo. Consecuentemente, los individuos de *P. lividus* y *A. lixula* del mismo tamaño ejercerán diferente presión de herbivoría y afectarán de manera diferente a la distribución y abundancia de las macroalgas de la comunidad, ya que como muestran los resultados, existe una correlación entre el consumo y el peso del individuo (pero no entre consumo y diámetro). Este hecho es importante para el estudio de las estructuras de poblaciones de erizos y las inferencias que se hacen sobre impactos ecológicos en las comunidades de macrófitos, ya que dichos estudios se suelen realizar considerando el diámetro (y no el peso) de los especímenes.

5. CONCLUSIONES

1. La temperatura de 25°C es óptima para *Paracentrotus lividus*, tanto a nivel somático como reproductivo.
2. En términos de consumo, 25°C es una temperatura óptima para los dos erizos.
3. *Paracentrotus lividus* es más sensible en cuanto a consumo a los cambios de temperatura, ya que sus efectos aparecen antes.
4. La ausencia de algas incrustantes y/o invertebrados tiene consecuencias negativas para *Arbacia lixula*.
5. La temperatura de 29°C (>27°C) es negativa para las dos especies de erizo, a todos los niveles.
6. Individuos de *P. lividus* y *A. lixula* del mismo tamaño ejercerán diferente presión sobre la distribución y abundancia de las macroalgas de la comunidad.

6. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, mi más sincero agradecimiento a Jorge Terrados, uno de mis tutores en este trabajo final de máster quien además de permitirme llevar a cabo este proyecto me ha ayudado siempre que lo he necesitado y me ha ofrecido su consejo y experiencia. Me gustaría hacer un agradecimiento especial a Fiona Tomàs, mi principal tutora en este trabajo, quien, como he podido comprobar, además de ser una excelente científica es una excelente persona, y su participación en este proyecto me ha sido de gran ayuda en multitud de aspectos. Agradecer sobretodo la cantidad de horas dedicadas y la paciencia demostrada a lo largo de todo este tiempo. Sin vosotros no habría sido posible.

También me gustaría hacer especial mención a Laura Pereda, quien me ha apoyado y animado, haciéndome sentir como en casa. Agradecer también a Gema Hernán por ayudarme en los inicios, por los viajes al Palmaquarium y sus consejos. Gracias.

Me gustaría agradecer a Biel Moyà la posibilidad de realizar el proyecto de este máster en el IMEDEA, proporcionándome las herramientas necesarias para iniciarme en el mundo de la investigación, me ha ayudado a descubrir un mundo nuevo.

Agradecer también a Alberto Martínez, Elisenda Oliver, Diego Rita e Inés Castejón y a todos los anteriormente mencionados, por todos los buenos ratos de muestreo pasados. He disfrutado y aprendido muchísimo con cada uno de vosotros.

Por último quería agradecer a mi familia, sobre todo a mi hermana Marta, por el saco lleno de paciencia e infinito apoyo que siempre recibo de ellos. Sin vosotros habría perdido la cordura. Mil gracias.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Agnetta D, Bonaviri C, Badalamenti F, Scianna C, Vizzini S, Gianguzza P (2012) Functional traits of two co-occurring sea urchins across a barren/forest patch system. *Journal of Sea Research* 76: 170–177
- Angilletta MJ (2009) *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford. 290 p.
- Bonaviri C, Fernández TV, Fanelli G, Badalamenti F, Gianguzza P (2011) Leading role of the sea urchin *Arbacia lixula* in maintaining the barren state in southwestern Mediterranean. *Mar Biol* 158:2505–2513
- Boudouresque CF, Verlaque M, (2007). Sea urchins; biology and ecology; *Ecology of Paracentrotus lividus*. 13: 243-285.
- Bourdesque CF, Bernard G, Pergent G, Shili A, Velarque M (2009) Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: a critical review. *Botanica Marina* 52: 395-418
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85:1771–1789.
- Byrne M, Ho M, Selvakumaraswamy P, Nguyen H, Dworjanyn S, Davis A (2009) Temperature, but not pH, compromises sea urchin fertilization and early development under near- future climate change scenarios. *Proc Soc Lond B Biol Sci* 279:1883–1888
- Caldeira K. y Wickett ME (2003) Oceanography: Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* 425: 365
- Clemente S, Lorenzo-Morales J, Mendoza JC, López C, Sangil C, Alves F, Kaufmann M, Hernández JC (2014) Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: role of waterborne bacteria in a warming ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 506: 1–14
- Costanza R, Arge R, Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- García E, Clemente S, López C, McAlister JS, Hernández JC (2015) Ocean warming modulates the effects of limited food availability on *Paracentrotus lividus* larval development. *Marine Biology* 162:1463–1472

Enlace directo al artículo: DOI 10.1007/s00227-015-2682-0

- Gianguzza P, Agnetta D, Bonaviri C , Di Trapani D , Visconti G , Gianguzza F & Riggio S (2010) The rise of thermophilic sea urchins and the expansion of barren grounds in the Mediterranean Sea. *Chemistry and Ecology* 27:2, 129-134.

Enlace directo al artículo: <http://dx.doi.org/10.1080/02757540.2010.547484>

- Gianguzza P, Visconti G, Gianguzza F, Vizzini S, Sarà G, Dupont S. (2014) Temperature modulates the response of the thermophilous sea urchin *Arbacia lixula* early life stages to CO₂-driven acidification. *Marine Environmental Research* 93:70-77

- Harley CDG, Hughes RA, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L y Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Reviews and syntheses. Ecol. Lett.* 9: 228-241

- Hay M. (2003). Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness.

- Hendler, Gordon (2013). Recent Mass Mortality of *Strongylocentrotus purpuratus* (Echinodermata: Echinoidea) at Malibu and a Review of Purple Sea Urchin Kills Elsewhere in California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*: Vol. 112: Iss. 1.

Enlace directo al artículo: <http://scholar.oxy.edu/scas/vol112/iss1/2>

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), (2007). The Physical Science Basis e Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.

- IPCC (2007) Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 79-131.

- IPCC, (2013): “Resumen para responsables de políticas. En: *Cambio Climático (2013) Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*” [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, Estados Unidos de América.

- Kordas RL, Christopher Harley DG, O'Connor MA (2011) Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 218–226
- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD (1984) Spread of *Diadema* Mass Mortality through the Caribbean. *Science* Vol 226, 335-337.
- Lessios HA, Cubit JD, Robertson DR, *et al.* (1984) Coral Reefs; Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean coast of Panama. 3: 173.
Enlace directo al artículo: [10.1007 / BF00288252](https://doi.org/10.1007/BF00288252)
- Levitan DR (1991) Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Marine Biology* (111): 431-435
- Malvárez G, Pollard J, Domínguez R (2000) Origins, Management and Measurement of Stress on the coast of Southern Spain. *Coastal Management* 28: 215-234
- Moulin L, Catarino A, Claessens T, Dubois P (2011) Effects of sea- water acidification on early development of the intertidal sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). *Mar Pollut Bull* 62:48–54
- O'connor MI (2009) Warming strengthens an herbivore–plant interaction. *Ecology*, 90: 388–398
- Okazaki M, Pentecost A, Tanaka Y, y Miyata M. (1986) A Study of Calcium Carbonate Deposition in the Genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Br. phycol. J.* 21:217-224 1
- Pincebourde S & Sanford E (2008) Body temperature during low tide alters the feeding performance of a top intertidal predator. *Limnol. Oceanogr.*, 53(4):1562–1573
- Price CA, Weitz JS, Savage VM, Stegen J, Clarke A, Coomes DA, Dodds PS, Etienne RS, Kerkhoff AJ, McCulloh K, Niklas JK, Olf H y Swenson NG (2012) Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology Letters*, 15: 1465–1474
- Privitera D, Chiantore M, Mangialajo L, Glavic N, Kozul W, 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)184–192
- Privitera D, Noli M, Falugi C, Chiantore M (2011) Benthic assemblages and temperatura effects on *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* larvae and settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407: 6–11.
Enlace directo al artículo: [doi:10.1016/ j.jembe.2011.06.030](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.030)
- Robert L. Vadas (1977) Preferential Feeding: An Optimization Strategy in Sea Urchins. *Ecological*

Monographs. 47: 337-371

- Sala E, Boundouresque CF y Harmelin-vivien M (1998) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82: 425-439.
- Sanford E (2002) Water temperature, predation, and the neglected role of physiological rate effects in rocky intertidal communities. *Integr. Comp. Biol.* 42:88- 891.
- Scheibling RE, and Stephenson RL (1984) Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* 78, 153-164.
- Spirlet CH, Grosjean PH, Jangoux M, (2000) Optimization of gonad growth by manipulation of temperature and photoperiod in cultivated sea-urchin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata), *Aquaculture* 185, pp. 85–99.
- Tomas F, Turon X, Romero J (2005^A) Effects of herbivores on a *Posidonia oceanica* seagrass meadow: importance of epiphytes. *Mar Ecol Prog Ser* 287:115–125.
- Tomas F, Romero J, Turon X, (2005^B) Experimental evidence that intra-specific competition in seagrass meadows reduces reproductive potential in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck)*. *SCI. MAR.*, 69 (4): 475-484.
- Tomas F, Box A, Terrados J (2011) Effects of invasive seaweeds on feeding preference and performance of a keystone Mediterranean herbivore. *Biol Invasions* 13:1559–1570.
- Voigt W, PERNER J, Davis AJ, Eggers T, Schumacher J, Bährmann R, Heinrich W, Köhler G, Lichter D, Aller RM y Sander FW (2003) Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, 84: 2444–2453.
- Wangensteen OS, Turon X, Pérez-Portela R, 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.

Enlace directo al artículo: [doi:10.1371/journal.pone.0045067](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045067)

- Wangensteen OS, Turon X, Casso M, Palacín C (2013a) The reproductive cycle of the sea urchin *Arbacia lixula* in northwest Mediterranean: potential influence of temperature and photoperiod. *Mar Biol* 160:3157–3168.

Enlace directo al artículo: DOI 10.1007/s00227-013-2303-8

- Wangensteen OS, Dupont S, Casties I, Turon X, Palacín C (2013b) Some like it hot: Temperature and pH modulate larval development and settlement of the sea urchin *Arbacia lixula*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 449:304–311

- Wangensteen OS (2013c). “Biology and phylogeography of the black sea urchin *Arbacia lixula* (Echinoidea: Arbacioida)”. Tesis doctoral.