

Crecimiento y validación de la edad del erizo
morado *Strongylocentrotus purpuratus*
(Stimpson 1857) en condiciones naturales y
de laboratorio.



Jorge Ignacio Sonnenholzner Varas

Tesis Doctoral

2011

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLOGICAS



PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

Crecimiento y validación de la edad del erizo morado
Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson 1857) en condiciones
naturales y de laboratorio

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. ABRIL, 2011.

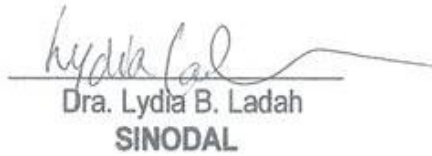
TESIS DEFENDIDA POR
JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
DIRECTORA DEL COMITÉ



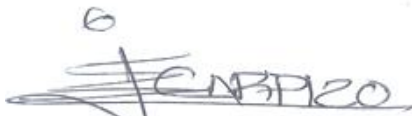
Dr. Oscar Sosa Nishizaki
SINODAL



Dra. Lydia B. Ladah
SINODAL



Dr. Jose A. Zertuche González
SINODAL



Dr. Eugenio Carpizo Ituarte
SINODAL



Dr. Ricardo Searcy Bernal
SINODAL

RESUMEN de la tesis de **JORGE IGNACIO SONNENHOLZNER VARAS**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** en **OCEANOGRAFÍA COSTERA**. Ensenada, Baja California, abril de 2011.

“Crecimiento y validación de la edad del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson 1857) en condiciones naturales y de laboratorio”

Resumen aprobado por:



Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Directora de Tesis

El erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson 1857) se distribuye, crece y se reproduce en hábitats que abarcan una variedad de condiciones ambientales físicas y biológicas moduladas a nivel estacional, desde el intermareal hasta el submareal somero, asociado a la comunidad de los mantos del alga *Macrocystis pyrifera* de Baja California, México. Esta especie de erizo tiene un tipo de crecimiento indeterminado y lento, por eso, es importante conocer el efecto que tiene la variación de las condiciones del ambiente en el crecimiento, reproducción y en la formación de los anillos de crecimiento que se depositan en las placas gonádicas y que pueden ser utilizadas para determinar su edad. Esta tesis fue desarrollada en siete capítulos. El capítulo 1 hace un recuento de la información relacionada con el crecimiento del erizo morado, a través de los diferentes métodos de marcaje-recaptura que se han utilizado, así como la importancia de validar y estimar la edad utilizando anillos de crecimiento formados en estructuras confiables. El capítulo 2 presenta el efecto de tres métodos de marcaje en el crecimiento y la supervivencia del erizo morado en condiciones de laboratorio. Estos resultados fueron importantes para asegurar que estos métodos de marcado podían ser utilizados en campo para estimar el crecimiento de los erizos bajo condiciones naturales. En los capítulos 3 y 4 se estimó el efecto del rompimiento de las

espinas en diferentes condiciones de iluminación y el efecto del alimento (en cantidad y dieta), respectivamente, en la supervivencia y el crecimiento de erizos adultos jóvenes. En el capítulo 5 se utilizaron los erizos de los tres experimentos anteriores, para determinar la formación del primer anillo de crecimiento, así como validar el número de anillos que se forman en las placas gonádicas durante un año. En el capítulo 6 se utilizó el método de marcaje-recaptura para estimar el crecimiento mensual y la época de reproducción del erizo morado en pozas de marea. Del mismo modo, se determinó la relación de la temperatura del agua, energía del oleaje y disponibilidad de alimento en el crecimiento y reproducción del erizo morado. En el capítulo 7 se validó la formación anual de los anillos de crecimiento utilizando erizos adultos jóvenes (marcados con calceína y trasplantados a las pozas de marea) y adultos (marcados con PIT-tetraciclina de la población natural), expuestos a la variación ambiental en pozas de marea. Los resultados indicaron que el marcaje individual ó en su combinación (tetraciclina, CWT y PIT), no afectaron el crecimiento o la supervivencia del erizo morado. En los experimentos, se comprobó que la iluminación y el rompimiento de las espinas sí afectan de manera importante la tasa de crecimiento en talla y peso, índice gonadal y tasa de consumo de alimento. Del mismo modo, la cantidad de alimento también afectó de manera significativa la supervivencia, tasa de crecimiento en talla y peso, y el índice gonadal. La dieta de *Egorgia menziesii* promovió la más alta tasa de crecimiento ($2,23 \pm 0,21 \text{ mm mes}^{-1}$), mientras que los valores más bajos de crecimiento correspondieron al alga coralina y pasto marino ($0,30 \pm 0,12$ y $0,10 \pm 0,03 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente, media $\pm$ error estándar). La tasa de crecimiento fue mayor en los erizos pequeños (promediados de todas las dietas) que en los erizos grandes ($1,17 \pm 0,37$ y $0,77 \pm 0,28 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente). Bajo condiciones naturales de las pozas de marea, se observó un pico principal de crecimiento y un pico reproductivo, independientemente del tamaño de los erizos. El periodo de crecimiento rápido ocurrió entre abril y mayo para los erizos grandes y medianos, y entre abril y junio para erizos pequeños. El pico reproductivo ocurrió durante el periodo de crecimiento lento desde septiembre y se puede extender hasta enero. En lo que concierne a la validación de la edad, tanto los

experimentos de laboratorio como los resultados de campo sugirieron que las placas gonádicas del erizo morado son estructuras confiables para determinar edad y que en esta especie se forma una banda de crecimiento anual. Este es el primer trabajo que utiliza organismos de edad conocida para validar la edad en erizos de mar.

DEDICATORIA

“Creo que una hoja de hierba es tan perfecta como la jornada sideral de las estrellas y que una hormiga, un grano de arena y los huevos del abadejo son perfectos también. El sapo es una obra maestra de [Jehová] Dios y las zarzamoras podrían adornar los salones de la gloria. El tendón más pequeño de mis manos, avergüenza a toda maquinaria moderna, una vaca pastando con la cabeza doblada supera en belleza a todas las estatuas, y un ratón es un milagro de vida suficiente para convertir a seis mil trillones de infieles”.

Walt Whitman,
Poeta E.U.A.

A mis adorados padres.
A mis queridos hermanos.
A mi mejor amigo Sergio.

AGRADECIMIENTOS

A [Jehová] Dios por todas estas cosas buenas y por permitirme llegar hasta aquí. Expreso mi más profundo agradecimiento a mis padres Dr. Jorge Ignacio Sonnenholzner Villegas y Gladys Beatriz Varas Murillo, por haber sabido encausar mi vida por la senda del bien y superación invirtiendo el tiempo necesario para mi formación espiritual y esfuerzo para mi educación.

Este trabajo no hubiera sido posible sin el ofrecimiento inicial, incondicional apoyo, e inmejorable disposición en tiempo y orientación de la Dra. Gabriela Montaña Moctezuma, Directora de este trabajo de investigación. Debo expresar además mi reconocimiento a los miembros del comité de tesis, Dr. Ricardo Searcy Bernal, Dr. Eugenio Carpizo Ituarte, Dr. Oscar Sosa Nishizaki, Dr. Jose Zertuche González y Dra. Lydia B. Ladah, quienes juzgaron aportando valiosas sugerencias y rigurosas observaciones y precisiones para mejorar la calidad de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico a través del programa de becas de doctorado.

A la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y el Instituto de Investigaciones Oceanográficas (IIO), a través del Dr. José Luis Fermán Almada, Director de la Facultad de Ciencias Marinas, y del Dr. Isaí Pacheco Ruíz, Director del Instituto de Investigaciones Oceanográficas. Agradezco a todos mis maestros a lo largo del doctorado, por su empeño en transmitir sus conocimientos y por brindarme tiempo y ánimo. A los coordinadores de posgrado e investigación de la UABC, Dr. Eduardo Santamaría del Ángel, Dra. Irma Esthela Soria Mercado y al Dr. Luis Antonio Cupul Magaña, por su apoyo recibido en todo momento.

Al Dr. Alfredo Salas Garza y al Dr. Eugenio Carpizo Ituarte, por facilitarme el uso de las instalaciones y equipos de los laboratorios de Ecología y Biología del Desarrollo. A los oceanólogos, Luis Aguilar y Raúl Aguilar†, por el acceso a los laboratorios de Ecología de Algas Bentónicas y apoyo en las

salidas de campo. Al Dr. Enrique Valenzuela y al Oc. Filiberto Nuñez, por el uso de las instalaciones, equipos y medios para el cultivo de microalgas en los laboratorios de Producción de Microalgas. Al Dr. José Zertuche, Dr. Enrique Hernández y al M.C. Alberto Gálvez, por el acceso a los equipos y aparatos en los laboratorios de Biología y Fisiología de Algas. También, a los doctores María Teresa Viana, Juan Gabriel Correa Reyes, Zaúl García Esquivel, Ramón Cajal Medrano, Casandra Anguiano, a los Maestros en Ciencia David True Conal, Marco Aurelio González Gómez y Griselda Parés Sierra y al Oc. Javier García Pámanes, por el acceso a los laboratorios e instalaciones del edificio de Acuicultura, y préstamo de equipos y materiales de trabajo para la realización del trabajo experimental.

Al Dr. Michael Russell por realizar una estancia de investigación en sus laboratorios en el Departamento de Biología de la Universidad de Villanova en Pensilvania, E.U.A.

Hago extensivo el agradecimiento a todos los estudiantes de licenciatura, porque entregaron su tiempo, esfuerzo y energía apoyándome en el trabajo de laboratorio y de campo, sin el apoyo de los cuales la realización de esta tesis no hubiera sido posible en tiempo y forma. De la Facultad de Ciencias Marinas, a Mauricio Navarro, Sandra Tapia, Marla Macías, Aacini Huerta, Kawsay Rohde Bloss, y a Esmeralda Bravo (pasante de Universidad de Guadalajara). De la Facultad de Ciencias, a Jaziel Escalante, Itzigueri Burgos, Francisco Cabrera, Ivis Escalante, Alfredo Anaya Bazua, Gerardo Rodríguez, Rigoberto Sánchez, Oscar Mendoza, Alan Velázquez, Ulises Arias y Juan Carlos Kelly.

Expreso mi más sincera amistad a las personas que me han acompañado en todo momento, a Julio Palleiro-Nayar, Juan Vaca, José Carlos Hernández, Raquel Pedrin, Elizabeth Romero, Santa Rodríguez Lorenzo, Rogelio Cano, Leopoldo Díaz, Paola Rodríguez, Arturo Ramírez Valdez, Yuliana Bedolla Guzmán, Santiago Mejía y Benjamín Casillas†. No podían faltar en mis agradecimientos los señores Carlos Mario Guillen (técnico del IIO) y a Narciso Montoya 'Don Chicho' (de la empresa NOGOSA).

Por último, me siento infinitamente agradecido con la Familia Gómez Pelayo, en nombre de Doña

Consuelo Pelayo Vázquez, la señora madre de mis cuatro mejores amigos Sergio, Laurita, Araceli y Maribel, y a sus hijos Iván, Betsy, Jhonny, Daniela, Javier y Alex (incluyéndose al más pequeño de todos, Dominó), porque todos contribuyeron enormemente en mi formación y estabilidad espiritual como persona y ser humano. También, les doy las gracias por todo el cariño que me brindaron a Sergio Novelo, Javier Padilla, Israel Arce, y a Sara Crosthwaite.

Pido perdón si a alguien olvidé en el camino, son muchas las personas, muchos los momentos, sin duda todos importantes en este proceso interminable de aprendizaje.

CONTENIDO

Página

Resumen	i
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v

CAPITULO I. Introducción General.....	1
Objetivos.....	9
Objetivo general.....	9
Objetivos particulares.....	9

CAPÍTULO II. Efecto de Tres Métodos de Marcaje en el Crecimiento y Supervivencia del Erizo Morado <i>Strongylocentrotus purpuratus</i>.....	11
Abstract.....	12
Resumen.....	12
Introducción.....	13
Materiales y Métodos.....	14
Resultados.....	17
Discusión.....	17

CAPÍTULO III. Efecto del Rompimiento de Espinas en Distintas Condiciones de Iluminación en el Crecimiento y Supervivencia de Adultos Jóvenes del Erizo <i>Strongylocentrotus purpuratus</i>.....	25
Resumen.....	26
Introducción.....	26
Materiales y Métodos.....	28
Resultados.....	31
Discusión.....	32

CAPÍTULO IV. Efecto de la Dieta de Macrofitas y el Tamaño Inicial en la Supervivencia y el Crecimiento Somático de Adultos Jóvenes del Erizo Morado *Strongylocentrotus purpuratus*: Un Enfoque Experimental de Laboratorio 40

Abstract.....	41
Resumen.....	41
Introducción.....	42
Materiales y Métodos	45
Resultados.....	48
Discusión	50

CAPÍTULO V. Formación del Primer Anillo de Crecimiento en Adultos Jóvenes del Erizo Morado *Strongylocentrotus purpuratus*: Validación en Condiciones Experimentales de Laboratorio..... 60

Resumen.....	61
Introducción.....	62
Materiales y Métodos	65
Resultados.....	70
Discusión	74

CAPÍTULO VI. Crecimiento y Reproducción del Erizo Morado *Strongylocentrotus purpuratus* y su Relación con la Variabilidad Ambiental de las Pozas del Intermareal Rocoso de Bajamar, Baja California, México 95

Resumen.....	96
Introducción.....	97
Materiales y Métodos	101
Resultados.....	105
Discusión	109

CAPÍTULO VII. Validación de los Anillos de Crecimiento del Erizo Morado
***Strongylocentrotus purpuratus* en la Localidad de Bajamar, Baja California, México..... 181**

Resumen.....	182
Introducción.....	182
Materiales y Métodos	184
Resultados.....	189
Discusión	190

Conclusiones 205

CAPÍTULO I.

Introducción General

La sobreexplotación pesquera ha hecho que gradualmente la talla mínima de captura y edad de ciertas especies hayan disminuido, dando lugar a cambios drásticos en la estructura de tallas y edades promedios de los individuos (Jennings y Kaiser 1998, Jennings *et al.* 2001) y afectando la capacidad de recuperación de sus poblaciones por el incremento de la mortalidad por pesca (Worm *et al.* 2001). Esto ha llevado a que paulatinamente la pesca dirija sus esfuerzos sobre poblaciones cuyos individuos aún no han alcanzado la edad reproductiva, causando una disminución en el potencial reproductivo de la población (Jackson *et al.* 2001, Andrew *et al.* 2002, Dinmore *et al.* 2003). Conocer los parámetros de edad y crecimiento de una población es fundamental para entender cómo afecta su pesquería y proponer medidas de manejo que permitan la utilización adecuada de los recursos (Morales-Nin 1991, Cubillos 2005).

La estimación de la edad y crecimiento en organismos acuáticos, se ha basado en datos provenientes del uso de los siguientes tres métodos: 1) El análisis de distribución de frecuencias de tallas que consiste en seguir la progresión a lo largo del tiempo de las modas identificables en las clases de talla, 2) El marcado y recaptura que consiste en la estimación individual de la tasa de crecimiento de organismos marcados, liberados al medio natural durante un tiempo y recapturados, y 3) La lectura de anillos de crecimiento que consiste en contar el número de marcas de crecimiento formadas en las estructuras calcificadas del organismo (Gulland 1987, Jennings y Kaiser 1998, Morales-Nin 1991, Cubillos 2005, Flores *et al.* 2010).

La lectura de anillos de crecimiento ha sido realizada utilizando las estructuras duras de diferentes organismos, por ejemplo, el esqueleto de corales, mandíbula de poliquetos, valvas de moluscos bivalvos, estatolitos de calamares, placas gonádicas de los erizos de mar, otolitos, vértebras y las escamas de peces (véase Dodge y Thomson 1974, Dodge *et al.* 1974, Olive 1980, Rhoads y Lutz 1980, Gage y Tyler 1985, Arkhipkin 1997, Beddingfield y McClintock 2000, Campana 2001, Agatsuma y Nakata 2004). Estos anillos concéntricos

reflejan las variaciones en densidad y amplitud de los incrementos estacionales de crecimiento del organismo (Rhoads y Lutz 1980, Campana 2001), y es a partir de estos que se ha podido estimar la edad y reconstruir la tasa de crecimiento del organismo, empleándose conjuntamente el método de marcaje y recaptura para validar la formación anual de los anillos de crecimiento (Campana 2001).

Los erizos de mar presentan dos tipos de crecimiento somático no continuos, uno lento y otro rápido (Lawrence 1987). Después del crecimiento rápido hay una pausa, donde el erizo deja de crecer temporalmente, para luego retomar nuevamente el ciclo estacional de crecimiento (Shimizu 1970, Agatsuma y Nakata 2004). Los dos tipos de crecimiento ocurren, porque las placas del caparazón del erizo crecen de dos maneras: (i) crecimiento anisotrópico a lo largo de las suturas que unen las placas e implica que crece más a lo horizontal que en lo vertical, y (ii) adición de nuevas placas apicales, ya sean placas ambulacrales o íterambulacrales (Ellers *et al.* 1998). A medida que el erizo crece, las placas de la región aboral irán migrando hacia el ecuador (región ambital) del caparazón (Fig. 1). En consecuencia, no todas las placas (ambulacrales o íterambulacrales) tienen la misma edad o tiempo de haberse formado, ya que las placas de la región oral son más antiguas y presentan una tasa de crecimiento menor comparada con las placas de la región aboral que son más recientes (Ebert 2007).

Pearse y Pearse (1975) determinaron que el número total de placas en el caparazón de un erizo depende de la especie y del tamaño del erizo y no de la edad. En el caso particular del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, cuando recién ha metamorfoseado, tiene sólo diez placas (cinco por íterambulacro), a los seis meses de edad tendrá 20 placas por íterambulacro y cuando haya alcanzado una talla mayor de 80 mm de diámetro del caparazón (DC) tendrá un total de 45 placas (Pearse y Pearse 1975). *S. purpuratus* es una especie que puede alcanzar una talla de hasta 104 mm DC (Kramer y Nordin 1975).

En los erizos regulares, en el extremo aboral del caparazón rodeando el ano y periprocto hay un conjunto de placas llamadas sistema apical (Fig. 1). La disposición de estas placas en los erizos del

Orden Echinoida, Familia Strongylocentrotidae (p.e. *Strongylocentrotus purpuratus*) es de tipo hemicíclico (Figs. 1, 2).

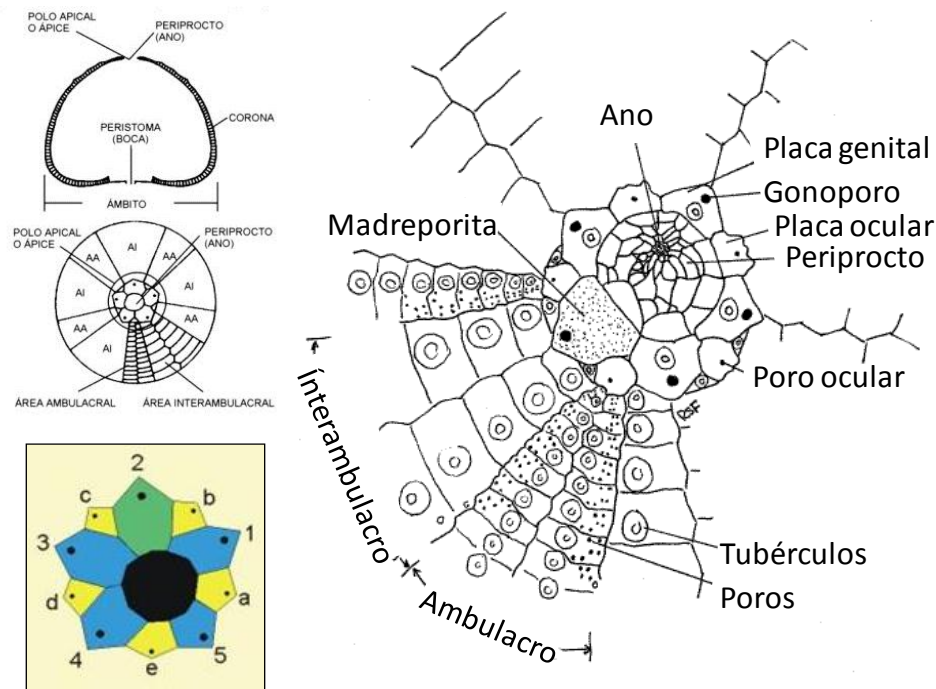


Figura 1. Descripción morfológica detallada del dermoesqueleto y sistema apical hemicíclico de un erizo de mar del Orden: Echinoida y de la Familia Strongylocentrotidae. Las placas oculares están marcadas en color amarillo con letras minúsculas: a, b, c, d, e, y las placas gonádicas están en color azul y numeradas del 1 al 5 (en sentido contrario a las manecillas del reloj). La placa madreporita está diferenciada con color verde. Información tomada de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana (<http://www.educarm.es>) y de la Enciclopedia Británica (<http://www.gutenberg.org/files/34992/34992-h/34992-h.htm>).

El sistema apical del erizo morado está formado por cinco placas oculares o terminales y cinco placas gonádicas o basales (Figs. 1, 2). Las placas oculares se denominan así por tener una pequeña perforación donde se aloja una terminación nerviosa. Las placas gonádicas tienen una función reproductiva y poseen una perforación más grande llamada gonoporo por el cual liberan los gametos a la columna de agua. La mayor de estas placas es la placa madreporita, que corresponde como placa

gonádica #2 (Fig. 1). Esta placa se distingue de las demás por tener una superficie rugosa, conformada por muchos poros pequeños o madreporos.

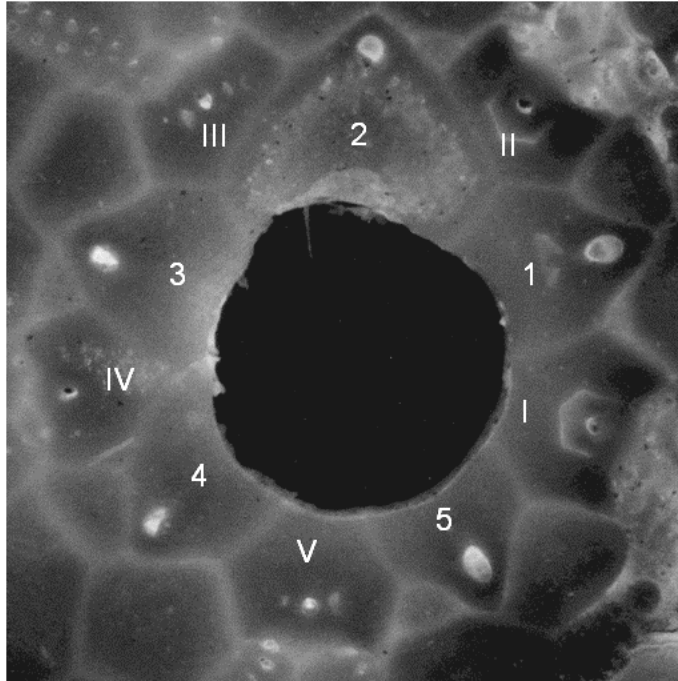


Figura 2. Vista dorsal del disco apical hemicíclico del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, conformado por cinco placas gonádicas y cinco placas oculares. Las placas gonádicas están numeradas con números ordinales del 1 al 5 y las placas oculares están numeradas con números romanos del I al V.

La edad de los erizos de mar ha sido estudiada mediante el uso de diversos tipos de estructuras duras que registran anillos de crecimiento y que han tratado de ser asociados directamente con la edad. Hace más de 130 años se detectó por primera vez la presencia de un patrón alternado de anillos (anillos oscuros y anillos claros) en las placas del caparazón de los erizos (McClelland 1841 *cit.* Smith 1980), pero no fue sino hasta inicios de los años 70's que el tema cobró mayor interés en la comunidad científica, porque se quiso explicar las variaciones estacionales del crecimiento de los erizos y el patrón de formación de estos anillos. Entre los estudios pioneros se destacan los trabajos de Jensen (1969a, b) quién describió una técnica novedosa para hacer visible los anillos de crecimiento en distintas especies de erizos de mar, y el de Kobayashi y Taki (1969) quienes utilizaron los anillos de

crecimiento y marcas fluorescentes para determinar la edad y el crecimiento del erizo

Strongylocentrotus intermedius. Estructuralmente, al interior de las placas del caparazón de los erizos de mar se producen cambios en la organización de los componentes minerales y microestructurales que dan lugar a un patrón alternado de anillos (un anillo claro seguido de un anillo oscuro). Un anillo oscuro tiene un diseño y estructura más compleja y mejor organizada y se forma durante el periodo en que el erizo crece más rápido. Esto implica que el erizo tendrá que crear en poco tiempo una mayor cantidad de estructura tridimensionalmente compleja y bien organizada (Figura 3). Por consiguiente, la producción de este tipo de anillos demanda de un alto costo energético y elevadas concentraciones de calcio, porque en este periodo de crecimiento ocurre un marcado proceso de mineralización y calcificación (Pearse y Pearse 1975, Smith 1980). Por el contrario, los anillos claros son formados durante el crecimiento lento del erizo, ya que durante ésta época el erizo canaliza más energía hacia la reproducción. Este tipo de anillos demandan un menor costo energético y una baja tasa de fijación de calcio. Esto se ve reflejado en la desorganización y poca complejidad tridimensional de las estructuras (comparado con el anillo oscuro), porque los canales íntertrabeculares se encuentran abiertos y no alineados entre sí (Pearse y Pearse 1975, Smith 1980, véase Figura 3).

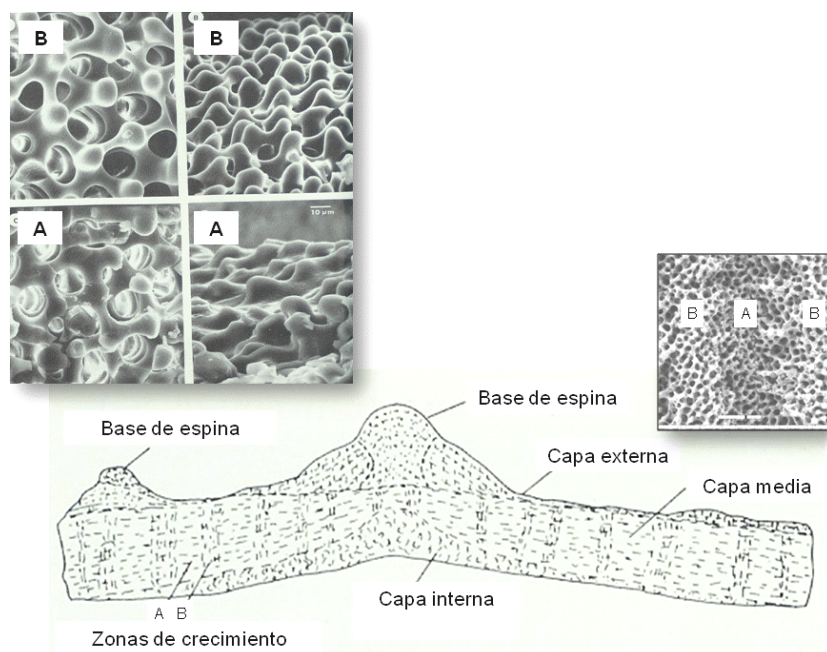


Figura 3. Corte transversal de una placa del caparazón de un erizo de mar, donde se observan tres diferentes capas: capa externa, capa media y capa interna. Las imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido muestran los incrementos alternados de estructuras discontinuas: A) canales intertrabeculares pequeños, con trabéculas largas alineadas entre sí, y B) canales abiertos, trabéculas pequeñas, cortas no alineadas entre sí. Información tomada de Pearse y Pearse 1975, Smith 1980.

En la costa noroccidental de Baja California, México, se capturan a nivel comercial dos especies de erizos de mar *Strongylocentrotus franciscanus* (erizo rojo) y *S. purpuratus* (erizo morado); sin embargo, la pesquería del erizo rojo muestra índices de sobreexplotación y agotamiento en varias áreas de pesca (Cota-Villavicencio *et al.* 1996, Andrew *et al.* 2002, Palleiro-Nayar 2004). Por ese motivo, se propuso intensificar la captura del erizo morado para disminuir la presión pesquera sobre el erizo rojo y permitir que sus poblaciones se recuperen (Palleiro-Nayar *et al.* 2008). En Baja California el erizo morado ha sido relativamente poco estudiado, particularmente, la información básica relacionada con la edad y el crecimiento de esta especie es limitada (Russell 1987, Vélez-Andrade 1997, Esqueda-González 2000).

A pesar de que hay estudios que han analizado el efecto que tienen los factores ambientales (físicos y/o biológicos) en el crecimiento somático de los erizos de mar, el efecto de estas variaciones

ha sido muy poco estudiado en relación a cómo afectan la periodicidad en que se depositan los anillos de crecimiento en las placas de los erizos. Lo anterior resulta relevante, porque hasta la fecha sigue predominando el supuesto (al igual que en otros invertebrados marinos), que la formación de los anillos de crecimiento en las placas del caparazón de los erizos de mar está ligada a las variaciones del ambiente, y por lo tanto, los anillos no se deben utilizar como cronómetro confiable para datación de edad (Märkel 1975, Russell y Meredith 2000); pero cabe enfatizar que este supuesto está basado en estudios cuyos resultados no fueron lo suficientemente concluyentes, porque no se utilizaron estructuras confiables y tampoco se hizo un estudio estricto de validación (Rhoads y Lutz 1980, Russell y Meredith 2000, Campana 2001).

El propósito de este estudio de investigación fue determinar el crecimiento del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, a través del método de marcaje y recaptura, así como validar y estimar la edad utilizando anillos de crecimiento formados en las placas gonádicas y oculares. En el capítulo 2 se determinó el efecto de tres métodos de marcaje en el crecimiento y la supervivencia del erizo morado. Esta información fue importante para asegurar que el método de marcado que fue utilizado posteriormente en campo no tuviera ningún efecto en el crecimiento de los erizos. En los capítulos 3 y 4 se estimó el efecto del rompimiento de las espinas en diferentes condiciones de iluminación y el efecto del alimento (en cantidad y diferentes dietas) en la supervivencia y el crecimiento de erizos adultos jóvenes. En el capítulo 5 se utilizaron los erizos que fueron sometidos a la variación de diferentes factores en los experimentos anteriores (capítulos 3 y 4), para determinar la formación del primer anillo de crecimiento en las placas del sistema apical. Adicionalmente, se realizó la validación de la edad en condiciones experimentales de laboratorio. En el capítulo 6 se utilizó el método de marcaje y recaptura para estimar el crecimiento mensual y la época de reproducción del erizo morado en pozas de marea de la localidad de Bajamar, Baja California (31°59'N, 116°51'O). Del mismo modo, se determinó la relación de la temperatura, energía del oleaje y disponibilidad de alimento en el crecimiento y reproducción de esta especie. Finalmente, en el capítulo 7 se verificó la formación anual de los anillos

de crecimiento utilizando erizos adultos jóvenes que fueron trasplantados en las pozas de marea (cultivados en laboratorio y de edad conocida) y de los adultos de la población natural que fueron marcados con tetraciclina y calceína, y que estuvieron expuestos a la variación natural de las pozas de marea.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estimar el crecimiento y validar la edad del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, considerando condiciones experimentales de laboratorio y la variación ambiental en pozas de marea.

Objetivos particulares

- Evaluar el efecto de la tetraciclina y las marcas internas PIT y CWT, así como la combinación de estas en la tasa de crecimiento, supervivencia, retención de las marcas y el estrés post-marcaje del erizo morado (Capítulo 2).
- Determinar el efecto del rompimiento de las espinas en diferentes condiciones de iluminación y de la alimentación (en cantidad y diferentes dietas) en la supervivencia y el crecimiento de erizos adultos jóvenes de edad conocida (Capítulos 3 y 4).
- Establecer el número de anillos de crecimiento que se forma durante un año en las placas gonádicas del erizo morado, así como el efecto del rompimiento de las espinas, condición de la iluminación, disponibilidad de alimento (en cantidad y dietas) en la formación de los anillos (Capítulo 5).
- Conocer la relación que existe entre la temperatura del agua de mar, el oleaje y el alimento disponible (en cantidad y tipo) en el crecimiento somático y ciclo reproductivo del erizo morado en pozas de marea (Capítulo 6).

- Determinar el número de anillos de crecimiento que se forma durante un año en las placas gonádicas del erizo morado, considerando la variación ambiental de las pozas de marea (Capítulo 7).

CAPÍTULO II.

Efecto de Tres Métodos de Marcaje en el Crecimiento y la Supervivencia del Erizo Morado *Strongylocentrotus purpuratus*



Pan-American Journal of Aquatic Science

Sonnenholzner JI, Montaña-Moctezuma G, Searcy-Bernal R (2010). Effect of three tagging methods on the growth and survival of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. PANAMJAS 5(3):414–420.

Abstract. We evaluated the effect of tetracycline (a fluorescent tag) and two different types of internal tags, Decimal Coded Wire Tags (CWT) and Passive Integrated Transponder tags (PIT) used alone or in combination on growth rates, survival, tag retention, and post-tagging stress of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), under laboratory conditions (150 days). Specimens had a size range between 12.5 and 54.0 mm in diameter. Our results suggest that the tetracycline, PIT, and CWT (or their combination) do not affect growth or survival of purple urchins. PIT tags can be successfully inserted into urchins over 22.7 mm without jeopardizing growth or survival. Urchin's growth under different tagging treatments was similar to the control groups. Urchins that were tagged twice lost their tags after two days, and died in less than a month. Post-tagging stress (RAC) was significantly affected by urchin size but not by tagging methods.

Key words: Sea urchin, tagging, tetracycline, electromagnetic tags, CWT, PIT.

Resumen. Se evaluó el efecto de la tetraciclina (marcaje fluorescente) y dos tipos diferentes de marcas internas, etiquetas de alambre codificado (CWT, por sus siglas en inglés) y transponedores de inducción pasiva (PIT, por sus siglas en inglés), utilizados solos o en combinación en la tasa de crecimiento, supervivencia, retención de las marcas y el estrés post-marcaje del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), bajo condiciones experimentales de laboratorio (150 días). Los especímenes tuvieron un rango de tamaño entre 12,5 y 54,0 mm de diámetro. Nuestros resultados sugieren que la tetraciclina, CWT y PIT (o su combinación) no afectan el crecimiento o la supervivencia de los erizos morados. Las marcas PIT pueden ser insertadas con éxito en erizos de más de 22,7 mm, sin afectar su crecimiento o supervivencia. El crecimiento de los erizos bajo diferentes tratamientos de marcado fue similar a los grupos de control. Los erizos que fueron marcados dos veces perdieron las

marcas después de dos días, y murieron en menos de un mes. El tamaño del erizo afectó significativamente al estrés post-marcado (RAC); sin embargo, el método de marcado no tuvo ningún efecto sobre el RAC.

Palabras Clave: Erizo de mar, marcaje, tetraciclina, marcas electromagnéticas, CWT, PIT.

INTRODUCTION

Harvesting purple sea urchins (*Strongylocentrotus purpuratus*) has been suggested as an alternative to reduce the harvest pressure on red urchin populations in Baja California (Andrew *et al.* 2002, Palleiro-Nayar *et al.* 2008); however, little information exists regarding its life history. Since an extensive fishery has been recommended, quantifying critical parameters, such as growth becomes important to suggest adequate management strategies.

The application of mark-recapture methods in studies of growth (Pearse and Pearse 1975, Ebert 1988a, b, Meidel and Scheibling 1998, Russell 2000, Rogers-Bennett *et al.* 2003, Pederson and Johnson 2007) and age validation (Taki 1972, Robinson and MacIntyre 1997, Hiroyuki *et al.* 2005, Shelton *et al.* 2006) has been relatively common for Strongylocentrotids. Growth rates in purple sea urchins have been estimated with tagging techniques using the fluorochrome tags such as tetracycline and calceine (Russell 1987, Ebert 2007).

Fluorochromes that incorporate into urchin ossicles do not interfere with natural growth (Kobayashi and Taki 1969, Ebert 1988a, b, Gage 1992, Russell and Urbaniak 2004, Eilers and Johnson 2009) and very small growth increments can be easily detected, including zero growth (Ebert 1967a). A disadvantage of internal tags resides in the intensive destructive sampling required to ensure high recapture rates of tagged organisms. The development of Passive Integrated Transponders (PIT) and Decimal Wire Coded Tags (CWT) has been useful to individually identify urchins in laboratory conditions (Hagen 1996, Kalvass *et al.* 1998, Woods and James 2005), and in the field (Dugan and Miller 2001, Lauzon-Guay and Scheibling

2008). Hence, the combination of internal and external tags look promise to diminish recapture rates and guarantee higher percentages of tagged individuals.

Mark-recapture methods have the premise that tagging does not promote any physical damage; furthermore, credibility of results from a tagging study rests on demonstrating that major assumptions and biases have been met or accounted for. The effect of different internal tagging methods has been assessed in green urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) (Hagen 1996, Russell and Urbaniak 2004, Lauzon-Guay and Scheibling 2008), red urchins (*S. franciscanus*) (Kalvass *et al.* 1998), and New Zealand urchins (*Evechinus chloroticus*) (Woods and James 2005); however, no information exists about the tagging effect on purple urchins (*S. purpuratus*).

The present study evaluates the effect of three tagging methods: 1) tetracycline (free base), 2) PIT tags, and 3) CWT tags, as well as their combination on purple sea urchins somatic growth, survival, post-marking-stress (RAC) and tag loss, under laboratory conditions.

Our interest in assessing the effect of the paired combination of a single-fluorochrome marking (tetracycline) with PIT or CWT tags, resides in our concern of using both tagging techniques in age determination studies to validate the periodicity of natural growth lines in urchins genital plates. Because the use of tetracycline alone requires the recapture of a high number of organisms, adding an electromagnetic tag that is easily recognized without killing the urchins, would reduce the number of samples to be collected.

MATERIALS AND METHODS

A total of 128 urchins (between 12.5 mm and 54.0 mm in diameter) were collected from an intertidal site at Bajamar, Baja California, México (32°01'14" N, 116°52'52" W), and transported to the laboratories of the Universidad Autónoma de Baja California. They were acclimated in 280 l-tanks with circulating sea-water and aeration for at least one month before the experiment. Seawater temperature was maintained at $16 \pm 1^{\circ}\text{C}$ and urchins were fed on *Egrefia menziesii* *Ad libitum*.

Tagging procedure. Three different types of internal tags were used: 1) Passive Integrated Transponders (PIT, Biosonic Corp.), 2) unique sequential Coded Wire Tags (CWT, Northwest Marine Tech. Inc.), and 3) the fluorochrome tetracycline (SIGMA). PIT tags are cylindrical glass capsules of 12 mm long x 2.1 mm in diameter. CWTs are steel wire tags 1.5 to 2 mm long x 0.25 mm diameter. Tetracycline-hydrochloride solution (1 g per 100 mL) was prepared using 0.2 µm filtered seawater. Due to the size of PIT tags these were used on medium (22–40 mm) and large (>40 mm) urchins. Small individuals (<22 mm) were tagged with CWT, and 0.1 mL of tetracycline solution was injected. Medium and large individuals received 0.2 and 0.3 mL of the solution, respectively. After five minutes of injecting tetracycline, we performed PIT and CWT tagging to avoid spill of fluids. PIT and CWT tagging was carried out by holding each urchin upside down, inserting the injector needle through the peristome membrane into the coelom. PIT tags were inserted using a 12 gauge implanter (MK7 Biomark) and CWT tags using a single-shot injector (NMT). A small gauge hypodermic needle was used for tetracycline. Tagging procedure lasted approximately 45 s per urchin. PIT tags were scanned with a Portable Transceiver System (Model 2001F-ISO, Destron Technologies), and CWTs were X-ray photographed to confirm their placement within the urchin coelom (Fig. 1).

Laboratory experimental setup. Individual urchins were distributed into experimental units consisting of PVC pipe (15 cm diameter x 16 cm height) covered with a 2 mm diagonal mesh at the bottom. Treatments were assigned randomly to experimental units that were placed on a fiberglass tray (245 cm long x 75 cm wide) into an air conditioned room (air temperature was kept at $15.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$). An open sea water system (water flow was maintained at ca. 500 mL min⁻¹) and constant aeration was provided using airlifts. The experiment lasted 150 days from 2006/10/26–2007/03/26. The number of replicates per treatment was 9 to 11. We evaluated the effect of tagging on: 1) growth, 2) survival, 3) tag loss and 4) post-tagging stress. To diminish measurement error, test diameter (TD) was measured five times using a knife-edge vernier calipers and the mean diameter was used for the analysis.

Survival, growth rate, and tag retention. Survival rate (S) was determined as the percentage of animals that survive the time interval: $S (\%) = [(N_t - N_0) / N_0] \times 100$, where N_0 and N_t are the number of live organisms present at time 0 and at the end of the experiment, respectively. Gross Growth Rate (GGR) was calculated as the size increment (TD) between the beginning and the end of the experiment: $GGR (\text{mm month}^{-1}) = [TD_t - TD_0] / t (5\text{months})$, where TD_0 and TD_t are the test diameters present at time 0 and at the end of the experiment (5 mo), respectively. Daily observations were made for estimating mortality and tag retention. Some sea urchins were not correctly marked at the first time by a manipulation error. Afterward this first failed attempt, these sea urchins ($n = 15$) in a second attempt were tagged. These animals were maintained for 30 days in individual plastic containers, but in a separate tank for observational stress trials to register lost spines and death time.

Righting activity Coefficient (RAC). Sea urchins are normally oriented with the tube feet of the oral surface attached to the substratum. Overturning an individual so that the oral surface faces up and the tube feet are not in contact with the substratum elicits a righting response that can be estimated based on the time it takes an urchin to return to normal position, after being inverted onto their surface. Eight hours after tagging, all urchins (tagged and control groups) were kept in Petri dishes and righting time was measured. Mean righting times were converted to righting activity coefficients (RAC) using the formula suggested by Hagen (1994): $RAC (\text{seconds}) = 1000/\text{righting time}$. RAC values can indicate different levels of stress and well-being (Lawrence and Cowell 1996). Relatively higher RAC values are associated with higher levels of stress.

Statistical analysis. We tested the effects of tagging method on growth (GGR) and post-tagging stress (RAC) using analysis of covariance (ANCOVA), using tagging methods as a fixed factor and initial urchin size as the covariate, after verifying the homogeneity of slopes among treatments (Zar 1999). We report results as mean $\pm$ SE throughout. All statistical analyses were performed using the software STATISTICA for Windows (StatSoft, Inc. 1998).

RESULTS

Survival and tag retention. At the end of the experiment (150 d), survival and tag retention was 100% for all test groups. We found no association between survival and urchin size or tag treatments. The tag wound healed on all urchins by day 2 when a scar was noticeable on most of the individuals. By day 5 the epidermal pigmentation appeared normal. Severe epithelium damage was caused when urchins received two insertions. This occurred in 13% of the tagged urchins. Those urchins were placed for 4-weeks in separate experimental units until they died (Table 1). In this group, mortality was exceptionally high in the first two weeks post-tagging. During this period, urchins had a low adhesive capacity to the substratum and eventually lost their spines. Tag loss occurred between one and two days after tagging. Of these, small urchins that were tagged with CWT showed a high percentage (83%) of tag loss in the first day and were all dead after one month (Table 1).

Growth rates. Among different treatments, mean GGR was $0.636 \pm 0.042 \text{ mm mo}^{-1}$ and ranged from 0.006 mm mo^{-1} to 1.808 mm mo^{-1} . The results of GGR for the different tagging treatments in relation to initial size are shown in Figure 2a. ANCOVA indicated an effect of size ($P = <0.0001$, Table 2), but not of tagging methods ($P = 0.806$, Table 2).

The righting activity coefficient (RAC). Mean RAC considering all treatments was $12.23 \pm 0.25 \text{ s}$ and ranged between 9.71 and 24.57 s. Highest and lowest RAC values were found in individuals less than 25 mm TD and larger than 30 mm TD, respectively (Fig. 2b). The highest variability of RAC values was found in those individuals of small size ($< 25 \text{ mm}$) (Fig. 2b). ANCOVA indicated an effect of size ($P = <0.0001$, Table 2), but not of tagging methods ($P = 0.5863$, Table 2).

DISCUSSION

Many studies have separately evaluated the effect of fluorescent tags (tetracycline and calceine) (Ebert 1965, Russell and Urbaniak 2004), passive induced (or integrated) transponder (PIT) and unique coded wire tags (CWT) (Hagen 1996, Kalvass *et al.* 1998, Duggan and Miller 2001, Woods and James

2005) on sea urchin growth and survival; however, the combined effect of both methods has only been assessed in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Lauzon-Guay and Scheibling 2008, Ellers and Johnson 2009).

In the present study we tested the combination of tetracycline with two tagging techniques (PIT and CWT) and our results suggest that these do not significantly interfere with growth and survival in *S. purpuratus*. Although Kalvass *et al.* (1998) performed a similar study in *S. franciscanus*; their experiments were not designed to analyze the combined effect of tetracycline, PIT and CWT tags. Because the authors were interested in comparing growth rates calculated from direct measurements (PIT and CWT tags) and from indirectly-measured growth (tetracycline back calculation method), they did not use true controls in their experiments, so their results cannot be conclusive.

Our results also suggest that the separate effect of the three tested methods (tetracycline, PIT and CWT tags) was not evident on the growth or survival of purple sea urchins. These results are in agreement with what has been found in other urchin species. Hagen (1996), Duggan and Miller (2001), Russell and Urbaniak (2004), Ellers and Johnson (2009) found that growth and survival of the green sea urchin *S. droebachiensis* did not differ between tagged individuals and controls. In a similar study, Woods and James (2005) studied the effect of PIT tags in the sea urchin *Evechinus chloroticus*. They found 100% survival after five months, and no significant differences in test diameter, wet weight, and gonad index between tagged and untagged sea urchins.

A recent study (Lauzon-Guay and Scheibling 2008) shows contradictory evidences when tagging the green sea urchin *S. droebachiensis*, suggesting that PIT tags can have an adverse effect in growth, gonad index, survival, and feeding rate in tagged urchins under field conditions; however, this effect was not evident under laboratory conditions. A shortcoming in their study was that short term movement and feeding rate experiments were conducted right after tagging, during the period when urchins were recovering. Although the authors do not recommend the use of PIT tags in the field for growth studies, it

would be desirable to conduct a longer experiment, since it has been suggested that the effect of tagging could be noticed at the beginning of the experiment, but differences in growth between tagged and untagged urchins decrease through time (Hagen 1996, Russell and Urbaniak 2004, Ellers and Johnson 2009).

Previous studies have not tested the effect of tagging in different sea urchin sizes. In this study, although growth rates differed among different size categories, none of the tagging methods showed an effect on growth or survival. This result also applies to sea urchins less than 22 mm in test diameter and the authors are unaware of previous tagging studies on sea urchins of this size. Although Hagen (1996) included an ample size range (25–55 mm), it was difficult to assess a size effect due to small sample sizes (2–4 urchins/size interval) and a lack of replicates to perform statistical inferences. Dugan and Miller (2001) tested two size ranges; however, urchin sizes were large (40–50 and 55–62 mm), and no growth differences were found between sizes, since growth rate is a decreasing function of diameter (Ellers and Johnson 2009).

The inclusion of size categories allowed realizing that post-tagging stress (RAC) can differ among sizes, being small urchins more susceptible to the stress of tagging. This response becomes important when tagging urchins in the field, where a wave swept environment is typical of tidal pools in a high-energy zone. Survival of tagged sea urchins under such harsh conditions might depend on its ability to quickly attach to the substratum and seek out protection. According to Santos et al. (2005) and Santos and Flammang (2007), transplanted sea urchins respond to the new hydrodynamic conditions and can be completely attached to the substrate in few minutes.

To assure an accurate estimate of the seasonal growth and survival, tagged organisms must be easily found and identified. This goal can be achieved when PIT and CWT tags have good retention characteristics. We found high retention rates in all sizes and tag losses occurred only during the first two days after tagging, only in specimens that were tagged twice.

CWT tags were useful to tag small sea urchins in the laboratory; however, under field conditions the recapture of tagged organisms is only possible if a wand or metal detector is available. There is still another limitation when using CWTs. Seasonal growth increments cannot be obtained from tagged organisms because individual codes cannot be detected without killing the animal. In spite of this disadvantage, CWTs are the only coded tags for individual recognition of small sea urchins.

Results from this study suggest that the combination of internal tags: 1) tetracycline + PIT or 2) tetracycline + CWT, can be applied in age determination studies of sea urchins, where the fluorescent tag, tetracycline can be used to validate the periodicity of natural growth lines in the genital plates, and PIT or CWT tags guarantee the recapture of individually tagged organisms, reducing the number of samples to be collected.

Table 1. Observational trial (1-month) for the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* from different treatments that were tagged twice. Tags = CWT or PIT, TC = tetracycline

Treatments	Number of urchins	Tagging methods and number of urchins			
		(Tag lost)		(Dead urchins)	
		CWT	PIT	CWT	PIT
Tag + TC	11	4 (3)	7 (1)	4 (4)	7 (7)
Tag	4	2 (2)	2 (1)	2 (2)	2 (2)
Total	15	6 (5)	9 (2)	6	9

Table 2. Analysis of Covariance (ANCOVA) to test the effects of tagging methods and size on the Gross Growth Rate (GGR), and the Righting Activity Coefficient (RAC) of *Strongylocentrotus purpuratus*

Effect	SS	DF	MS	F-ratio	P-value
<i>Gross Growth Rate</i>					
Tag	0.02051	3	0.0068	0.327	0.8062
Size	29.4433	1	29.4433	1406.20	<0.0001
Error	2.5754	123	0.0209		
<i>Righting Activity Coefficient</i>					
Tag	7.291	3	2.430	0.647	0.5863
Size	523.353	1	523.353	139.317	<0.0001
Error	462.058	123	3.757		

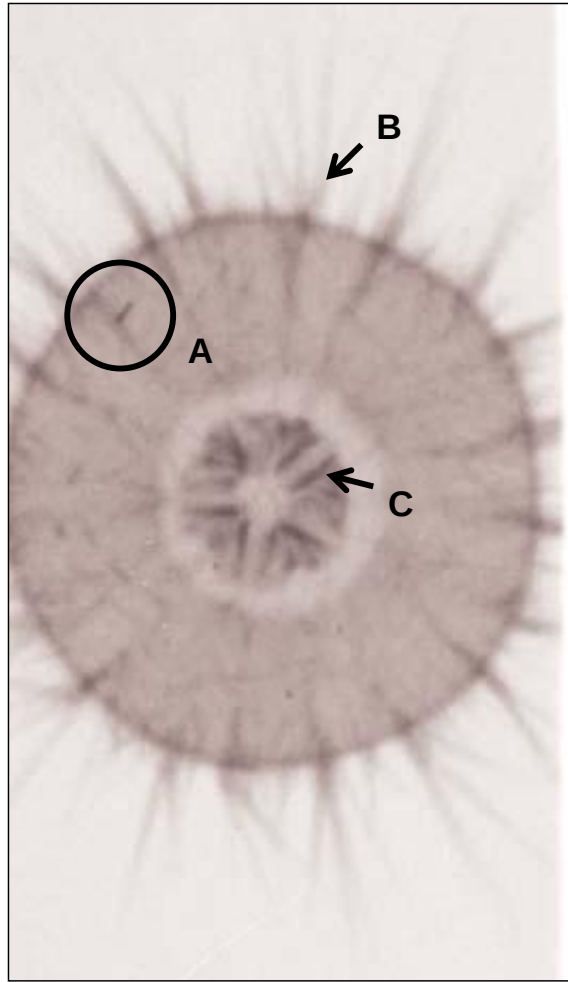


Figure 1. X-ray photograph of a purple sea urchin of 22 mm test diameter showing (A) a coded-wire tag into the coelom, (B) spines, and (C) Aristotele's lantern.

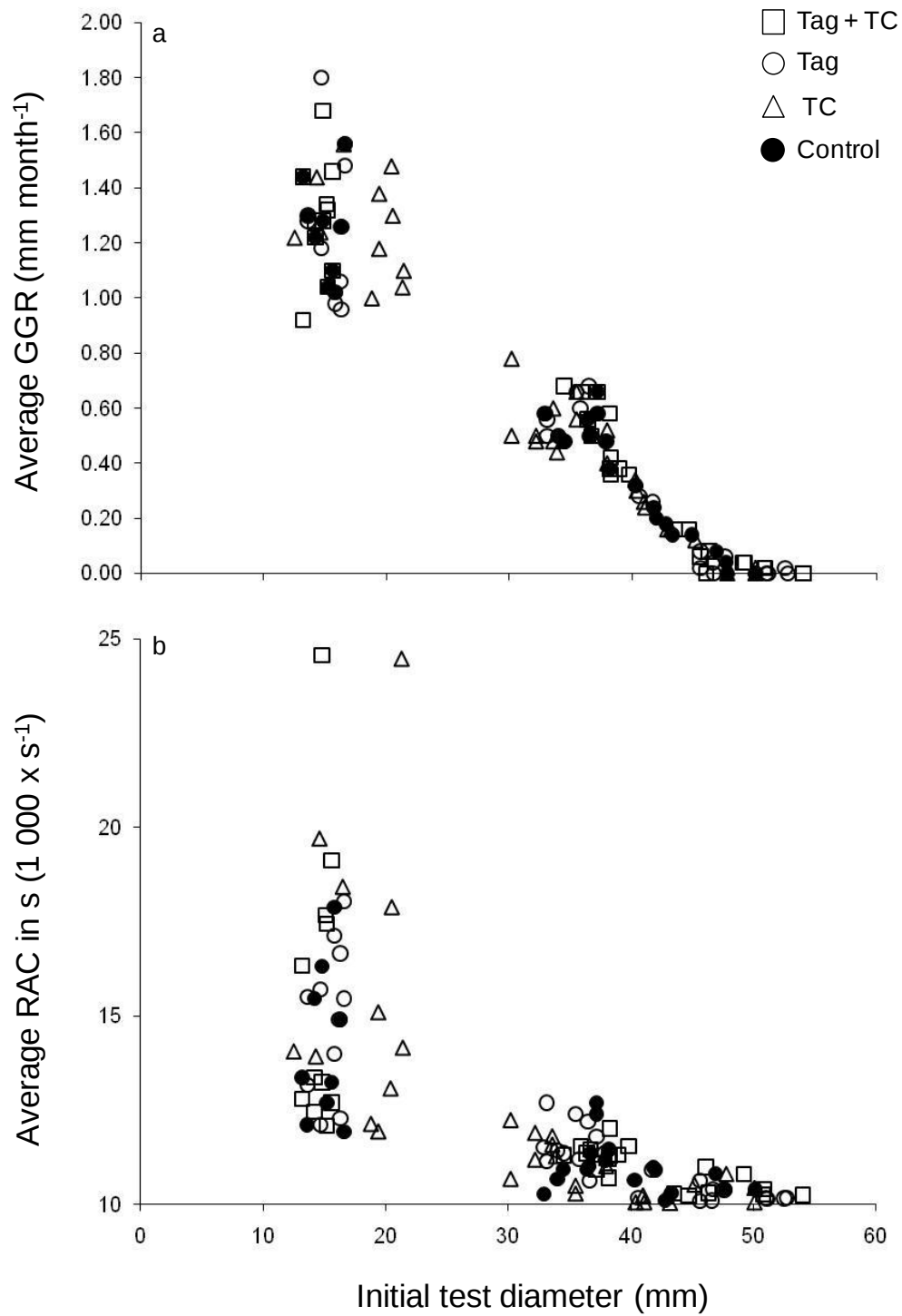


Figure 2. The relationship between the initial size and (a) the Gross Growth Rate (GGR), and (b) the Righting Activity Coefficient (RAC) of *Strongylocentrotus purpuratus* among tagging methods and control.

CAPÍTULO III.

**Efecto del Rompimiento de Espinas en Distintas
Condiciones de Iluminación en el Crecimiento y
Supervivencia de Adultos Jóvenes del Erizo
*Strongylocentrotus purpuratus***

Resumen. El presente trabajo pretende conocer el efecto del rompimiento de las espinas, así como también el efecto de la condición de la iluminación (luz y oscuridad) en la supervivencia, el crecimiento somático en talla y peso y el índice gonadal de adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*. La condición de iluminación y el rompimiento de las espinas afectan de manera importante la tasa de crecimiento en talla y peso corporal, índice gonadal, peso de las espinas y tasa de consumo de alimento. La supervivencia fue $78,8 \pm 6,6\%$ y no fue afectada por ninguno de los factores analizados. Se observó una mayor tasa de crecimiento, índice gonadal y consumo de algas en los erizos que permanecieron en condiciones de oscuridad. Estos resultados nos permiten identificar algunos de los factores que podrían afectar la dinámica poblacional de los adultos jóvenes del erizo morado en función de los atributos del hábitat y microhábitat natural y artificial.

INTRODUCCIÓN

Eventos naturales de diferente magnitud, como las tormentas y fuertes marejadas invernales (Underwood y Chapman 2000, Nott y Hayne 2001, Olivier y Retiere 1998), así como el fotoperiodo y sus variaciones latitudinales (Thorson 1964), actúan como sincronizadores ambientales y tienen un efecto en la fisiología (tasa metabólica, tasa de crecimiento, reproducción) y en algunos procesos ecológicos (movimiento, alimentación, depredación) de peces e invertebrados marinos (Newell 1973, Pearse y Cameron 1991, James y Heck 1994, Blevins y Johnsen 2004, Herrero-Ramón 2007, Pereira y Rasse 2007, James y Heath 2008, Shan *et al.* 2008). Sin embargo, a nivel mundial, la urbanización ha generado cambios y sustituido los hábitats naturales por hábitats artificiales (Connell y Glasby 1999, Helmuth y Hofmann 2001, Blockey 2007). Por ejemplo, se han removido extensas áreas de rocas y arena del intermareal para ser sustituidas por estructuras verticales para la construcción de muelles,

puertos y malecones (Glasby y Connell 1999, Davies *et al.* 2002). Estas estructuras han generado condiciones ambientales completamente diferentes a las naturales como la intensa y permanente iluminación (donde prácticamente no hay noche), cambios en la temperatura local, retención de agua de lluvia, entre otros. Dichas alteraciones han dado lugar a zonas menos productivas en donde los organismos que allí habitan han modificado su tasa de crecimiento y disminuido su capacidad reproductiva (Glasby y Connell 1999, Davies *et al.* 2002, Tomanek y Helmuth 2002).

Los erizos de mar que habitan en el intermareal rocoso han desarrollado adaptaciones específicas (morfológicas, de comportamiento y estructurales) que les proporcionan una ventaja competitiva para tolerar gradientes de estrés y perturbación física como el oleaje en distintos grados de intensidad y frecuencia de ocurrencia (Denny y Gaylord 1996, Jennings y Hunt 2010); sin embargo, cuando su hábitat cambia drásticamente hacia condiciones artificiales, los organismos tendrán que ajustar su metabolismo y procesos fisiológicos (tasa de crecimiento, reproducción, etc.) para adaptarse al nuevo ambiente que los rodea (Arnold 1983, Calder 1984, Lawrence 1990, 1991, Denny y Gaylord 1996). Durante la temporada de fuertes marejadas provocadas por las tormentas invernales el erizo morado puede experimentar el rompimiento de espinas (Ebert 2007). Algunos individuos de la población buscan protección debajo de las rocas o en áreas más profundas de las pozas de marea. Durante este periodo los individuos pueden permanecer por varias semanas y hasta meses en condiciones de oscuridad constante. En contraste, cuando el ambiente es alterado por la construcción de muelles, puertos ó malecones, los erizos estarán expuestos de manera continua a condiciones de luz artificial. Estas condiciones extremas (rompimiento de espinas, oscuridad y luz continua) podrían tener implicaciones en el crecimiento y desarrollo gonadal de los erizos morados (*S. purpuratus*), produciéndose quizá retraso en el crecimiento y bajos valores de índice gonadal. *S. purpuratus* es una especie de erizo de mar de hábito nocturno, poco móvil, que puede meterse de manera permanente en huecos, presentando la conducta de cubrirse con pedazos o fragmentos de

piedras, conchas, hojas o algas (aparentemente utilizados como bloqueador solar, véanse Douglas 1976, Adams 2001, Fierce y Lapin 2004, Dumont *et al.* 2007). Este comportamiento hace que el erizo morado busque sitios o condiciones donde pueda atenuar la intensidad de luz que recibe durante el día (Douglas 1976, Grupe 2006).

Este estudio propone conocer el efecto combinado del rompimiento de las espinas, así como el efecto de condiciones de luz y oscuridad continuas en la supervivencia, el crecimiento somático y el índice gonadal de adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*. Si bien los procesos ecológicos que afectan el crecimiento de los erizos de mar han sido bien identificados en la literatura (Lawrence 1987, Tegner 2007, Ebert 2007), no existen estudios experimentales que simulen posibles escenarios de condiciones extremas a las que están expuestos los adultos jóvenes del erizo de mar *S. purpuratus* en la zona del intermareal rocoso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de juveniles. Erizos juveniles se produjeron desde larvas en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO), Ensenada, Baja California, México, en octubre de 2006, de acuerdo con la metodología descrita por Salas-Garza *et al.* 2005. Los erizos fueron mantenidos en tanques de 1 000 litros de capacidad con un sistema de circulación abierto de agua de mar (35 litros min⁻¹) y aireación constante. Los animales fueron alimentados con hojas del alga café *Egrelia menziesii* por 11 meses hasta que fueron utilizados en el experimento. Antes que empezar el experimento se sacrificaron 50 individuos y sus gónadas fueron pesadas y el índice gonadal (IG) inicial fue calculado dividiendo el peso de las gónadas (previamente drenadas) entre el peso total del cuerpo y multiplicado por 100. El IG promedio fue menor de 0,01. La temperatura del agua fue medida diariamente y vario entre 13 y 15°C y la salinidad fue de 34 ‰.

Procedimiento. Para medir el efecto del rompimiento de las espinas se siguió el protocolo propuesto por Edwards y Ebert (1991). El tratamiento de los erizos con espinas rotas simuló el

efecto que tendría el fuerte oleaje generado por las intensas tormentas invernales en las espinas de erizos expuestos fuera de las grietas o 'refugios'. Este tratamiento consistió en recortar las espinas a un grupo de erizos con tijeras de punta fina dejando una altura de 2 mm. El recorte de las espinas se hizo una vez cada cuatro semanas por 7 meses. En el segundo tratamiento se dejaron a los erizos con las espinas intactas, simulando el efecto que tendría un oleaje poco intenso generado durante la época de verano. Para medir el efecto de la iluminación (luz / oscuridad) se utilizaron jarras cubiertas con bolsas gruesas de plástico negro (simulando la condición de penumbra, cuando los erizos permanecen resguardados bajo las rocas) y jarras sin cubrir expuestas a una irradiancia de $12,24\text{-mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante 24 horas. Se seleccionaron 96 erizos juveniles (talla promedio $\pm$ error estándar, $13,2 \pm 2,0$ mm). Se colocaron al azar seis erizos en cada una de las 16 jarras de plástico de 2 litros de capacidad. Al interior de cada jarra se colocó un tubo de PVC (15 cm de diámetro x 16 cm de alto) que tenía adaptado una malla plástica en su base. Este dispositivo plástico quedó suspendido dentro de las jarras conteniendo a los erizos para que los animales no tuvieran contacto directo con sus propias heces y para que tampoco hubiera manipulación de los animales al momento de la limpieza de las jarras y recambio del alimento. Se consideraron dos factores, con dos niveles cada uno (cuatro tratamientos) y cuatro réplicas por tratamiento ($n = 4$), siguiendo un diseño factorial completo. Los tratamientos fueron asignados y acomodados de modo aleatorio. La nomenclatura utilizada para cada tratamiento fue la siguiente: 1) erizos en condición de luz con espinas cortas = LEC, 2) erizos en condición de oscuridad con espinas cortas = OEC, 3) erizos en condición de luz con espinas largas = LEL y 4) erizos en condición de oscuridad con espinas largas = OEL. Se utilizó agua de mar filtrada hasta $1 \mu\text{m}$ y esterilizada por irradiación UV. Los recambios de agua se hicieron cada dos días y tanto éstos como la limpieza de las jarras del tratamiento oscuridad se realizaron con la luz apagada en aproximadamente 20 minutos. La temperatura del agua fluctuó entre 14 y 16°C y la salinidad fue de 34‰ . Cada jarra tuvo aireación constante. Los erizos fueron alimentados *Ad libitum* dos veces por semana durante 22

semanas con hojas del alga café *E. menziesii* (60 g por semana). El alga fue recolectada mensualmente en la localidad de Bajamar, Baja California y transportada al laboratorio. En el laboratorio las algas fueron lavadas con agua de mar y se les removió sedimentos, invertebrados y plantas epifitas. Las algas fueron mantenidas en bolsas de plástico hasta por un mes en congelación a -20°C . Las bolsas fueron descongeladas en un baño de agua por cinco minutos antes de darlas como alimento. El experimento duró 240 días (julio 2007-marzo 2008).

Mediciones del erizo. La supervivencia de los erizos se midió mensualmente contando el número de animales muertos en cada experimento. La talla de los erizos se midió como el diámetro del caparazón (DC) con un calibrador vernier (0,1 mm de precisión), desde el centro de un ambulacro hacia el centro opuesto de un íterambulacro. El peso húmedo total (después de haber escurrido el agua superficial del cuerpo del erizo durante 10 segundos) se midió con una balanza electrónica (0,0001 g de precisión). Se realizaron tres mediciones alternadas e independientes por erizo con el propósito de obtener la media de las mediciones de la talla. La condición de la reproducción se evaluó al final de cada experimento comparando el índice gonadal obtenido inicialmente de una muestra de 50 individuos ($\text{IG} = 0,01$) con el índice gonadal (IG) final de cada experimento. La tasa de consumo de algas se midió a los 120 días y está expresado como el peso de las algas consumidas por erizo por día. Al final del experimento, se hizo una valoración acumulativa del efecto del rompimiento y no rompimiento de las espinas, a través del peso húmedo de las espinas. Este valor se obtuvo pesando a cada erizo de los cuatro tratamientos, antes y después de que las espinas fueron recortadas.

Análisis estadístico. Los datos de supervivencia e índice gonadal (datos expresados en porcentaje) fueron transformados con la raíz cuadrada de arco-seno para obtener la normalidad y homogeneidad de varianzas. El análisis de varianza (ANOVA) de dos vías fue utilizado para probar los efectos principales e interacciones en las cinco variables de respuesta medidas (supervivencia, tasa de crecimiento en talla y peso, índice gonadal y tasa de consumo de algas).

Cuando el ANOVA indicó diferencias significativas ($P < 0.05$), se realizó la prueba *post-hoc* de análisis de comparaciones pareadas de Tukey. Todos los datos están expresados en media $\pm$ error estándar. Las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., USA).

RESULTADOS

Supervivencia. Al final del experimento (240 días) la supervivencia promedio fue $78,8 \pm 6,6\%$. Ocurrieron tres eventos de mortalidad. El primer evento ocurrió a los 120 días, afectando a los erizos del tratamiento LEC (75%). El segundo y tercero, ocurrieron a los 180 (92%) y 210 días (75%), respectivamente, afectando a los erizos del tratamiento OEL; sin embargo, la prueba de ANOVA de dos vías mostró que la iluminación ($P = > 0,05$; Tabla 1) y el recorte de espinas ($P = > 0,05$; Tabla 1) no tuvieron efecto en la supervivencia (Fig. 1a) y tampoco hubo interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,113$; Tabla 1).

Tasa de crecimiento (incrementos en talla). La prueba de ANOVA de dos vías mostró que hubo un efecto significativo de la iluminación ($P = < 0,0001$; Tabla 1) y el recorte de espinas en la tasa de crecimiento ($P = < 0,0001$; Tabla 1). La interacción entre ambos factores también fue significativa ($P = < 0,0001$; Tabla 1). La tasa de crecimiento promedio en los tratamientos en condición de oscuridad ($2,17 \pm 0,18 \text{ mm mes}^{-1}$) fue significativamente mayor que el promedio en los tratamientos en condición de iluminación ($1,03 \pm 0,06 \text{ mm mes}^{-1}$) (Fig. 1b). La tasa de crecimiento promedio de erizos con espinas recortadas (promedio de ambos tratamientos de iluminación) fue significativamente menor que en el tratamiento de los erizos con espinas largas ($1,36 \pm 0,17$ y $1,88 \pm 0,28 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente) (Fig. 1b). La interacción podría ser explicada por el mayor crecimiento de los erizos que permanecieron en condición de oscuridad con las espinas largas ($2,63 \pm 0,04 \text{ mm mes}^{-1}$), mientras que en los tratamientos en condición de iluminación los erizos crecieron significativamente menos, sobre todo aquellos a los que se les recortaron de modo frecuente las espinas ($0,88 \pm 0,05 \text{ mm mes}^{-1}$) (Fig. 1b).

Tasa de crecimiento (incrementos en peso corporal). La prueba de ANOVA de dos vías mostró que hubo un efecto significativo por el recorte de espinas ($P = 0,005$; Tabla 1). No hubo un efecto significativo debido a la iluminación ($P = 0,845$; Tabla 1) y tampoco hubo interacción entre ambos factores ($P = 0,180$; Tabla 1). La tasa de crecimiento promedio en peso de los erizos con espinas recortadas (promedio de ambos tratamientos de iluminación) fue significativamente menor que en los erizos con espinas largas ($0,80 \pm 0,03$ y $1,03 \pm 0,06$ g mes⁻¹, respectivamente) (Fig. 1c).

Índice gonadal (IG%). La prueba de ANOVA de dos vías mostró que hubo un efecto significativo por la iluminación ($P = 0,024$; Tabla 1). El recorte de las espinas no tuvo un efecto importante ($P = 0,122$; Tabla 1) y tampoco hubo interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,899$; Tabla 1). El valor promedio del IG de los erizos bajo condiciones de oscuridad (promedio de los tratamientos del recorte de espinas) fue significativamente mayor que el de los erizos con iluminación ($7,04 \pm 0,76$ y $4,18 \pm 0,90\%$, respectivamente) (Fig. 1d).

Tasa de consumo de algas. La prueba de ANOVA de dos vías mostró que hubo un efecto significativo por la iluminación ($P = <0,0001$; Tabla 1) y el recorte de espinas ($P = 0,0024$; Tabla 1). No hubo interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,817$; Tabla 1). La tasa de consumo promedio de algas en los tratamientos en oscuridad ($2,20 \pm 0,09$ g erizo⁻¹ día⁻¹) fue significativamente mayor que el promedio en los tratamientos en condición de iluminación ($0,91 \pm 0,12$ g erizo⁻¹ día⁻¹) (Fig. 2). La tasa de consumo promedio de algas en aquellos erizos con espinas recortadas (promedio de los tratamientos del fotoperiodo) fue significativamente menor que el de los erizos con espinas largas ($1,34 \pm 0,26$ y $1,78 \pm 0,25$ g erizo⁻¹ día⁻¹, respectivamente) (Fig. 2).

DISCUSIÓN

A pesar de que otros estudios han tratado de medir los efectos del rompimiento de las espinas, haciendo alusión a la acción mecánica del oleaje en condiciones naturales y

experimentales (Ebert 1968, Edwards y Ebert 1991) y del fotoperiodo (Pearse *et al.* 1986, Bay-Schmith y Pearse 1987) en el crecimiento y desarrollo gonadal del erizo morado, los resultados de estos estudios contrastan con los nuestros debido a que los efectos de ambos factores (rompimiento de las espinas y fotoperiodo) fueron medidos de manera independiente, sin considerar la posible interacción entre ambos factores.

Edwards y Ebert (1991) midieron el efecto del rompimiento de las espinas y la inanición en la supervivencia, crecimiento en talla, peso de las espinas y peso de las gónadas en erizos adultos *S. purpuratus*. Utilizaron cuatro tratamientos, de los cuales, únicamente dos pueden compararse con este trabajo: (i) alimentación *ad libitum* sin recorte de espinas y (ii) alimentación *ad libitum* con frecuente recorte de espinas, una vez al mes.

Supervivencia

Al igual que lo reportado por Edwards y Ebert (1991), nuestros resultados sugieren que el rompimiento de las espinas no tuvo un efecto importante en la supervivencia de los erizos. Esto propone que los adultos jóvenes del erizo morado poseen elevada adaptabilidad y capacidad de tolerar condiciones de estrés prolongado causado por el recurrente rompimiento de espinas, independientemente de las condiciones de iluminación a las que se encuentren expuestos.

Tasa de crecimiento somático

El crecimiento del erizo morado implica cambios en el diámetro del caparazón y en biomasa, procesos que necesariamente involucran tener que expandirse, calcificar y producir tejidos blandos, aún en condiciones de oscuridad. Tal como ocurre en otros invertebrados marinos (p.e., corales, moluscos gasterópodos), el crecimiento y el proceso de calcificación requieren la intervención de diferentes enzimas y este proceso puede ocurrir en la oscuridad (Kim *et al.* 1997, Al-Horani *et al.* 2007, Moya *et al.* 2008, Marie *et al.* 2010).

La tasa de crecimiento en talla y peso de los adultos jóvenes del erizo *S. purpuratus* indica un claro patrón de respuesta al rompimiento de espinas en distintas condiciones de iluminación. Los erizos que crecieron más fueron aquellos que mantuvieron las espinas largas y permanecieron en oscuridad constante. Un mismo patrón de respuesta fue observado por Edwards y Ebert (1991), aunque ellos al momento de comparar los tratamientos de erizos con espinas largas contra espinas cortas no encontraron diferencias, y argumentaron que no les fue posible medir con claridad el efecto del rompimiento de las espinas entre los tratamientos. Adicionalmente, nuestros resultados sugieren que en condiciones de oscuridad el crecimiento en talla de los erizos adultos jóvenes es mayor y que los erizos con espinas largas pueden comer más porque tienen la capacidad de manipular mejor el alimento (Lawrence 1987, Hernandez y Russell 2010).

En relación al fotoperiodo, este estudio sugiere que *S. purpuratus* come más en ambientes oscuros, comparado con lugares expuestos a luz continua. Esto concuerda con los hallazgos de Pearse *et al.* (1986, 1995) y Beyer *et al.* (1998) quienes enfatizaron que *S. purpuratus* come más en la oscuridad y como consecuencia puede llegar a crecer más rápido y ser más grande. Este comportamiento también se ha documentado en la post-larva del abulón rojo (*Haliotis rufescens*) en diferentes condiciones experimentales de iluminación (luz versus oscuridad) (Searcy y Gorrostieta-Hurtado 2007). Lo observado en este estudio es consistente y concuerda con la biología básica y comportamiento de *S. purpuratus* que es una especie de hábitos nocturnos, preferentemente críptica, a la que frecuentemente se le quiebran las espinas y que está evolutivamente adaptada a vivir en estas latitudes (días cortos durante la época invernal) y en sitios con sombra (Ebert 1968, Pearse *et al.* 1986, Grupe 2006, McClintock *et al.* 2007).

A pesar de que este estudio se realizó en condiciones controladas de laboratorio, nuestros resultados son de utilidad para entender las variaciones en el crecimiento de los erizos en las pozas de marea, pudiendo sugerir que los erizos que permanecen por algún tiempo en

condiciones de penumbra al interior de 'refugios' (sin tener que desplazarse grandes distancias), no sólo estarían protegidos del fuerte oleaje, evitando que se les rompan las espinas y/o parte del caparazón, sino que pueden llegar a crecer más. Esta estrategia les permitiría, por un lado ser menos vulnerables al ataque de los depredadores, incluyendo a sus congéneres más grandes (Main 1987, Richardson *et al.* 2011), y por el otro lado, por consecuencia, alcanzar más pronto la talla de primera madurez (Denny *et al.* 1985, Grupe 2006, Ebert 2007). La talla de primera madurez sexual reportada para *S. purpuratus* ha sido desde los 16 mm DC (Kenner y Lares 1991), pero esta talla puede variar de manera importante en un gradiente latitudinal y por las condiciones del hábitat (Gonor 1972, Esqueda-González 2000, Basch y Tegner 2007).

Índice gonadal

Sobre el crecimiento de las gónadas en condiciones de oscuridad, nuestros resultados son opuestos a los encontrados por Pearse *et al.* (1995) y Beyer *et al.* (1998), quienes determinaron que cuando los erizos rojo y morado, respectivamente (*Strongylocentrotus franciscanus* y *S. purpuratus*) consumieron alimento en condiciones de continua oscuridad, el índice gonadal fue bajo, comparándolo con el de los erizos en continua iluminación. Lo importante de señalar aquí es que estos autores no midieron la tasa de consumo de alimento de los erizos, por lo tanto, no podemos explicar el por qué nuestros resultados fueron opuestos al de ellos.

El haber encontrado valores mayores en el índice gonadal en condiciones de continua oscuridad es coherente con la respuesta observada en el resto de las variables medidas, ya que al haber un mayor consumo de algas en estas condiciones los erizos tuvieron suficiente energía para crecer y formar tejido reproductivo, como lo sugieren Kelly *et al.* (2008). El permanecer por varios meses en una condición continúa de oscuridad, aparentemente no provocó condiciones de estrés en los erizos, ya que los valores de las tasas de crecimiento calculados en este estudio fueron similares al que reportan otros autores para esta especie de erizo en condiciones

experimentales y naturales en pozas de marea con abundante disponibilidad de alimento, entre 1,8 y 2,27 mm mes⁻¹ (Swan 1961, Ebert 1967b, Pearse y Hines 1987).

Los resultados de este estudio proponen que las características y atributos particulares de los microhábitats en las pozas del intermareal rocoso pueden tener un efecto indirecto importante sobre el crecimiento de los erizos adultos jóvenes de *S. purpuratus*.

Tabla 1. Prueba de ANOVA de dos vías

Variables de respuesta	Fuente de variación	DF	MS	F-ratio	P
<i>Supervivencia</i>	Fotoperiodo	1	0,00	0,000	1,0000
	Espinas	1	0,00	0,000	1,0000
	Interacción	1	2025,0	2,931	0,1126
	Error	12	691,01		
<i>Tasa de crecimiento (en talla)</i>	Fotoperiodo	1	5,00	628,75	<0,0001
	Espinas	1	1,27	159,35	<0,0001
	Interacción	1	0,41	51,17	<0,0001
	Error	11	0,007		
<i>Tasa de crecimiento (en peso)</i>	Fotoperiodo	1	7x10 ⁻⁴	0,0376	0,8498
	Espinas	1	0,2181	12,418	0,0047
	Interacción	1	0,0360	2,0514	0,1798
	Error	11	0,0175		
<i>Índice gonadal</i>	Fotoperiodo	1	32,861	6,875	0,0237
	Espinas	1	13,400	2,803	0,1221
	Interacción	1	0,081	0,017	0,8985
<i>Tasa de consumo</i>	Fotoperiodo	1	6,728	138,086	<0,0001
	Espinas	1	0,712	14,612	0,0024
	Interacción	1	0,003	0,0557	0,8174
	Error	12	0,049		

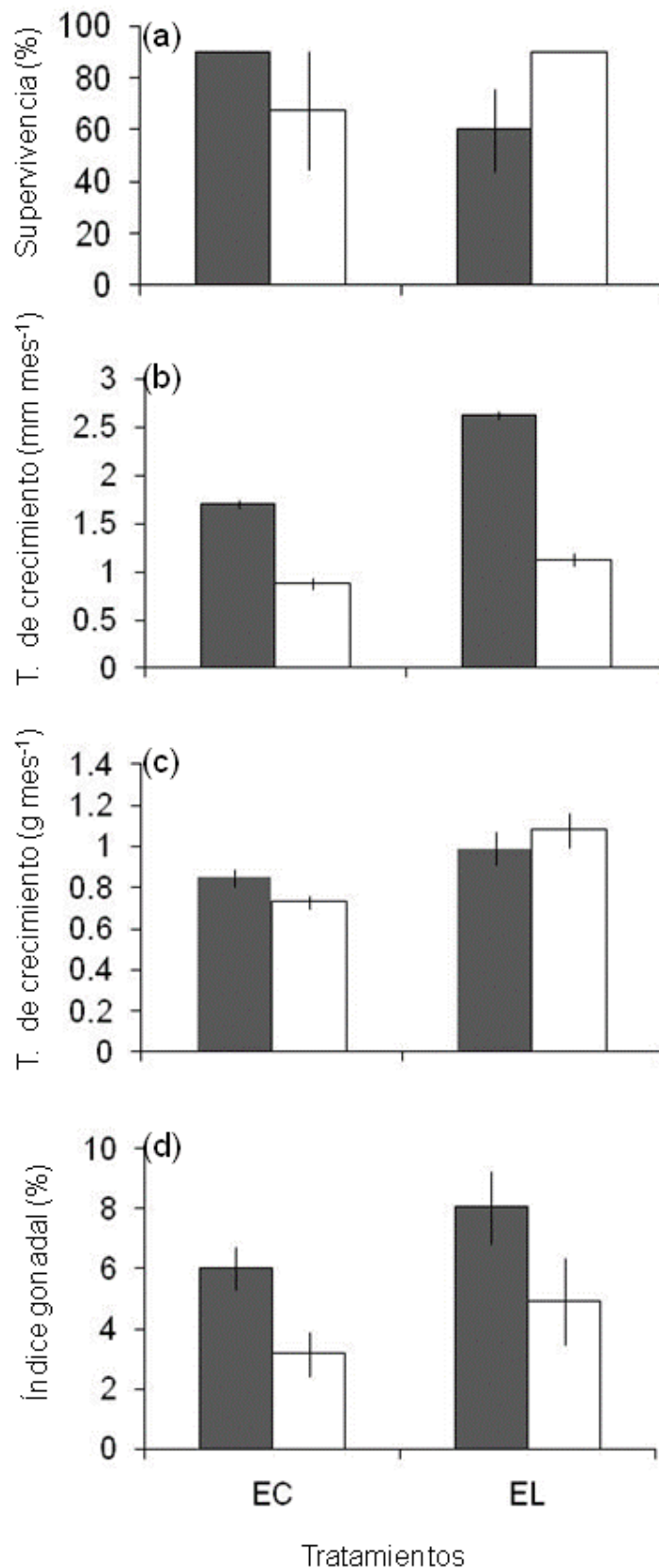


Figura 1. *Strongylocentrotus purpuratus* en respuesta de las condiciones experimentales de recorte de las espinas y condición de iluminación: (a) supervivencia, (b) tasa de crecimiento en talla, (c) tasa de crecimiento en peso y (d) índice gonadal. Barras oscuras (oscuridad) y barras claras (luz). EC = espinas cortas; EL = espinas largas. Barras indican $\pm$ error estándar.

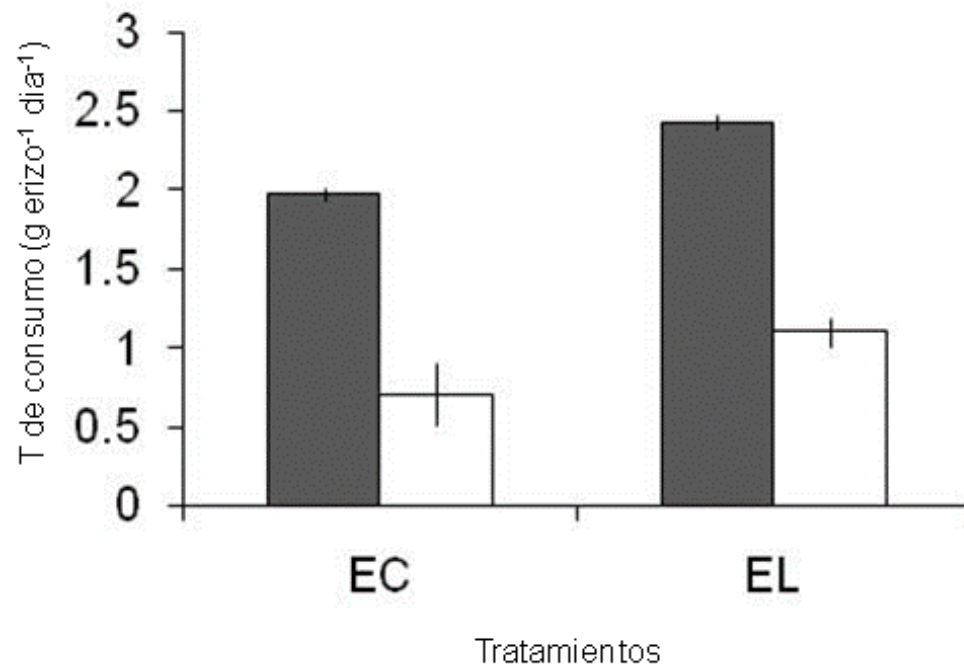


Figura 2. Tasa de consumo de algas en adultos jóvenes del erizo *S. purpuratus* en relación al recorte de espinas y condición de iluminación. Barras oscuras (oscuridad) y barras claras (luz). EC = espinas cortas; EL = espinas largas. Barras indican $\pm$ error estándar.

CAPÍTULO IV.

Efecto de la Dieta de Macrofitas y el Tamaño Inicial en la Supervivencia y el Crecimiento Somático de Adultos Jóvenes del Erizo Morado *Strongylocentrotus purpuratus*: Un Enfoque Experimental de Laboratorio



Journal of Applied Phycology

Sonnenholzner JI, Montaña-Moctezuma G, Searcy-Bernal R, A Salas-Garza (2010). Effect of macrophyte diet and initial size on the survival and somatic growth of subadult *Strongylocentrotus purpuratus*: a laboratory experimental approach. J. Appl. Phycol. (*In press*)

Abstract. Recently recruited urchins from the same brood, but with different initial sizes, may respond differently to similar environmental factors. The aim of this study was to assess and compare the effects of starvation and diet on the survival, growth rates in size and weight, and gonad index among small and large subadult purple sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus*. Small urchins ranged from 7.3 to 7.8 mm and large urchins from 11.8 to 14.1 mm (test diameters). Two independent experiments were performed. In the first experiment, sea urchins were fed during 22 weeks on *Eggregia menziesii* (*Ad libitum*) and for only 1 day month⁻¹ (starved condition). Feeding regime significantly affected survival, somatic growth rate in size and weight, and gonad index, with higher means in the *Ad libitum* treatments than in starving conditions. A recurrent cannibalism event by conspecifics occurred in small sea urchins under starving conditions. In the second experiment, sea urchins were fed during 13 weeks *Ad libitum* with four diets: kelp (*E. menziesii*), coralline algae (*Bossiella orbigniana*), eelgrass (*Phyllospadix scouleri*) and a mixed diet of the three species. Survival was not affected by diet or urchin size, but diet significantly affected somatic growth rate in size and weight and gonad index. Kelp promoted the highest growth rate (2.23 ± 0.21 mm month⁻¹), the mixed diet produced an intermediate growth (1.26 ± 0.21 mm month⁻¹), while the lowest values corresponded to coralline algae and the eelgrass (0.30 ± 0.12 and 0.10 ± 0.03 mm month⁻¹, respectively, means $\pm$ SE). The mean growth rate of small urchins (averaging all diets) was higher than in large specimens (1.17 ± 0.37 and 0.77 ± 0.28 mm month⁻¹, respectively).

Key words: Subadult sea urchins, *Strongylocentrotus purpuratus*, Survival, Somatic growth rate, Feeding.

Resumen. Erizos recién reclutados de una misma cohorte, pero con diferentes tallas iniciales pueden responder de manera diferente a los mismos factores ambientales. El objetivo

de este estudio fue evaluar y comparar los efectos de la inanición y diferentes dietas en la supervivencia, tasa de crecimiento (en talla y peso), y el índice gonadal entre erizos de mar *Strongylocentrotus purpuratus* adultos jóvenes grandes y pequeños. Los erizos pequeños tuvieron un rango en diámetro del caparazón (DC) de 7,3 a 7,8 mm y los erizos grandes de 11,8 a 14,1 mm. Se llevaron a cabo dos experimentos independientes. En el primer experimento, los erizos de mar se alimentaron durante 22 semanas con *Egrecia menziesii* (*Ad libitum*) y por sólo 1 d mes^{-1} (condición de inanición). El régimen de alimentación afectó de manera significativa la supervivencia, tasa de crecimiento en talla y peso, y el índice gonadal, registrándose altos promedios en los tratamientos *Ad libitum* que en inanición. Ocurrió canibalismo entre erizos pequeños en inanición. En el segundo experimento, los erizos de mar se alimentaron durante 13 semanas *Ad libitum* con cuatro dietas: alga café (*E. menziesii*), alga coralina (*Bossiella orbigniana*), pasto marino (*Phyllospadix scouleri*) y una dieta mixta de estas tres especies de plantas. La supervivencia no fue afectada por la dieta ni la talla de los erizos, pero la dieta afectó significativamente la tasa de crecimiento somático en talla y peso, y el índice gonadal. El alga café generó la más alta tasa de crecimiento ($2,23 \pm 0,21 \text{ mm mes}^{-1}$), la dieta mixta produjo un crecimiento intermedio ($1,26 \pm 0,21 \text{ mm mes}^{-1}$), mientras que los valores más bajos de crecimiento correspondieron al alga coralina y pasto marino ($0,30 \pm 0,12$ y $0,10 \pm 0,03 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente, media $\pm$ ES). La tasa de crecimiento fue mayor en los erizos pequeños (promediados de todas las dietas) que en los erizos grandes ($1,17 \pm 0,37$ y $0,77 \pm 0,28 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente).

Palabras clave: Erizos de mar adultos jóvenes, *Strongylocentrotus purpuratus*, supervivencia, tasa de crecimiento somático, alimentación.

INTRODUCTION

Sea urchins inhabiting rocky intertidal shores in temperate environments are the most conspicuous herbivores which influence the structure of these communities (Lawrence 1975,

Breen and Mann 1976, Tegner *et al.* 1995). New recruits may be highly exposed to several environmental gradients of stress and disturbance (Jennings and Hunt 2010), and depending on the intensity and frequency of physical disturbances, juvenile sea urchins could restrict their growth in biomass and size. For example, in El Niño Southern Oscillation events of high frequency and amplitude in the Northern Hemisphere, abrupt changes in nutrients, strong winds and heavy wave action associated with warming events may reduce algal standing stocks and/or productivity below the level that is probably needed to satisfy the grazing demand of herbivores such as sea urchins (Dayton and Tegner 1984, Ladah and Zertuche 2007). Small individuals require fewer resources and might be less affected by food shortages; however, survival and growth patterns under starving or limited food conditions are not well understood for juvenile and subadult sea urchins (Ebert 2007).

Feeding of sea urchins is strongly influenced by the physical structure of the habitat, inter-size competition and food preference (Thornber *et al.* 2008). Furthermore, their growth and future reproduction could be time-lagged and become variable across relatively small spatial and/or short temporal scales as a consequence of the quantity and quality of available food (Lawrence and Lane 1982, Meidel and Scheibling 1999, Nishizaki and Ackerman 2004).

Within-cohort size variation is a common phenomenon in populations as a result of genetic and environmental factors (Crickmore 2009). This condition has generated the hypothesis that larger or faster growing members of a cohort gain a survival advantage over smaller conspecifics via enhanced resistance to starvation, decreased vulnerability to predators and better tolerance to environmental extremes (Sogard 1997, Munch *et al.* 2003).

An extensive literature exists on methods for obtaining individual growth rates based on urchin size structures collected in the field; however, the major problem is that different ages may be overlapped in size groups (Ebert 1973, 1977, Ebert and Russell 1993, Smith *et al.* 1997). In these studies, extreme care in interpretation is required since urchins with the same size but

different age may experience dissimilar growth rates (Lawrence 2001a, b). In this sense, there is a scarcity of experimental studies on subadult sea urchins of known age with a different initial size.

Mortality by predation in sea urchins has been considered to be size-related (Kenner 1992, Freeman 2006, Pederson and Johnson 2006). A faster growth rate reduces the time that an individual remains at high risk, but sea urchins can cease to grow and decrease their rate of metabolism to a maintenance level when food is not available (Kenner 1992, McShane and Anderson 1997, Meidel and Scheibling 1999). This ability allows individuals to shrink down to the energetic optimal size when conditions deteriorate; such individuals would find themselves expending all or most of their available energy in metabolic costs (Lawrence 1987). Therefore, a number of physiological constraints and ecological trade-offs can place restrictions on growth rates and apparently override the advantages of a large body size. Identifying the major sources of mortality and how the size factor operates in the subadult stages would be valuable in understanding intertidal population dynamics and post-recruitment variability in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*, which is the most conspicuous subtidal and low intertidal herbivore in the northwestern coast of Baja California, México.

The nutritional ecology of *S. purpuratus* has been well studied, especially in terms of food preferences, feeding, absorption and assimilation rates (Lawrence 2001a, b). Little is known, however, about the survival and somatic growth rate of subadult purple sea urchins when food is limited (in quantity and type) and how these may be affected by the inter-size variability within cohorts (Grosjean *et al.* 1996, Nishizaki and Ackerman 2004, Daggett *et al.* 2005). The purpose of this study was to assess the effect of starvation and different diets on the survival, growth rates in size and weight, and gonad index of subadult purple sea urchins of the same cohort but different sizes.

MATERIALS AND METHODS

Supply of subadults. Two cohorts of purple sea urchins *S. purpuratus* were hatched and reared at the Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO), Ensenada, Baja California, México, in October and November 2006 (Salas-Garza *et al.* 2005). These urchins were kept in 1,000-L tanks supplied with an open-aerated seawater system at 35 L min⁻¹ and reared on kelp blades of *Egregia menziesii* for 11 months until used in the feeding experiments. Before the experiments began, 50 urchins per cohort were killed and their gonad index (GI) calculated by dividing the gonad weight (previously drained) by the total body weight, multiplied by 100. The average GI was <0.01%. Water temperature was measured daily and varied from 13.0°C to 15.0°C. Salinity was 34 ppt.

Experiments and procedures

Experiment 1. The purpose of this experiment was to measure the effects of food quantity and initial size on the survival and growth of subadult purple sea urchins. This experiment measured the effects of starvation (simulating extreme conditions of food shortage) and abundant feeding (simulating conditions of continuous access to food) on the survival and growth of juvenile sea urchins of different initial sizes. To measure the effect of the amount of food (kelp *E. menziesii*), two treatments were tested: feeding *ad libitum* for 22 weeks (20 g twice a week, 880 g in 22 weeks) and feeding for only 24 h once a month (20 g a month, 110 g in 22 weeks). A total of 555 subadult sea urchins were selected in two size categories: (a) small (7.4 ± 0.08 mm and 0.2 ± 0.01 g, in test diameter (TD) and weight, respectively) and (b) large (14.0 ± 0.1 mm and 1.6 ± 0.09 g, in TD and weight, respectively). Depending on availability, between 34 and 36 urchins of each size category were randomly placed in sixteen 25-L plastic buckets (30-cm diameter × 35-cm height). We considered two factors with two levels each (a total of four treatments), and the number of replicates were $n = 4$, following a full factorial design. All treatments were randomly assigned to the experimental units. The experiment was conducted outdoors in natural

conditions of photoperiod (starting at 11:13 L/D and ending at 12:12 L/D). Sea urchins were kept in a semi-closed recirculating system of seawater that was maintained at 14°C. Seawater was supplied to the experimental containers from a 200-gallon reservoir tank with a chiller at a flow rate of 5 L min⁻¹ per container. Seawater of the reservoir was renewed (50%) every 2 days, filtered to 1 µm and sterilized by UV irradiation. Salinity was 34‰ and aeration was supplied to each individual container. The experiment lasted 22 weeks (October 2007–March 2008).

Experiment 2. The purpose of this experiment was to measure the effect of diet and initial size on the survival and growth of subadult purple sea urchins. This experiment measured the effect of macrophyte diet, simulating the environmental variability conditions in space and time in food availability. To measure the effect of the diets, urchins were fed *ad libitum* for 13 weeks with three different plants (20 g per container twice a week): *E. menziesii* (fleshy brown algae or 'kelp', Phaeophyta), *Bossiella orbigniana* (geniculate coralline algae, Rhodophyta), *Phyllospadix scouleri* (eelgrass, marine angiosperm) and a mixed diet of the three species (equal proportions in wet weight). Species selected for the experiments were based on the gut contents of adult *S. purpuratus*, collected during 13 months in the intertidal zone at Bajamar, Baja California, México (J. Sonnenholzner, unpublished data). The relative abundance of plants in gut contents was kelp (75%), coralline algae (21%) and eelgrass (<1%). A total of 360 subadult sea urchins were selected in two size categories: (a) small (7.7 ± 0.06 mm and 0.3 ± 0.006 g, in TD and weight, respectively) and (b) large (11.9 ± 0.1 mm and 1.02 ± 0.02 g, in TD and weight, respectively). Depending on availability, between 20 and 24 urchins of each size category were randomly placed in sixteen 15-L plastic meshed containers (30-cm length × 30-cm width × 21-cm height). We considered two factors, size with two levels and diet with four levels (a total of eight treatments), and the number of replicates were n = 2, following a full factorial design. All treatments were randomly assigned to the experimental units. The experiment was conducted indoors under a photoperiod of 10:14 L/D with an irradiance of 12.24 µmol photons m⁻² s⁻¹.

Experimental containers were kept in a shallow tank (120 L) with constant flow at 15 L min⁻¹. The tank was cleaned and water renewed (100%) every 2 days. Seawater was filtered to 1 µm and sterilized by UV irradiation. Temperature fluctuated between 14°C and 16°C, salinity was 34‰, and constant aeration was supplied in the bottom of the tank. The experiment lasted 13 weeks (December 2007–March 2008).

Feeding procedures. In both experiments, plants were collected monthly at Bajamar and transported to the laboratory. At the laboratory, plants were washed with UV treated seawater to remove sediments, invertebrates and epiphytic plants. Old leaves were not used in the experiments. Plants were frozen at -20°C after collection and were kept in plastic bags. Each bag was thawed in tap water for 5 min before the feeding trials. Measures of urchin performance TD was measured from the centre of an ambulacrum to the opposite interambulacrum with vernier calipers (0.1-mm accuracy), and total body wet weight (after allowing superficial water to drain from the urchin for 10 s) was measured with an electronic balance (0.0001 g accuracy). A mean TD of each sea urchin was calculated using three replicate measurements. Survival was determined by counting dead animals. These variables were measured at monthly intervals, but only final data are presented. Reproductive condition was assessed by the GI (described above) at the end of experiments.

Statistical analysis. Two-way ANOVAs on means of experimental units (n = 4 and n = 2 in experiments 1 and 2, respectively) were performed to test main effects and interactions on the four response variables (survival, growth rate in size and weight, and gonad index). Normality was previously checked by the graphical exploration of probability plots and homoscedasticity by Bartlett tests. Arcsine transformations were used for percentage data (i.e. survival, GI%). When ANOVA indicated significant differences (P<0.05) for a factor with more than two levels (i.e. diet in experiment 2), the Tukey test was used for pairwise post hoc comparisons of factor levels

(Quinn and Keough 2003). All data are presented as mean $\pm$ standard error and the statistical tests were performed using STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., USA).

RESULTS

Experiment 1

Survival. Results of the two-way ANOVA showed a significant effect of the feeding regime ($P = 0.015$, Table 1), a non-significant effect of on size ($P = 0.144$, Table 1) and also indicated a significant interaction of the size of the urchins and the feeding regime on survival ($P = 0.0006$, Table 1). The mean survival for the treatments with high amount of food ($70.5 \pm 6.1\%$) was significantly higher than the mean for starving treatments ($53.8 \pm 7.2\%$, Fig. 1a). The interaction might be explained by cannibalism by conspecifics that occurred among small sea urchins with low amount of food. As a consequence, small sea urchins exposed to the low amount of food treatment had the lowest survival ($35.6 \pm 3.4\%$, Fig. 1a); while in the *Ad libitum* treatments, survival was higher for small urchins than for large urchins ($79.4 \pm 3.6\%$ and $61.6 \pm 10.3\%$, respectively; Fig. 1a). Cannibalism started at the fourth week on weak urchins showing a very low movement capacity and a soft test. The test of these urchins was bitten by larger urchins. On several occasions, at night, as many as three relatively larger urchins were seen eating smaller urchins, on which extensive dark pigmented lesions ($> 40\%$ of test area) were observed around perforations in the ambital region of the test. This area was denuded of spines and epidermis. Mortality by cannibalism was estimated as $\sim 50\%$. All those bitten sea urchins were immediately removed from the experimental units.

Growth rate (in test diameter). The two-way ANOVA showed a significant effect of feeding regime ($P = <0.0001$, Table 1). The mean growth rate for the treatments with high amount of food (2.25 ± 0.08 mm month $^{-1}$) was significantly higher than the mean for starving treatments (0.18 ± 0.03 mm month $^{-1}$, Fig. 1b). The difference in the growth rate among small and large

urchins was marginally non significant ($P = 0.059$, Table 1), and no significant interactions were found ($P = 0.354$, Table 1).

Growth rate (in body weight). The two-way ANOVA showed a significant effect of feeding regime ($P = <0.0001$, Table 1), urchin size ($P = <0.0001$, Table 1) and their interaction ($P = <0.0001$, Table 1). The mean growth rate for the treatments with high amount of food (1.04 ± 0.11 g month⁻¹) was significantly higher than the mean for starving treatments (0.023 ± 0.005 g month⁻¹). The mean growth rate of large urchins (average of both feeding treatments) was significantly higher than that of the small urchins (0.67 ± 0.25 and 0.39 ± 0.14 g month⁻¹, respectively; Fig. 1c). The interaction might be explained by the faster growth of larger urchins when food was abundant, while in the starving treatments, the small urchins grew slightly better (Fig. 1c).

Gonad index (GI%). The two-way ANOVA showed a significant effect of feeding regime ($P = <0.0001$, Table 1). The mean GI for the treatments with high amount of food ($1.39 \pm 0.15\%$) was significantly higher than the mean for starving treatments ($0.0005 \pm 0.0002\%$, Fig. 1d).

Differences in the GI among small and large specimens and the interaction term were marginally non-significant ($P = 0.070$ and $P = 0.069$, respectively; Table 1).

Experiment 2

Survival. Results of the two-way ANOVA showed that diet ($P = 0.377$, Table 2) and the size of specimens ($P = 0.833$, Table 2) had no effect on the survival of sea urchins (Fig. 2a). There was not a significant interaction among factors ($P = 0.8359$, Table 2).

Growth rate (in test diameter). The two-way ANOVA showed a significant effect of the diet ($P = <0.0001$, Table 2). The Tukey test on this factor showed that kelp promoted the highest growth rate (2.23 ± 0.21 mm month⁻¹), the mixed diet produced an intermediate growth (1.26 ± 0.21 mm month⁻¹), while the lowest values corresponded to the coralline algae and the eelgrass (0.30 ± 0.12 and 0.10 ± 0.03 mm month⁻¹, respectively; Fig. 2b). The effect of size was also significant

($P = 0.004$, Table 2), and the mean growth rate of small urchins (averaging all diets) was higher than in large specimens (1.17 ± 0.37 and 0.77 ± 0.28 mm month⁻¹, respectively).

Growth rate (in body weight). The two-way ANOVA showed a significant effect of the diet ($P = <0.0001$, Table 2). Tukey test on this factor showed that kelp promoted the highest growth rate (0.77 ± 0.09 g month⁻¹), the mixed diet produced an intermediate growth (0.25 ± 0.03 g month⁻¹), while the lowest values corresponded to the coralline algae and the eelgrass (0.03 ± 0.02 and 0.009 ± 0.003 g month⁻¹, respectively; Fig. 2c). There were no significant effects of size ($P = 0.975$, Table 2) and interactions ($P = 0.789$, Table 2) among factors.

Gonad index (GI%). The two-way ANOVA showed a significant effect of diet ($P = <0.0001$, Table 2). The Tukey test on this factor showed that kelp promoted the highest gonad index ($0.96 \pm 0.09\%$), the mixed diet produced an intermediate value ($0.42 \pm 0.06\%$), while the lowest values corresponded to the coralline algae and the eelgrass (0.06 ± 0.04 and $0.023 \pm 0.017\%$, respectively; Fig. 2d). The effect of size was also significant ($P = <0.0001$, Table 2), and the mean gonad index of large urchins (averaging diets) was higher than that of small specimens ($0.45 \pm 0.16\%$ and $0.28 \pm 0.12\%$, respectively). The interaction might be explained by the presence of gonads in the small urchins in some treatments (kelp and mixed diets) and the absence in others (eelgrass and coralline algae diets), while the large urchin developed gonads with all diets (Fig. 2d).

DISCUSSION

Starvation and mortality

Starvation-caused mortality is probably rare under natural conditions since food levels seldom remain below food concentration thresholds (Dayton and Tegner 1984, Tegner *et al.* 1996); however, environmental conditions in temperate marine ecosystems can fluctuate greatly and sometimes abruptly at local scales (Jackson 2001, Gliwicz 2003). The effect of environmental variability and extreme conditions on juvenile and subadult purple sea urchins has

been poorly studied. Results from this work suggest that subadult *S. purpuratus* possess the ability to cope with food limitations (i.e. feeding 1 day month⁻¹) over 22 weeks or over 13 weeks with low-quality food (e.g. the eelgrass *P. scouleri*).

Our results are in agreement with the findings of other authors. For instance, Fansler (1983, cited by Ebert 1996) maintained adult purple sea urchins (average size of 34 mm) at five levels of feeding: *ad libitum* and fed once every 1, 2, 4 and 8 weeks. Survival during the first 32 weeks was high in all treatments, but in the most severely starved group, urchins died within 32–64 weeks. Edwards and Ebert (1991) examined the response of adult *S. purpuratus* (average size of 35 mm) to spine damage in a study of 31 weeks. They maintained the urchins at two feeding levels—*Ad libitum* and fed once every 4 weeks—and concluded that *S. purpuratus* is able to maintain high survival rates in both feeding treatments. Our study complements these two previous studies that did not consider subadult sea urchins of known age and provide information about the effect of the initial natural differentiation in body size of small and large individuals from the same cohort. Other urchin species also show high tolerance to food deprivation. Levitan (1991) reported that *Diadema antillarum* can survive through a 6-month period in complete absence of food. Lares and Pomory (1998) reported that *Lytechinus variegatus* was starved for 2.5 months, and all the main body components (gut, gonads and body wall) were used as nutrient reserves during starvation. Lau *et al.* (2009) reported that *Anthocidaris crassispina* was quite resistant to food limitations, with no mortality observed during the fourth months. Nonetheless, all of these studies were done using adult sea urchins without considering the effect of initial body size.

Although our study was not designed for studying cannibalism among sea urchins, our observations indicate that this can be an important cause of death under starvation conditions in subadult *S. purpuratus*. These recurrent events initiated before 8 weeks within the smaller size class. Although there are very few experimental studies that document cannibalism in juvenile

and subadult sea urchins (Quinn 1965, Scheibling and Stephenson 1984, Roberts-Regan *et al.* 1988), in natural conditions, echinoderms are vulnerable to other predators, including echinoderms (Bernstein *et al.* 1981). In this study, approximately 50% of the mortality of the small urchins in the starvation treatment was caused by cannibalism inflicted by relatively larger animals on smaller ones with slow-moving capacity and with a weak or soft test. These conditions can be considered initial signs of morbidity in sea urchins according to Scheibling and Stephenson (1984).

Cannibalism is a unique ecological complex interaction that creates a trophic structure and feedback loops between cannibals and conspecifics prey within the population (Rudolf 2008). However, the consequences of cannibalism for food web structure and population dynamics in newly recruited benthic invertebrates are still poorly understood. Larger organisms have an advantage over smaller conspecifics, as an asymmetrical competition when food is limited (Persson 1985, Sogard 1997). Our results suggest that individual variability in body size provides a template for selective mortality processes during the early life history stages of *S. purpuratus* and support the “bigger is better” hypothesis (Persson 1985), resulting in a selective mortality derived from an obvious size advantage.

Diets

Our results are in accordance with Steinberg (1988) and Kenner (1992) who suggested that echinoids can modify their food regime when preferred macrophytes are rare or absent without jeopardizing survival; however, growth can be significantly affected. We observed that specifically for subadult purple sea urchins, the best diet to promote an increase in size, weight and reproductive tissue (gonads) was the kelp *E. menziesii*. Sea urchins fed on the coralline algae *B. orbigniana* and the eelgrass *P. scouleri* decreased sharply their growth rates in size and weight, and these plants did not promote gonadal growth in small urchins. A mixed diet was better for subadult *S. purpuratus* than a single diet of coralline algae (*B. orbigniana*) or eelgrass

(*P. scouleri*). From a nutritional point of view, nitrogen is essential for herbivore growth and reproduction (Mattson 1980). Nonetheless, nitrogen (and hence protein) is often low in all types of marine plants and seems to be the nutritional constituent that most frequently influences the food choices of herbivores in general (Neighbors and Horn 1991). Even though we did not measure the levels of proximate chemical composition of the plants used in this study, unpublished data from the Fisheries Research Regional Center (Centro Regional de Investigaciones Pesqueras, CRIP) of Ensenada, Baja California, México, indicate that these plants can present important variations in the content of most of its nutritional components (Enrique Hernandez-Garibay, CRIP, 2010, personal communication). For instance, the kelp *E. menziesii* and the eelgrass *P. scouleri* have similar levels of proteins, lipids and carbohydrates: 8–12%, 0.8–1.5% and 40–45% (of dry weight), respectively. The coralline alga *B. orbigniana* presents lower protein, lipids and carbohydrate contents: <3%, 0.5% and 8–10%, respectively (Enrique Hernandez Garibay, CRIP, 2010, personal communication). Although the eelgrass *P. scouleri* can be regarded as a protein source comparable to the kelp *E. menziesii*, other studies have determined that the genus *Phyllospadix* can contain some chemical deterrents, such as phenolic acids and condensed tannins, which are seasonally produced by the plant and reduce palatability or increase toxicity to herbivores, implying the reduction of nutritional quality (Zapata and McMillan 1979, Goecker *et al.* 2005). Coralline algae are not generally eaten by urchins because these algae are low in caloric value and difficult to assimilate (Paine and Vadas 1969a, b, Leighton 1971, Rowley 1990, Yatsuya and Nakahara 2004). *B. orbigniana* incorporates calcium carbonate (in the form of calcite) into their walls, making them very hard; in addition, they are rich in non-phenolic halogenate compounds and terpenoides that contribute to their chemical defences (Frantzis and Grémare 1992). Brown algae may also produce specific feeding deterrents (Iken and Dubois 2006), which were probably not important in our experiments, for limiting the consumption of *E. menziesii* by subadult purple sea urchins.

It is difficult to establish whether the previous feeding of sea urchins on *E. menziesii* may have favored their food preferences towards this kelp in experiment 2. Nevertheless, kelps are the most preferred food of this sea urchin in the wild, and probably the same results would have been obtained if wild animals were used in this experiment immediately after their collection from the field.

Somatic growth rate

It is difficult to establish whether using the same number of small and large urchins in the experiments may have influenced the results of growth rates since the same amount of food was used for both size categories and, on the other hand, small urchins were more dispersed in the containers, which might have limited their accessibility to food. However, in both size categories, food remnants were always present when food was changed (or removed in the starvation trial) and urchins were seen moving around the whole area of containers, which suggests that access to food was not restricted.

Sea urchins have little musculature; therefore, the maintenance cost is generally low, which may explain the high tolerance of subadult *S. purpuratus* to starvation (in low food availability and lack of preferred food), although jeopardizing growth capabilities (Lares and Pomory 1998, Lau *et al.* 2009). Urchins with the same age but different body size (small vs. large) may respond differently to the same diet. Although small subadult urchins fed on kelp *E. menziesii* had larger growth rates (in test diameter), they could not attain the size of large subadult at least during the experimental period. Grosjean *et al.* (1996) found similar results in juvenile *Paracentrotus lividus*, showing differences on growth rates between two subgroups (large 'inhibitors' and small 'inhibited' individuals). Similar to our findings their results point out the importance of an intraspecific competition between echinoids of different sizes. These results might be relevant to understand length–age relationships from field samples. Perhaps, when food is limited, the variability in the length–age relationship increases due to competition, but

under abundant food conditions, this variability might decrease. Moreover, these experiments might help understand the importance of the amount and quality of food to survival and growth during winter conditions when intertidal pools are strongly affected by storms that wash out drifting algae from pools and limit algal cover.

Table 1. Two-way ANOVA results for experiment 1

Source of variation	<i>df</i>	MS	<i>F ratio</i>	<i>P value</i>
<i>Survival</i>				
Feeding regime	1	1119.86	8.0334	0.0151
Urchin size	1	340.94	2.4458	0.1438
Interaction	1	2927.07	20.9975	0.0006
Error	12	139.40		
<i>Growth rate (in test diameter)</i>				
Feeding regime	1	17.23673	666.0157	<0.0001
Urchin size	1	0.11274	4.3562	0.05887
Interaction	1	0.02411	0.9316	0.35350
Error	12	0.02588		
<i>Growth rate (in body weight)</i>				
Feeding regime	1	4.1734	753.290	<0.0001
Urchin size	1	0.3167	57.157	<0.0001
Interaction	1	0.3269	59.006	<0.0001
Error	12	0.0055		
<i>Gonadal index</i>				
Feeding regime	1	7.7228	120.552	<0.0001
Urchin size	1	0.2540	3.9651	0.0700
Interaction	1	0.2560	3.9967	0.0690
Error	12	0.0641		

Table 2. Two-way ANOVA results for experiment 2

Fuente de variación	df	MS	F-ratio	P-valor
<i>Survival</i>				
Diet	3	137.2	1.1770	0.3775
Urchin size	1	5.5	0.0474	0.8331
Interaction	3	33.1	0.2838	0.8359
Error	8	116.6		
<i>Growth rate (in test diameter)</i>				
Diet	3	3.8208	96.448	<0.0001
Urchin size	1	0.6566	16.574	0.0036
Interaction	3	0.0748	1.889	0.2099
Error	8	0.0396		
<i>Growth rate (in body weight)</i>				
Diet	3	0.50046	41.4309	<0.0001
Urchin size	1	0.00001	0.0011	0.9749
Interaction	3	0.0042	0.3516	0.7894
Error	8	0.0121		
<i>Gonad index</i>				
Diet	3	0.7513	2187.29	<0.0001
Urchin size	1	0.1258	366.18	<0.0001
Interaction	3	0.0142	41.360	<0.0001
Error	8	0.0003		

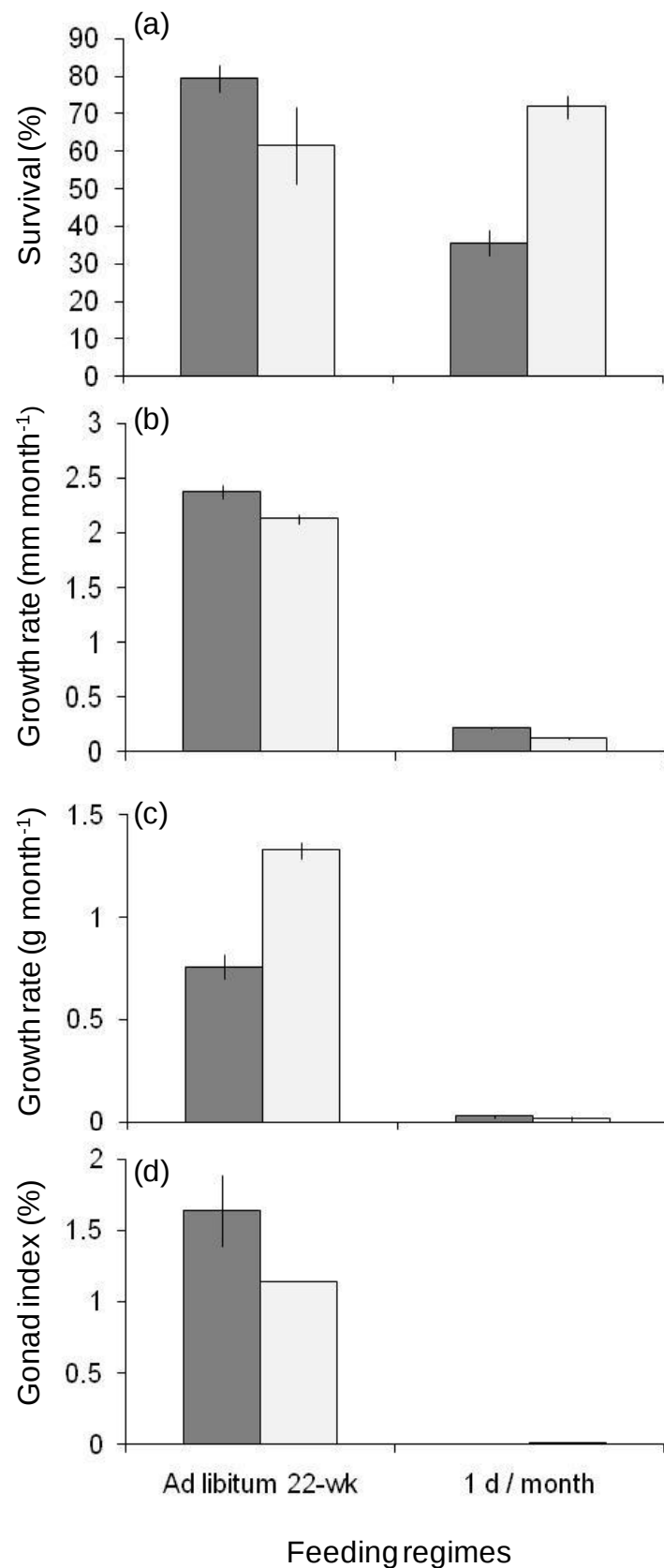


Figure 1. Results of experiment 1. Effects of feeding regimes and urchin size on (a) survival, (b) growth rate in size, (c) growth rate in body weight, (d) and gonad index (%) of subadult purple sea urchins *S. purpuratus*. Small urchins (dark bars), large urchins (light bars). N = 4 replicates. Data are means $\pm$ SE.

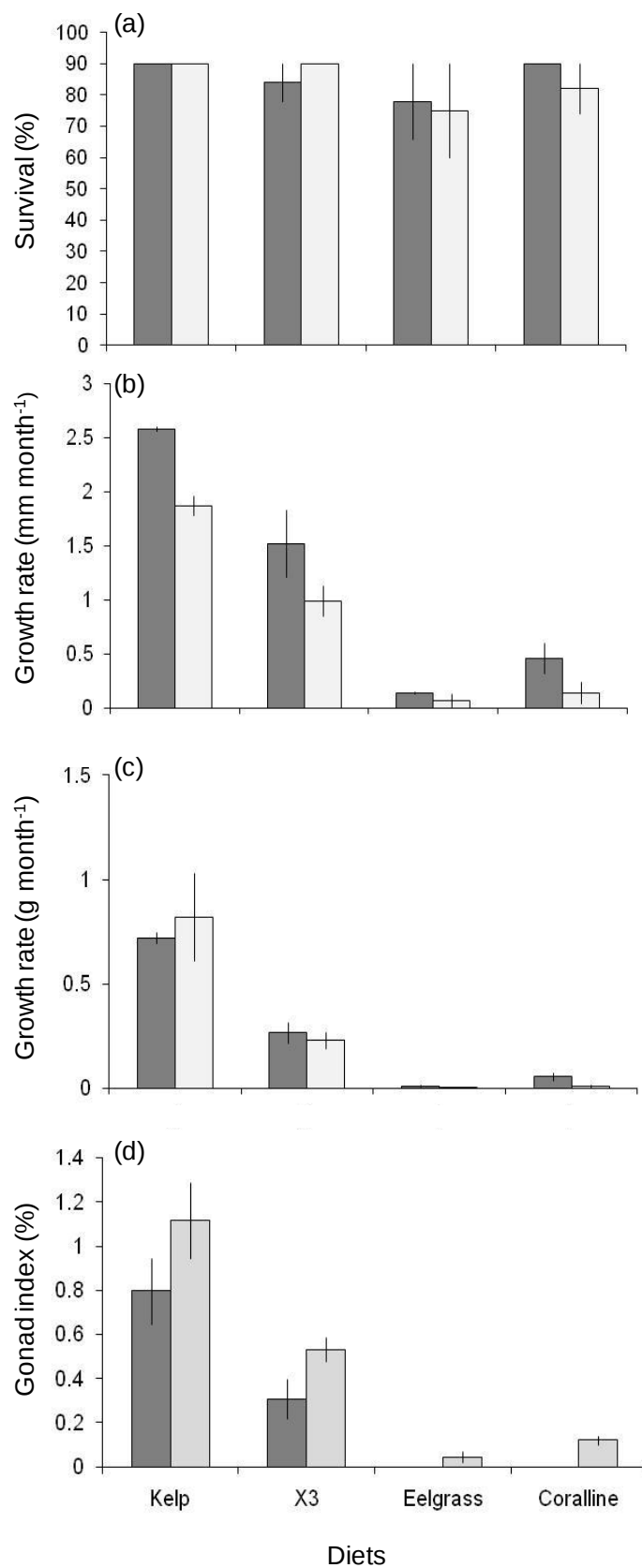


Figure 2. Results of experiment 2. Effects of diets and urchin size on (a) survival, (b) growth rate in size, (c), growth rate in body weight, (d) and gonad index (%) of subadult purple sea urchins *S. purpuratus*. X3 is the mixture of the three other diets. Small urchins (dark bars), large urchins (light bars). N = 2 replicates. Data are means $\pm$ SE.

CAPÍTULO V.

**Formación del Primer Anillo de Crecimiento en Adultos
Jóvenes del Erizo Morado *Strongylocentrotus*
purpuratus: Validación en Condiciones Experimentales
de Laboratorio**

Resumen. Se estableció la utilización de nueve placas del sistema apical (cuatro placas gonádicas y cinco oculares) como un método válido para determinar la formación del primer anillo de crecimiento en adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*. Este estudio permitió 1) determinar el número de anillos de crecimiento que se forma durante un año en estas placas con la finalidad de validar el significado cronológico de los anillos observados, y 2) conocer el efecto de distintos factores en el crecimiento de la placa gonádica #5, así como en el número de anillos que se forma durante un año. Se utilizaron las placas de erizos adultos jóvenes de edad conocida que estuvieron expuestos a diferentes condiciones en tres experimentos independientes, realizados entre julio de 2007 y marzo de 2008. En el experimento 1 se midió el efecto del rompimiento de las espinas en distintas condiciones de iluminación. En el experimento 2 se midió el efecto de la cantidad de alimento en erizos de diferente tamaño (en condiciones de inanición y abundante alimento). En el experimento 3 se midió el efecto de diferentes dietas en erizos de diferente tamaño (4 dietas: *Egregia menziesii*, *Bossiella orbigniana*, *Phyllospadix scouleri* y la combinación de las tres). En los experimentos 2 y 3, los erizos de una misma cohorte fueron agrupados en dos clases de tamaño: erizos pequeños ($7,7 \pm 0,06$ mm, $0,26 \pm 0,006$ g) y erizos grandes ($11,9 \pm 0,10$ mm, $1,02 \pm 0,02$ g). Un total de 877 erizos fueron estudiados en los tres experimentos. Se encontró una relación lineal entre las dimensiones de la placa gonádica #5 y el diámetro del caparazón de los erizos. El crecimiento de la placa gonádica #5 fue afectado por el rompimiento de las espinas, la condición de iluminación, la cantidad de alimento, dieta y por el tamaño inicial de los erizos; sin embargo, en todos los erizos se formó un anillo oscuro y un anillo claro durante un año. Estos resultados sugieren que las placas gonádicas del erizo morado son estructuras confiables para determinar edad y que en esta especie se forma una banda de crecimiento anual.

INTRODUCCIÓN

En diferentes organismos marinos se ha validado la formación de anillos de crecimiento (p.e. corales, moluscos, peces). Esta información es importante para ajustar modelos matemáticos que describan adecuadamente el proceso de crecimiento, y que permitan simular e inferir procesos biológicos, ecológicos e inclusive climáticos (Clark 1974, Rhoads y Lutz 1980, Carriquiry 1994, Tsao 2005, Haag y Commens-Carson 2008).

Los procesos de mineralización y calcificación pueden tener una relación con la densidad y amplitud de las estructuras duras debido a los incrementos estacionales de crecimiento del organismo (Campana y Neilson 1982, Calder 1984, Schramm 1989, Richardson *et al.* 1990, Campana 1999, Bernal-Salazar y Terrazas-Salgado 2000, Smith 2009). Sin embargo, aún en los grupos en los que se ha avanzado notablemente en las investigaciones sobre los anillos de crecimiento, sigue existiendo la idea, inevitablemente controversial, de que el ambiente (p.e. temperatura, fotoperiodo, disponibilidad de alimento) tiene un efecto sobre el proceso de formación de los anillos, pero nada se ha estudiado sobre esta posible relación en erizos de mar.

En erizos de mar, la edad se ha tratado de determinar utilizando los anillos de crecimiento presentes en ciertas estructuras duras, como son las placas ambulacrales e íterambulacrales (Jensen 1969a, b, Kobayashi y Taki 1969, Märkel 1975, Pearse y Pearse 1975, Crapp y Willis 1975, Taki 1978, Gage 1991, Brey *et al.* 1995, Russell y Meredith 2000), espinas (Ebert 1967a, b, Heatfield 1971, Ebert 1986), demipirámides (Taki 1972, Ebert 1988a, b, Brey 1991, Brey *et al.* 1995), rótulas (Meidel y Scheibling 1998, Shelton *et al.* 2006) y placas gonádicas (Moore 1935, Dix 1972, Walker 1981, Robinson y MacIntyre 1997, Agatsuma y Nakata 2004).

En un principio se recurrió a utilizar las placas ambulacrales e íterambulacrales, porque son numerosas, de fácil manipulación y permiten con facilidad visualizar los anillos de crecimiento, pero en estas estructuras no se registran todos los anillos de crecimiento, ya que no todas las placas tienen la misma edad o tiempo de haberse formado. Estas placas presentan una elevada variabilidad en el

número de los anillos y no reflejan necesariamente la edad del individuo (Pearse y Pearse 1975, Ebert 1988a, b, Gage 1991, Robinson y MacIntyre 1997). Las espinas de los erizos son estructuras frágiles y quebradizas que también fueron consideradas en un inicio, pero se comprobó que tampoco son confiables para estimar la edad debido al proceso de regeneración que se presenta después de que se rompen (Ebert 1967a, b, 1968). Entonces, los anillos que se visualizan en las espinas indican los ciclos de ruptura y regeneración de la estructura, y no la edad del individuo (Ebert 1967a, b, 1968, 1985). Las demipirámides de la mandíbula de los erizos de mar también pueden formar anillos de crecimiento; sin embargo, en algunas especies de erizo los anillos no se visualizan con claridad (Ebert 1988b). Por otro lado, las demipirámides (y la mandíbula en su conjunto) son estructuras que cambian su tamaño en función de la concentración de alimento disponible en el ambiente, variando la proporción del tamaño de la demipirámide respecto al tamaño del erizo (Levitán 1991, Fernández y Boudouresque 1997, Lawrence 2001a, b, Pederson y Johnson 2007, Hernández y Russell 2010). Por esta razón, estas estructuras han sido preferentemente utilizadas para realizar estudios de crecimiento indirecto del erizo de mar, con métodos de captura-recaptura de individuos marcados con tetraciclina o calceína (Ebert 2007).

En la actualidad se ha mejorado la técnica para la lectura de anillos de crecimiento en las placas de los erizos de mar, lo cual ha incrementado la confiabilidad de las mismas para estudios de edad y crecimiento (Agatsuma y Nakata 2004, Ichinose *et al.* 2005). Las placas gonádicas, principalmente la placa gonádica #5, se ha utilizado exitosamente debido a que presenta ventajas por encima del resto de placas del caparazón del erizo. Entre las ventajas más relevantes, tenemos que 1) al igual que en los otolitos y escamas de peces, estas placas crecen linealmente respecto a la talla del erizo, lo que quiere decir que existe una relación funcional entre el crecimiento de la placa y el tamaño del erizo (Dix 1972, Kawamura 1974), 2) son estructuras primitivas presentes en el erizo desde que el individuo es poslarva (Gordon 1926, Arrau 1958, Jangoux *et al.* 1996), 3) todas las placas del sistema apical (gonádicas y oculares) pueden funcionar como réplicas de información, 4) se observan anillos

concéntricos nítidos que corresponden a los dos periodos estacionales de crecimiento somático, lento y rápido, y 5) varios trabajos han demostrado que estas estructuras tienen una base de crecimiento en la que se ha podido validar que un anillo oscuro formado en estas placas significa un año de edad del erizo de mar (Moore 1935, Dix 1972, Kawamura 1974, Walker 1981, Robinson y MacIntyre 1997, Agatsuma y Nakata 2004, Ichinose *et al.* 2005).

Moore (1935) estimó la edad y crecimiento del erizo *Echinus esculentus* en varias localidades y encontró que el patrón de formación de los anillos en las placas gonádicas presenta una clara señal anual. Los anillos oscuros y claros se formaron (indistintamente de la variación natural entre sitios) durante los periodos de crecimiento rápido y crecimiento lento, respectivamente.

El erizo *Evechinus chloroticus* presenta un claro patrón anual de formación de los anillos claros y oscuros (Dix 1972, Walker 1981). La formación del anillo oscuro en las placas gonádicas coincide con el periodo de crecimiento rápido, el inicio de la época reproductiva y el descenso de la temperatura del mar (Walker 1981). Ambos autores sugieren que la presencia del anillo oscuro corresponde a un año cronológico en la edad del erizo.

Robinson y MacIntyre (1997) estudiaron la estructura de edad y crecimiento del erizo *Strongylocentrotus dröebachiensis* en seis distintas localidades. A pesar de haber encontrado variación en las tallas de los erizos (atribuido probablemente a la falta de alimento), la formación de los anillos de crecimiento en las placas gonádicas tuvo una clara periodicidad anual.

Agatsuma y Nakata (2004) encontraron que en el erizo *Hemicentrotus pulcherrimus* la formación del anillo oscuro fue anual y el mayor porcentaje de formación ocurrió justo cuando el erizo dejó temporalmente de crecer. Esto coincidió con el inicio del periodo del crecimiento gonadal y el descenso en la temperatura del mar.

Los factores biológicos intrínsecos (p.e. desove, tasa de crecimiento) y ambientales (p.e. temperatura, energía del oleaje, régimen de alimentación, microhábitat), determinan la tasa de crecimiento somático en los erizos (Lawrence y Lane 1982, Pearse y Cameron 1991, Edwards y Ebert

1991, Pearse *et al.* 1995, Grupe 2006, Hernández y Russell 2010); sin embargo, la relación que existe entre estos factores y la formación de los anillos ha sido poco estudiada.

Esto es relevante porque hasta la fecha sigue predominando el supuesto (al igual que en otros invertebrados marinos), que la formación de los anillos de crecimiento en las placas del caparazón de los erizos de mar está ligada a las variaciones del ambiente, y por lo tanto, los anillos no se deben utilizar como cronómetro confiable para determinación de edad (véase Russell y Meredith 2000). No obstante, los resultados de varios estudios no fueron concluyentes, porque no se utilizaron estructuras confiables (p.e. placas ambulacrales o íterambulacrales) y no se realizó un estudio estricto de validación (Cailliet *et al.* 1986, Campana 2001). Asimismo, la exactitud en la estimación de la edad en individuos adultos está relacionada con validar la formación del primer anillo de crecimiento en individuos juveniles y adultos jóvenes (Campana y Moksness 1991).

El objetivo de este estudio fue: 1) determinar el número de anillos de crecimiento que se forma durante un año en las placas gonádicas del erizo morado, con la finalidad de validar el significado cronológico de cada anillo observado en condiciones de laboratorio, y 2) conocer el efecto de distintos factores en el crecimiento de la placa gonádica #5.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención y marcaje de erizos juveniles. Erizos morados adultos jóvenes fueron cultivados en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO), Ensenada, Baja California, México, en noviembre de 2006. Los erizos fueron considerados juveniles de 1 día de edad cuando más del 50% de los individuos tuvieron la mandíbula funcional y comenzaron a alimentarse utilizando los dientes (Salas-Garza *et al.* 2005). Este evento ocurrió treinta días después del desove cuando los erizos tuvieron una talla promedio de 0,5 mm diámetro de caparazón. A los 4 meses de edad los erizos fueron marcados con una solución de calceína en un baño de 24 horas (Lamare y Mladenov 2000, Russell y Urbaniak 2004, Dummont *et al.* 2004). Posteriormente, los erizos fueron mantenidos en tanques de 1 000 litros de capacidad con un sistema de circulación abierto de agua de mar (35 litros

min⁻¹) y aireación continua. Los erizos fueron alimentados con el alga café *Eggregia menziesii* hasta que empezaron los tres experimentos. El experimento 1 está descrito en extenso en el Capítulo III y los experimentos 2 y 3 están descritos en extenso en el Capítulo IV. Los experimentos duraron 1 año y finalizaron cuando los erizos adultos jóvenes tuvieron un año con cuatro meses de edad, en marzo de 2008 (véase Fig. 1). A continuación se hace referencia de los tres experimentos.

Procedimiento de los experimentos

Experimento 1 (ver capítulo III). El propósito de este experimento fue medir el efecto del rompimiento de las espinas en diferentes condiciones de iluminación (luz y oscuridad) en la formación de anillos de crecimiento en las placas del sistema apical (placas gonádicas y oculares) de adultos jóvenes del erizo morado. La nomenclatura utilizada para cada tratamiento es como sigue: 1) erizos en condición de luz con espinas cortas = LEC, 2) erizos en condición de oscuridad con espinas cortas = OEC, 3) erizos en condición de luz con espinas largas = LEL, y 4) erizos en condición de oscuridad con espinas largas = OEL. El experimento duró 240 días (de julio de 2007 a marzo de 2008).

Experimento 2 (ver capítulo IV). El propósito de este experimento fue medir los efectos de la alimentación (a través de las condiciones de inanición, simulando condiciones extremas de escasez de alimento y abundante alimento, simulando las condiciones de acceso continuo al alimento), y el tamaño inicial del erizo sobre la formación de anillos de crecimiento en las placas del sistema apical (placas gonádicas y oculares) de adultos jóvenes *S. purpuratus*. Para medir el efecto de la cantidad de alimento se consideraron dos tratamientos: (i) alimentación *Ad libitum* durante 22 semanas y (ii) alimentación una vez al mes por sólo 24 horas. Los erizos de mar fueron seleccionados en dos categorías de tamaño: (i) pequeño ($7,4 \pm 0,08$ mm y $0,2 \pm 0,01$ g, en diámetro del caparazón (DC) y peso, respectivamente), y (ii) grandes ($14,0 \pm 0,1$ mm y $1,6 \pm 0,09$ g, en el DC y peso, respectivamente). El experimento duró 22 semanas (de octubre de 2007 a marzo de 2008).

Experimento 3 (ver capítulo IV). El propósito de este experimento fue medir los efectos de la dieta y el tamaño inicial del erizo sobre la formación de anillos de crecimiento en las placas del sistema apical

(placas gonádicas y oculares) de adultos jóvenes *S. purpuratus*. Las dietas probadas fueron: 1) *E. menziesii*, alga café carnososa, Phaeophyta, 2) *Bossiella orbigniana*, alga coralina geniculada, Rhodophyta, 3) *Phyllospadix scouleri*, angiosperma marina, y 4) una dieta mixta de las tres especies anteriores (en proporciones iguales por peso húmedo). Los erizos de mar fueron seleccionados en dos categorías de tamaño: (i) pequeño ($7,7 \pm 0,06$ mm y $0,3 \pm 0,006$ g, en DC y peso, respectivamente), y (ii) grandes ($11,9 \pm 0,1$ mm y $1,02 \pm 0,02$ g, en DC y peso, respectivamente). El experimento duró 13 semanas (de diciembre de 2007 a marzo de 2008).

Preparación de las placas

Montaje. Las placas del sistema apical de cada erizo (conformado por cinco placas gonádicas y cinco placas oculares) fueron montadas en láminas portaobjetos de vidrio con cemento termoplástico (Crystal Bond™). Cada lámina de vidrio fue rotulada con la información del experimento y tratamiento del que procedía cada erizo.

Lijado y limpieza. Las placas fueron lijadas en húmedo con papel lija (Norton) de diferente textura: 1) grano grueso # 320, 2) grano medio # 280, y 3) grano fino # 180. Posteriormente, las placas se limpiaron utilizando un cepillo dental de cerdas suaves y con un movimiento rotacional se removieron las partículas en la parte externa de las placas. Finalmente, las placas fueron sumergidas en un baño de agua con ondas ultrasónicas con la finalidad de remover partículas atrapadas entre los espacios intersticiales de las placas.

Aclarado. Para visualizar los anillos de crecimiento en las placas, estas fueron sumergidas en aceite vegetal durante tres días. Para su observación en el microscopio, las placas fueron retiradas del aceite y colocadas en posición vertical para remover el exceso de aceite.

Biometría de la placa gonádica #5

Morfometría de la placa. Se utilizó la placa gonádica #5 debido a que es la placa más simétrica y es la que se ha utilizado en los estudios de validación en erizos de otras especies. Esta placa tiene forma de polígono con seis o hasta siete aristas [A–G], con ángulos interiores menores de 180° . Para realizar las mediciones de una manera sistemática, se ubicaron los vértices de la placa. Se realizaron tres mediciones: altura (h), ancho (a) y longitud de la base (b) (Fig. 2). La altura (h) corresponde a la distancia que hay entre el vértice de la arista [A] y el punto medio del segmento que une los vértices [E y F] (Fig. 2). El ancho (a) corresponde a la distancia que hay entre los vértices [B y G] (Fig. 2). La base (b) corresponde a la distancia que une los vértices [E y F] (Fig. 2).

Tasa de crecimiento de la placa. La tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 (expresado en mm mes^{-1}) se estimó al medir la distancia entre la marca de calceína (que corresponde a la fecha en la que el erizo fue marcado) y el borde de la placa (que corresponde a la fecha en la que el erizo fue sacrificado) (Fig. 2). Esta distancia corresponde al incremento en tamaño que tuvo la placa durante un año.

Lectura y conteo de marcas de crecimiento

Criterios desarrollados. Con la finalidad de identificar las marcas de crecimiento de manera confiable se desarrollaron los siguientes criterios considerando los estudios de Sumich y McCauley (1973), Pearse y Pearse (1975), Cailliet *et al.* (1983, 1986), Campana (2001), Goldman (2004): 1) fijar los bordes y aristas [A–G] de las placas del sistema apical (placas gonádicas y oculares, Fig. 2a), 2) ubicar el centro físico de la placa en el área del foco ' f ' (Figs. 2a, b), 3) localizar la marca de nacimiento en el área del foco, la misma que se puede visualizar con luz reflejada como una banda completa oscura y angosta. Esta banda debe estar ubicada justamente antes de la marca de calceína (Figs. 2a, b), 4) identificar las marcas de crecimiento como la alternancia de una banda clara y una banda oscura. Con luz reflejada, la banda oscura es angosta y la banda clara es ancha (Fig. 2b), 5) las marcas de

crecimiento deben ser completas. El conteo de las bandas oscuras debe hacerse en línea recta, desde el foco hacia el vértice de una de las aristas de la placa (Fig. 2b). En este trabajo se realizaron estas mediciones considerando el vértice de la arista B, y 6) el patrón de depósito de las bandas observado en la placa gonádica #5 debe coincidir con el patrón observado en las otras tres placas gonádicas (sin incluir la madreporita) y en las cinco placas oculares.

Conteo de bandas de crecimiento. La marca de calceína se identificó utilizando un microscopio estereoscópico con luz ultravioleta (Carl Zeiss, Discovery v.8) y fue considerada como referencia inicial para conocer el número de bandas depositadas durante un año (Fig. 2a). Para el análisis de las imágenes se utilizó el programa Axion-Vision 8 (Carls Zeiss V. 2009). Las fotos fueron tomadas a una resolución de pixeles de 3648 x 2736 pixeles utilizando una cámara digital Marca Canon (Modelo A-640).

Análisis estadístico

Linealidad del crecimiento. Para poder utilizar la estructura de un organismo para determinar su edad es necesario que el crecimiento de la estructura sea proporcional al crecimiento somático del erizo. Por consiguiente, la placa gonádica seleccionada en este estudio (placa #5) debe conservar una relación lineal con el crecimiento del caparazón del erizo. Esta relación se comprobó utilizando un modelo de regresión lineal entre el diámetro del caparazón (DC) y cada una de las tres variables medidas de la placa gonádica #5 (h , a , b). Para establecer la relación entre las variables de las mediciones de la placa y el diámetro del caparazón del erizo se empleó la siguiente ecuación:

$$Y = b \cdot DC + a$$

donde Y es la altura (h), ancho (a) o la longitud de la base (b) de la placa expresados en milímetros, DC es el diámetro del caparazón en milímetros, a y b son las constantes, a es la ordenada al origen y b es la pendiente.

Pruebas estadísticas. El análisis de varianza (ANOVA) de dos vías fue utilizado para probar los efectos de 1) el rompimiento de las espinas en distintas condiciones de iluminación (en el experimento 1), y 2) la cantidad de alimento y dietas en distintos tamaños del erizo (en los experimentos 2 y 3, respectivamente), sobre la tasa de crecimiento y tamaño de la placa gonádica #5. Cuando el efecto de la interacción entre factores resultó significativo, únicamente se consideró la interpretación de la interacción, ya que esta sugiere que los efectos principales no actúan de forma independiente y en consecuencia no deben considerarse aisladamente (Underwood 1997). La interpretación de las interacciones se realizó utilizando la prueba *post-hoc* de análisis de comparación múltiple de Tukey (Underwood 1997). Los resultados están expresados como media $\pm$ error estándar. Las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., USA).

RESULTADOS

Experimento 1

Relaciones morfométricas (Talla del erizo vs. tamaño de placa). Las ecuaciones de regresión lineal #1–12 tuvieron un coeficiente de correlación entre 0,93 y 0,98, lo cual sugiere que existe una relación lineal entre el diámetro del caparazón del erizo y las tres variables medidas (*h*, *a* y *b*) de la placa gonádica #5 (Tabla 1; Fig. 3a). De acuerdo con el coeficiente de determinación (R^2 ajustado), entre el 93 y 98% de los datos fueron explicados a través de las tres variables medidas de la placa ($P = <0,001$; Tabla 1).

Tasa de crecimiento (placa gonádica #5). La prueba de ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo en el factor de iluminación ($P = 0,003$; Tabla 2). La tasa de crecimiento promedio para los tratamientos en condición de oscuridad ($0,044 \pm 0,001$ mm mes⁻¹, Fig. 4) fue significativamente mayor que la media de los tratamientos en condición de iluminación ($0,039 \pm 0,001$ mm mes⁻¹, Fig. 4). El recorte de las espinas no tuvo un efecto importante en el crecimiento de la placa ($P = 0,355$; Tabla 2). Hubo una interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,027$; Tabla 2). La interacción puede

explicarse por el rápido crecimiento de la placa de los erizos que tuvieron las espinas largas (sin recortar) en oscuridad ($0,0468 \pm 0,0005 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 4), mientras que en los tratamientos de espinas cortas, la placa de los erizos que permanecieron en oscuridad creció un poco mejor que los de iluminación continua ($0,0418 \pm 0,0013 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 4). La prueba de ANOVA de dos vías mostró que los factores iluminación y recorte de espinas no tuvieron un efecto importante sobre la altura ($P = >0,05$; Tabla 2), el ancho ($P = >0,05$; Tabla 2) y la longitud de la base de la placa ($P = >0,05$; Tabla 2). La interacción de los factores tampoco mostró un efecto significativo ($P = >0,05$; Tabla 2).

Validación. La marca de calceína incorporada en las placas gonádicas fue evidente en todos los erizos aquí estudiados ($N = 68$ erizos). Se observó que inmediatamente después del nacimiento se forma un primer anillo oscuro que corresponde a la marca de nacimiento (Fig. 2). En todos los erizos que estuvieron expuestos a los diferentes tratamientos se observó la formación de un anillo oscuro angosto y un anillo claro ancho (Fig. 2). Ambos anillos fueron observados después de la marca de calceína, periodo que corresponde a un año de crecimiento del erizo y de la placa. En los erizos de los tratamientos de luz, el anillo oscuro se visualizó cerca del borde de la placa (Figs. 5a, b). Por el contrario, en los erizos de los tratamientos de oscuridad, el anillo oscuro se visualizó en el centro de la placa, en una posición más cercana al foco de la placa (Figs. 5c, d).

Experimento 2

Relaciones morfométricas (Talla del erizo vs. tamaño de placa). Las ecuaciones de regresión lineal #13–24 tuvieron un coeficiente de correlación entre 0,95 y 0,97, lo cual sugiere que existe una relación lineal entre el diámetro del caparazón del erizo y las tres variables medidas (h , a y b) de la placa gonádica #5 (Tabla 3; Fig. 3b). De acuerdo con el coeficiente de determinación (R^2 ajustado), entre el 60 y 91% de los datos fueron explicados a través de las tres variables medidas de la placa ($P = <0,001$; Tabla 3).

Tasa de crecimiento (placa gonádica #5). La prueba de ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo en el régimen de alimentación ($P = <0,0001$; Tabla 4). La tasa de crecimiento promedio para los tratamientos con alta cantidad de alimento ($0,04 \pm 0,001 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 6) fue significativamente mayor que la media de los tratamientos de inanición ($0,02 \pm 0,001 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 6). El tamaño de los erizos no tuvo efecto importante ($P = 0,388$; Tabla 4). Hubo una interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,0001$; Tabla 4). La interacción puede explicarse por el rápido crecimiento de la placa de los erizos pequeños cuando la comida era abundante ($0,044 \pm 0,0012 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 6), mientras que en los tratamientos de inanición, la placa de los erizos grandes creció mejor ($0,0253 \pm 0,0008 \text{ mm mes}^{-1}$, Fig. 6). La prueba de ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo en el régimen de alimentación sobre el tamaño de la placa, tanto en altura ($P = <0,0001$; Tabla 5), el ancho ($P = <0,0001$; Tabla 5) y la longitud de la base ($P = <0,0001$; Tabla 5). La altura, ancho y longitud de la base promedio de las placas para los tratamientos con alta cantidad de alimento fue significativamente mayor ($h = 1,0216 \pm 0,0290 \text{ mm}$, $a = 1,2366 \pm 0,0297 \text{ mm}$, $b = 1,1738 \pm 0,0345 \text{ mm}$, respectivamente, Fig. 7) que la media de los tratamientos de inanición ($h = 0,6500 \pm 0,0426 \text{ mm mes}^{-1}$, $a = 0,7688 \pm 0,0529 \text{ mm mes}^{-1}$, $b = 0,8138 \pm 0,0382 \text{ mm mes}^{-1}$, respectivamente, Fig. 7). La talla de los erizos no tuvo un efecto importante sobre la altura ($P = 0,098$; Tabla 5) y la longitud de la base ($P = 0,431$; Tabla 5), pero si en el ancho de la placa ($P = 0,029$; Tabla 5). Las placas significativamente más anchas fueron de los tratamientos con erizos grandes ($1,0366 \pm 0,0533 \text{ mm}$, Fig. 7) que la media de los tratamientos de erizos pequeños ($0,9688 \pm 0,1271 \text{ mm}$, Fig. 7). Hubo interacción significativa entre ambos factores para las tres variables medidas, en altura ($P = 0,0001$; Tabla 5), el grosor ($P = <0,0001$; Tabla 5) y la longitud de la base ($P = 0,0068$; Tabla 5). La interacción puede explicarse por el rápido crecimiento de la placa de los erizos pequeños, tanto en altura, ancho y longitud de la base en condiciones de abundante cantidad de alimento ($h = 1,078 \pm 0,031 \text{ mm}$, $a = 1,300 \pm 0,033 \text{ mm}$, $b = 1,223 \pm 0,0382 \text{ mm}$, respectivamente, Fig. 7), mientras que en los tratamientos de erizos grandes, la placa de los erizos (tanto en altura, ancho y longitud de base) que permanecieron en inanición creció

más en altura y grosor, pero no en longitud de la base que los pequeños en igual condición de inanición ($h = 0,545 \pm 0,023$ mm, $a = 0,638 \pm 0,033$ mm, $b = 0,7325 \pm 0,0287$ mm, respectivamente, Fig. 7).

Validación. La marca de calceína incorporada en las placas gonádicas fue evidente en todos los erizos aquí estudiados ($N = 70$ erizos). Se observó que inmediatamente después del nacimiento se forma un primer anillo oscuro que corresponde a la marca de nacimiento (Fig. 8) y en el primer año de vida se forma el segundo anillo oscuro. Este anillo oscuro es angosto y está asociado a un anillo claro ancho (Fig. 8). Ambos anillos fueron observados después de la marca de calceína, periodo que corresponde a un año de crecimiento del erizo y de la placa. En los erizos de los tratamientos *Ad libitum*, el anillo oscuro se visualizó en la porción media de la placa, en una posición más cercana al foco (Figs. 8a, b). En los erizos de los tratamientos de inanición, el anillo oscuro se visualizó cerca del borde de la placa (Figs. 8c, d).

Experimento 3

Relaciones morfométricas (Talla del erizo vs. tamaño de placa). Las ecuaciones de regresión lineal #25–48 tuvieron un coeficiente de correlación entre 0,95 y 0,96, lo cual sugiere que existe una relación lineal entre el diámetro del caparazón del erizo y las tres variables medidas (h , a y b) de la placa gonádica #5 (Tabla 5; Fig. 3c). De las veinticuatro ecuaciones sólo dieciocho (con excepción de las ecuaciones 28, 31–33, 43 y 44 que tuvieron un coeficiente de correlación menor que 0,3) tuvieron un coeficiente de determinación (R^2 ajustado) que indicó, que entre el 47 y 95% de los datos fueron explicados a través de las tres variables medidas de la placa ($P = <0,001$; Tabla 5).

Tasa de crecimiento (placa gonádica 5). La prueba de ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo de la dieta ($P = <0,0001$; Tabla 5). La tasa de crecimiento promedio para los tratamientos mostró que el alga café *Egregia menziesii* promovió la mayor tasa de crecimiento ($0,117 \pm 0,016$ mm mes^{-1} , Fig. 9), la dieta mixta produjo un crecimiento medio ($0,033 \pm 0,004$ mm mes^{-1} , Fig. 9), mientras

que los valores más bajos correspondieron para el alga coralina y el pasto marino ($0,026 \pm 0,009$ y $0,010 \pm 0,002$ mm mes⁻¹, respectivamente, Fig. 9). El tamaño de los erizos no tuvo efecto importante ($P = 0,839$; Tabla 5). No hubo interacción significativa entre ambos factores ($P = 0,151$; Tabla 5). La prueba de ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo en la dieta sobre el tamaño de la placa, en altura ($P = <0,0001$; Tabla 6), el ancho ($P = <0,0001$; Tabla 6) y la longitud de la base ($P = 0,003$; Tabla 6). Los erizos que comieron *Egorgia menziesii* tuvieron una placa significativamente más alta ($0,993 \pm 0,0602$ mm, Fig. 10), ancha ($1,215 \pm 0,0598$ mm, Fig. 10) y con una base más amplia ($1,1600 \pm 0,0527$ mm, Fig. 10) que los erizos que comieron la dieta única del pasto *Phyllospadix scouleri* o el alga coralina *Bossiella orbigniana*, e inclusive aquellos que fueron alimentados con una dieta combinada de tres plantas (Fig. 10). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre las tres variables medidas de la placa por efecto del tamaño de los erizos ($P = >0,05$; Tabla 6), ni tampoco hubo interacción de ambos factores ($P = >0,05$; Tabla 6).

Validación. La marca de calceína incorporada en las placas gonádicas fue evidente en todos los erizos aquí estudiados ($N = 150$ erizos). Se observó que inmediatamente después del nacimiento se forma un primer anillo oscuro que corresponde a la marca de nacimiento (Fig. 11) y en el primer año de vida se forma el segundo anillo oscuro. Este anillo oscuro es angosto y está asociado a un anillo claro ancho (Fig. 11). Ambos anillos fueron observados después de la marca de calceína, periodo que corresponde a un año de crecimiento del erizo y de la placa. En los erizos de los tratamientos de *Egorgia menziesii* y X3, el anillo oscuro se visualizó en la porción media de la placa, en una posición cercana al foco (Figs. 11a-d) y los erizos de los tratamientos de *Phyllospadix scouleri* y *Bossiella orbigniana*, el anillo oscuro se visualizó cerca del borde de la placa (Figs. 11e-h).

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se encontró que existe una relación lineal entre el tamaño de la placa (en altura, ancho, o longitud de la base) y el diámetro del caparazón del erizo morado *S. purpuratus*. La

relación positiva encontrada entre el crecimiento de la placa gonádica #5 y el diámetro del caparazón del erizo morado sugiere que esta placa crece en la misma proporción que crece el erizo, condición necesaria para que las estructuras utilizadas sean buenos indicadores de un registro continuo del crecimiento (Cailliet *et al.* 1983, Martin y Cailliet 1988, Cailliet 1990), y en consecuencia puedan considerarse estructuras confiables para estimar la edad en esta especie.

Nuestros resultados sugieren que en el erizo morado el patrón de formación de los anillos de crecimiento es anual y no guarda ninguna relación con las condiciones de rompimiento de espinas, la iluminación, el régimen de alimentación, ni tampoco con el tamaño inicial de los individuos. Todos los erizos adultos jóvenes que estuvieron sometidos a condiciones experimentales diferentes formaron un anillo oscuro angosto y un anillo claro ancho (véanse Figs. 5, 8, 11). Ambos anillos fueron observados después de la marca de calceína, periodo que corresponde a un año de crecimiento del erizo y de la placa.

En el experimento 1 se midió el efecto del rompimiento de espinas en distintas condiciones de iluminación. No hay información publicada que analice el efecto del rompimiento de las espinas de los erizos de mar en la formación de anillos, por lo que los resultados de este estudio aportan la primera evidencia que permite afirmar que este factor no tiene un efecto directo en la formación de anillos. Por otra parte, se ha sugerido que el fotoperiodo es uno de los factores principales (después de la temperatura) que pudiera controlar la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento en peces (Taubert y Coble 1977); sin embargo, los resultados de este estudio, no respaldan esta hipótesis para erizos adultos jóvenes *S. purpuratus*, ya que en el experimento 1, todos los especímenes formaron un anillo oscuro y un anillo claro, durante un año (véase Fig. 5). Estos resultados concuerdan con los hallazgos de otros autores que trabajaron con peces. Campana y Neilson (1982) y Schramm (1989) encontraron que las fluctuaciones del fotoperiodo no afectan la formación anual de los anillos en los otolitos del lenguado *Platichthys stellatus* y la chopa criolla *Lepomis macrochirus*, respectivamente.

En los experimentos 2 y 3 se midieron de manera separada el efecto del régimen de

alimentación (en cantidad de alimento) y dieta (tipo de alimento) en el crecimiento de la placa y en la formación de anillos. En la literatura se ha sugerido que la cantidad y calidad del alimento son dos factores que pudieran controlar la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento en peces (Schramm 1989) y erizos de mar (Taki 1978, Meidel y Scheibling 1998, Yatsuya y Nakahara 2004); sin embargo, los resultados de este estudio tampoco respaldan esta hipótesis para erizos adultos jóvenes *S. purpuratus*, ya que en los experimentos 2 y 3, todos los erizos formaron un anillo oscuro y un anillo claro, durante un año (véanse Figs. 8 y 11). Estos resultados concuerdan con los hallazgos de Schramm (1989), quien encontró que las fluctuaciones en el régimen de alimentación no afectan la formación anual de los anillos en los otolitos de la chopo criolla *Lepomis macrochirus*.

Debido a que el crecimiento de la placa fue diferente en los distintos experimentos, la posición del anillo oscuro y el grosor del anillo claro varió entre experimentos; no obstante, se observó un patrón similar entre las placas que crecieron más y aquellas con menor crecimiento. Los erizos expuestos a condiciones de oscuridad continua (experimento 1), alimentados *Ad libitum* (experimento 2) y con el alga café *Egregia menziesii* (experimento 3), tuvieron un mayor crecimiento de la placa gonádica. En todos estos casos el anillo oscuro se formó en el centro de la placa (Figs. 5c, d; Figs. 8e, f; Figs. 11i-l). El anillo claro fue ancho, lo cual coincide con el mayor crecimiento observado en estas placas. En contraste, en las placas que crecieron menos (luz continua, condiciones de inanición y alimentados con el pasto marino *Phyllospadix scouleri* y el alga roja coralina *Bossiella orbigniana*), el anillo oscuro se formó cerca del borde de la placa (Figs. 5a, b; Figs. 8g, h; Figs. 11m - o). El anillo claro fue angosto ó casi imperceptible y coincide con el menor crecimiento de estas placas. Estos resultados son novedosos ya que ningún estudio ha descrito a detalle la relación entre el crecimiento de las diferentes estructuras utilizadas para determinar edad y la formación de los anillos de crecimiento en diferentes condiciones experimentales.

El presente trabajo confirma que las placas gonádicas son estructuras confiables para determinar la edad en el erizo morado *S. purpuratus* y valida la formación anual de los anillos de

crecimiento en esta especie; sin embargo habría que estudiar y validar la formación anual de anillos en edades mayores de 1 año. Este es el primer trabajo que utiliza organismos de edad conocida para validar la edad en erizos de mar.

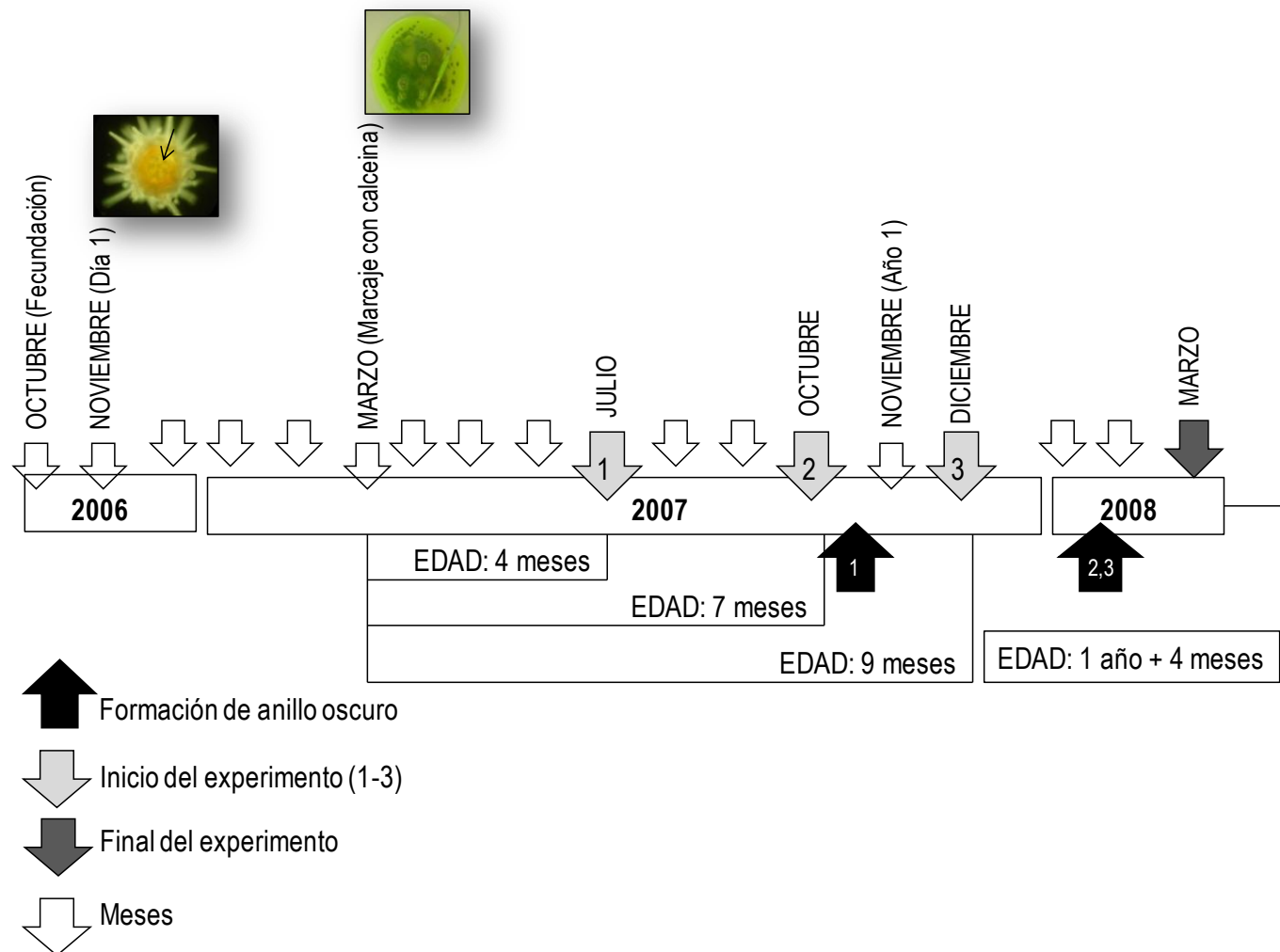


Figura 1. Diagrama descriptivo de los procesos y tiempos en los tres experimentos.

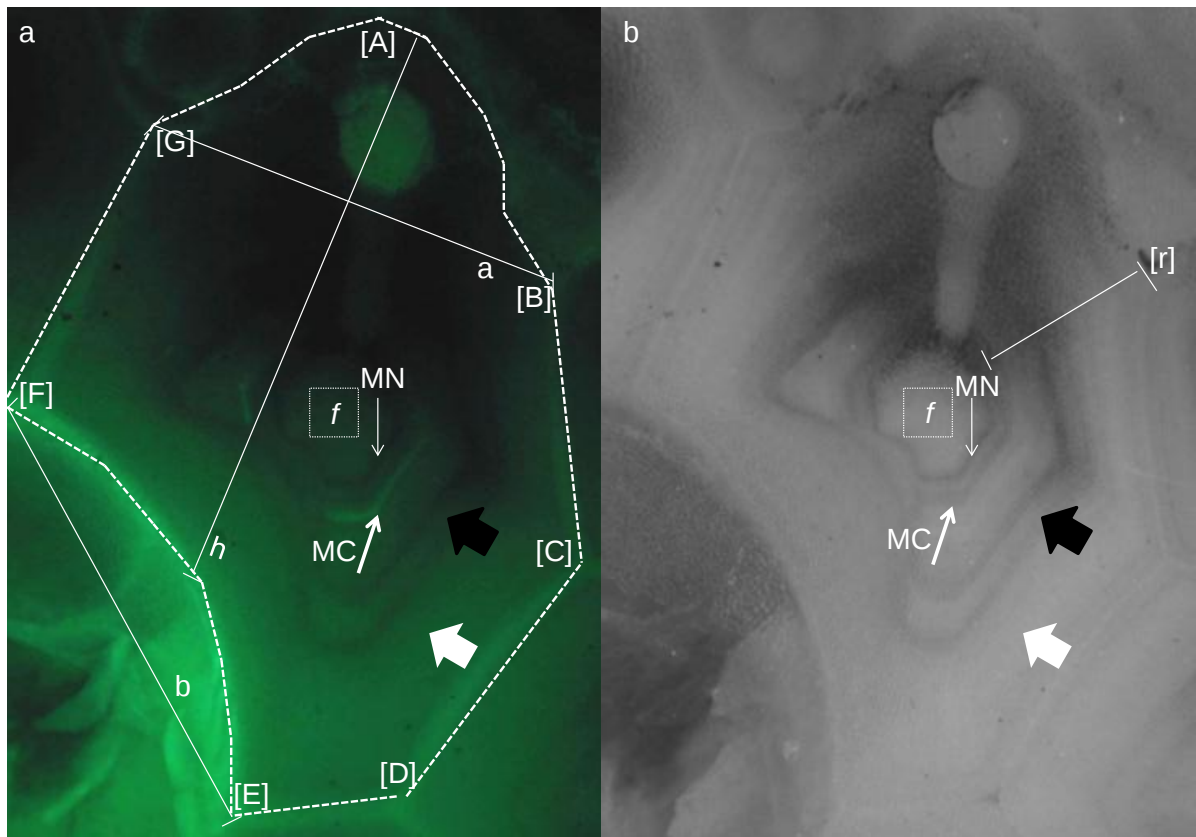


Figura 2. Microfotografías de la placa gonádica #5 de un erizo adulto joven *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad ($26,3 \pm 0,33$ mm DC, $8,6 \pm 0,3$ g), tomadas con (a) luz ultravioleta y (b) luz reflejada. Se muestran los planos de orientación de las tres mediciones hechas a la placa (*h*, *a*, *b*), bordes colindantes (en trazos de línea punteada) entre placas, vértices y aristas [A–G]. El recuadro pequeño indica el centro físico de la placa o foco 'f'. MN = marca de nacimiento, MC = marca de calceína. Las flechas gruesas negra y blanca señalan el anillo oscuro y el anillo claro, respectivamente. [r] = distancia entre la MC y el borde de la placa.

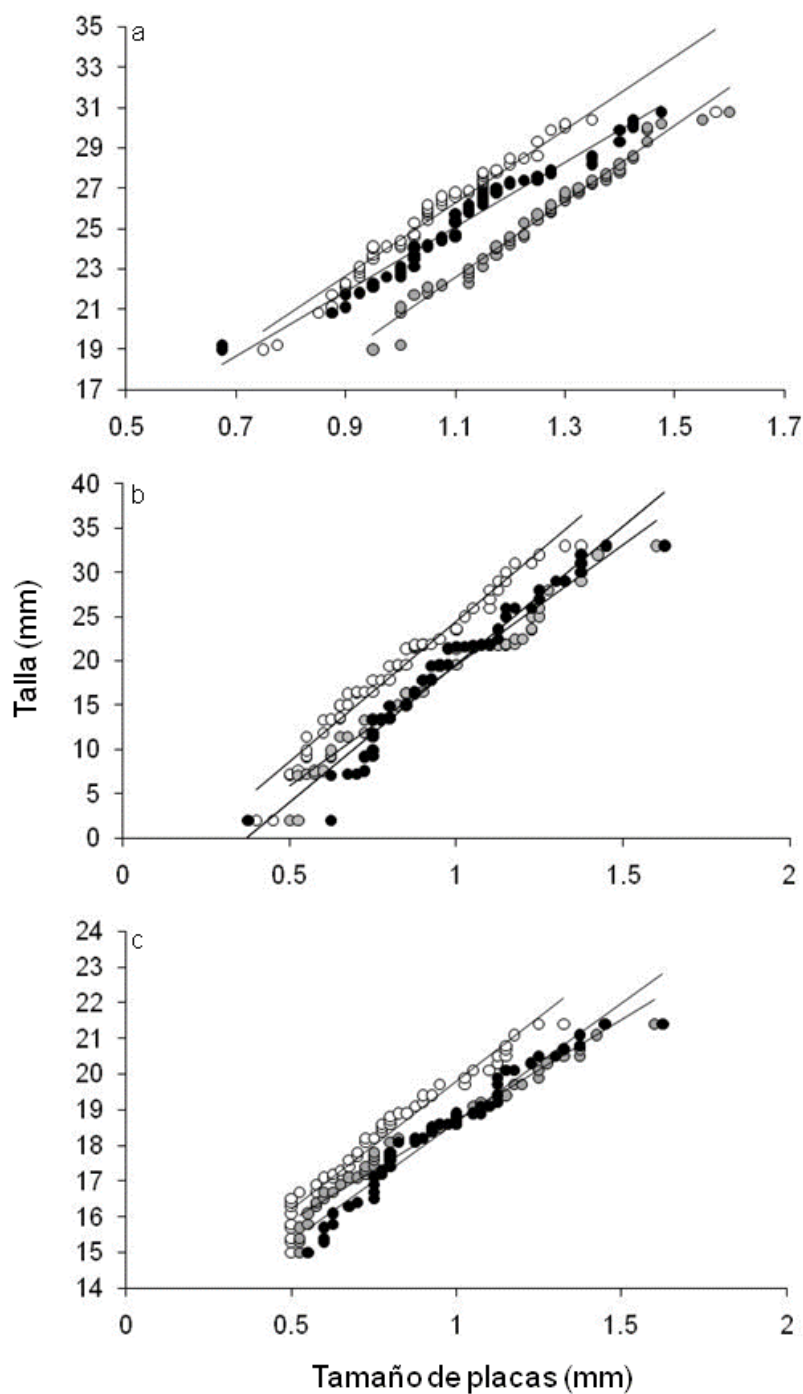


Figura 3. Relación general talla del erizo (diámetro del caparazón) versus tamaño de placa (h, a, b) de erizos adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* de tres diferentes experimentos. La Figura (a) corresponde al experimento 1: (h) $y = 18,123x + 6,306$, $R^2 = 0,938$, (a) $y = 18,865x + 7,4963$, $R^2 = 0,978$, (b) $y = 15,99x + 7,4963$, $R^2 = 0,967$. La Figura (b) corresponde al experimento 2: (h) $y = 31,75x - 7,2167$, $R^2 = 0,969$, (a) $y = 27,219x - 7,7422$, $R^2 = 0,969$, (b) $y = 31,177x - 11,609$, $R^2 = 0,950$. La Figura (c) corresponde al experimento 3: (h) $y = 31,75x - 7,2167$, $R^2 = 0,969$, (a) $y = 27,219x - 7,742$, $R^2 = 0,969$, (b) $y = 31,177x - 11,609$, $R^2 = 0,950$. Altura (h = ○), ancho (a = ○), y longitud de la base (b = ●).

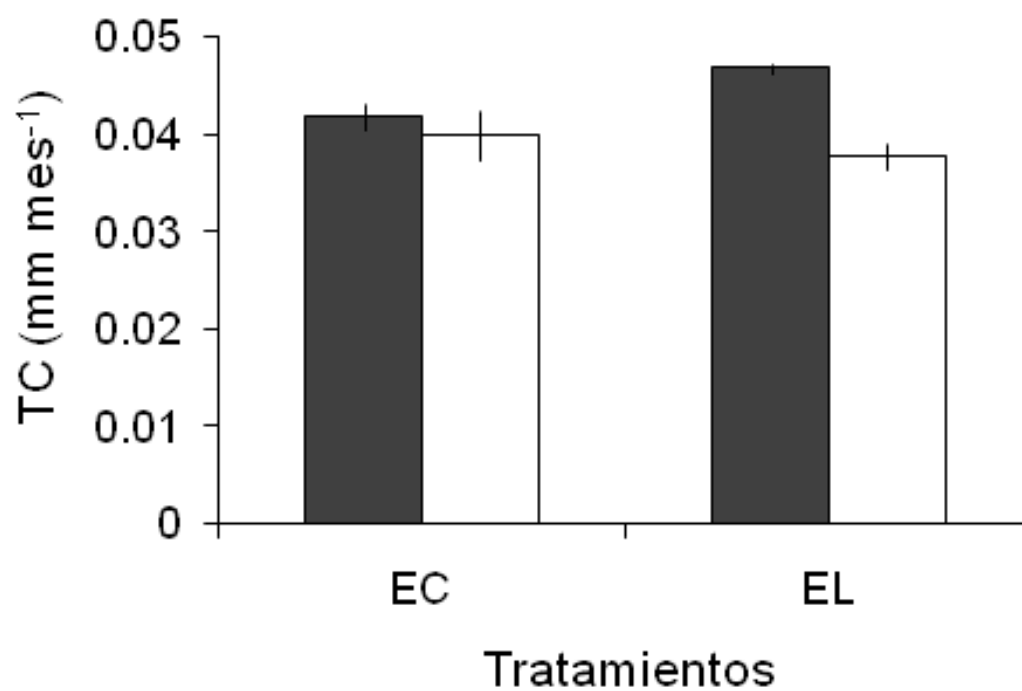


Figura 4. Experimento 1. Efectos del régimen de iluminación (luz y oscuridad) en la tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 en erizos subadultos *Strongylocentrotus purpuratus*. Oscuridad (barras oscuras) y luz (barras claras). N = 4 repeticiones. Datos expresados como promedio $\pm$ error estándar.

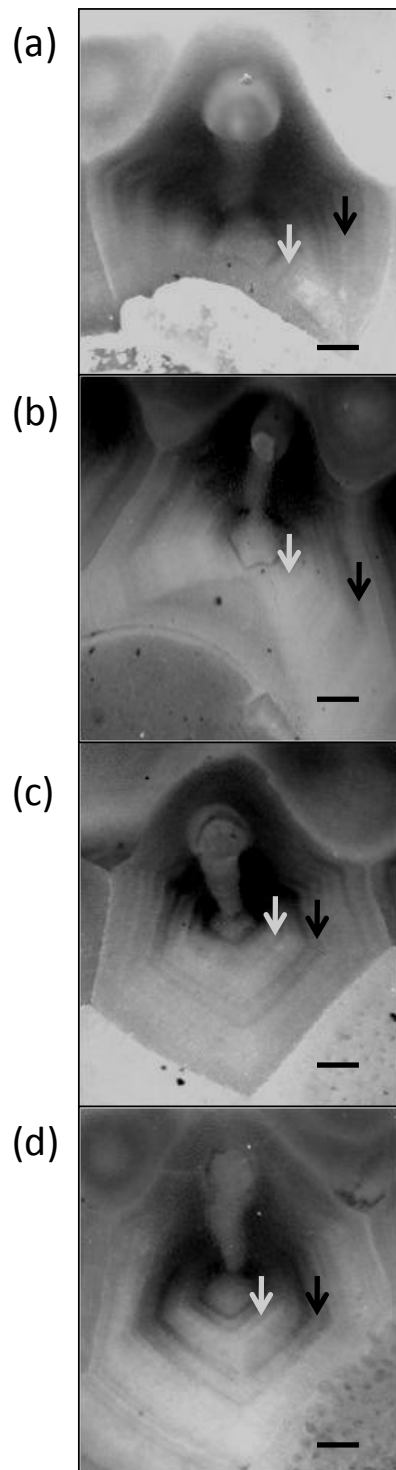


Figura 5. Experimento 1. Microfotografías de placas gonádicas #5, tomadas con luz reflejada (aumento 40x) de ejemplares adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad. Tratamientos: (a) LEC = erizos en condición de luz con espinas cortas, (b) LEL = erizos en condición de luz con espinas largas, (c) OEL = erizos en condición de oscuridad con espinas largas, y (d) OEC = erizos en condición de oscuridad con espinas cortas. Flecha oscura indica el anillo oscuro y flecha clara indica posición de la marca de calceína. Barra indica escala de 0,5 mm.

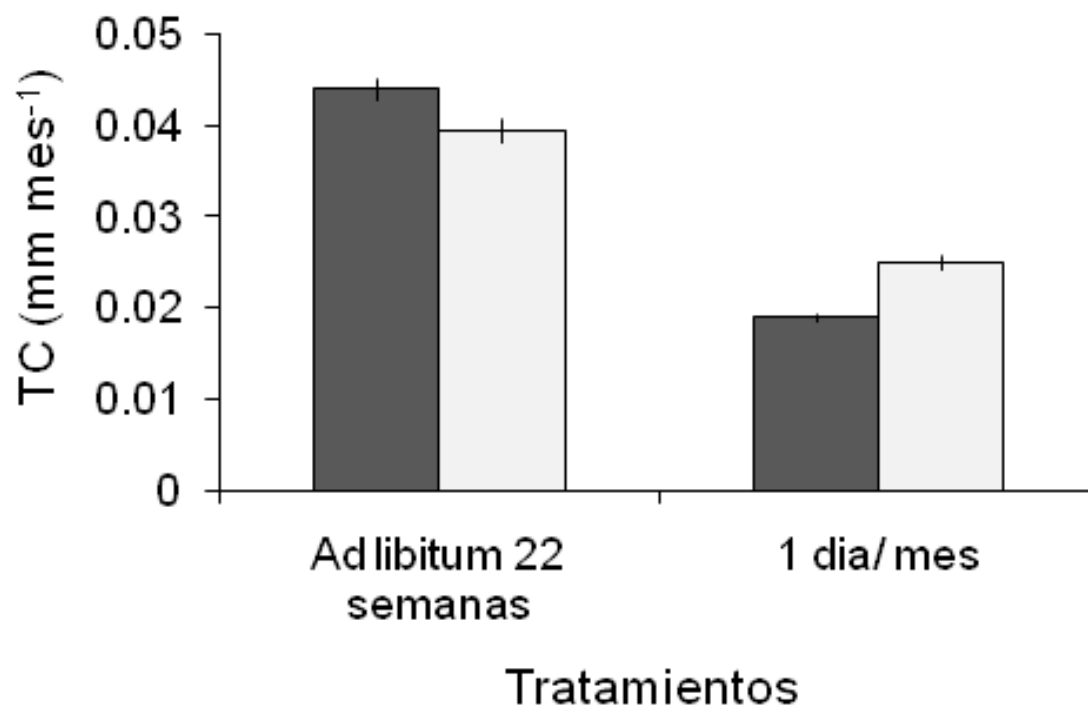


Figura 6. Experimento 2. Efectos del régimen de alimentación (abundante alimento y poco alimento) y talla de los erizos (pequeños y grandes) en la tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 en erizos adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus*. Erizos pequeños (barras oscuras) y erizos grandes (barras claras). N = 4 repeticiones. Datos expresados como promedio $\pm$ error estándar.

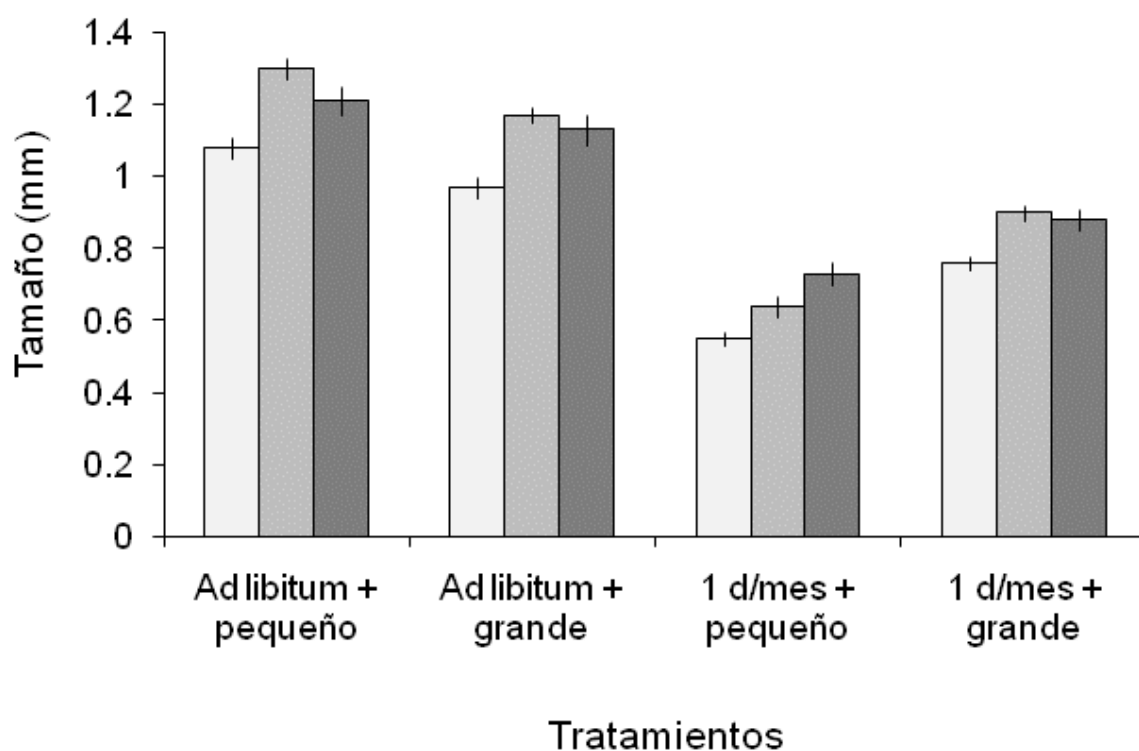


Figura 7. Experimento 2. Efectos del régimen de alimentación y talla de los erizos en altura (h), el ancho (a) y la longitud de la base (b) de la placa gonádica #5 en erizos adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus*. Altura (h = barra gris claro), Ancho (a = barra gris medio) y longitud de la base (b = barra gris oscuro). Datos expresados como promedio $\pm$ error estándar.

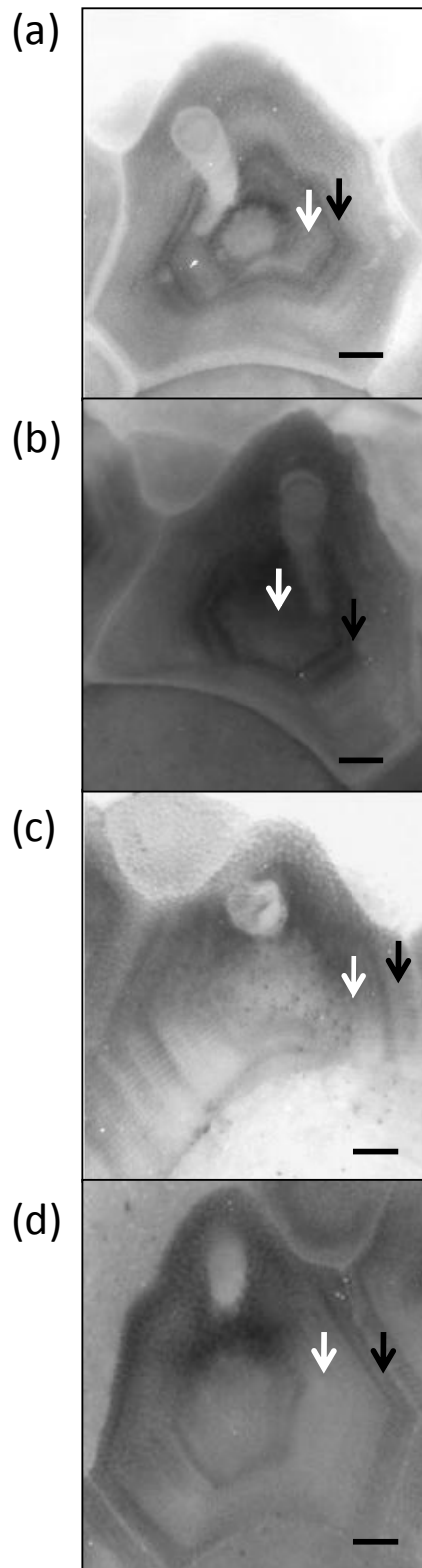


Figura 8. Experimento 2. Microfotografías de placas gonádicas #5, tomadas con luz reflejada (aumento 40x) de ejemplares adultos jóvenes de *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad ($26,1 \pm 0,20$ mm DC, $8,0 \pm 0,3$ g). Tratamientos: (a) *ad libitum* + erizo grande, (b) *ad libitum* + erizo pequeño, (c) 1 día mes^{-1} + erizo grande, (d) 1 día mes^{-1} + erizo pequeño. Flecha oscura indica el anillo oscuro y flecha clara indica posición de la marca de calceína. Barra indica escala de 0,5 mm.

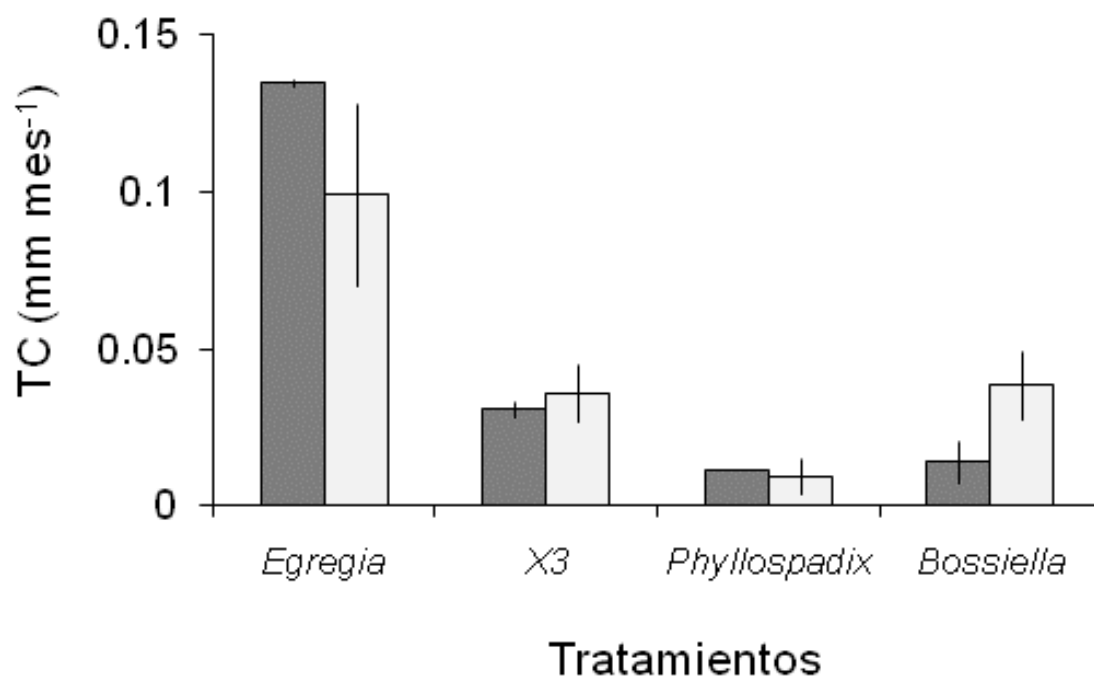


Figura 9. Experimento 3. Efectos de la dieta (*Egrefia menziesii*, *Phyllospadix scouleri*, *Bossiella orbigniana*, y X3 es la mezcla de las tres dietas) y talla de los erizos (pequeños y grandes) en la tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 en erizos adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus*. Erizos pequeños (barras oscuras) y erizos grandes (barras claras). N = 2 repeticiones. Datos expresados como promedio $\pm$ error estándar.

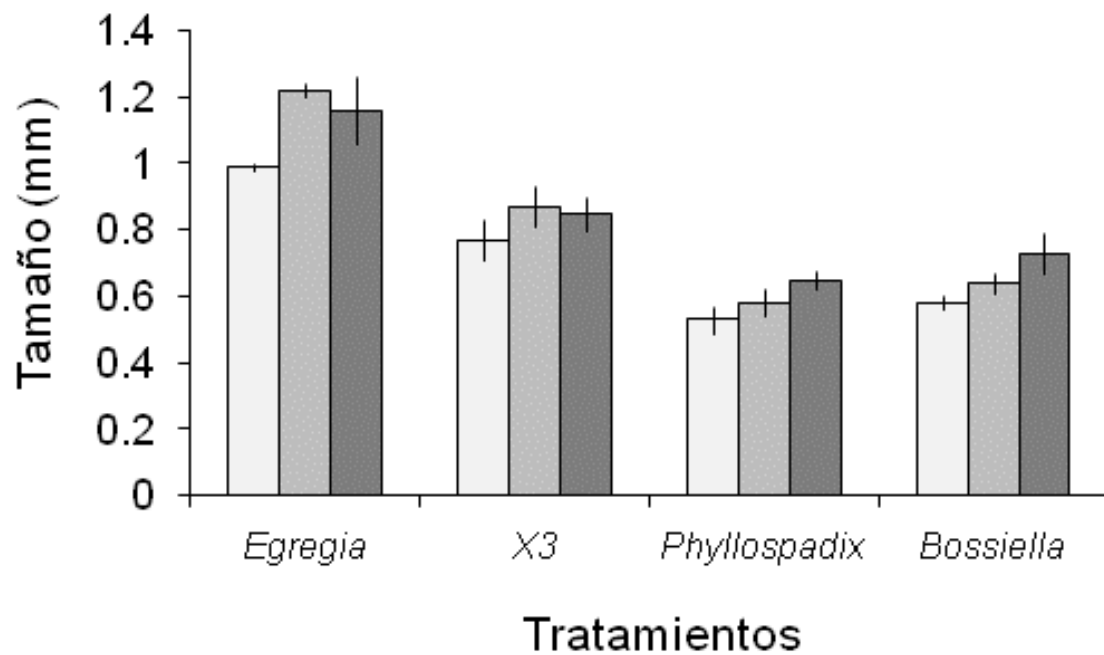


Figura 10. Experimento 3. Efectos de dieta (*Egria menziesii*, *Phyllospadix scouleri*, *Bossiella orbigniana*, y X3 es la mezcla de las tres dietas) y talla de los erizos (pequeños y grandes) en la altura (h), ancho (a) y longitud de la base (b) de la placa gonádica 5 en erizos adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus*. Altura (h = barra gris claro), Ancho (a = barra gris medio) y longitud de la base (b = barra gris oscuro). Datos expresados como promedio $\pm$ error estándar.

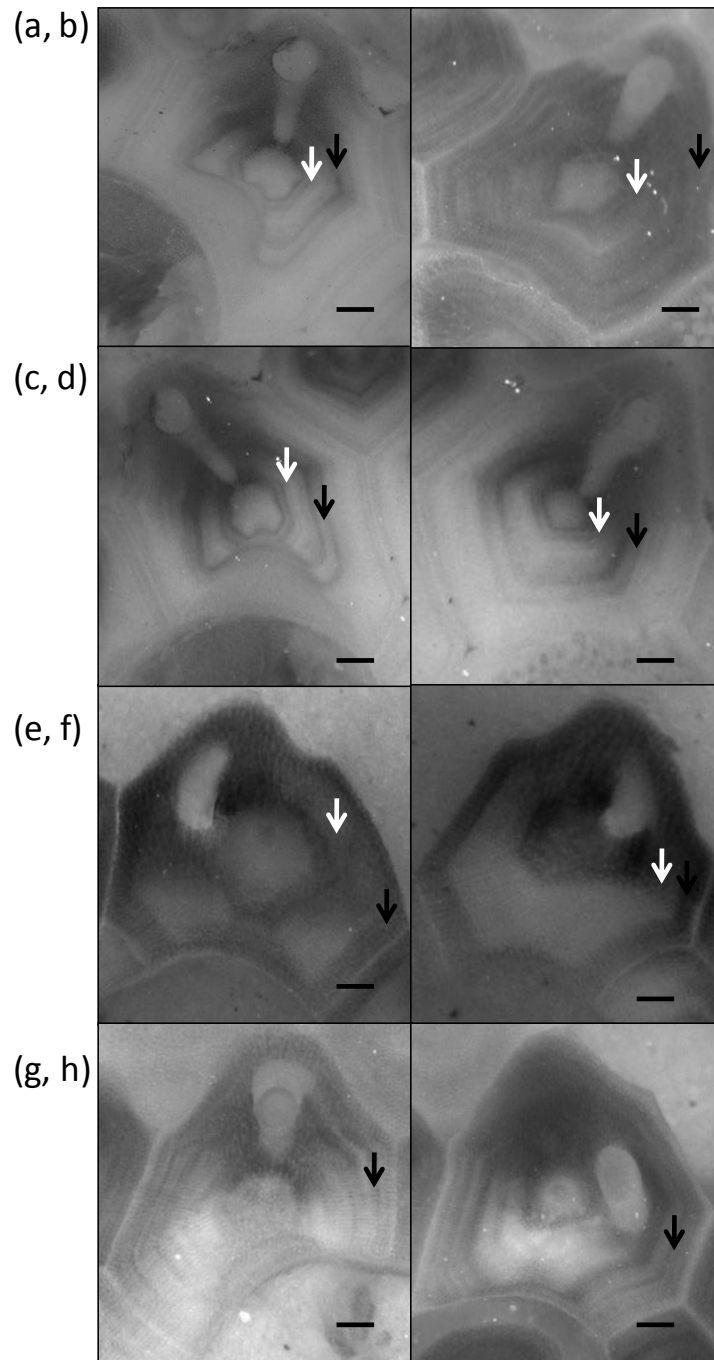


Figura 11. Experimento 3. Microfotografías de placas gonádicas #5 tomadas con luz reflejada (aumento 40x) de ejemplares adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad ($25,4 \pm 0,76$ mm DC, $10,0 \pm 0,1$ g). Tratamientos: (a, b) *Egregia menziesii*, (c, d) dieta combinada X3, (e, f) *Phyllospadix scouleri* y (g, h) *Bossiella orbigniana*, para individuos pequeños y grandes, respectivamente. Flecha oscura indica el anillo oscuro y flecha clara indica posición de la marca de calceína. Barra indica escala de 0,5 mm.

Tabla 1. Ecuaciones predictivas de regresión lineal (#1–12) y resumen de las estadísticas de la regresión para la relación diámetro del caparazón vs altura (h), ancho (a) y base (b) de la placa gonádica #5 de erizos de mar adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 1 (véase capítulo III). Tratamientos: (a) LEC = erizos en condición de luz con espinas cortas, (b) LEL = erizos en condición de luz con espinas largas, (c) OEL = erizos en condición de oscuridad con espinas largas, y (d) OEC = erizos en condición de oscuridad con espinas cortas. *** P<0,0001.

Tratamiento	Ecuación de regresión lineal	N	Error estándar		R	R ² Ajustado	ANOVA		
			a (P)	b (P)			F	P	
LEL	log h = 1,0222 * log D – 1,4299	20	0,1138***	0,0798***	0,9493	89,56	163,99	***	(1)
	log a = 0,8352 * log D – 1,0862	20	0,0908***	0,0430***	0,9514	90,00	171,93	***	(2)
	log b = 1,0628 * log D – 1,4484	20	0,0058***	0,0689***	0,9567	91,06	194,47	***	(3)
LEC	log h = 1,5460 * log D – 2,1338	14	0,1927***	0,1390***	0,9548	90,42	123,76	***	(4)
	log a = 1,1985 * log D – 1,1985	14	0,1629***	0,1174***	0,9469	88,81	104,16	***	(5)
	log b = 1,0511 * log D – 1,4238	14	0,0869***	0,0626***	0,9794	95,57	281,69	***	(6)
OEL	log h = 1,1906 * log D – 1,6654	14	0,1198***	0,0850***	0,9708	93,76	196,23	***	(7)
	log a = 1,2775 * log D – 1,7047	14	0,1992***	0,1413***	0,9338	86,13	81,72	***	(8)
	log b = 1,8253 * log D – 2,5321	14	0,2297***	0,1630***	0,9554	90,54	125,46	***	(9)
OEC	log h = 1,2062 * log D – 1,6559	20	0,1315***	0,0947***	0,9488	89,46	162,33	***	(10)
	log a = 1,0761 * log D – 1,4074	20	0,1079***	0,0777***	0,9562	90,95	192,01	***	(11)
	log b = 1,6481 * log D – 2,2542	20	0,1108***	0,0800***	0,9796	95,73	427,39	***	(12)

Tabla 2. Prueba de ANOVA de dos vías de la tasa de crecimiento (mm mes^{-1}), en altura (h), en ancho (a) y en longitud de la base (b) de la placa gonádica #5 de erizos de mar adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 1 (véase capítulo III).

Factor	Fuente de variación	DF	MS	F-ratio	P
Tasa de crecimiento	Iluminación	1	0,0001	14,266	0,0031
	Espinas	1	$7,0 \times 10^{-6}$	0,934	0,3547
	Interacción	1	$4,9 \times 10^{-5}$	6,489	0,0271
	Error	11	$7,0 \times 10^{-6}$		
h	Iluminación	1	0,00083	0,168	0,6897
	Espinas	1	0,00023	0,048	0,8310
	Interacción	1	0,01170	2,384	0,1508
	Error	11	0,00491		
a	Iluminación	1	0,0036	0,352	0,5649
	Espinas	1	0,00004	0,004	0,9503
	Interacción	1	0,0033	0,329	0,5778
	Error	11	0,0101		
b	Iluminación	1	0,00944	0,837	0,3798
	Espinas	1	0,00209	0,185	0,6751
	Interacción	1	0,02191	1,942	0,1910
	Error	11	0,01128		

Tabla 3. Ecuaciones predictivas de regresión lineal (#13 –24) y resumen de las estadísticas de la regresión para la relación diámetro del caparazón vs altura (h), ancho (a) y longitud de la base (b) de la placa gonádica #5 de erizos de mar adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 2 (véase capítulo IV). Tratamientos: *Ad libitum* 22 + EP = erizos pequeños en condición *ad libitum* 22 semanas; *Ad libitum* 22 + EG = erizos grandes en condición *ad libitum* 22 semanas; 1 d mes⁻¹ + EP = erizos pequeños en condición de inanición alimentados 1 vez por mes 24 hrs; 1 d mes⁻¹ + EG= erizos grandes en condición de inanición alimentados 1 vez por mes 24 hrs. *** P<0,0001, **P<0,001.

Tratamiento	Ecuación de regresión lineal	N	Error estándar		R	R ² Ajustado	ANOVA		
			a (P)	b (P)			F	P	
<i>Ad libitum</i> 22 + EP	log h = 1,1254 * log D – 1,2073	16	0,1179***	0,1071***	0,8875	87,95	110,47	***	(13)
	log a = 0,7758 * log D – 0,7477	16	0,1028***	0,0934***	0,8312	81,92	68,95	***	(14)
	log b = 0,9625 * log D – 0,9783	16	0,1320***	0,1200***	0,8215	80,88	64,43	***	(15)
<i>Ad libitum</i> 22 + EG	log h = 1,0008 * log D – 1,2738	17	0,1836***	0,1464***	0,7571	74,09	46,74	***	(16)
	log a = 0,8706 * log D – 1,0236	17	0,1151***	0,0917***	0,8572	84,77	90,07	***	(17)
	log b = 1,2265 * log D – 1,4889	17	0,1852***	0,1476***	0,8216	80,97	69,06	***	(18)
1 d mes ⁻¹ + EP	log h = 0,1740 * log D – 0,3814	17	0,0241***	0,0350***	0,6232	59,81	24,81	**	(19)
	log a = 0,2055 * log D – 0,3401	17	0,0220***	0,0320***	0,7337	71,59	41,33	***	(20)
	log b = 0,2274 * log D – 0,2902	17	0,0468***	0,0680**	0,4273	38,92	11,19	**	(21)
1 d mes ⁻¹ + EG	log h = 0,7513 * log D – 3,1245	20	0,2043***	0,1879***	0,9226	91,83	214,44	***	(22)
	log a = 1,6235 * log D – 1,8208	20	0,1322***	0,1215***	0,9084	90,33	178,43	***	(23)
	log b = 2,7981 * log D – 3,0999	20	0,2584***	0,2376***	0,8851	87,87	138,67	***	(24)

Tabla 4. Prueba de ANOVA de dos vías de la tasa de crecimiento (mm mes^{-1}), en altura (h), en ancho (a) y en longitud de la base (b) de la placa gonádica #5 de erizos de mar adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 2 (véase capítulo IV).

Factor	Fuente de variación	DF	MS	F-ratio	P
Tasa de crecimiento	Cantidad de alimento	1	0,00154	404,08	<0,0001
	Talla	1	$3,0 \times 10^{-6}$	0,803	0,387741
	Interacción	1	0,00012	30,311	0,00014
	Error	12	$4,0 \times 10^{-6}$		
h	Cantidad de alimento	1	0,5524	189,80	<0,0001
	Talla	1	0,00936	3,216	0,09814
	Interacción	1	0,1045	35,900	0,00006
	Error	12			
a	Cantidad de alimento	1	0,87563	292,675	<0,0001
	Talla	1	0,01843	6,159	0,02861
	Interacción	1	0,15152	50,643	0,00001
	Error	12			
b	Cantidad de alimento	1	0,51840	81,477	<0,0001
	Talla	1	0,00423	0,664	0,43101
	Interacción	1	0,06760	10,625	0,00683
	Error	12			

Tabla 5. Ecuaciones predictivas de regresión lineal (#25–48) y resumen de las estadísticas de la regresión para la relación diámetro del caparazón vs altura (h), ancho (a) y longitud de la base (b) de la placa gonádica #5 de erizos de mar adultos jóvenes *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 3 (véase capítulo IV). Tratamientos: *Egregia menziesii* + EP = erizos pequeños + *Egregia*; *Bossiella orbigniana* + EP = *Bossiella* + erizos pequeños; *Phyllospadix scouleri* + EP = erizos pequeños + *Phyllospadix*; X3 + EP = erizos pequeños con dieta mixta; *E. menziesii* + EG = erizos grandes + *Egregia*; *B. orbigniana* + EG = *Bossiella* + erizos grandes; *P. scouleri* + EG = erizos grandes + *Phyllospadix*; X3 + EG = erizos grandes y dieta mixta. ***P<0,0001, **P<0,001, *P<0,01.

Tratamiento	Ecuación de regresión lineal	N	Error estándar		R	R ² Ajustado	ANOVA		
			a (P)	b (P)			F	P	
<i>Egregia</i> + EP	log h = 1,1077 * log D – 1,3174	12	0,3034**	0,2504**	0,6618	62,80	19,57	**	(25)
	log a = 0,8549 * log D – 0,9297	12	0,2828**	0,2333**	0,5730	53,03	13,42	**	(26)
	log b = 0,9950 * log D – 1,1248	12	0,3692*	0,3047**	0,5160	46,76	10,66	**	(27)
<i>Bossiella</i> + EP	log h = 1,4095 * log D – 0,7074	19	0,5515ns	0,6364ns	0,4120	32,80	4,91	ns	(28)
	log a = 3,1210 * log D – 2,1265	19	0,5189**	0,5988**	0,7951	76,58	27,17	**	(29)
	log b = 7,8758 * log D – 6,1214	19	0,5676***	0,6550***	0,9538	94,72	144,57	***	(30)
<i>Phyllospadix</i> + EP	log h = 0,0245 * log D + 0,4367	16	0,9502ns	1,1645ns	0,0001	-24,98	0,0004	ns	(31)
	log a = 0,0204 * log D + 0,5063	16	0,0370***	0,0453ns	0,048	-18,98	0,20	ns	(32)
	log b = 0,6808 * log D + 0,0113	16	0,3855ns	0,4724ns	0,3417	17,72	2,07	ns	(33)
X3 + EP	log h = 2,2245 * log D – 1,4319	15	0,5085ns	0,5194*	0,8594	81,26	18,34	**	(34)
	log a = 3,2882 * log D – 2,3327	15	0,8246ns	0,8423*	0,8355	78,07	15,24	**	(35)
	log b = 9,1759 * log D – 8,1543	15	1,9553*	1,9972*	0,8756	83,41	21,11	**	(36)
<i>Egregia</i> + EG	log h = 2,3589 * log D – 2,8996	11	0,5844***	0,4832***	0,7258	69,53	23,82	***	(37)
	log a = 1,6789 * log D – 1,9787	11	0,4971**	0,4111**	0,6495	61,06	16,68	**	(38)
	log b = 2,1523 * log D – 2,5667	11	0,4957***	0,4099***	0,7539	72,66	27,57	***	(39)
<i>Bossiella</i> + EG	log h = 0,4879 * log D – 0,6510	19	0,0616***	0,0670***	0,8834	86,68	53,08	***	(40)
	log a = 0,4650 * log D – 0,5774	19	0,0439***	0,0478***	0,9310	92,12	94,54	***	(41)
	log b = 0,2498 * log D – 0,3435	19	0,0219***	0,0238***	0,9402	93,16	110,01	***	(42)
<i>Phyllospadix</i> +EG	log h = 1,7154 * log D – 1,8927	16	0,6225*	0,7174ns	0,3884	48,55	5,72	ns	(43)
	log a = 1,3834 * log D – 1,5328	16	0,7229ns	0,7599ns	0,4531	31,64	3,31	ns	(44)
	log b = 2,2117 * log D – 2,2616	16	0,5250*	0,5516*	0,800	75,10	16,08	*	(45)
X3 + EG	log h = 0,6565 * log D – 0,8158	18	0,1590**	0,1456**	0,7438	70,72	20,32	**	(46)
	log a = 1,1128 * log D – 1,2695	18	0,0944***	0,0871***	0,9589	95,30	163,23	***	(47)
	log b = 1,2199 * log D – 1,3579	18	0,1257***	0,1158***	0,9406	93,22	110,97	***	(48)

Tabla 6. Prueba de ANOVA de dos vías de la tasa de crecimiento (mm mes^{-1}), altura (h), ancho (a) y base (b) de la placa gonádica 5 de adultos jóvenes del erizo *Strongylocentrotus purpuratus* del experimento 3 (véase capítulo IV).

Factor	Fuente de variación	DF	MS	F-ratio	P
Tasa de crecimiento	Dieta	3	0,00917	32,9979	0,00008
	Talla	1	0,000012	0,0441	0,83900
	Interacción	3	0,00065	2,3276	0,15098
	Error	8			
h	Dieta	3	0,17687	52,700	0,00001
	Talla	1	0,00181	0,538	0,48413
	Interacción	3	0,01329	3,960	0,05309
	Error	8			
a	Dieta	3	0,33354	83,385	<0,0001
	Talla	1	0,00123	0,306	0,59511
	Interacción	3	0,01498	3,744	0,06012
	Error	8			
b	Dieta	3	0,20148	11,0870	0,00320
	Talla	1	0,02045	1,1253	0,31976
	Interacción	3	0,01576	0,8672	0,49680
	Error	8			

CAPÍTULO VI.

**Crecimiento y Reproducción del Erizo Morado
Strongylocentrotus purpuratus y su Relación con la
Variabilidad Ambiental de las Pozas del Intermareal
Rocoso de Bajamar, Baja California, México**

Resumen. Este estudio explora los efectos de la variabilidad de las condiciones ambientales (p.e. temperatura, oleaje y disponibilidad de alimento) en el crecimiento y ciclo reproductivo de adultos jóvenes y adultos del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* que habitan las pozas de marea del intermareal rocoso de Bajamar, Baja California, México. Para conocer el crecimiento mensual de los erizos, se capturaron 741 erizos adultos medianos (22–40 mm DC) y grandes (>40 mm DC) en cinco pozas de marea. Los erizos fueron marcados con tetraciclina y marcas electrónicas tipo PIT. Adicionalmente, se trasplantaron 1 000 erizos juveniles (200 individuos por poza) que fueron cultivados en laboratorio y marcados con calceína (4 meses de edad, 5,5 mm DC). Entre enero de 2007 y abril de 2008, se hicieron recapturas mensuales de erizos marcados para medir el crecimiento mensual, a través de la medición del diámetro del caparazón y peso. Todos los especímenes fueron regresados a las pozas. Aparte se colectaron especímenes (que no habían sido marcados) para determinar el ciclo reproductivo, a través del índice gonadal. Asimismo se midieron las variables temperatura del agua, energía del oleaje y disponibilidad de alimento. Estas variables mostraron diferencias entre las cinco pozas a lo largo del año. La temperatura promedio más alta se registró entre mediados de junio y los primeros días de septiembre de 2007, y coincidió con los meses de menor intensidad del oleaje. La concentración de algas a la deriva fue mayor entre mayo y julio de 2007. Las pozas 4 y 5 (ubicadas en la parte baja de las terrazas del intermareal) tuvieron la mayor cobertura de algas, número total, riqueza, diversidad y equitabilidad de especies, con respecto a las pozas ubicadas en la parte alta de las terrazas. La tasa media de crecimiento del erizo *S. purpuratus* fue de $0,83 \pm 0,03$ mm mes⁻¹ y el rango estuvo entre 0,14 mm mo⁻¹ y 2,07 mm mes⁻¹. Se observó un periodo de crecimiento rápido entre abril y mayo para los erizos grandes y medianos, y entre abril y junio para erizos pequeños. En promedio, los erizos grandes y medianos ubicados

en las pozas 4 y 5, respectivamente, crecieron más que sus congéneres de las pozas 1, 2 y 3. El crecimiento de los erizos pequeños no tuvo diferencias entre pozas. El pico reproductivo ocurrió durante el periodo de crecimiento lento desde septiembre y se puede extender hasta enero. A pesar de que se observaron patrones generales, la importancia de los factores medidos en el crecimiento y ciclo reproductivo de esta especie fue particular en cada poza, concluyendo que éstos procesos biológicos están regulados no de manera directa, sino de manera inversa no por un sólo factor, sino por la compleja interacción entre 1) la disponibilidad de alimento, 2) energía del oleaje y 3) la temperatura.

INTRODUCCIÓN

El erizo de mar *Strongylocentrotus purpuratus* Stimpson 1857, es uno de los herbívoros más conspicuo y dominante de la costa oeste de Norte América, desde Alaska, EUA, hasta Isla de Cedros, Baja California, México (Pearse 2006). En Baja California se encuentra desde la zona intermareal hasta el submareal somero, preferentemente hasta los 25 m de profundidad (Palleiro-Nayar *et al.* 2008). Esta especie de erizo juega un papel ecológico importante como agente regulador en la estructura de la comunidad de plantas y animales que habitan sobre fondo rocoso (a nivel de la diversidad, composición, organización y abundancia), al alterar drásticamente su funcionamiento por el sobrepastoreo de los bosques de *Macrocystis pyrifera* (Kenner 1992) y disminuir la producción primaria local (Lawrence 1975, Dayton y Tegner 1984, North y Manley 1986, Carpenter *et al.* 1990, Sala *et al.* 1998, Duggins *et al.* 2001, Witman y Dayton 2001, Shears y Babcock 2003, Palleiro-Nayar *et al.* 2008). Algunas poblaciones pueden persistir en altas densidades (>300 erizos m^{-2} , con tallas entre 50 y 60 mm DC, particularmente en las pozas de marea, véase Ebert 1968, Gonor 1972, Dayton 1975), aún cuando los recursos sean limitados, y habitar en zonas de fuerte oleaje, haciéndola una especie muy competitiva por espacio y alimento (Ebert 1980, Johnson y Mann 1982, Lawrence 1987, Leigh *et al.* 1987, Edwards y Ebert 1991, Benedetti-Cecchi y Cinelli 1996, McShane y Anderson, 1997). De

manera que el erizo morado *S. purpuratus* se distribuye, crece y se reproduce en hábitats con condiciones ambientales físicas y biológicas que pueden variar en escalas espaciales y temporales (Halpin *et al.* 2002, Basch y Tegner 2007).

En varios estudios se detallan aspectos relevantes de la fisiología (Farmanfarmaian y Giese 1963, Boolootian 1966), historia de vida (Cameron y Schroeter 1980, Ebert 1983), reproducción (Bennet y Giese 1955, Gonor 1972, 1973) y ecología trófica (Tegner y Dayton 1981, Duggins 1983) del erizo morado. Por su parte, el interés sobre la biología poblacional de esta especie inició con estudios relacionados con la estructura de talla, tasa de crecimiento, edad y longevidad en las costas de Oregón y en California, EUA (Swan 1961, Ebert 1967a, b, 1968, 1980, Russell 1987, Pearse y Hines 1987); sin embargo, información biológica básica (p.e. crecimiento somático, reproducción) en Baja California, México, es escasa (Russell 1987, Vélez-Andrade 1997, Esqueda-González 2000). Esto es importante de resaltar, porque actualmente su estudio es muy necesario ya que a partir del 1992 se reporta formalmente su explotación comercial (Palleiro-Nayar 2008).

Swan (1961) estudió el crecimiento del erizo morado en condiciones naturales con abundante alimento. Este autor encontró que a pesar de que *S. purpuratus* crece muy lentamente comparado con otras especies de la misma familia, el crecimiento es continuo por un largo periodo. Ebert (1965) publicó una técnica novedosa de marcado individual externo en el erizo morado como un intento para estimar el crecimiento individual. El problema de este método fue el elevado porcentaje de pérdida de marcas, haciéndolo poco eficiente. Según el autor, no hubo consecuencias directas sobre el crecimiento del erizo, pero no se hizo ningún estudio previo que validara sus afirmaciones. Dos años más tarde, Ebert (1967a) presentó evidencias claras que demostraron que el crecimiento del erizo morado no tiene relación directa con el número de anillos presentes en el núcleo de sus espinas, porque estas estructuras frecuentemente se rompen y los anillos representan la tasa de ruptura y de regeneración de la

espina, y no el crecimiento del animal. Ebert (1967b) retomó el tema del crecimiento del erizo morado en el campo, utilizando erizos marcados (con marcas externas) y erizos no marcados (como control) al interior de pozas de marea. En este estudio, se estimó el crecimiento de los erizos aplicando una ecuación de crecimiento, utilizando la talla inicial en función de la talla final, en un año, y se asumió que individuos de 30,2 mm de diámetro de caparazón (DC) tenían 2 años de edad, a los erizos de 36,6 mm DC se les asignó la edad de 3 años y a los de 49,5 mm DC 10 años; sin embargo, el autor reconoció que estos datos carecían de certidumbre, puesto que la relación talla y edad establecida aquí respondían a las condiciones ambientales locales de las pozas seleccionadas, y que los animales más grandes en talla pudieran haber representado la acumulación de individuos de varias clases de edad, sobre todo de individuos >10 años. Un año más tarde, Ebert (1968) estudió el crecimiento del erizo morado en tres subpoblaciones al interior de una bahía con diferentes niveles de exposición al oleaje y estructura de algas, durante un año. Los erizos fueron marcados (externamente) y posteriormente recapturados. Encontró que el crecimiento de los erizos fue constante a través del año, pero hubo diferencias en las tasas de crecimiento y en la talla final de los erizos en los tres sitios. El autor argumentó que estas diferencias reflejaban las condiciones propias de cada sitio en función del oleaje y la alimentación; sin embargo, estos resultados no fueron lo suficientemente concluyentes, debido a que la energía del oleaje no fue medida directamente y por un factor de error causado por el marcaje, ya que los erizos con marcas crecieron menos que los controles (erizos sin marcas).

Después de varios estudios orientados a medir el crecimiento en esta especie, Ebert (1980) propuso utilizar las demipirámides del erizo morado como la estructura más adecuada para determinar el crecimiento, junto con la técnica de marcado con tetraciclina. En 1988, el mismo autor abordó la importancia de evaluar aspectos demográficos del erizo morado en un gradiente latitudinal, sugiriendo que la estructura de tallas y eventos de reclutamiento del erizo morado están directamente correlacionados con las características morfológicas y topográficas

de la costa, como son la presencia de cabos o puntas, ya que es allí donde ocurren eventos recurrentes de surgencias y presencia de plumas de agua fría que generan una baja tasa de reclutamiento de nuevos individuos. Por su parte, Pearse y Hines (1987) estudiaron la dinámica poblacional del erizo morado con información de casi una década de muestreos a lo largo del ecosistema de bosques de macroalgas en California. Estos autores utilizando la estructura de tallas determinaron que esta especie puede crecer entre 20 y 40 mm DC por año, sus eventos de reclutamiento no ocurren todos los años con la misma intensidad y que sus poblaciones pueden decaer rápidamente por efecto de la actividad de sus depredadores y enfermedades. Por su parte, Russell (1987) estudió a tres poblaciones del erizo morado en un gradiente latitudinal (desde las costas de Vancouver en Canadá, hasta Punta Baja en Baja California, México) y determinó parámetros de crecimiento (con la función de crecimiento de Richards), utilizando las demipirámides de especímenes marcados con tetraciclina en pozas de marea, y que fueron recolectados un año después. Encontró que las diferencias en los patrones demográficos se atribuyen a una respuesta fenotípica a las variaciones del ambiente, más que a una diferencia genética; sin embargo, en un estudio reciente, Olivares-Bañuelos y colaboradores (2008) encontraron una sutil estructura genética en las poblaciones del erizo morado a lo largo de la costa del Pacífico de Baja California, con base en el análisis del polimorfismo de un fragmento del gen CO I.

Los estudios orientados a conocer la información biológica básica (p.e. crecimiento somático, reproducción, reclutamiento, etc.) del erizo morado en Baja California, México, son escasos (Russell 1987, Vélez-Andrade 1997, Esqueda-González 2000) y el efecto de los factores ambientales en el crecimiento y la reproducción de adultos jóvenes y adultos de esta especie no ha sido estudiado. Se ha sugerido que la suma e interacción de estas variables podrían tener un efecto acumulativo de estrés fisiológico en la tasa de crecimiento y reproducción en el erizo morado, aún en escalas espaciales pequeñas (Dayton 1971, Connell

1972, Menge y Sutherland 1976, Hunt y Scheibling 2001, Blanchette *et al.* 2008). Este estudio pretende explorar los efectos de la variabilidad de las condiciones ambientales (p.e. temperatura, oleaje y disponibilidad de alimento) en el crecimiento y ciclo reproductivo de adultos jóvenes y adultos del erizo morado *S. purpuratus* en pozas de marea del intermareal rocoso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la costa noroccidental de la península de Baja California, México, en la localidad de Bajamar, ubicada a los 31°59'N y 116°51'O (Fig. 1). Su costa está constituida por sustrato rocoso en forma de terrazas que pueden extenderse de entre 2 y 4 metros de ancho. En estas terrazas se encuentran pozas de marea de diferente tamaño, profundidad y altura con respecto del nivel medio del mar, por lo que están expuestas a distintas condiciones ambientales y ecológicas (Fig. 1). Se seleccionaron cinco pozas de marea ubicadas en la zona media-alta y media-baja de la zona intermareal (Fig. 1). La tabla 1, describe las características generales de las 5 pozas seleccionadas.

Variables ambientales

Temperatura. La temperatura del agua de mar se registró a intervalos de 15 minutos utilizando un sensor de temperatura (Hobo-Temp Logger, Onset Computer Corporation, Cape Cod, MA, EE.UU.) por poza. Los sensores fueron colocados a una profundidad de un metro en 4 de las cinco pozas. La falta de datos a partir de septiembre de 2007 en la poza 4 se debió a la pérdida del sensor durante las tormentas de invierno.

Energía del oleaje. Se estimó utilizando la técnica de desgaste de cubos de yeso que miden el efecto de la turbulencia generada por el rompimiento de las olas como una medida indirecta para estimar la energía del oleaje (Muus 1968, Doty 1971). Los cubos de yeso fueron contruidos con

sulfato de calcio $\text{CaSO}_4 \cdot \frac{1}{2}\text{H}_2\text{O}$. Esta mezcla se colocó en vasos de plástico ($5,5 \times 3,7 \times 5,2 \text{ cm}^3$) para darles forma y secarlos. Cada yeso fue pesado para conocer su peso seco inicial. En cada poza se colocaron 12 yesos que fueron montados en pernos de 3,5" y fijados a las rocas a 5 cm del suelo. Después de 48 horas los cubos fueron retirados de las pozas y llevados al laboratorio para obtener el peso seco final. El desgaste se calculó como la diferencia entre el peso inicial y el peso final de cada cubo, después de 48 horas.

Algas a la deriva. En cada poza se recolectaron mensualmente las algas sueltas que estaban a la deriva utilizando una red con mango largo. La recolección del material se hizo a lo largo de una misma semana entre tres y cinco días consecutivos. El material recolectado fue ordenado e identificado hasta nivel especie, y posteriormente se obtuvo el peso húmedo. Esta variable es una medida de disponibilidad de alimento, cuyos valores son reportados en g m^{-2} .

Cobertura y diversidad de algas en las pozas. En cada poza se estimó el porcentaje de cobertura de algas mensual entre enero de 2007 y marzo de 2008, utilizando entre 10 y 12 cuadrantes de 1 m^2 . Los cuadrantes fueron colocados al azar en el fondo y paredes de la poza. La mayoría de las algas se identificaron *in situ* a nivel de especie y se colectaron muestras para confirmar su identificación en el laboratorio. Se calcularon los siguientes datos: (N) porcentaje de cobertura; (S) número total de especies; (D) índice de Margalef para la riqueza de especies: $D = (S-1)/\log N$. Este índice representa la riqueza de especies en función del número de individuos por periodo de muestreo; (H') índice de diversidad de Shannon-Wiener: $H' = -\sum p_i (\log p_i)$. En donde p_i es la proporción del número total de individuos que aparece representada en la especie i . Para los cálculos correspondientes se utilizó logaritmo base 2. Este índice permite obtener un indicador (H') de la relación entre el número de especies en cada periodo de muestreo y sus respectivas abundancias numéricas dentro de la comunidad (Magurran 1991); y (J') equitabilidad según el índice de uniformidad de Pielou: $J' = H'_{(\text{observado})}/H'_{(\text{máx})}$. En donde $H'_{(\text{máx})}$ es la diversidad máxima posible que se podría obtener si todas las especies fueran igualmente abundantes. El

índice representa la uniformidad (equitabilidad) en la distribución numérica entre las diferentes especies del conjunto estudiado en cada periodo de muestreo. Toda esta información representa una medida indirecta de la disponibilidad de alimento de cada poza.

Marcaje y recaptura de erizos de mar

Para conocer la estructura de tallas y densidad de la población de erizos en cada poza, se contaron y midieron los erizos de 50 cuadrantes de 1 m². El diámetro del caparazón (DC) se midió con un vernier (0,1 mm de precisión), desde el centro de un ambulacro hacia el centro opuesto de un íterambulacro.

Marcaje de erizos adultos. En cada poza, los erizos fueron marcados con solución de tetraciclina (TC) en una concentración de 10 g l⁻¹ en agua de mar (dosis estándar de solución de tetraciclina de 0,006 ml g peso húmedo (Ebert 1977) y una marca electromagnética tipo PIT (PIT por sus siglas en inglés, *Passive Integrated Transponder*, Biosonic Corp.). La marca PIT fue insertada con una aguja calibre 12 (MK7 Biomark) y la solución de TC fue inyectada con una jeringa de insulina de 27". En total se marcaron 714 erizos entre enero y marzo de 2007 que fueron agrupados en dos categorías de tamaño: (i) erizos adultos grandes (>40 mm DC) y (ii) erizos adultos medianos (22–40 mm DC) (Tabla 2). Para poder realizar las recapturas mensuales, los erizos marcados fueron liberados en un mismo cuadrante.

Marcaje y trasplante de erizos juveniles. Juveniles *S. purpuratus* fueron cultivados en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Ensenada, Baja California, México (Salas-Garza *et al.* 2005). En marzo de 2007, a la edad de 4 meses, los erizos fueron marcados con un baño de solución de calceína por 24 horas. Después de tres días los erizos fueron trasplantados en las cinco pozas de marea (200 erizos por poza). Los erizos fueron agrupados en una sola categoría de tamaño (erizos pequeños) y su talla y peso promedio fueron de 5,5 ± 1,1 mm DC y 0,2 g, respectivamente. Para poder realizar las recapturas mensuales, los erizos fueron liberados en un mismo cuadrante.

Recaptura mensual de erizos marcados. Los erizos de cada poza fueron recolectados mensualmente entre abril de 2007 y marzo de 2008. Cada erizo fue identificado individualmente con un escáner portátil (Modelo 2001F-ISO, Destron Technologies). Para conocer el crecimiento mensual, los erizos marcados fueron medidos con un calibrador Vernier (0,01 mm de precisión) y pesados con una balanza digital (0,01 g de precisión). Debido a que existe cierto grado de error al medir el diámetro del caparazón en esta especie (Ebert 1980), cada erizo se midió tres veces y se obtuvo el diámetro promedio de cada erizo. Posteriormente, fueron regresados a su respectiva poza.

Tasa crecimiento en talla. La tasa de crecimiento (ΔC) fue calculada como el incremento de tamaño del caparazón (DC) entre el comienzo y el final del experimento: $\Delta C \text{ (mm mes}^{-1}\text{)} = [DC_t - DC_0] / t$, donde DC_0 y DC_t son los diámetros del caparazón en el tiempo 0 y al final del experimento, respectivamente.

Índice gonadal (IG). Mensualmente se colectaron entre 10 y 12 erizos no marcados de cada poza (en las tres categorías de tamaño: pequeños, medianos y grandes) y se llevaron al laboratorio para su análisis posterior. Las cinco gónadas de cada erizo fueron colocadas en hojas de papel absorbente para retirar el exceso de líquidos y posteriormente fueron pesadas en una balanza de precisión 0,0001 g. El IG fue calculado dividiendo el peso de las gónadas por el total del peso corporal, multiplicado por 100.

Análisis estadístico

Los datos expresados en porcentaje fueron transformados con la raíz cuadrada de arco-seno. Para comparar la temperatura del agua entre pozas se utilizó una prueba *t* de Student. La comparación pareada permitió incluir la variación observada mensualmente entre pozas. El análisis de varianza (ANOVA) de una vía fue utilizado para determinar la diferencia entre pozas de las variables ambientales (energía del oleaje, algas a la deriva y diversidad de algas), así

como del crecimiento e índice gonadal. Cuando se indicaron diferencias significativas ($P < 0.05$), se realizó la prueba *post-hoc* de análisis de comparaciones pareadas de Tukey. Los datos están expresados en media $\pm$ desviación estándar, excepto donde se indica lo contrario. El análisis de regresión múltiple permitió determinar los modelos que mejor explicaron el crecimiento somático y ciclo reproductivo (variables respuesta) del erizo morado *S. purpuratus* en relación con las variables ambientales medidas (temperatura, energía del oleaje, y disponibilidad de alimento) en las cinco pozas de marea de Bajamar. Las pruebas estadísticas fueron realizadas utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., USA).

RESULTADOS

Factores ambientales

Temperatura. El promedio mensual de los valores de temperatura del agua de mar de cuatro pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre enero de 2007 y febrero de 2008 son mostrados en la Figura 2. Las mayores oscilaciones mensuales en la temperatura del agua se registraron durante los meses de julio a septiembre de 2007 y fluctuaron entre 13,1 y 22,8°C (Figs. 3f–h). Las variaciones menores se observaron en los meses de enero y febrero, oscilando entre 12,5 y 15,5°C (Figs. 3a, l y m). Esta variación fue de 2 a 4°C en los meses fríos (noviembre de 2007 a febrero de 2008, Figs. 3j–m) y de hasta 9°C en los meses cálidos (julio, agosto y septiembre de 2007, Figs. 3f–h). Durante éstos meses los organismos estuvieron expuestos a temperaturas mayores a 22°C durante varios días (5 a 18 días, Figs. 3f–h). La temperatura aumentó y disminuyó paulatinamente a lo largo del año (Fig. 3); sin embargo, a una escala menor de tiempo (días), las variaciones fueron considerables (2 a 4°C) en un periodo de 3 a 5 días (Fig. 3). Este comportamiento fue especialmente evidente en el mes de marzo, durante el cual se observaron oscilaciones durante todo el mes en la mayoría de las pozas (Fig. 3b). Los resultados de la prueba *t* de Student mostraron que 1) hubo diferencias importantes en las

temperaturas de las cuatro pozas desde febrero hasta septiembre de 2007 ($P = <0.05$; Tabla 3), mientras que el resto del año las diferencias no fueron significativas, 2) las temperaturas promedio mensuales fueron consistentemente más elevadas en las pozas ubicadas en la parte alta del intermareal (pozas 1, 2 y 3) que en la poza 4, hasta septiembre de 2007 (Figs. 3a–f; Tabla 3). Particularmente, la temperatura de la poza 3 fue diferente a la poza 4, todos los meses; la poza 2 fue diferente a la poza 4 a partir de abril, y la poza 1 presentó diferencias con la poza 4 todos los meses menos febrero, abril y septiembre (Tabla 3), y 3) las mayores diferencias encontradas entre pozas fueron en agosto de 2007, y en particular, la poza 1 fue diferente a las otras tres pozas ($P = <0.05$; Tabla 3, Figs. 3a–f).

Desgaste de cubos de yeso. En las Pozas 1, 2 y 3, el desgaste de los cubos de yeso fue menor ó igual a 20% durante los meses de junio a septiembre, y alcanzó valores mayores a partir de diciembre (Fig. 4 a–c). En las pozas 4 y 5 se observó una tendencia similar; sin embargo, la diferencia entre el desgaste mínimo (60%) y máximo (100%) fue menor a las diferencias encontradas en las pozas 2 y 3, en las cuales el mínimo fue de 20% y el máximo del 100%. En la poza 1, la variación en el desgaste fue baja (0–40%, Fig. 4). Los resultados del ANOVA de 1 vía mostraron que el desgaste de los cubos de yeso fue diferente entre las cinco pozas ($P = <0.0001$; Tabla 4). El desgaste fue marcadamente menor en la poza 1, intermedio en las pozas 2 y 3 y mayor en las pozas 4 y 5 (Prueba de Tukey; Fig. 5).

Algas a la deriva. La mayor concentración de algas a la deriva se encontró de mayo a julio de 2007 (Figs. 6a–e). De estos tres meses, mayo tuvo la mayor concentración promedio de algas ($7,8 \pm 11,8 \text{ g m}^{-2}$). En septiembre de 2007 se registró la menor concentración promedio ($0,03 \pm 0,04 \text{ g m}^{-2}$). A partir de enero de 2008 empezó nuevamente a aumentar la concentración de plantas retenidas en las pozas (Fig. 6e). Los bajos valores promedio de concentración de algas se registraron durante los meses con fuerte intensidad del oleaje (Fig. 4a–e). Los resultados de la prueba t de Student mostraron que hubo diferencias importantes en la concentración de algas

a la deriva de las cinco pozas desde enero de 2007 hasta enero de 2008 ($P = <0.05$; Tabla 5). A través de las comparaciones pareadas entre pozas por mes se determinó que la concentración de algas a la deriva fue consistentemente menor en la poza 1 que en el resto de las pozas (Tabla 5). La composición de especies de algas a la deriva estuvo formada por 21 géneros y 25 especies. El alga café *Macrocystis pyrifera* fue la especie más abundante (47–74%), seguida de *Egregia menziesii* (18–45%), *Phyllospadix scouleri* (2–21%) y *Sargassum muticum* (1–5%) (Fig. 7). En la poza 3, el alga café *Egregia menziesii* presentó un porcentaje muy similar (45%) a *Macrocystis pyrifera* (47%) y en la poza 5 el porcentaje de *Egregia menziesii* también fue alto (39%) (Fig. 7).

Cobertura y diversidad de algas en las pozas. En total se registraron 70 especies de macroalgas; 17 en la poza 1, 19 en la poza 2, 22 en la poza 3, 56 en la poza 4 y 49 en la poza 5. De las 60 taxa, 7 (10%) pertenecieron a la Clase Chlorophyceae, 25 (36%) a Phaeophyceae y 38 (54%) a Rhodophyceae. Las especies dominantes en términos de cobertura en las cinco pozas fueron las algas verdes con *Ulva californica* y *Codium fragile*; las algas cafés fueron *Laminaria* sp, *Mastocarpus papillatus*, *Egregia menziesii*, *Sargassum muticum* y las algas rojas fueron *Bossiella* sp, *Pterocladia capillacea*, y *Corallina* sp. Los atributos de la comunidad de macroalgas mostraron diferencias significativas entre pozas ($P = <0.0001$; Tabla 6). La mayor cobertura de macroalgas (N) se encontró en la poza 5 ($52,1 \pm 2,6\%$), seguida de la poza 4 ($37,3 \pm 2,1\%$) (Prueba de Tukey, Fig. 8a). El resto de las pozas tuvieron un porcentaje de cobertura inferior al 30% (Prueba de Tukey, Fig. 8a). Las pozas 4 y 5 tuvieron un mayor número de especies (23 y 22 especies, respectivamente) y riqueza de especies (6 y 5 especies, respectivamente), comparadas con las pozas 1, 2 y 3, en las que éstos atributos fueron significativamente menores (Prueba de Tukey, Figs. 8b, c). La mayor diversidad se encontró en la poza 4 ($H' = 1,7$), seguido de la poza 5 ($H' = 1,4$). Valores intermedios de diversidad se observaron en la poza 1 ($H' = 1,0$) y valores menores en las pozas 2 y 3 ($H' = <0,8$) (Fig. 8d).

Las pozas 1 y 4 presentaron valores de equitabilidad mayores ($J' = 0,6$), comparados con la poza 5 ($J' = 0,5$). Los valores más bajos de equitabilidad se observaron en las pozas 2 y 3 (Prueba de Tukey, Fig. 8e).

Características de la población de erizos morados

Talla de erizos marcados por categoría de tamaño. La tabla 7 describe la talla promedio de los erizos marcados con PIT-TC y calceína por categoría de tamaño en las cinco pozas de marea. La prueba estadística ANOVA de una vía mostró que hubo diferencias entre las tallas de los erizos adultos grandes ($P = <0,0001$; Tabla 8) y medianos ($P = 0,024$; Tabla 8) marcados en las cinco pozas de marea. No hubo diferencias entre las tallas de los erizos trasplantados en las cinco pozas de marea ($P = 0,554$, Tabla 8).

Porcentajes de recapturas. El porcentaje de erizos recapturados fue mayor en la poza 5 (35%), intermedio en las pozas 2 y 4 (20–25%) y menor en las pozas 1 y 3 (10–15%) (Figs. 9, 10).

Tasa de crecimiento. Los erizos grandes y medianos tuvieron una mayor tasa de crecimiento entre abril y mayo de 2007. A partir de junio la tasa de crecimiento disminuyó ó no cambió, y en casi todas las pozas (1, 3, 4 y 5) la tasa de crecimiento volvió a aumentar en abril de 2008 (Figs. 11 y 12). La tasa de crecimiento de los erizos pequeños trasplantados fue mayor en abril de 2007 en todas las pozas (Fig. 13). Adicionalmente, las pozas 1, 2 y 3 presentaron valores altos en mayo y junio. El resto del año las tasas de crecimiento fueron bajas y únicamente los erizos de la poza 1 mostraron un incremento en la tasa de crecimiento en marzo y abril de 2008 (Fig. 14). Se encontraron diferencias significativas entre pozas en la tasa de crecimiento de los erizos grandes y medianos ($P = 0,02$; Tabla 9a); por el contrario, el crecimiento de los erizos pequeños fue similar entre las pozas ($P = 0,63$; Tabla 9a). El crecimiento de los erizos grandes fue mayor en la poza 4; valores intermedios correspondieron a los erizos de las pozas 1, 3, 5 y tasas menores fueron observadas en la poza 2 (Fig. 14a). El crecimiento de los erizos medianos fue

mayor en la poza 5. En las pozas 1, 3 y 4 el crecimiento fue intermedio y en la poza 2 los erizos crecieron menos (Fig. 14b). El crecimiento de los erizos pequeños fue similar en todas las pozas (Fig. 14c).

Índice gonadal (IG). Los resultados de ANOVA de una vía mostraron que las pozas no tuvieron un efecto importante en el IG de los erizos grandes ($P = 0,077$; Tabla 9b) y medianos ($P = 0,972$; Tabla 9b), pero si lo hubo en los erizos pequeños ($P = <0,0001$; Tabla 9b). Sin distinción del tamaño de los erizos, se observó un pico principal en el índice gonadal durante los meses de septiembre a noviembre. En algunas pozas también se observaron valores altos del IG en el mes de enero (Figs. 11–13a–e). No se encontraron diferencias significativas entre pozas en el índice gonadal de erizos grandes ($P = 0,077$; Tabla 9b) y medianos ($P = 0,972$; Tabla 9b); por el contrario, el índice gonadal de los erizos pequeños fue mayor en las pozas 4 y 5 comparado con los valores encontrados en las pozas 1, 2 y 3 ($P = <0,0001$; Tabla 9b; Fig. 14f).

Modelos de regresión múltiple

El factor que consistentemente apareció como importante y que mejor explicó el crecimiento y reproducción del erizo morado, indistintamente del tamaño de los erizos, en las cinco pozas de marea, fue el alimento (ya sea que éste crezca al interior de las pozas ó sea parte del material a la deriva). En la mayoría de los casos el grado de asociación fue inverso y variable respecto a la temperatura, energía del oleaje, cobertura y diversidad de algas (Tablas 10–12).

DISCUSIÓN

Los procesos ecológicos que afectan el crecimiento y la reproducción de los erizos de mar y otros invertebrados marinos han sido bien identificados; pero cómo el crecimiento y la reproducción en los equinodermos (incluyéndose el bien estudiado erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*) son afectados por el conjunto combinado de factores

ambientales, no ha sido resuelto (Giese y Pearse 1974, Giese y Kanatani 1987, Pearse y Cameron 1991, Tegner 2007). En este estudio se demostró que las pozas del intermareal rocoso de Bajamar, presentan características particulares en la temperatura, energía del oleaje y disponibilidad de alimento. Las variaciones anuales en estos factores tienen un efecto inverso y no necesariamente directo sobre la tasa de crecimiento y desarrollo gonadal del erizo morado, dando lugar a diferencias marcadas en la dinámica de la población que habita cada poza.

Energía del oleaje

El método de desgaste de cubos de yeso utilizado proporcionó una medida indirecta, pero suficientemente útil para comparar la fuerza ó energía del oleaje al que están expuestos los erizos en cada poza. La resolución de las mediciones permitió conocer las variaciones temporales y espaciales del oleaje que afecta a las pozas de marea de Bajamar. A pesar de que las pozas se encuentran en la misma localidad y separadas menos de 1 km de distancia, fue interesante encontrar diferencias entre pozas ubicadas en el mismo nivel del intermareal (poza 1 vs. pozas 2 y 3); así como diferencias entre las pozas que se encuentran en el intermareal medio-bajo (pozas 4 y 5) y aquellas del intermareal medio-alto (pozas 1, 2 y 3). La variación en la energía del oleaje a lo largo del año también fue diferente entre pozas, registrándose variaciones pequeñas de únicamente 40% (desgaste de yeso) en la poza 1, 4 y 5 y una mayor variación (80%) en las pozas 2 y 3. Leigh *et al.* (1987) y Porter *et al.* (2000) sugirieron que esta variabilidad puede deberse a la combinación de los efectos de las mareas, reflexión, difracción y resonancia del oleaje, junto con la turbulencia y velocidad media del agua. Los meses con mayor oleaje (diciembre a marzo) coincidieron con la información reportada para el interior de la Bahía de Todos Santos, sitio ubicado a menos de 70 km al sur de Bajamar, en donde el valor máximo de altura del oleaje (2,1 m) es en los meses de invierno y el mínimo (0,4 m) en los meses de verano (Martínez-Díaz-de-León *et al.* 2004). También, nuestros resultados concuerdan con el patrón general establecido para los hábitats rocosos intermareales,

encontrándose una relación negativa entre la riqueza y diversidad de especies y la altura de las pozas con respecto al nivel medio del mar (Scrosati y Heaven 2007). La productividad de plantas marinas en general es mayor en zonas expuestas a un mayor movimiento del agua; sin embargo, la exposición a una extremadamente alta energía del oleaje no siempre aumenta la productividad (Leigh *et al.* 1987).

La exposición a la energía del oleaje tiene un papel importante en la estructuración de las poblaciones de los organismos bentónicos que habitan la franja intermareal, siendo éste un mecanismo de disturbio natural que puede generar modificaciones y daño potencial en las estructuras de los organismos, así como en sus funciones básicas como crecimiento y reproducción (Leigh *et al.* 1987, Himmelman 1986, Vadas *et al.* 1990).

En general los modelos de regresión nos informan de la presencia de relaciones, pero no del mecanismo causal. Nuestros resultados sugieren que el crecimiento del erizo morado (= variable respuesta) si tiene un tipo de influencia por la energía del oleaje (= variable independiente), principalmente en los erizos adultos grandes y medianos (Tablas 10–12). En las pozas expuestas a un oleaje mayor (pozas 4 y 5), el crecimiento de los erizos grandes no pudo ser explicado de manera clara en función de la energía del oleaje, pero si en los erizos de las pozas 1, 2 y 3; sobre todo para los erizos de las pozas 1 y 3, donde los coeficientes indicaron una asociación directa entre el crecimiento y la energía del oleaje (cuando una variable crece la otra también, Tabla 10). En el caso de los erizos medianos (de las pozas 2, 4 y 5) y pequeños (de las pozas 2 y 3), la asociación fue inversa (cuando una crece la otra decrece, Tabla 11).

Ebert (1968) sugiere que el crecimiento de *S. purpuratus* puede ser directamente afectado por el oleaje, ya que éste puede romper las espinas de los erizos y consecuentemente los erizos con espinas rotas desviarían la energía destinada al crecimiento para regenerar las espinas. En el presente estudio no se observaron diferencias evidentes en las espinas de los

erizos de las pozas estudiadas. Aparentemente, el oleaje máximo registrado en las pozas 4 y 5 no tuvo la intensidad suficiente para causar el rompimiento de espinas de los erizos. Sería recomendable realizar estudios a largo plazo que permitan conocer los valores mínimos y máximos de oleaje a los que están expuestas estas poblaciones y cuál es el umbral de resistencia de las espinas. No obstante, nuestros resultados coinciden con el trabajo de Himmelman (1986) en *S. droebachiensis* bajo diferentes condiciones hidrodinámicas. La tasa de crecimiento y supervivencia fueron mayores en la zona de alta energía comparado con los sitios de energía moderada y baja, especialmente en aquellos sitios dominados por grietas y fondos cubierto de algas incrustantes. En ese estudio, el autor concluye que el número y tamaño de los erizos estuvieron regulados, no por un sólo factor, sino por la compleja interacción de múltiples factores, como la energía del oleaje, la disponibilidad de alimento, las características del microhábitat (p.e. las diferencias en los gradientes de temperatura y el tipo de refugio) y la presencia de otros animales (depredadores).

Temperatura del agua

La información de la temperatura registrada en los termógrafos en las 4 pozas de marea de Bajamar, coincide con el registro de la temperatura en la Bahía de Todos Santos, al igual que en la costa de California, donde se encuentran tan marcadas las diferencias de temperatura en cada estación del año. En el verano la capa superficial del mar presenta una ganancia de calor, con una temperatura máxima de 22,1°C y una termoclina estacional entre 5 y 10 m de profundidad (Morales-Zúñiga 1977). Esta termoclina se encuentra favorecida por la baja intensidad de mezcla de esta temporada, ya que el oleaje y los vientos disminuyen en intensidad estos meses (Cruz-Colín 1997). Durante el invierno se presentan temperaturas menores (13°C) y una columna de agua homogénea (Carrillo-Bibriezca 1993).

La variación estacional en la temperatura del agua de mar tiene influencia importante en la fisiología y ecología de organismos marinos (Kinne 1970). En costas rocosas, al interior de las

pozas de marea, gran parte de esta variabilidad ocurre a escalas espaciales muy pequeñas (McQuaid y Branch 1984). De tal manera que la temperatura del agua de las pozas de marea puede estar fuertemente influenciada por los ciclos de marea, así también como por las características fisiográficas de cada poza (p.e. área, superficie, volumen de agua, profundidad y color de las rocas). Del mismo modo, la altura a la que se encuentran sobre el intermareal determina el tiempo que permanecen aisladas (Emson y Foote 1979, Metaxas y Scheibling 1993, Underwood y Chapman 2000, Helmuth y Hofmann 2001, Somero 2002, Finke *et al.* 2007).

S. purpuratus es una especie poiquiloterma que tolera un rango bastante amplio de temperaturas (Morris *et al.* 1980); sin embargo, su rendimiento fisiológico y metabolismo puede ser afectado si la temperatura sobrepasa estos límites (Osovitz y Hoffmann 2005). Los trabajos experimentales de Cochran y Englemann (1975) y Pearse (1981) determinaron que la sincronización en la gametogénesis y el ciclo reproductivo del erizo morado son inhibidos a temperaturas por encima de los 17°C. Aunque en este estudio no se midió la sincronización gametogénica del erizo morado, sí encontramos que en las pozas 1, 2 y 3 (ubicadas en la parte alta del intermareal con temperaturas promedio elevadas, sobre todo durante los meses de verano), hay un aumento en los valores del IG en todas las cinco subpoblaciones de erizos del intermareal. Estos resultados concuerdan con los hallazgos de Basch y Tegner (2007) quienes encontraron un claro efecto de la temperatura en la reproducción del erizo morado con un gradiente vertical en las costas de San Diego, California, EUA. Estos autores encontraron que este efecto fue mayor en áreas poco profundas del intermareal y poco apreciable en zonas profundas del submareal. En relación a la escala de nuestro trabajo (aunque no trabajamos en el submareal), los datos sugieren un patrón opuesto para los erizos adultos jóvenes, ya que en las pozas de arriba (1, 2 y 3, asumiendo que fuera un área poco profunda del submareal) la temperatura fue mayor y los erizos tuvieron un IG bajo comparado con el IG de los erizos de las pozas de abajo (4 y 5, asumiendo que fuera un área profunda del submareal). Este mismo

patrón se sugiere en los erizos adultos, aunque debido a la alta variabilidad del IG en las pozas 4 y 5 la diferencia observada no fue significativa.

La temperatura altera el crecimiento de las especies, debido al costo metabólico que esto implica (Kinne 1970, West et al. 1997, 1999, 2003). Giese *et al* (1966), Heatfield (1970) y Pearse (1981) explicaron que altas temperaturas hacen que se incremente la tasa de consumo de alimento, y con ello aumente también la tasa de consumo de oxígeno; sin embargo, la tasa de crecimiento de *S. purpuratus* puede disminuir. Esto concuerda con los resultados de este estudio que muestra que en las pozas de arriba 1, 2 y 3 (ambientes con temperaturas altas durante los meses de verano), hay un descenso en la tasa de crecimiento del erizo en todas las pozas, independientemente del tamaño.

Varios autores Helmuth y Hofmann (2001), Hernández *et al.* (2004), Osovitz y Hoffmann (2005), y Hammond y Hofmann (2010) sugieren que una temperatura mayor a 26°C es letal para *S. purpuratus*. Entre junio y septiembre de 2007, sólo en la poza 1, se registraron temperaturas entre 23,5 y 26,5°C (rangos que fluctuaron entre 7,2 y 17,4°C). Estos valores altos tuvieron una duración de 4 y 9 días. La exposición de los erizos de la poza 1 a una temperatura mayor a 26°C causó una mortalidad elevada entre los meses de agosto y septiembre, coincidiendo con el decremento en el porcentaje de recaptura en el mes de septiembre (Fig.10). En base a estas observaciones resulta de suma importancia conocer la frecuencia con que ocurren este tipo de eventos 'cálidos' como el registrado durante el verano de 2007 en las pozas de Bajamar, ya que sería interesante determinar el efecto de este disturbio en la dinámica poblacional de esta especie. Ebert (1968) plantea la hipótesis que disturbios como la exposición al oleaje pueden explicar las diferencias encontradas en la densidad de la población de erizos morados entre pozas. Nuestros resultados sugieren que eventos 'cálidos' (disturbios causados por la temperatura), pueden ser un factor importante que regula las poblaciones del erizo morado en Baja California.

Disponibilidad de alimento

Los erizos adultos, así como los adultos jóvenes, tienen la capacidad de experimentar largos periodos de inanición cuando la disponibilidad de alimento es baja o ausente. Esto es confirmado por nuestros resultados, donde prácticamente por casi seis meses, desde octubre de 2007 a febrero de 2008, las pozas de marea de Bajamar dejaron de recibir material vegetal que se encuentra a la deriva, y que se acerca a la costa por las corrientes o puede ser alejado de la costa por fuertes vientos que soplan de tierra-mar (p.e. vientos santana). Por otra parte, la dieta de los erizos cambia conforme cambia la edad; así los adultos y adultos jóvenes podrían estar compartiendo la misma poza, pero no la misma dieta necesariamente (Breen *et al.* 1985, Rowley 1990, Nishizaki y Ackerman 2004). De tal manera que los erizos adultos jóvenes en esas condiciones podrían sobrevivir por efecto de la proximidad con erizos de mayor tamaño que tienen la capacidad de atrapar el alimento y facilitarlo a los erizos pequeños (Russo 1979). Esto explicaría el por qué los erizos adultos jóvenes de las pozas 4 y 5, a pesar de estar expuestas a un oleaje fuerte, tuvieron un índice gonadal más grande que los erizos adultos jóvenes de las pozas 1, 2 y 3.

Grosjean y colaboradores (1996) encontraron experimentalmente diferencias significativas en la velocidad de crecimiento entre dos grupos de erizos juveniles *Paracentrotus lividus* de diferentes tamaños (individuos grandes "inhibidores" y pequeños "inhibidos"), pero de la misma edad. Los autores observaron como consecuencia una competencia intraespecífica entre los erizos que tienen tamaños diferentes criados juntos e individualmente. No obstante, es probable que ésta competencia no haya ocurrido en las pozas estudiadas, ya que los erizos pequeños no mostraron diferencias en su tasa de crecimiento, aún bajo condiciones de baja cobertura de algas y de bajo suministro de algas a la deriva. Si bien es cierto que los erizos son fundamentalmente herbívoros, en ausencia de suficiente cantidad y calidad de alimento pueden alimentarse también de detritus (como saprófagos), diatomeas, gametofitos y juveniles de

macroalgas (Low 1975, Sala y Graham 2002). Asimismo, los resultados del índice gonadal indican que aparentemente los erizos en las cinco pozas no sufrieron de inanición por escasez de alimento, ya que todos produjeron gónadas, aunque esto no indica necesariamente calidad y viabilidad de sus células reproductoras.

En este estudio se observó que las variables estudiadas (temperatura del agua, energía del oleaje y alimento disponible), todas tuvieron un efecto sobre el crecimiento somático y desarrollo gonadal del erizo morado *S. purpuratus*; sin embargo, el factor que consistentemente mejor explicó con asociaciones inversas el crecimiento y reproducción del erizo morado (indistintamente del tamaño) en las cinco pozas de marea de Bajamar, fue el alimento (Tablas 10 –12). A pesar de que se observaron patrones generales, la importancia de los factores medidos en el crecimiento y ciclo reproductivo de esta especie fue particular en cada poza, concluyendo que éstos procesos biológicos están regulados no por un sólo factor, sino por la compleja interacción (directa ó inversa) entre la temperatura, energía del oleaje y la disponibilidad de alimento.

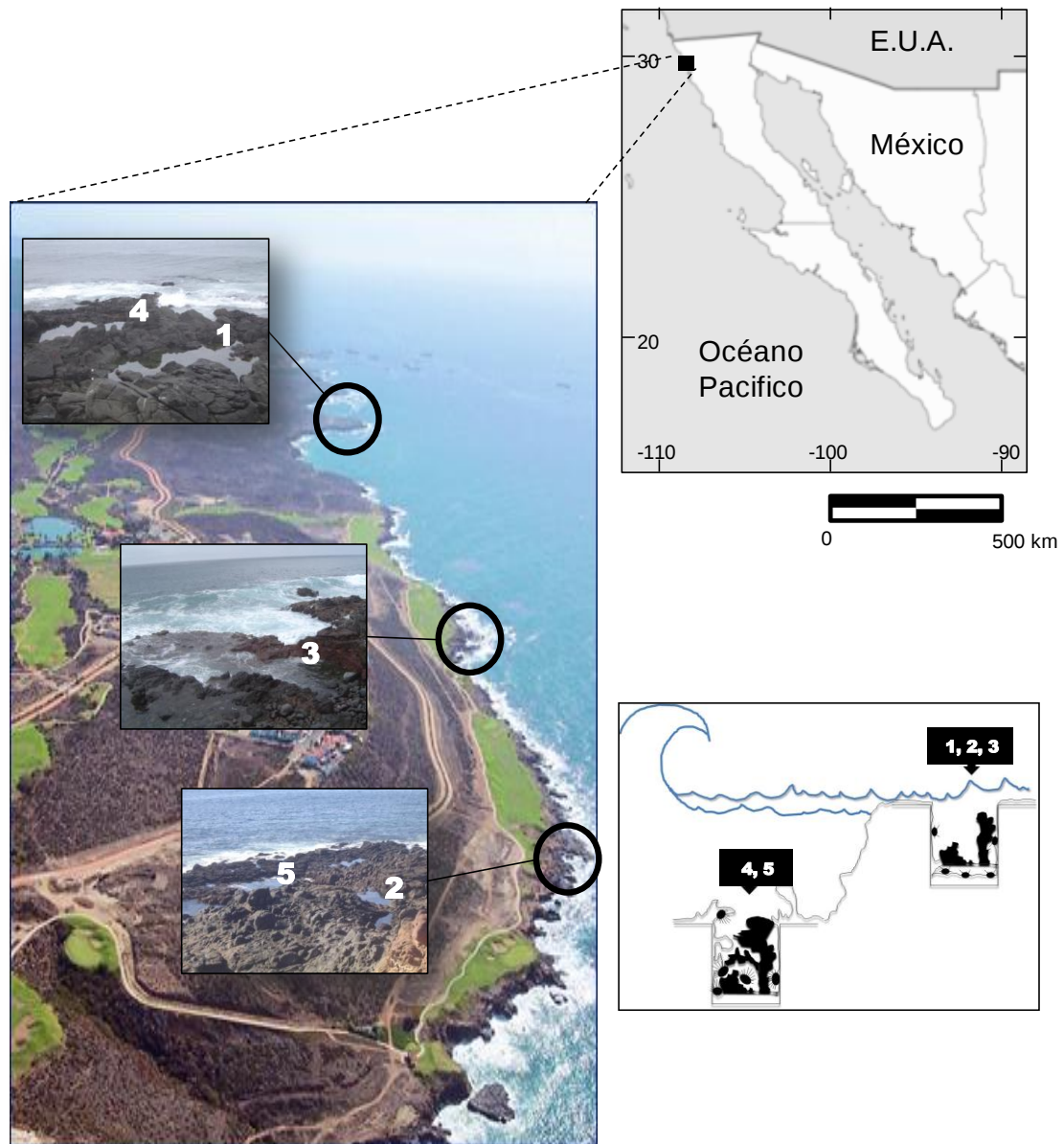


Figura 1. Localización del área de estudio y sitios de muestreo en Bajamar, Baja California, México. El área punteada representa la línea de costa de Bajamar donde se ubicaron las tres terrazas marinas (círculos en blanco) y las cinco pozas de marea. La enumeración dada a cada poza (1–5) corresponde en nivel decreciente a la altura de las mismas respecto al nivel medio del mar (véase Tabla 1). Las pozas de marea 1, 2 y 3 se ubican en la parte alta de las terrazas (intermareal medio-alto) y las pozas de marea 4 y 5 se ubican en la parte baja de las terrazas (intermareal medio-bajo). La distancia entre las tres terrazas es <1 km.

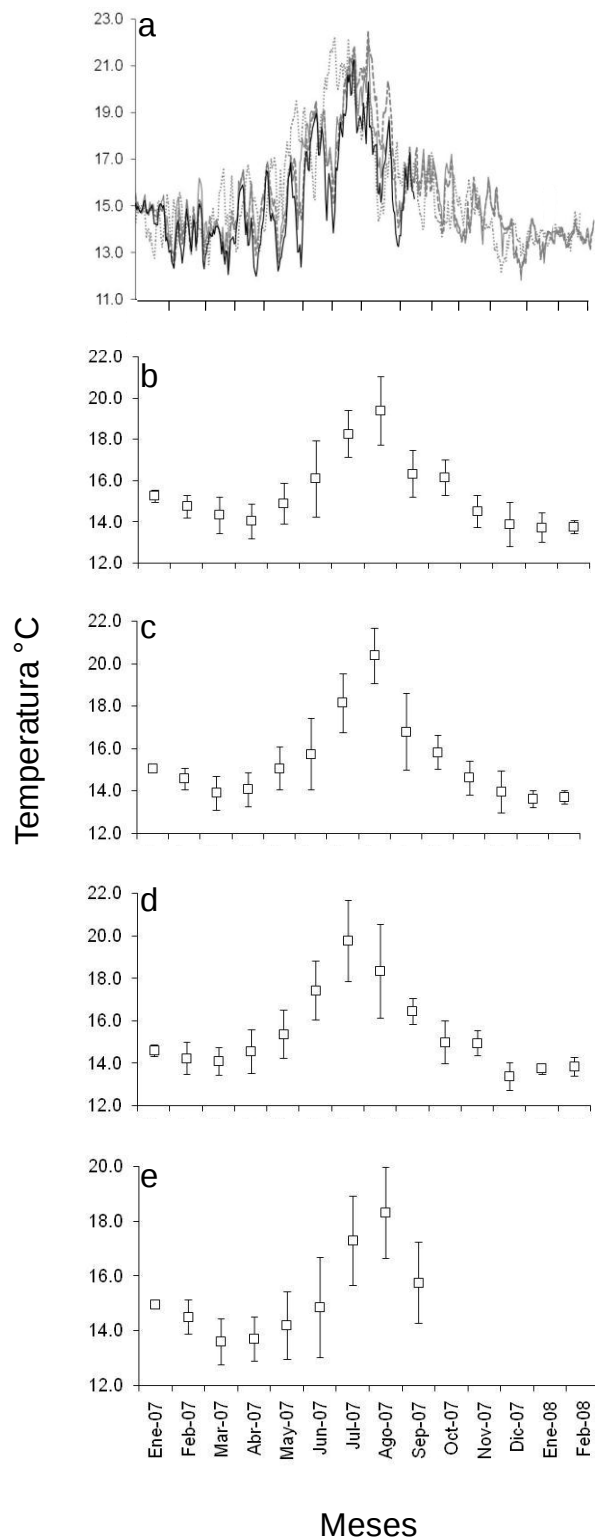


Figura 2. Promedio mensual de los valores de temperatura del agua de mar de cuatro pozas de marea de Bajamar, BC, México, entre enero de 2007y febrero de 2008. La figura (a) corresponde a las fluctuaciones promedio por mes de las cuatro pozas, (b) poza 1, (c) poza 2, (d) poza 3 y (e) poza 4. Líneas indican: (—) poza 1, (---) poza 2, (—) poza 3, (---) poza 4. Barras indican $\pm$ desviación estándar.

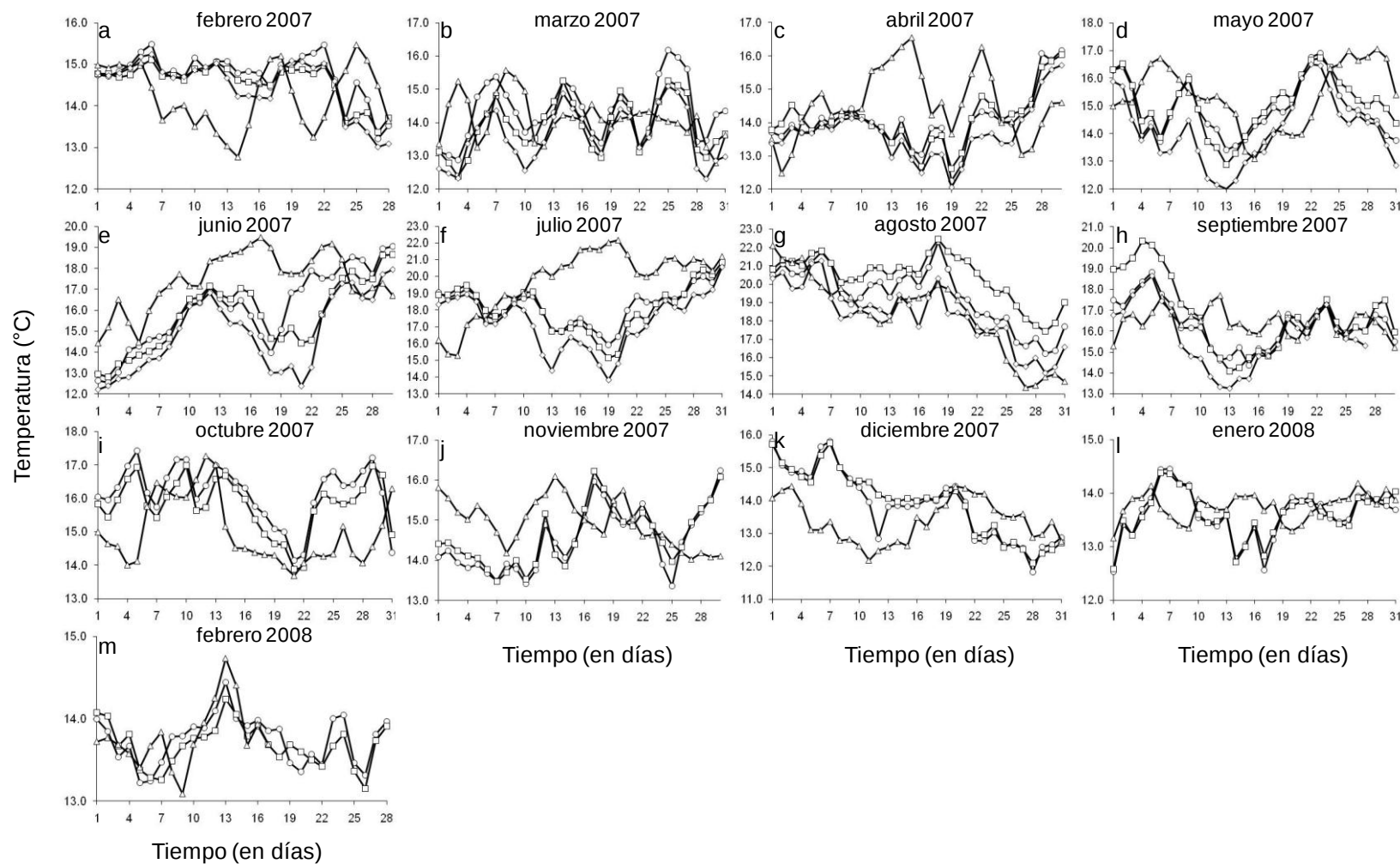


Figura 3. Fluctuaciones en días por mes de los valores promedio de temperatura del agua de mar de cuatro pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre febrero de 2007 y febrero de 2008. Las figuras indican: (□) poza 1, (△), poza 2, (○) poza 3, y (◇) poza 4.

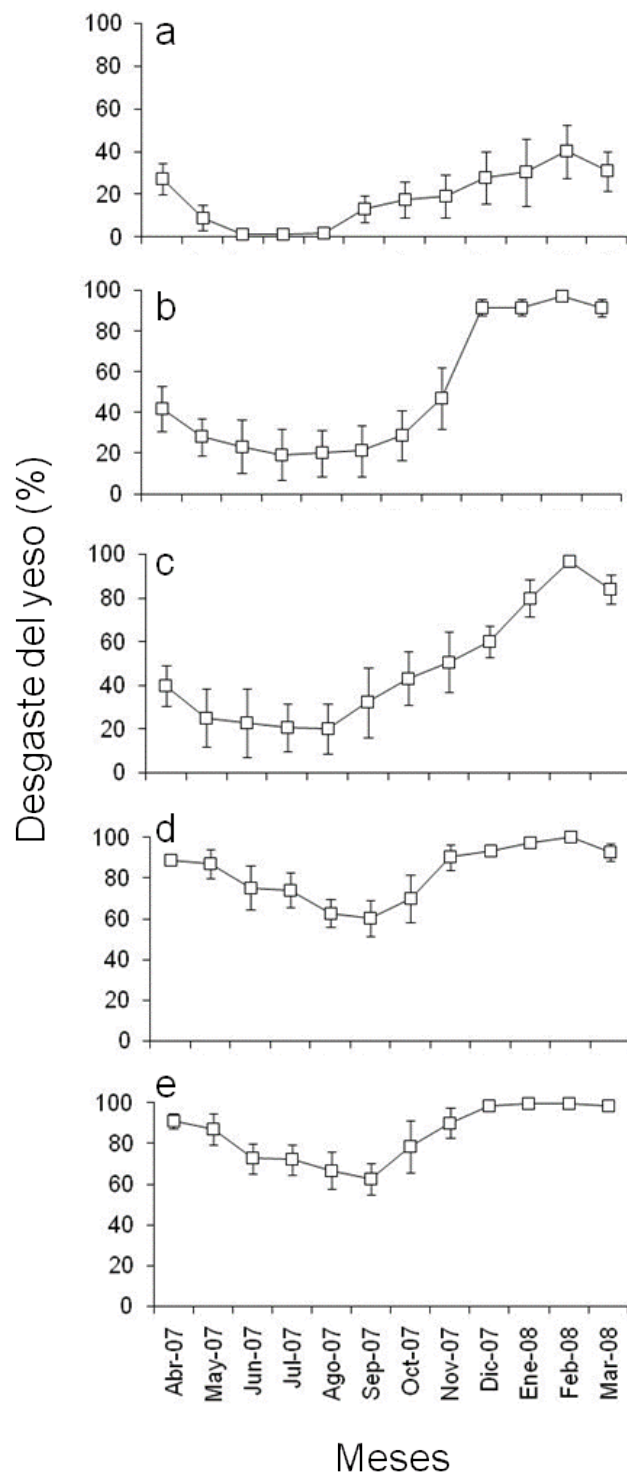


Figura 4. Promedio mensual del desgaste de los cubos yeso de cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre abril de 2007 y marzo de 2008. Cada gráfica corresponde a la información de una poza: (a) poza 1, (b) poza 2, (c) poza 3, (d) poza 4 y (e) poza 5. Barras indican $\pm$ desviación estándar.

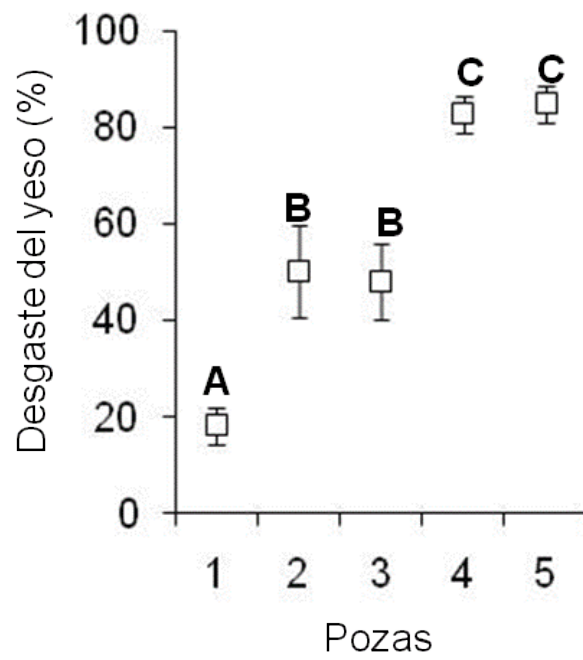


Figura 5. Valores promedio (%) del desgaste de los cubos de yeso de cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre abril de 2007 y marzo de 2008. Letras mayúsculas indican comparaciones pareadas con la prueba Tukey. Barras indican $\pm$ error estándar.

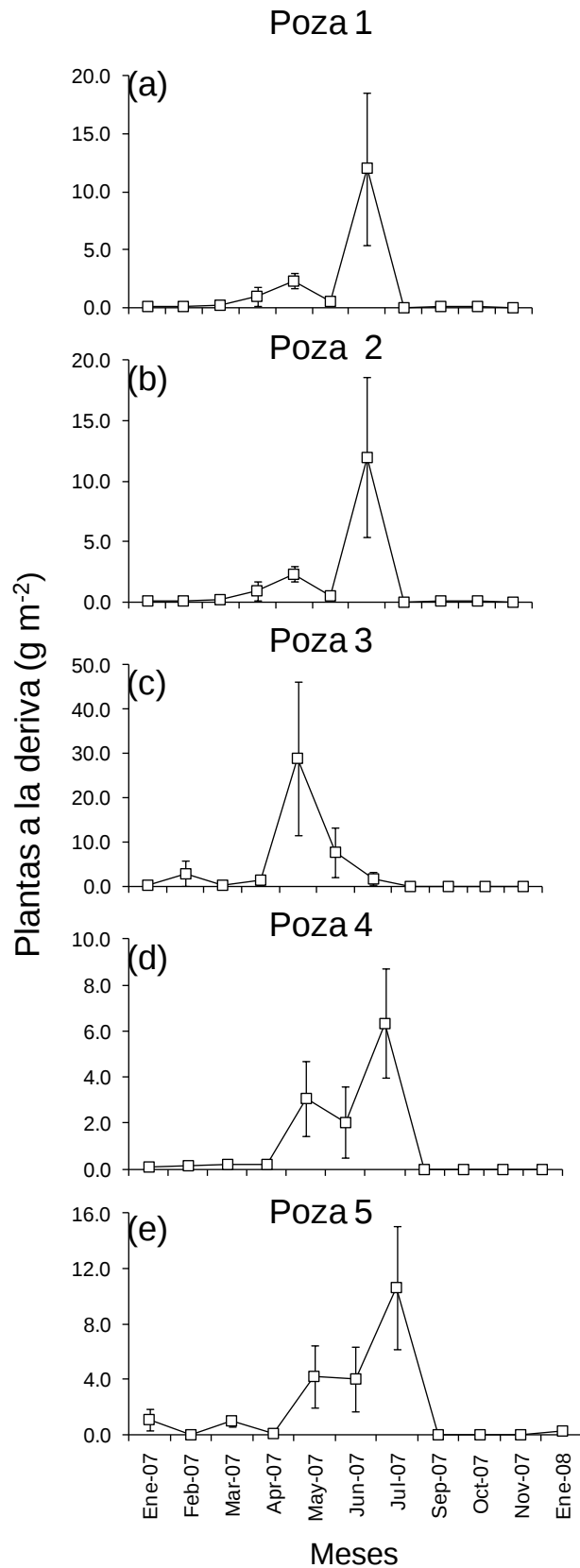


Figura 6. Promedio mensual de las algas a la deriva (g m^{-2}) recolectadas de las cinco pozas de marea de Bajamar, BC, México, entre enero de 2007 y enero de 2008. Cada gráfica corresponde a la información de una poza: (a) poza 1, (b) poza 2, (c) poza 3, (d) poza 4 y (e) poza 5. Barras indican $\pm$ desviación estándar.

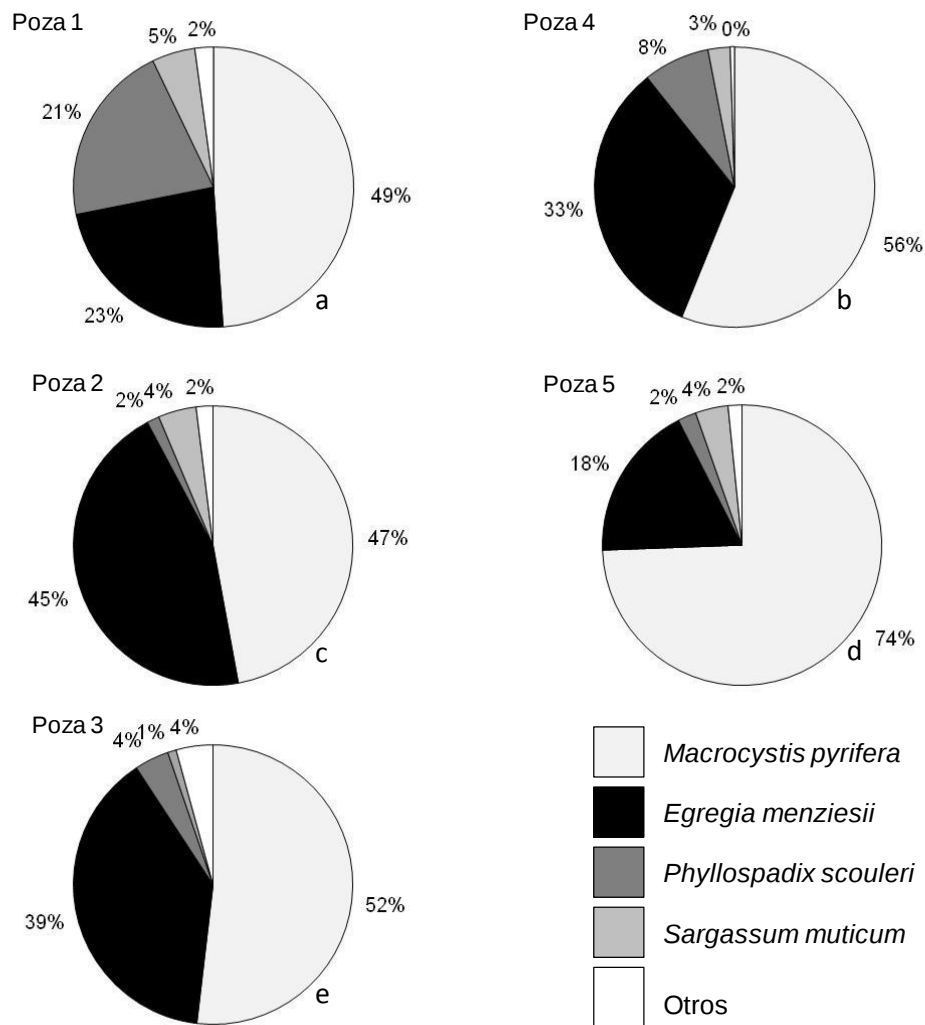


Figura 7. Abundancia relativa y composición del material vegetal a la deriva más representativa recolectada de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre enero de 2007 y enero de 2008.

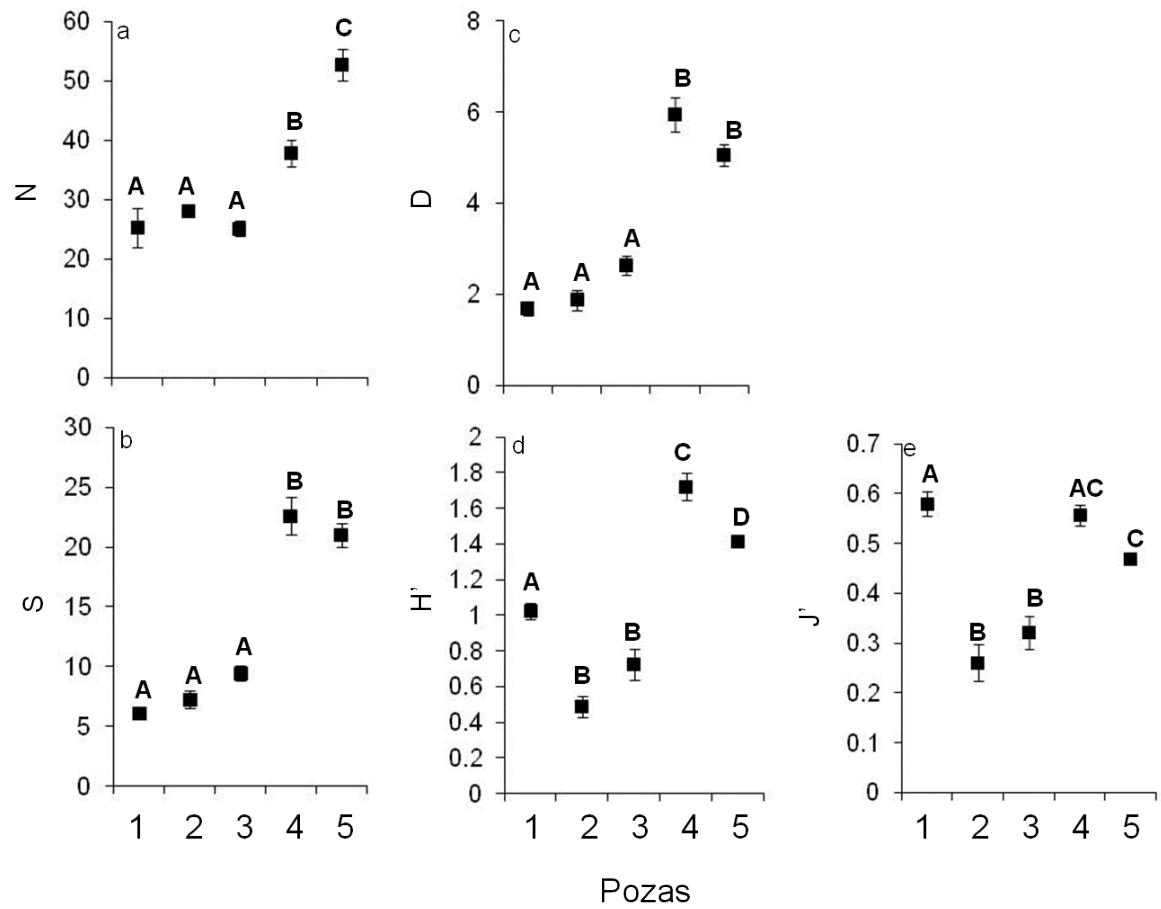


Figura 8. Valores promedio de los atributos de la comunidad de macroalgas recolectadas de cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre enero de 2007 y marzo de 2008. (a) N = porcentaje de cobertura de algas, (b) S = número de especies, (c) D = riqueza de especies, (d) H' = índice de diversidad biológica, (e) J' = índice de equitatividad. Letras mayúsculas indican comparaciones pareadas con la prueba Tukey. Barras indican $\pm$ error estándar.

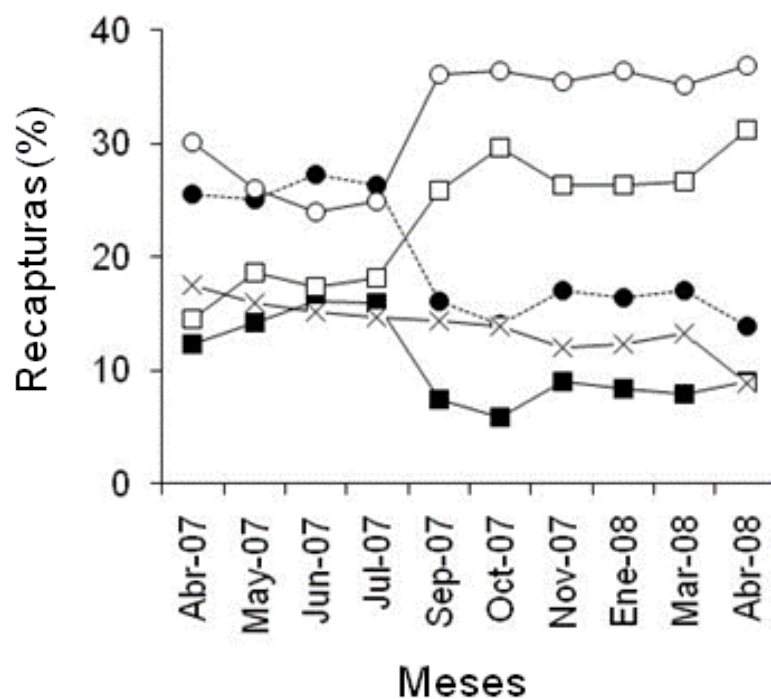


Figura 9. Porcentaje de recapturas del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) con marcas PIT, desde enero de 2007 a abril de 2008 de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México. Los símbolos indican: (■) poza 1, (●) poza 2, (X) poza 3, (□) poza 4 y (○) poza 5.

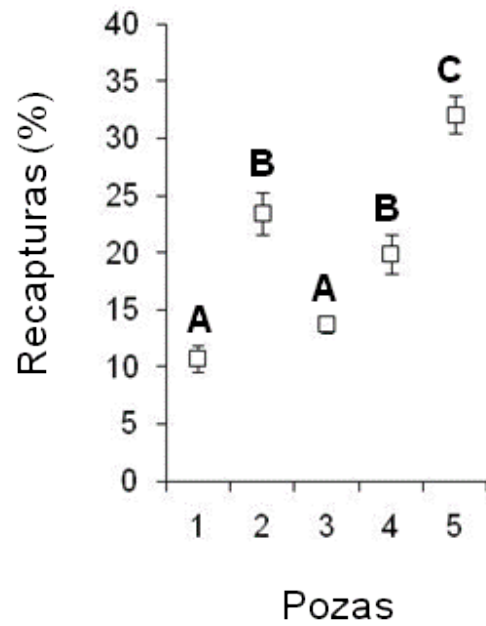


Figura 10. Valores promedio de las recapturas (%) del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) con marcas PIT de cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre enero de 2007 y marzo de 2008. Letras mayúsculas indican comparaciones pareadas con la prueba Tukey. Barras indican $\pm$ error estándar.

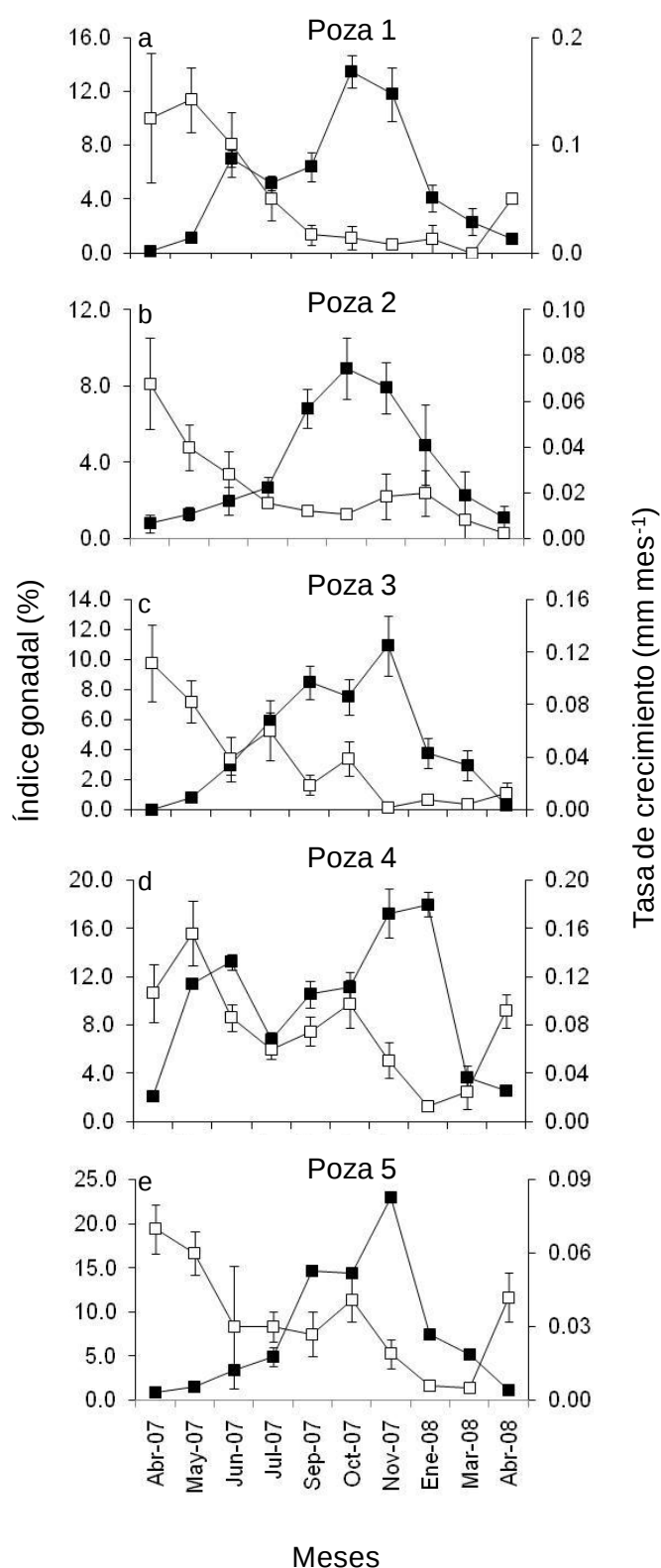


Figura 11. Variación mensual promedio del índice gonadal y la tasa de crecimiento del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) de tallas mayores a 40 mm de diámetro de caparazón. Especímenes recolectados de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre abril de 2007 y abril de 2008. Figuras indican: (□) = tasa de crecimiento y (■) = índice gonadal (%).

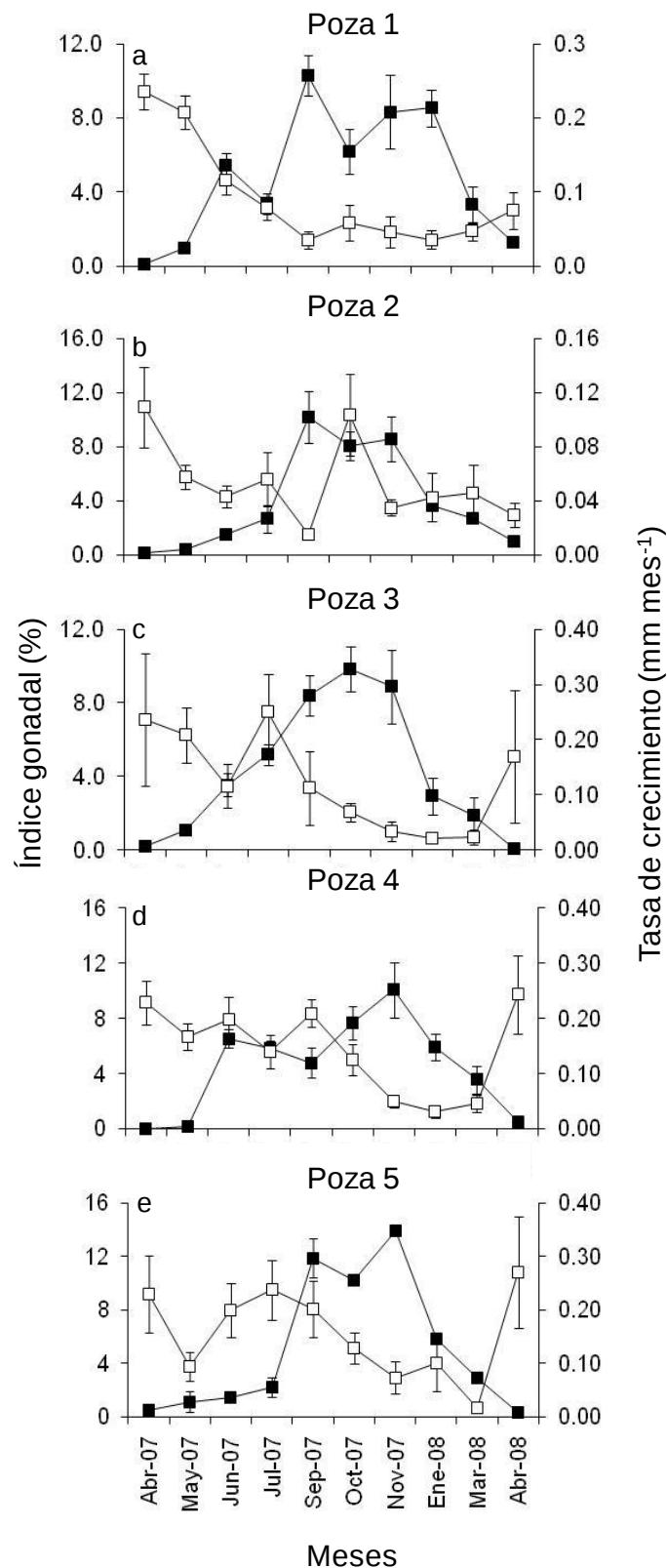


Figura 12. Variación mensual promedio del índice gonadal y la tasa de crecimiento del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) de tallas entre 22 y 40 mm de diámetro de caparazón. Especímenes recolectados de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre abril de 2007 y abril de 2008. Figuras indican: (□) = tasa de crecimiento y (■) = índice gonadal (%).

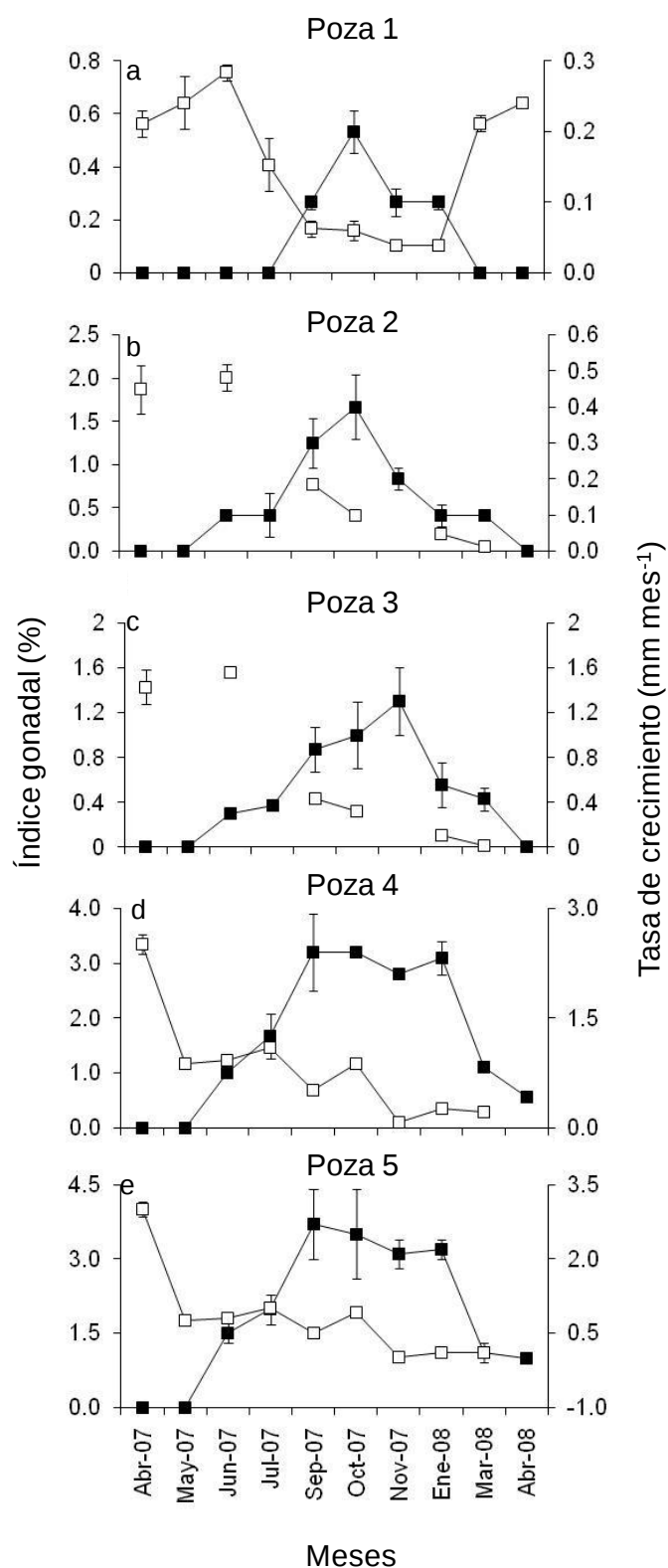


Figura 13. Variación mensual promedio del índice gonadal y la tasa de crecimiento del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) de tallas menor de 22 mm de diámetro de caparazón. Especímenes recolectados de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre abril de 2007 y abril de 2008. Figuras indican: (□) = tasa de crecimiento y (■) = índice gonadal (%).

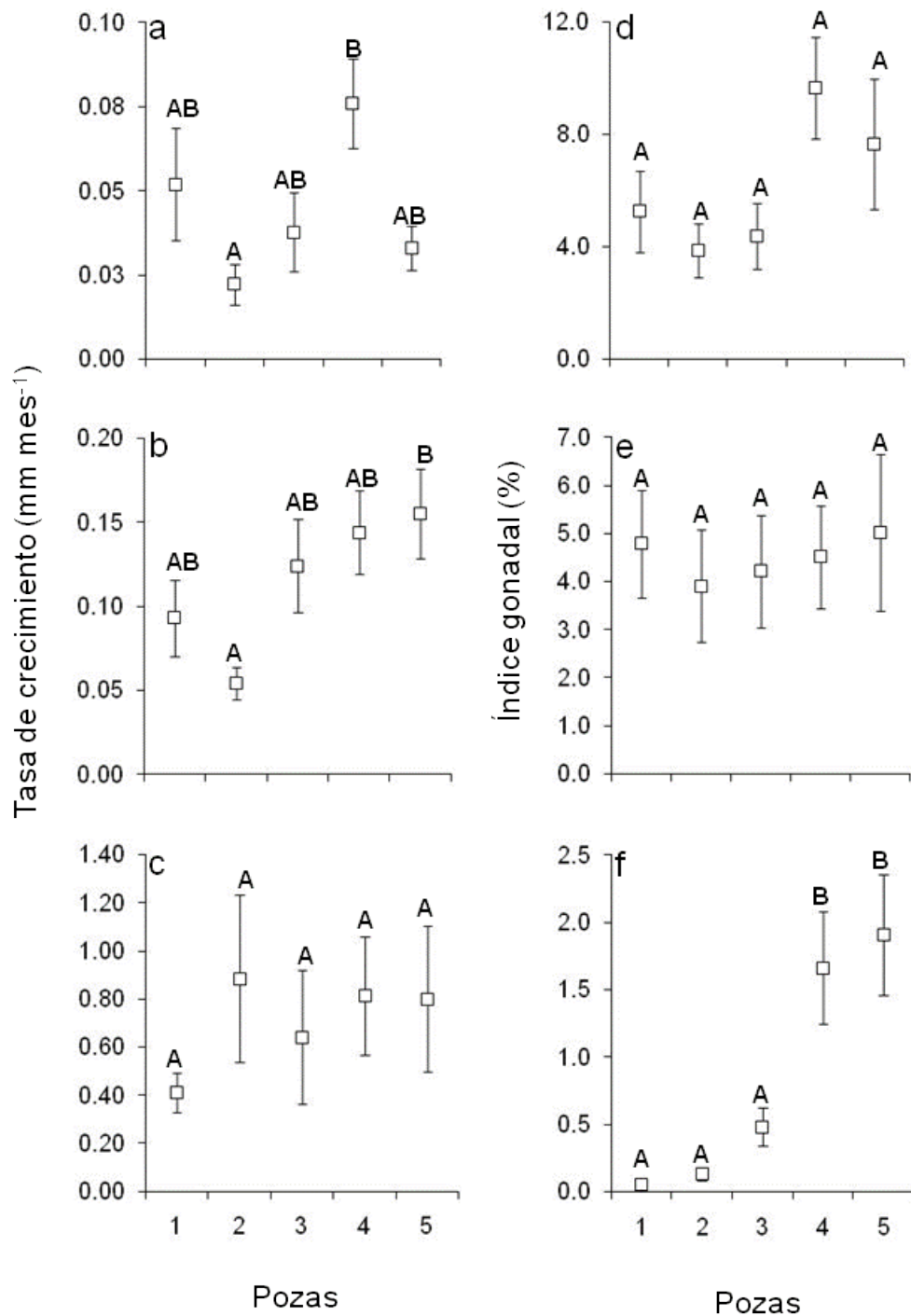


Figura 14. Tasa de crecimiento y valores de índice gonadal promedio del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, desde enero de 2007 a marzo de 2008. Donde: (a, d) individuos >40 mm diámetro de caparazón (DC), (b, e) individuos 22–40 mm DC, y (c, f) individuos <22 mm. Barras indican $\pm$ error estándar. Letras mayúsculas indican comparaciones pareadas con la prueba Tukey.

Tabla 1. Características generales de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México.

Características	Pozas de marea				
	1	2	3	4	5
Ubicación de las pozas (en la franja media del intermareal)	Alto	Alto	Alto	Bajo	Bajo
Altura de la terraza (m)	3,0	2,7	2,5	1,5	0,9
Profundidad media de la poza (m)	1,0	1,1	1,4	1,4	1,5
Área de la poza (m ²)	98	97	100	99	102
Inclinación (%)	1	1	3	0	0
Orientación	SSE	NNO	SSE	SSE	NNO

Tabla 2. Número total de erizos marcados con marcas electrónicas codificadas (PIT) y solución de tetraciclina (TC) por categoría de tamaño en las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México.

Pozas	Categoría de tamaño		Total
	Grandes (>40,0 mm DC)	Medianos (22,0–40,0 mm DC)	
1	26	144	170
2	39	82	121
3	20	21	41
4	125	82	207
5	131	44	175
Total	341	373	714

Tabla 3. Resultados de la prueba t-Student para la variable de respuesta temperatura. A partir del mes de octubre de 2007, ninguna comparación mostró diferencias significativas.

Mes	Pozas		Media $\pm$ DE	Valor t	GL	P
	Par	#				
Febrero 07	1:3	1	14,95 $\pm$ 0,24	-3,2190	60	0,0043
		3	14,43 $\pm$ 0,55			
	2:3	2	14,81 $\pm$ 0,15	2,4692	26	0,0204
		3	14,43 $\pm$ 0,55			
	3:4	3	14,43 $\pm$ 0,55	-2,408	26	0,0234
		4	14,82 $\pm$ 0,25			
Marzo 07	1:4	1	14,33 $\pm$ 0,89	3,2792	60	0,0017
		4	13,61 $\pm$ 0,83			
	3:4	3	14,22 $\pm$ 0,83	2,9071	60	0,0051
		4	13,61 $\pm$ 0,83			
Abril 07	2:4	2	14,08 $\pm$ 0,79	1,8199	58	0,0739
		4	13,70 $\pm$ 0,81			
	3:4	3	14,15 $\pm$ 0,75	2,2084	58	0,0312
		4	13,70 $\pm$ 0,81			
Mayo 07	1:4	1	14,90 $\pm$ 0,99	2,7550	60	0,0077
		4	14,12 $\pm$ 1,23			
	2:4	2	15,07 $\pm$ 1,02	3,3108	60	0,0016
		4	14,12 $\pm$ 1,23			
	3:4	3	15,09 $\pm$ 0,97	3,4374	60	0,0011
		4	14,12 $\pm$ 1,23			
Junio 07	1:4	1	16,09 $\pm$ 1,86	2,5776	58	0,0125
		4	14,87 $\pm$ 1,82			
	2:4	2	15,74 $\pm$ 1,67	1,9299	58	0,0585
		4	14,87 $\pm$ 1,82			
	3:4	3	15,79 $\pm$ 1,52	2,1194	58	0,0384
		4	14,87 $\pm$ 1,82			
Julio 07	1:4	1	18,26 $\pm$ 1,14	2,7238	60	0,0084
		4	17,28 $\pm$ 1,63			
	2:4	2	18,14 $\pm$ 1,43	2,200	60	0,0317
		4	17,28 $\pm$ 1,63			
	3:4	3	18,17 $\pm$ 1,36	2,3213	60	0,0237
		4	17,28 $\pm$ 1,63			
Agosto 07	1:2	1	19,37 $\pm$ 1,66	2,6391	60	0,0106
		2	20,37 $\pm$ 1,29			
	1:3	1	19,37 $\pm$ 1,66	2,9699	60	0,0043
		3	20,46 $\pm$ 1,20			
	1:4	1	19,37 $\pm$ 1,66	2,5288	60	0,0140
		4	18,31 $\pm$ 1,66			
	2:4	2	20,37 $\pm$ 1,29	5,4527	60	<0,0001
		4	18,31 $\pm$ 1,66			
	3:4	3	20,46 $\pm$ 1,20	5,860	60	<0,0001
		4	18,31 $\pm$ 1,66			
Septiembre 07	1:3	1	16,34 $\pm$ 1,12	1,7766	58	0,0809
		3	16,98 $\pm$ 1,63			
	2:4	2	16,77 $\pm$ 1,86	2,2052	52	0,0319
		4	15,76 $\pm$ 1,49			
	3:4	3	16,98 $\pm$ 1,71	2,7693	52	0,0078
		4	15,76 $\pm$ 1,49			

Tabla 4. Resultado del ANOVA de una vía para la variable de respuesta desgaste de yeso.

Fuentes de variación	GL	SC	<i>F</i>	P
Poza	4	9650	20,5478	<0,0001
Error	55	469,6		

Tabla 5. Resultados de la prueba t-Student para la variable de respuesta algas a la deriva.

Mes	Pozas		Media $\pm$ DE	Valor <i>t</i>	GL	P
	Par	#				
Enero 07	1:3	1	0,055 $\pm$ 0,056	-3,859	4	0,0091
		3	0,108 $\pm$ 0,068			
	1:4	1	0,055 $\pm$ 0,056	-2,335	4	0,0399
		4	0,097 $\pm$ 0,094			
	3:4	3	0,108 $\pm$ 0,068	-2,820	4	0,0239
		4	0,097 $\pm$ 0,094			
Febrero 07	1:4	1	1,340 $\pm$ 0,326	7,558	1	0,0042
		4	0,081 $\pm$ 0,109			
Marzo 07	1:2	1	0,122 $\pm$ 0,153	-2,430	4	0,0360
		2	0,193 $\pm$ 0,245			
	1:5	1	0,122 $\pm$ 0,153	-2,317	9	0,0229
		5	0,989 $\pm$ 0,915			
	2:5	2	0,193 $\pm$ 0,245	-2,110	9	0,0320
		5	0,989 $\pm$ 0,915			
	3:5	3	0,281 $\pm$ 0,293	-2,022	5	0,0490
		5	0,989 $\pm$ 0,915			
	4:5	4	0,135 $\pm$ 0,175	-2,615	5	0,0234
		5	0,989 $\pm$ 0,915			
Abril 07	1:3	1	1,110 $\pm$ 2,256	-2,607	4	0,0298
		3	1,331 $\pm$ 2,195			
Mayo 07	1:2	1	0,515 $\pm$ 0,479	-2,535	3	0,0425
		2	2,443 $\pm$ 1,472			
Julio 07	3:4	3	1,691 $\pm$ 2,021	-54,264	1	0,0059
		4	6,786 $\pm$ 1,886			
Septiembre 07	1:2	1	0,003 $\pm$ 0,002	-140,50	3	<0,0001
		2	0,022 $\pm$ 0,001			
	1:3	1	0,003 $\pm$ 0,002	-17,949	5	<0,0001
		3	0,011 $\pm$ 0,012			
	1:4	1	0,003 $\pm$ 0,002	-17,061	3	0,0002
		4	0,011 $\pm$ 0,014			
	1:5	1	0,003 $\pm$ 0,002	-15,110	5	<0,0001
		5	0,016 $\pm$ 0,015			
	2:3	2	0,022 $\pm$ 0,001	-15,903	2	0,002
		3	0,011 $\pm$ 0,012			
	2:4	2	0,022 $\pm$ 0,001	-16,248	3	0,0003
		4	0,011 $\pm$ 0,014			
	2:5	2	0,022 $\pm$ 0,001	-15,379	5	<0,0001
		5	0,016 $\pm$ 0,015			
	3:4	3	0,011 $\pm$ 0,012	-9,9815	5	<0,0001
		4	0,011 $\pm$ 0,014			
	3:5	3	0,011 $\pm$ 0,012	-7,5443	2	0,0086
		5	0,016 $\pm$ 0,015			
Octubre 07	4:5	4	0,011 $\pm$ 0,014	-9,5079	5	0,0001
		5	0,016 $\pm$ 0,015			
	1:2	1	0,004 $\pm$ 0,002	-36,669	1	0,0087
		2	0,088 $\pm$ 0,009			

Noviembre 07	1:3	1	0,004 ± 0,002	-11,504	3	0,0007
		3	0,031 ± 0,015			
	1:4	1	0,004 ± 0,002	-43,669	3	<0,0001
		4	0,007 ± 0,003			
	1:5	1	0,004 ± 0,002	-18,047	3	0,0002
		5	0,009 ± 0,008			
	2:3	2	0,088 ± 0,009	-3,5918	3	0,0184
		3	0,031 ± 0,015			
	2:4	2	0,088 ± 0,009	-3,665	3	0,0176
		4	0,007 ± 0,003			
	2:5	2	0,088 ± 0,009	-2,818	3	0,0330
		5	0,009 ± 0,008			
	3:4	3	0,031 ± 0,015	-8,833	2	0,0063
		4	0,007 ± 0,003			
	3:5	3	0,031 ± 0,015	-9,654	2	0,0053
		5	0,009 ± 0,008			
Enero 08	1:2	1	0,0016 ± 0,001	-2501,0	1	0,0001
		2	0,0017 ± 0,001			
	1:3	1	0,002 ± 0,001	-6,190	1	0,0500
		3	0,056 ± 0,036			
	1:4	1	0,002 ± 0,001	-152,50	1	0,0021
		4	0,0023 ± 0,002			
	2:3	2	0,0017 ± 0,001	-6,20	1	0,0500
		3	0,056 ± 0,036			
	2:4	2	0,0017 ± 0,001	-162,30	1	0,0020
		4	0,0023 ± 0,002			
	2:5	2	0,0017 ± 0,001	-2499,0	1	0,0001
		5	0,0016 ± 0,001			
	4:5	4	0,0023 ± 0,002	-150,50	1	0,0021
		5	0,0016 ± 0,001			
	1:2	1	0,0003 ± 0,0004	-139,10	1	0,0020
		2	0,0005 ± 0,0006			
	1:3	1	0,0003 ± 0,0004	-251,60	1	0,00130
		3	0,0010 ± 0,0001			
	1:4	1	0,0003 ± 0,0004	-562,20	1	0,00060
		4	0,0015 ± 0,0007			
	1:5	1	0,0003 ± 0,0004	-339,87	1	0,00090
		5	0,0023 ± 1,4x10 ⁻⁵			
	2:3	2	0,0005 ± 0,0006	-314,06	1	0,00100
		3	0,0010 ± 0,0001			
	2:4	2	0,0005 ± 0,0006	-112,29	1	0,00300
		4	0,0015 ± 0,0007			
	2:5	2	0,0005 ± 0,0006	-242,42	1	0,00130
		5	0,0023 ± 1,4x10 ⁻⁵			
	3:4	3	0,0010 ± 0,0001	-173,38	1	0,00180
		4	0,0015 ± 0,0007			
	3:5	3	0,0010 ± 0,0001	-1013,2	1	0,00031
		5	0,0023 ± 1,4x10 ⁻⁵			
	4:5	4	0,0015 ± 0,0007	-209,92	1	0,00150
		5	0,0023 ± 1,4x10 ⁻⁵			

Tabla 6. Resultados del ANOVA de una vía para los atributos de la comunidad de macroalgas recolectadas de cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México, entre enero de 2007 y marzo de 2008. N = porcentaje de cobertura de algas, S = número de especies, D = riqueza de especies, H' = diversidad de especies y J' = equitabilidad.

Factor	Fuente de variación	GL	MC	F	P
N	Poza	4	1782,96	29,359	<0,0001
	Error	60	60,73		
S	Poza	4	859,72	72,921	<0,0001
	Error	60	11,79		
D	Poza	4	52,3619	61,9012	<0,0001
	Error	60	0,8459		
H'	Poza	4	3,3211	73,988	<0,0001
	Error	60	0,0449		
J'	Poza	4	0,2590	32,561	<0,0001
	Error	60	0,0079		

Tabla 7. Talla promedio de los erizos (*Strongylocentrotus purpuratus*) marcados con (a) PIT y tetraciclina y (b) calceína entre enero y marzo de 2007 en las cinco pozas de marea, Bajamar, Baja California, México. Letras en superíndice indican diferencias significativas (Prueba de Tukey, $\alpha = 0,05$). Los valores son media $\pm$ desviación estándar.

Categoría de tallas / Tipo de marca	Pozas de marea				
	1	2	3	4	5
<i>(a) PIT / TC</i>					
Grande (> 40 mm)	44,7 $\pm$ 4,2 ^a	45,4 $\pm$ 4,9 ^a	52,1 $\pm$ 3,9 ^b	46,3 $\pm$ 4,5 ^a	50,0 $\pm$ 5,0 ^b
Mediano (22–40 mm)	33,0 $\pm$ 3,5 ^a	33,5 $\pm$ 3,6 ^{a,b}	33,2 $\pm$ 3,9 ^{a,b}	34,6 $\pm$ 3,3 ^b	33,8 $\pm$ 3,9 ^{a,b}
<i>(b) Calceína</i>					
Pequeño (<22 mm)	5,5 $\pm$ 1,0 ^a	5,7 $\pm$ 1,2 ^a	5,5 $\pm$ 1,3 ^a	5,7 $\pm$ 1,1 ^a	5,4 $\pm$ 1,2 ^a

Tabla 8. Resultados del ANOVA de una vía para las tres categorías de tamaño (grande, mediano, pequeño) de los erizos (*Strongylocentrotus purpuratus*) marcados con PIT/ TC, entre enero y marzo de 2007 y los marcados con calceína de las cinco pozas de marea, Bajamar, Baja California, México

Fuentes de variación	GL	SC	F	P
<i>Erizos grandes (>40 mm)</i>				
Pozas	4	381,0	17,35	<0,0001
Error	306	22		
<i>Erizos medianos (22–40 mm)</i>				
Pozas	4	35,9	2,86	0,0235
Error	345	12,6		
<i>Erizos pequeños (<22 mm)</i>				
Pozas	4	0,995	0,757	0,5538
Error	290	1,314		

Tabla 9. Resultados del ANOVA de una vía para la tasa de crecimiento e índice gonadal del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*) de diferentes tamaños recolectados de las cinco pozas de marea de Bajamar, Baja California, México.

Factor	Fuentes de variación	GL	SC	F	P
(a) Tasa de crecimiento					
Erizos >40 mm	Poza	4	0,0043	3,2062	0,0212
	Error	45	0,0013		
Erizos 22–40 mm	Poza	4	0,0167	3,0794	0,0252
	Error	45	0,0054		
Erizos <22 mm	Poza	4	0,3176	0,6391	0,6381
	Error	35	0,4969		
(b) Índice gonadal					
Erizos >40 mm	Poza	4	59,426	2,2624	0,0772
	Error	45	26,266		
Erizos 22–40 mm	Poza	4	1,970	0,1266	0,9720
	Error	45	15,556		
Erizos <22 mm	Poza	4	7,6834	9,7676	<0,0001
	Error	45	0,7866		

Tabla 10. Modelos de regresión múltiple y variables predictivas para la tasa de crecimiento de erizos >40 mm diámetro de caparazón de pozas de marea de Bajamar, BC, México. NS = no significativo

Poza	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo		
1	Crecimiento	Desgaste del yeso	1,88	0,007	$F_{(6,1)}=6762,4$ $P=0,009$ $R^2=99,98$	Índice gonadal	Temperatura	0,768	0,033	$F_{(6,2)}=36,72$ $P=0,0267$ $R^2=96,40$		
		Deriva	-0,685	0,019			Desgaste del yeso	0,049	0,788			
		Riqueza	-20,595	0,005			Cobertura	-0,428	0,128			
		Cobertura	-4,393	0,005			No, de especies	3,196	0,019			
		No, de especies	16,413	0,005			Equidad	2,010	0,044			
		Diversidad	-0,706	0,013			Diversidad	-1,016	0,011			
2		Temperatura	-0,684	0,054	$F_{(6,1)}=696,6$ $P=0,029$ $R^2=99,83$		Temperatura	-0,361	0,067	$F_{(6,1)}=3998,4$ $P=0,012$ $R^2=99,97$		
		Desgaste del yeso	-0,981	0,025			Desgaste del yeso	-0,657	0,035			
		Deriva de plantas	0,157	0,130			Deriva de plantas	-0,201	0,049			
		Cobertura	-0,612	0,031			Cobertura	-0,482	0,027			
		Equidad	0,552	0,037			Diversidad	0,450	0,014			
		Diversidad	-0,534	0,027			Crecimiento	-0,938	0,016			
3		Temperatura	4,512	0,017	$F_{(5,2)}=55,48$ $P=0,018$ $R^2=97,49$		Temperatura	0,682	0,010	$F_{(6,2)}=157,62$ $P=0,006$ $R^2=99,16$		
		Desgaste del yeso	10,952	0,015			Desgaste del yeso	0,146	0,201			
		Deriva de plantas	-10,432	0,014			Riqueza	17,45	0,021			
		Riqueza	5,543	0,024			Cobertura	1,487	0,028			
		Diversidad	-3,695	0,025			No, de especies	-16,737	0,023			
4		NS					Crecimiento	-0,282	0,109	$F_{(3,1)}=414,0$ $P=0,036$ $R^2=99,68$		
		5	Cobertura	-7,214	0,020		$F_{(5,3)}=5,893$ $P=0,088$ $R^2=75,36$	Cobertura	-7,2138		0,020	$F_{(5,3)}=5,893$ $P=0,0875$ $R^2=75,36$
			Riqueza	-38,313	0,020			Riqueza	-38,213		0,019	
No, de especies			35,248	0,022	N, de especies			35,248	0,022			
Equidad			-5,122	0,048	Equidad			-5,122	0,048			
Diversidad			5,275	0,041	Diversidad			5,275	0,041			

Tabla 11. Modelos de regresión múltiple y variables predictivas para la tasa de crecimiento de erizos entre 22 y 40 mm diámetro de caparazón de pozas de marea de Bajamar, BC, México

Poza	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo
1	Crecimiento	Deriva	-0,074	0,742	$F_{(5,2)}=56,5$ $P=0,017$ $R^2=97,54$	Índice gonadal	Deriva	-0,001	0,995	$F_{(6,2)}=478,24$ $P=0,035$ $R^2=99,76$
		Riqueza	-0,255	0,212			Cobertura	-0,442	0,099	
		Cobertura	-0,419	0,152			No, de especies	-0,974	0,099	
		Diversidad	-0,186	0,327			Equidad	-0,818	0,122	
		Índice gonadal	-0,920	0,007			Diversidad	-0,242	0,127	
Desgaste del yeso		-0,117	0,230	Crecimiento	-1,026		0,016			
2		Deriva	0,022	0,572	$F_{(6,1)}=404,0$ $P=0,038$ $R^2=99,71$		Deriva de plantas	-0,1609	0,069	$F_{(6,1)}=857,61$ $P=0,0261$ $R^2=99,86$
		Cobertura	-0,570	0,043			Riqueza	-24,645	0,032	
		No, de especies	7,030	0,019			No, de especies	13,422	0,031	
		Equidad	4,480	0,017			Equidad	-7,598	0,035	
	Diversidad	-7,757	0,019	Diversidad		13,450	0,034			
3	Temperatura	0,293	0,110	$F_{(5,2)}=22,8$ $P=0,043$ $R^2=93,97$	Crecimiento	1,059	0,049	$F_{(4,3)}=11,305$ $P=0,0373$ $R^2=85,48$		
	Deriva de plantas	0,906	0,108		Desgaste del yeso	-1,446	0,029			
	No, de especies	-16,073	0,039		Deriva de plantas	1,288	0,043			
	Equidad	-27,654	0,038		Riqueza	-1,033	0,261			
	Diversidad	41,871	0,039		Diversidad	1,393	0,115			
4	Desgaste del yeso	-1,312	0,011	$F_{(5,3)}=11,2$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	0,688	0,022	$F_{(2,6)}=7,145$ $P=0,0258$ $R^2=60,57$		
	Cobertura	-0,841	0,078		Crecimiento	-0,411	0,115			
	Riqueza	0,573	0,095		Desgaste del yeso	-0,3605	0,133			
	Equidad	-3,20	0,161		Cobertura	-7,4658	0,014			
	Índice gonadal	-0,570	0,107		Riqueza	-39,344	0,014			
5	Desgaste del yeso	-0,361	0,133	$F_{(6,2)}=17,5$ $P=0,054$ $R^2=92,54$	Desgaste del yeso	-0,3605	0,133	$F_{(2,6)}=17,539$ $P=0,0549$ $R^2=92,54$		
	Cobertura	-7,466	0,014		Cobertura	-7,4658	0,014			
	Riqueza	-39,344	0,014		Riqueza	-39,344	0,014			
	No, de especies	35,600	0,015		No, de especies	35,600	0,015			
	Equidad	-5,576	0,026		Equidad	-5,5756	0,026			
Diversidad	5,953	0,019	Diversidad	5,9528	0,020					

Tabla 12. Modelos de regresión múltiple y variables predictivas para la tasa de crecimiento de erizos <22 mm diámetro de caparazón de las pozas de marea de Bajamar, BC, México

Poza	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo	Factor	Variables predictivas	Beta	P	Modelo		
1	Crecimiento	Diversidad	-0,326	0,188	$F_{(2,6)}=10,04$ $P=0,012$ $R^2=69,32$	Índice gonadal	Temperatura	1,1135	0,027	$F_{(5,2)}=30,67$ $P=0,0318$ $R^2=95,49$		
		Índice gonadal	-0,681	0,021			Desgaste del yeso	1,0308	0,051			
			Temperatura	-0,654			0,045	Deriva de plantas	-1,1416		0,027	
				Desgaste del yeso			-1,307	0,010	Riqueza		0,4549	0,075
				Riqueza			-0,574	0,016	Cobertura		0,7991	0,089
2		Temperatura	-0,654	0,045	$F_{(3,2)}=87,20$ $P=0,011$ $R^2=98,10$		Temperatura	0,7633	0,044	$F_{(4,3)}=28,08$ $P=0,0103$ $R^2=93,93$		
		Desgaste del yeso	-1,307	0,010			Deriva	-0,7274	0,030			
		Riqueza	-0,574	0,016			Cobertura	-0,1499	0,399			
			Desgaste del yeso	-0,761			0,002	Riqueza	0,6731		0,078	
3		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003		$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal	Temperatura	0,3385	0,006	$F_{(6,2)}=321,92$ $P=0,0031$ $R^2=99,59$
	Cobertura			4,286	0,033	Riqueza			12,230	0,021		
				Riqueza	11,963	0,022			Cobertura	0,9072	0,027	
No, de especies			-15,033	0,021	No, de especies	-9,0409	0,043					
Deriva de plantas			0,191	0,204	Equidad	5,1163	0,025					
4	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
	Cobertura			4,286	0,033		Riqueza		-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963		0,022		No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033		0,021		Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191		0,204		Diversidad	6,9327	0,118	
5	Cobertura		0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura	-7,1262		0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963			0,022		Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033			0,021		Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191			0,204		Diversidad		4,586	0,044
5	Crecimiento		Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$	Índice gonadal		Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$
		Cobertura		4,286	0,033			Riqueza	-35,888	0,020		
				Riqueza	11,963			0,022	No, de especies	30,503	0,024	
				No, de especies	-15,033			0,021	Equidad	-7,2816	0,095	
				Deriva de plantas	0,191			0,204	Diversidad	6,9327	0,118	
5		Cobertura	0,291	0,141	$F_{(5,3)}=11,16$ $P=0,037$ $R^2=86,39$	Cobertura		-7,1262	0,029	$F_{(3,5)}=5,340$ $P=0,0512$ $R^2=61,94$		
			Riqueza	11,963				0,022	Riqueza		-1,2	0,159
			No, de especies	-15,033				0,021	Equidad		-3,679	0,047
			Deriva de plantas	0,191				0,204	Diversidad		4,586	0,044
5		Crecimiento	Índice gonadal	-0,663	0,003	$F_{(2,3)}=82,83$ $P=0,002$ $R^2=97,04$		Índice gonadal	Cobertura	-6,9156	0,002	$F_{(6,2)}=15,24$ $P=0,063$ $R^2=91,44$

CAPÍTULO VII.

**Validación de los Anillos de Crecimiento del Erizo Morado
Strongylocentrotus purpuratus en la Localidad de
Bajamar, Baja California, México**

Resumen. El objetivo del presente trabajo fue validar la formación anual de los anillos de crecimiento del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* en dos pozas de marea con características ambientales diferentes (temperatura del agua, energía del oleaje y disponibilidad de alimento). Erizos morados adultos jóvenes fueron marcados con calceína (erizos trasplantados) y los adultos (individuos de la población natural) con un dispositivo electromagnético interno tipo PIT y solución de tetraciclina. El marcaje se realizó entre enero y marzo de 2007 y los erizos fueron recolectados en abril de 2008. Para validar la formación anual de los anillos de crecimiento se utilizó la placa gonádica #5. Se analizaron 170 placas y se encontró una relación lineal entre el diámetro del caparazón de los erizos y la altura de la placa. En los erizos adultos jóvenes y adultos, invariablemente de la poza que procedieron, se formó un anillo oscuro después de la marca fluorescente. El número máximo de anillos oscuros contados para erizos de la poza 1 fue de 10, y para los erizos de la poza 4 fue de 16. Nuestros resultados sugieren que las placas gonádicas y oculares del erizo morado son estructuras confiables para determinar edad, ya que en estas se forma un anillo oscuro entre los meses de marzo y abril.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento básico de que tan rápido crecen los individuos de una población y su estructura de edades, número de juveniles, adultos jóvenes, adultos e individuos que han alcanzado la madurez sexual, es necesario para entender cómo afecta la pesquería a una población (Jennings y Kaiser 1998).

Estos parámetros pueden ser determinados directa o indirectamente usando diferentes técnicas. Las técnicas directas incluyen marcado y recaptura de organismos en cautiverio ó en condiciones naturales. Las técnicas indirectas aplican métodos estadísticos basados en el análisis de frecuencia de tallas ó utilizan estructuras anatómicas, tales como escamas, huesos, espinas ó

placas para determinar edad (Beamish y McFarlane 1983, Jones 1986, Geffen 1987). La determinación de edad es una de las técnicas más utilizadas para estimar parámetros poblacionales como crecimiento, mortalidad y sobrevivencia (Clark 1974, Pauly 1983, Campana 2001); sin embargo, en la mayoría de especies de invertebrados la técnica no está aún desarrollada (Clark 1974, Rhoads y Lutz 1980, Geffen *et al.* 1992, Tsao 2005, Haag y Commens-Carson 2008).

En los erizos del género *Strongylocentrotus*, específicamente el erizo rojo (*S. franciscanus*) y el erizo morado (*S. purpuratus*), se han realizado varios estudios de determinación de edad, pero los resultados no han sido concluyentes (Pearse y Pearse 1975, Breen y Adkins 1976, Ebert 1985, Miller y Emlet 1999). Algunos autores sugieren que las líneas de crecimiento son útiles para determinar edad en erizos (Moore 1935, Dix 1972, Crapp y Willis 1975, Taki 1972a, b, Walker 1981, Gage 1991, Brey *et al.* 1995, Robinson y MacIntyre 1997, Agatsuma y Nakata 2004), pero otros autores concluyen que los anillos formados en el caparazón no son indicadores confiables (Pearse y Pearse 1975, Ebert 1988a, b, Russell y Meredith 2000). Las razones principales para esta discordancia son: 1) tamaño de muestra pequeño, 2) falta de una estricta validación del número de anillos que se depositan cada año, y 3) utilización de estructuras calcáreas (placas ambulacrales e ínterambulacrales) difíciles de interpretar debido a que su crecimiento es irregular.

La alternancia de anillos oscuros y claros en el caparazón de los erizos de mar representa periodos de crecimiento rápido y lento, respectivamente. Cambios en la temperatura, disponibilidad de alimento y época reproductiva determinan la cantidad de energía destinada al crecimiento (Lawrence 1987). Durante picos reproductivos la mayor energía es utilizada para la formación de gónadas por lo que el crecimiento somático es lento (Ebert 1968, Ebert 1982, Kenner 1992, Vélez 1997). Después del desove mayor energía es utilizada para crecimiento somático (Pearse y Cameron 1991, Esqueda 2000). Esta alternancia genera la formación de zonas de crecimiento lento y rápido en las placas del caparazón de los erizos (Calder 1984, Campana y Mokness 1991, Campana 2001). Para poder asociar los anillos de crecimiento con la edad de cada individuo, es

importante conocer si el ciclo completo de formación (o sea, un anillo oscuro y un anillo claro) ocurre una vez al año (Lawrence y Lane 1982, Campana 1991, 2001). La formación de anillos de crecimiento se ha observado en diferentes especies de erizos (Jensen 1969a, b, Dix 1972, Kawamura 1974, Pearse y Pearse 1975, Crapp y Willis 1975, Taki 1972a, b, Ebert 1988b, Gage 1991, Robinson y MacIntyre 1997, Meiden y Scheibling 1998, Russell y Meredith 2000), y diferentes estructuras calcáreas se han utilizado para estudiar estos anillos: (i) las placas ambulacrales ó interambulacrales (Jensen 1969a, b, Pearse y Pearse 1975, Crapp y Willis 1975, Taki 1978, Gage 1991, Brey et al. 1995, Russell y Meredith 2000), (ii) espinas (Ebert 1967a, b, Heatfield 1971, Ebert 1986), (iii) demipirámides (Taki 1972b, Ebert 1988b, Brey et al. 1995), (iv) rótulas (Meidel y Scheibling 1998, Shelton et al. 2006), y (v) placas gonádicas (Moore 1935, Dix 1972, Robinson y MacIntyre 1997, Agatsuma y Nakata 2004, Ichinose et al. 2005).

A la fecha no existen estudios de determinación de edad y validación para el erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, pero además, pocos estudios han analizado la relación de las variables biológicas y físicas en la formación de anillos de crecimiento (véase Russell y Meredith 2000), por lo que este estudio plantea validar los anillos de crecimiento formados en las placas gonádicas del caparazón, así como determinar la edad del erizo morado en dos pozas de marea con características ambientales diferentes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ambiente físico y recolección de erizos

Área de estudio y pozas de marea. El estudio se realizó en la costa noroccidental de la península de Baja California, México, en la localidad de Bajamar, ubicada a los 31°59'N y 116°51'O (Fig. 1). Su costa está constituida por sustrato rocoso en forma de terrazas que pueden extenderse de entre 2 y 4 metros de ancho. En estas terrazas se encuentran pozas de marea de diferente tamaño, profundidad y altura con respecto del nivel medio del mar, por lo que están expuestas a distintas condiciones

ambientales y ecológicas (Fig. 1). Se seleccionaron dos pozas de marea ubicadas en la zona media-alta y media-baja de la zona intermareal (Fig. 1). La tabla 1, describe las características generales de las 2 pozas seleccionadas.

Recolección de erizos. Se recolectaron erizos de mar de tres categorías de tamaño: 1) individuos pequeños, adultos jóvenes de 15 meses de edad (12,0–30,0 mm DC), que fueron cultivados en laboratorio y trasplantados a las pozas de marea. Estos erizos fueron marcados con fluorocromo de calceína en marzo de 2007 (4 meses de edad, talla promedio $5,5 \pm 0,7$ mm DC, peso promedio $0,20 \pm 0,01$ g), y 2) individuos adultos medianos (22,0–40,0 mm DC) y grandes ($>40,0$ mm DC) que fueron marcados con PIT y tetraciclina entre enero y marzo de 2007. La recolección de erizos se hizo en dos pozas de marea en abril de 2008, después de un año. Entre ambas pozas se recapturaron un total de 192 erizos medianos y grandes y 250 erizos pequeños.

Variables ambientales

Temperatura. La temperatura del agua de mar se registró a intervalos de 15 minutos utilizando un sensor de temperatura (Hobo-Temp Logger, Onset Computer Corporation, Cape Cod, MA, EE.UU.) por poza. Los sensores fueron colocados a una profundidad de un metro en 4 de las cinco pozas. La falta de datos a partir de septiembre de 2007 en la poza 4 se debió a la pérdida del sensor durante las tormentas de invierno. La tabla 2 indica los valores promedio de temperatura y los meses donde se encontraron diferencias entre ambas pozas.

Energía del oleaje. Se estimó utilizando la técnica de desgaste de cubos de yeso que miden el efecto de la turbulencia generada por el rompimiento de las olas como una medida indirecta para estimar la energía del oleaje (Muus 1968, Doty 1971). En cada poza se colocaron 12 yesos que fueron montados en pernos de 3,5" y fijados a las rocas a 5 cm del suelo. Después de 48 horas los cubos fueron retirados de las pozas y llevados al laboratorio para obtener el peso seco final. El desgaste se calculó

como la diferencia entre el peso inicial y el peso final de cada cubo, después de 48 horas. La tabla 2 indica los valores promedio del desgaste de los cubos de yeso y las diferencias que hubo entre ambas pozas.

Algas a la deriva. En cada poza se recolectaron mensualmente las algas sueltas que estaban a la deriva utilizando una red con mango largo. La recolección del material se hizo a lo largo de una misma semana entre tres y cinco días consecutivos. El material recolectado fue ordenado e identificado hasta nivel especie, y posteriormente se obtuvo el peso húmedo. Esta variable es una medida de disponibilidad de alimento, cuyos valores son reportados en $g\ m^{-2}$. La tabla 2 indica los valores promedio del material vegetal a la deriva y los meses donde se encontraron diferencias entre ambas pozas.

Cobertura y diversidad de algas en las pozas. En cada poza se estimó el porcentaje de cobertura de algas mensual entre enero de 2007 y marzo de 2008, utilizando entre 10 y 12 cuadrantes de $1\ m^2$. Los cuadrantes fueron colocados al azar en el fondo y paredes de la poza. La mayoría de las algas se identificaron *in situ* a nivel de especie y se colectaron muestras para confirmar su identificación en el laboratorio. Se calcularon los siguientes datos: (N) porcentaje de cobertura; (S) número total de especies; (D) índice de Margalef para la riqueza de especies: $D = (S-1)/\log N$. Este índice representa la riqueza de especies en función del número de individuos por periodo de muestreo; (H') índice de diversidad de Shannon-Wiener: $H' = -\sum_i p_i (\log p_i)$. En donde p_i es la proporción del número total de individuos que aparece representada en la especie i . Para los cálculos correspondientes se utilizó logaritmo base 2. Este índice permite obtener un indicador (H') de la relación entre el número de especies en cada periodo de muestreo y sus respectivas abundancias numéricas dentro de la comunidad (Magurran 1991); y (J') equitabilidad según el índice de uniformidad de Pielou: $J' = H'_{(observado)}/H'_{(máx)}$. En donde $H'_{(máx)}$ es la diversidad máxima posible que se podría obtener si todas las especies fueran igualmente abundantes. El índice representa la uniformidad (equitabilidad) en la

distribución numérica entre las diferentes especies del conjunto estudiado en cada periodo de muestreo. Toda esta información representa una medida indirecta de la disponibilidad de alimento de cada poza. La tabla 2 indica los valores promedio de los índices ecológicos medidos y las diferencias que hubo entre ambas pozas.

Preparación de las placas

Montaje. Las placas del sistema apical de cada erizo (conformado por cinco placas gonádicas y cinco placas oculares) fueron montadas en láminas portaobjetos de vidrio con cemento termoplástico (Crystal Bond™). Cada lámina de vidrio fue rotulada con la información del experimento y tratamiento del que procedía cada erizo.

Lijado y limpieza. Las placas fueron lijadas en húmedo con papel lija (Norton) de diferente textura: 1) grano grueso # 320, 2) grano medio # 280, y 3) grano fino # 180. Posteriormente, las placas se limpiaron utilizando un cepillo dental de cerdas suaves y con un movimiento rotacional se removieron las partículas en la parte externa de las placas. Finalmente, las placas fueron sumergidas en un baño de agua con ondas ultrasónicas con la finalidad de remover partículas atrapadas entre los espacios intersticiales de las placas.

Aclarado. Para visualizar los anillos de crecimiento en las placas, estas fueron sumergidas en aceite vegetal durante tres días. Para su observación en el microscopio, las placas fueron retiradas del aceite y colocadas en posición vertical para que remover el exceso de aceite.

Biometría de la placa gonádica #5

Morfometría de la placa. Se utilizó la placa gonádica #5 en individuos adultos jóvenes y adultos, debido a que es la placa más simétrica y es la que se ha utilizado en los estudios de validación en erizos de

otras especies (Figs. 2, 3). Esta placa tiene forma de polígono con seis o siete aristas [A–G] (Figs. 2, 3). Se ubicaron los vértices y se midió la altura (h) de la placa, que corresponde a la distancia que hay entre el vértice de la arista [A] y el punto medio del segmento que une los vértices [E y F o D y E] (Figs. 2, 3).

Linealidad del crecimiento. Para utilizar la estructura de un organismo para determinar su edad es necesario que el crecimiento de esta estructura sea proporcional al crecimiento somático del erizo. Por consiguiente, la placa gonádica seleccionada en este estudio (placa #5) debe conservar una relación lineal con el crecimiento del caparazón del erizo. Esta relación se comprobó utilizando un modelo de regresión lineal entre el diámetro del caparazón (DC) y la altura (h). Para establecer la relación entre las variables de las mediciones de la placa y el diámetro del caparazón del erizo se empleó la siguiente ecuación:

$$Y = b \cdot DC + a$$

donde Y es la altura (h), ancho (a) o la longitud de la base (b) de la placa expresados en milímetros, DC es el diámetro del caparazón en milímetros, a y b son las constantes, a es la ordenada al origen y b es la pendiente.

Tasa de crecimiento de la placa. La tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 (expresado en mm mes⁻¹) se estimó al medir la distancia entre la marca de calceína o tetraciclina (que corresponde a la fecha en la que el erizo fue marcado) y el borde de la placa (que corresponde a la fecha en la que el erizo fue sacrificado, véanse Figs. 2, 3). Esta distancia corresponde al incremento en tamaño que tuvo la placa durante un año.

Lectura y conteo de marcas de crecimiento

Criterios desarrollados. Con la finalidad de identificar las marcas de crecimiento de manera confiable se desarrollaron los siguientes criterios considerando los estudios de Sumich y McCauley (1973),

Pearse y Pearse (1975), Cailliet *et al.* (1983, 1986), Campana (2001) y Goldman (2004): 1) fijar los bordes y aristas [A–G] de las placas del sistema apical (Figs. 2, 3), 2) ubicar el centro físico de la placa en el área del foco 'f' (Figs. 2a, b, 3a), 3) localizar la marca de nacimiento MN, la misma que se puede visualizar con luz reflejada como un anillo completo oscuro y angosto en el área del foco (Figs. 2a, b, 3a), 4) identificar la marca de crecimiento como la alternancia de un anillo claro y un anillo oscuro (Figs. 2, 3), 5) las marcas de crecimiento deben ser completas y el conteo de los anillos oscuros debe hacerse en línea recta, desde el foco hacia el vértice de una de las aristas de la placa (Figs. 2, 3). En este trabajo se realizaron estas mediciones considerando el vértice de la aristas [E] y [F]. Los anillos oscuros deben estar formados después de la marca de calceína o tetraciclina (Figs. 2, 3), y 6) el patrón observado de los anillos de crecimiento en la placa gonádica #5 debe coincidir con el patrón observado en las demás placas gonádicas (sin incluir la madreporita) y placas oculares (Fig. 4).

Análisis estadístico

Se determinaron las ecuaciones predictivas que relaciona el tamaño de los erizos versus la altura de la placa. En relación a esto, se puede indicar el coeficiente de determinación (R^2) y su ajuste. Todos los datos están expresados en $\pm$ error estándar, Se utilizó el programa Statistica, v. 6 (Statsoft).

RESULTADOS

Relación morfométrica (Talla del erizo vs. tamaño de placa). Se examinaron las placas del sistema apical de 14 especímenes que midieron entre 20 y 50 mm (poza 1) y 97 especímenes que midieron entre 10 y 60 mm (poza 4). Las ecuaciones de regresión lineal tuvieron un coeficiente de correlación de 0,87 (poza 1) y 0,98 (poza 4), lo cual sugiere que existe una relación lineal entre el diámetro del caparazón del erizo y la altura (h) de la placa gonádica #5 (Tabla 3; Fig.5). De acuerdo con el coeficiente de determinación (R^2 ajustado), el 98% (poza 1) y 90% (poza 4) de los datos fueron explicados a través de la altura de la placa gonádica #5 ($P = <0,001$; Tabla 3).

Validación. Las marcas fluorescentes de calceína y tetraciclina incorporadas en las placas gonádicas de los erizos de ambas pozas fueron evidentes en todos los organismos analizados (Figs. 2, 3). Los erizos pequeños de edad conocida (15 meses de edad) tuvieron un tamaño entre 20,0 y 30,0 mm DC. En estos especímenes se observó el primer anillo oscuro que corresponde a la marca de nacimiento (MN) (Figs. 6a, b). Después de la marca de calceína se observó el segundo anillo oscuro (Figs. 6a, b). En los erizos subadultos de la poza 1 el anillo oscuro se encontró cerca del borde de la placa (Fig. 6a); en contraste, el anillo oscuro de los erizos subadultos de la poza 4 se ubicó en el centro de la placa (Fig. 6b). En el borde de la placa de los erizos de la poza 1 se observó un anillo claro muy angosto (Fig. 6a) comparado con un anillo más grueso observado en la placa de los erizos de la poza 4 (Fig. 6b). En los erizos medianos y grandes se observó un anillo oscuro, seguido de un anillo claro, ambos después de la marca de tetraciclina y próximos al borde de la placa (Fig. 3). En ambas pozas los erizos mayores de 30 mm DC tuvieron más de un año de edad (Figs. 7a-e). De las muestras analizadas, la edades máximas registradas fueron de 10 años en la poza 1 (Fig. 8a) y 16 años de edad en la poza 4 (Figs. 8b). Las figuras 9a y b, indican que la velocidad de crecimiento de la placa gonádica #5 disminuye conforme aumenta la talla y edad de los erizos.

DISCUSIÓN

En los estudios de edad es necesario que las estructuras utilizadas sean buenos indicadores de un registro continuo del crecimiento (Cailliet *et al.* 1983, Martin y Cailliet 1988). El tipo de relación encontrada en este estudio fue lineal positiva ($R^2 = >0,87$) entre la altura de la placa gonádica #5 y el diámetro del caparazón del erizo *S. purpuratus*. Esto sugiere que la placa gonádica crece conforme crece el erizo, indicando que son estructuras confiables para estimar la edad del erizo morado.

La metodología empleada en este estudio de campo fue lo suficientemente robusta, ya que de manera contundente se observó la formación de un anillo oscuro y un anillo claro en erizos subadultos de 15 meses de edad que fueron cultivados en laboratorio y trasplantados en ambas pozas de marea

(véanse Figs. 6a, b). Asimismo, se identificó la formación de un anillo oscuro en erizos medianos y grandes de la población natural de la localidad de Bajamar, los mismos que han permanecido en condiciones naturales en las dos pozas de marea con características físicas y biológicas diferentes (véanse Figs. 7a-e). En ambos casos, la formación de anillos ocurrió después de la marca fluorescente (calceína y tetraciclina), periodo que corresponde a un año de permanencia bajo condiciones naturales. A pesar de que las variaciones en la temperatura, energía del oleaje y disponibilidad de alimento fueron diferentes entre las pozas. Estas diferencias no tuvieron un efecto sobre el número de anillos formado durante un año. Estos resultados concuerdan con los hallazgos de otros autores que trabajaron con peces midiendo las condiciones ambientales de temperatura y alimento (Campana y Neilson 1982, Schramm 1989, Neat *et al.* 2008, Treble *et al.* 2008).

Campana y Neilson (1982) y Schramm (1989) encontraron que las fluctuaciones naturales de la temperatura y del alimento no afectaron la formación anual de los anillos sobre los otolitos del lenguado *Platichthys stellatus*, y de la chopa criolla *Lepomis macrochirus*, respectivamente. Por su parte, Neat y colaboradores (2008) midieron experimentalmente los efectos de la temperatura y la alimentación sobre la micro- y macroestructura de los otolitos y la formación de los anillos de crecimiento en el bacalao del Atlántico *Gadus morhua*. Los autores encontraron que la exposición a temperaturas extremas puede generar cambios en la densidad óptica de los cristales del otolito, haciendo difícil la identificación de anillos verdaderos anuales y anillos falsos. Aparentemente las temperaturas máximas promedio registradas en las pozas durante los meses de verano (entre 21,0 y 22,3°C) no fueron lo suficientemente extremas para causar un efecto en la formación de los anillos en esta especie.

La validación es el proceso de confirmar la periodicidad en que se depositan los anillos de crecimiento sobre estructuras específicas (a través de un patrón y frecuencia de ocurrencia), pero es importante distinguir la presencia de marcas secundarias que no son anuales (= anillos no periódicos), porque son marcas que se han formado por algún estímulo ambiental aleatorio (p.e. tormentas que pudieron haber causado cambios en la intensidad de luz, fuerte oleaje, turbidez, estabilidad del

sustrato, incremento anómalo de la temperatura, y disminución de la oferta de alimento), y que a su vez, generan algún tipo de respuesta intrínseca del organismo en su crecimiento (Clark 1974). Las marcas secundarias presentan una apariencia bastante similar a la marca anual de anillos verdaderos (un anillo oscuro y un anillo claro), pero estos se distinguen claramente de los no verdaderos, porque son anillos poco definidos en grosor, poseen un tono poco intenso, y presentan un patrón no continuo (Aguayo y Gili 1984). En este estudio sí se observó la presencia de anillos falsos, sin embargo, los criterios desarrollados en la metodología de este estudio permitieron identificar de manera confiable los anillos verdaderos. Sería interesante conocer si existe una relación entre el número de anillos falsos y la variación de los factores ambientales, y hacer estudios de más duración sobre la validación de marcas anuales de crecimiento.

La validación de los anillos de crecimiento permitió establecer un criterio de interpretación confiable para asignar a cada anillo una edad. La información generada en este estudio será de utilidad para determinar la estructura de edad de poblaciones en diferentes localidades, y así poder estimar la variación espacial de los parámetros poblacionales de diferentes poblaciones localizadas en un gradiente latitudinal a lo largo de la costa del Pacífico de Baja California, México.

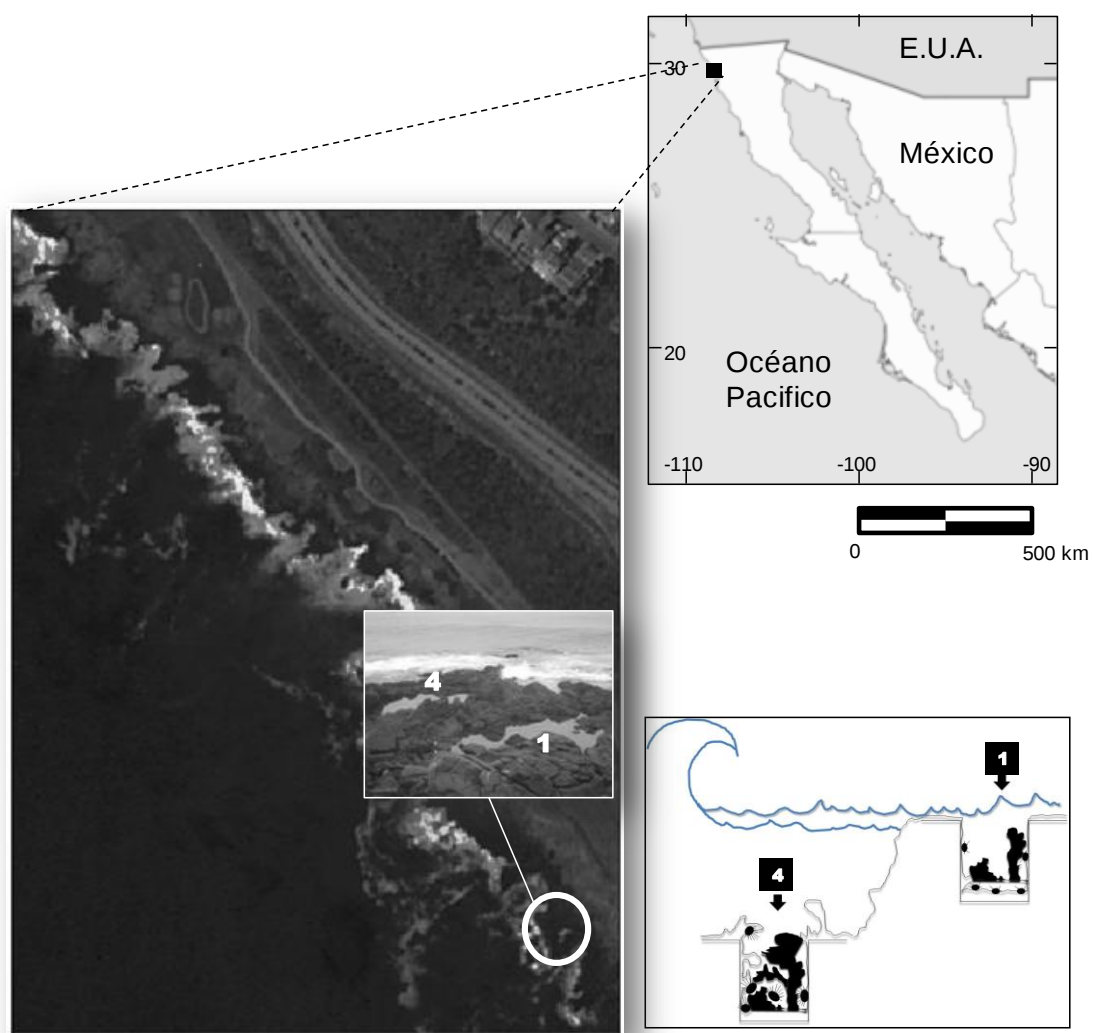


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las dos pozas de marea en la localidad de Bajamar, Baja California, México (véase Tabla 1).

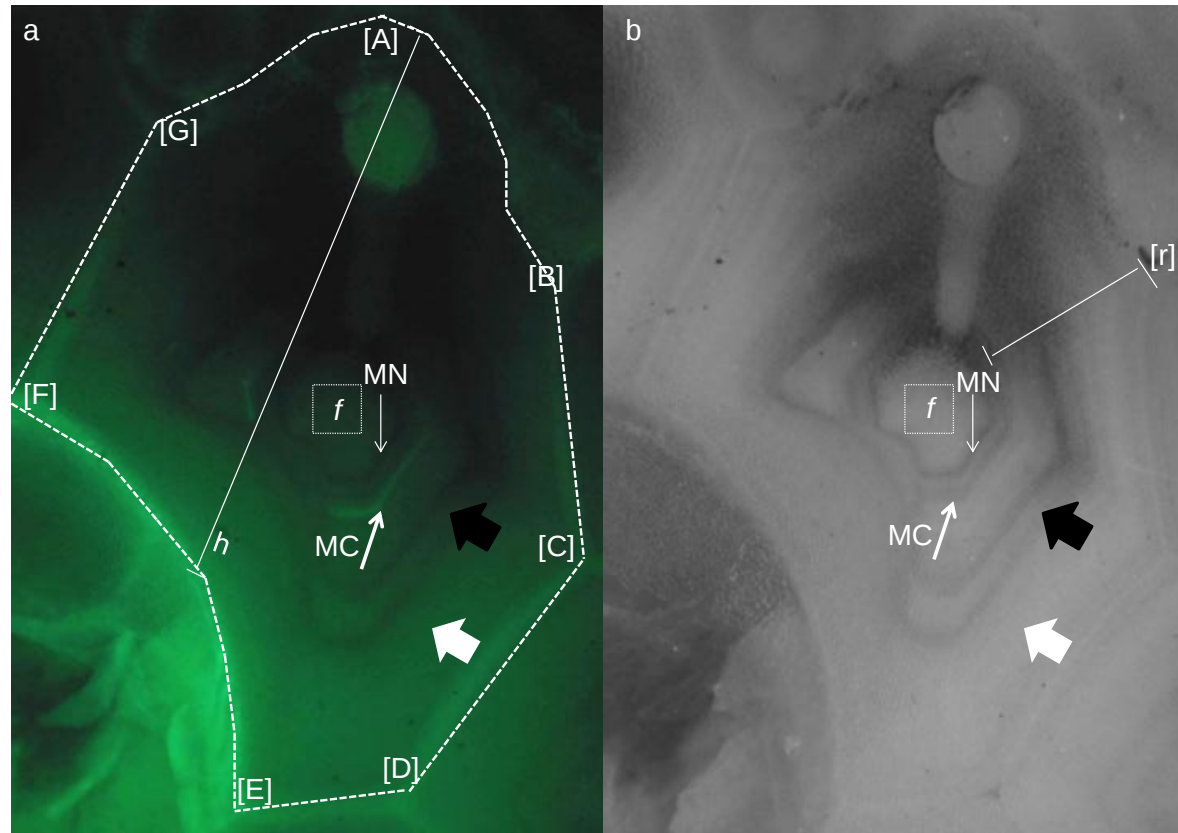


Figura 2. Fotografías de la placa gonádica #5 de un erizo adulto joven *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad (26,3 mm DC), tomadas con luz ultravioleta (a) y luz reflejada (b). Se muestra el plano de orientación de la medición hecha a la placa en altura (h), bordes colindantes (en trazos de línea punteada) entre placas, vértices y aristas [A–G]. El recuadro pequeño indica el centro físico de la placa o foco 'f'. MN = marca de nacimiento, MC = marca de calceína. Las flechas gruesas negra y blanca señalan el anillo oscuro y el anillo claro, respectivamente. [r] = distancia entre la MC y el borde de la placa.

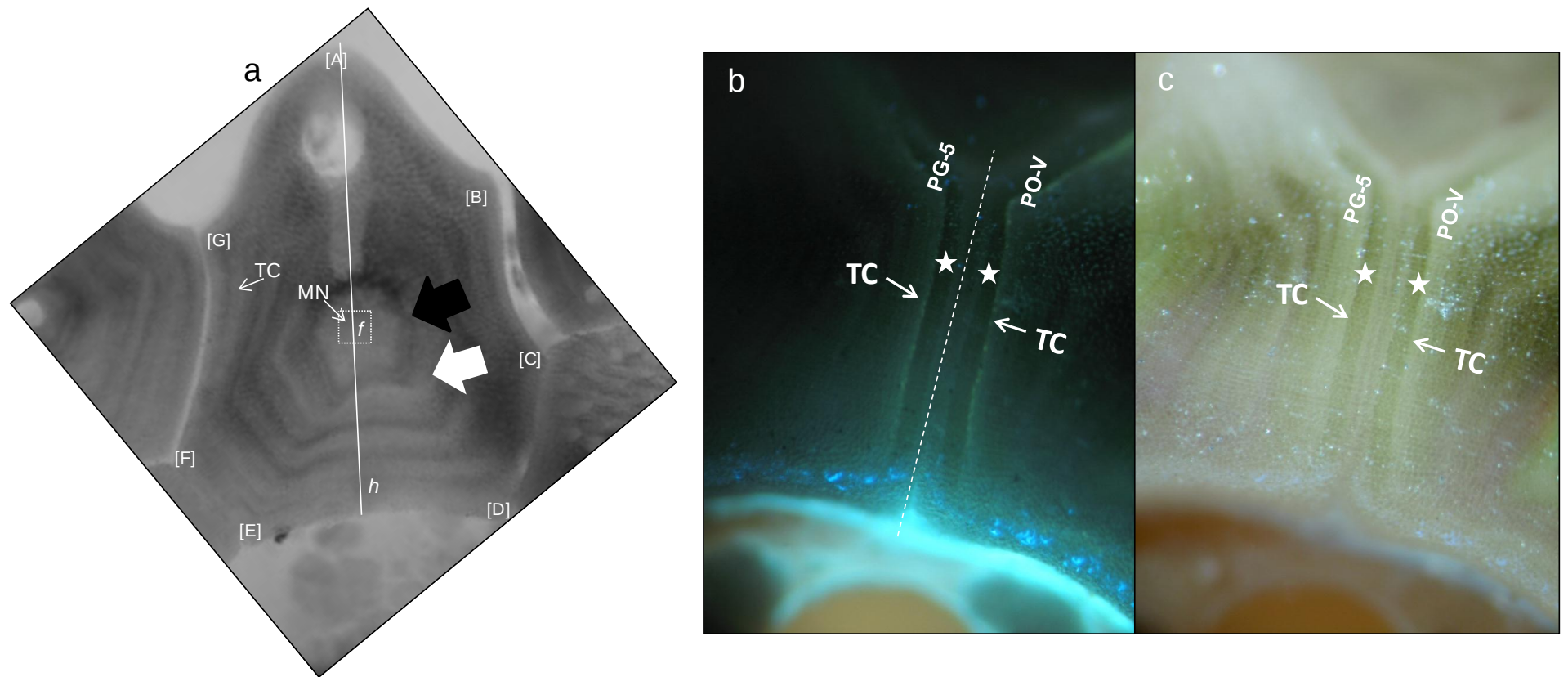


Figura 3. Fotografías de la placa gonádica #5 de un erizo adulto *Strongylocentrotus purpuratus* de 4 años de edad (37,5 mm DC), tomadas con luz visible (a, c) y luz ultravioleta (b). La figura a muestra el plano de orientación de la medición hecha a la placa en altura (h), y vértices y aristas [A–G]. El recuadro pequeño indica el centro físico de la placa o foco 'f'. MN = marca de nacimiento, TC = marca de tetraciclina. Las flechas gruesas negra y blanca señalan el anillo oscuro y el anillo claro, respectivamente. En la figuras b y c, las estrellas indican la posición del anillo oscuro después de la marca de tetraciclina. PG-5 = placa gonádica 5, PO-V = placa ocular V.

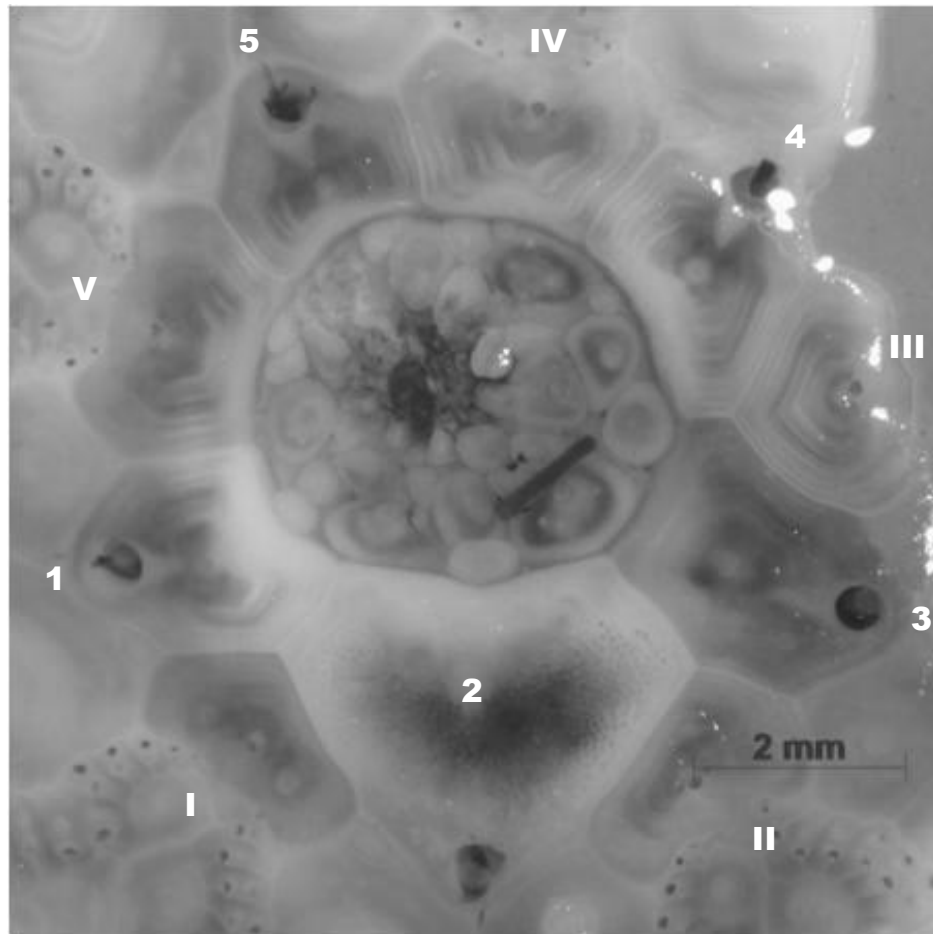


Figura 4. Fotografía vista dorsal completa de las placas del sistema apical de un erizo morado adulto *S. purpuratus* (37,3 mm DC) de 5 años de edad. En cada placa se observan 5 anillos oscuros, excepto en la placa #2. Números (1–5) = placas gonádicas, y números (I–V) = placas oculares.

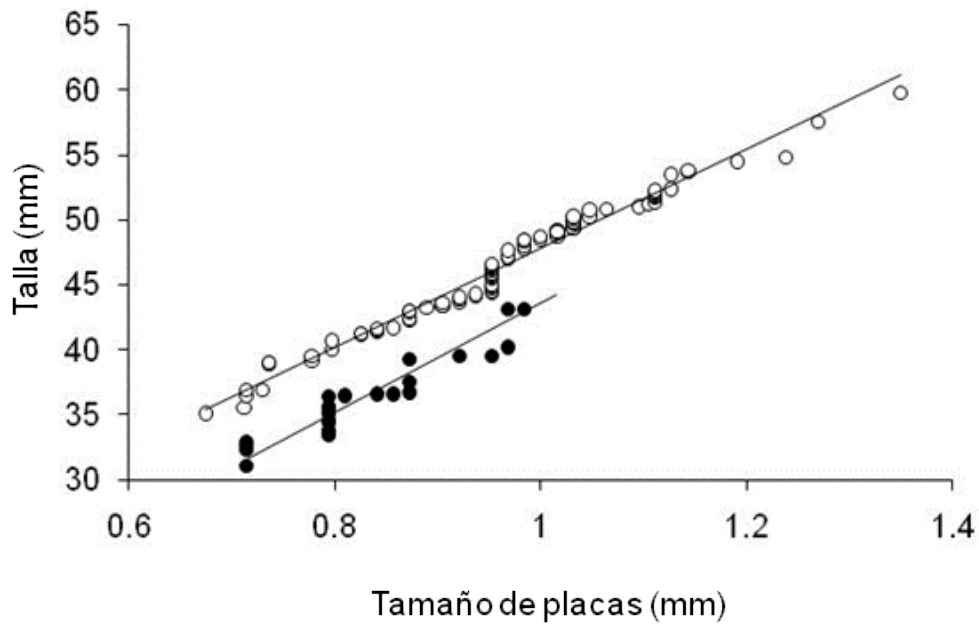


Figura 5. Relación general talla del erizo (diámetro del caparazón) versus tamaño de placa (h) de erizos adultos *Strongylocentrotus purpuratus* en dos pozas de marea del intermareal rocoso de Bajamar, Baja California, México. Erizos fueron marcados en enero de 2007 y recapturados en marzo de 2008. Poza 1 (●) $y = 41,872 x + 1,698$, $R^2 = 0,874$. Poza 4 (○) $y = 38,113 x + 9,679$, $R^2 = 0,976$.

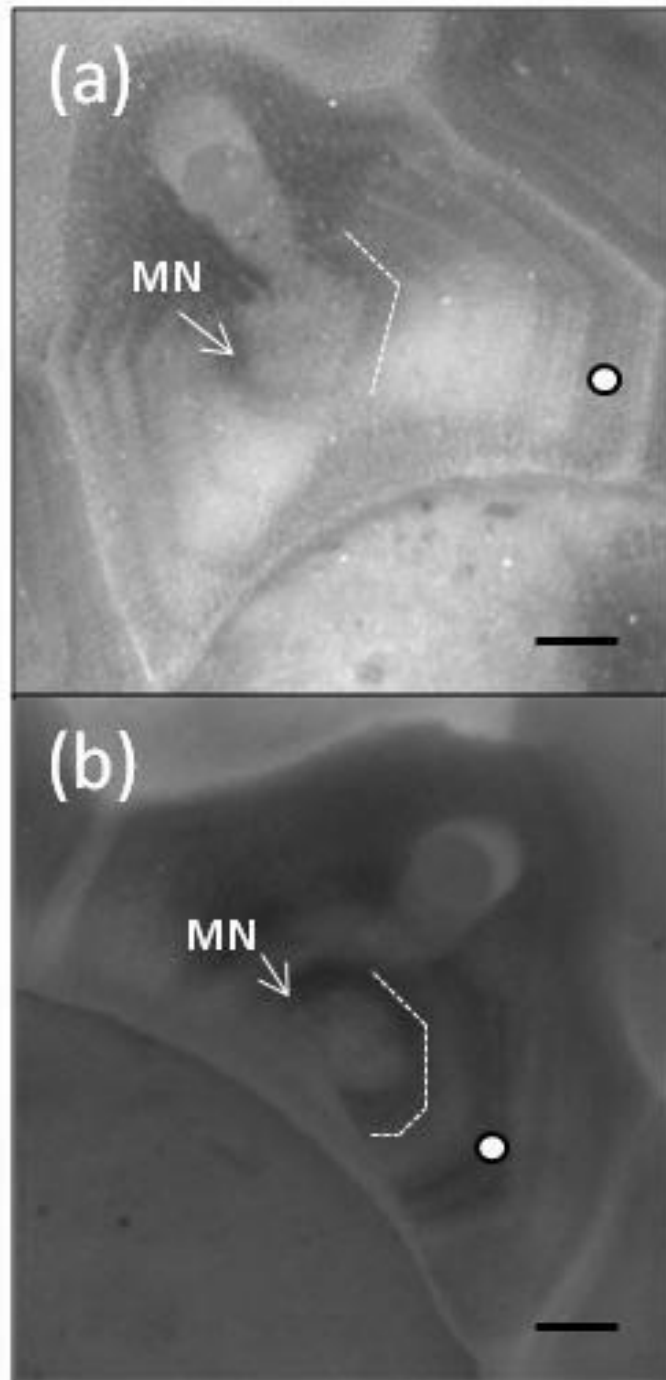


Figura 6. Fotografías de placas gonádicas #5 de dos ejemplares adultos jóvenes del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* de 15 meses de edad (trasplantados en marzo de 2007 en dos pozas de marea de Bajamar, BC, México), tomadas con luz reflejada (40x). La figura (a) corresponde a un erizo de 27,1 mm DC de la poza 1. La figura (b) corresponde a un erizo de 29,3 mm DC de la poza 4. MN = marca de nacimiento. Línea punteada indica la posición de la marca de calceína y el símbolo (O) indica 1 anillo de crecimiento oscuro, formado en un año. Los erizos fueron marcados en marzo de 2007 y recapturados en marzo de 2008. Escala = 1 mm.

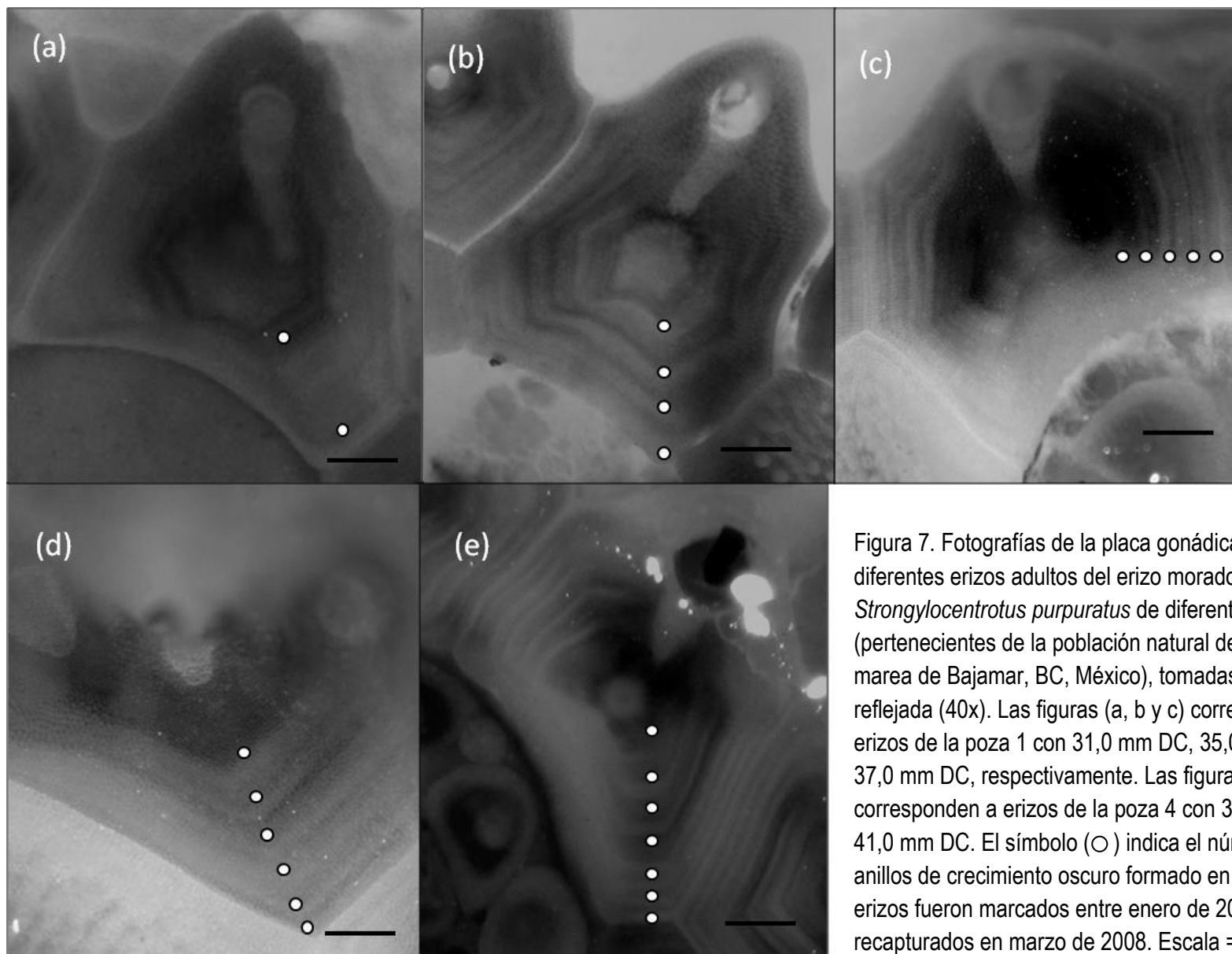


Figura 7. Fotografías de la placa gonádica #5 de diferentes erizos adultos del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* de diferentes edades (pertenecientes de la población natural de dos pozas de marea de Bajamar, BC, México), tomadas con luz reflejada (40x). Las figuras (a, b y c) corresponden a erizos de la poza 1 con 31,0 mm DC, 35,0 mm DC, y 37,0 mm DC, respectivamente. Las figuras (d y e) corresponden a erizos de la poza 4 con 30,0 mm DC y 41,0 mm DC. El símbolo (○) indica el número de anillos de crecimiento oscuro formado en un año. Los erizos fueron marcados entre enero de 2007 y recapturados en marzo de 2008. Escala = 1 mm.

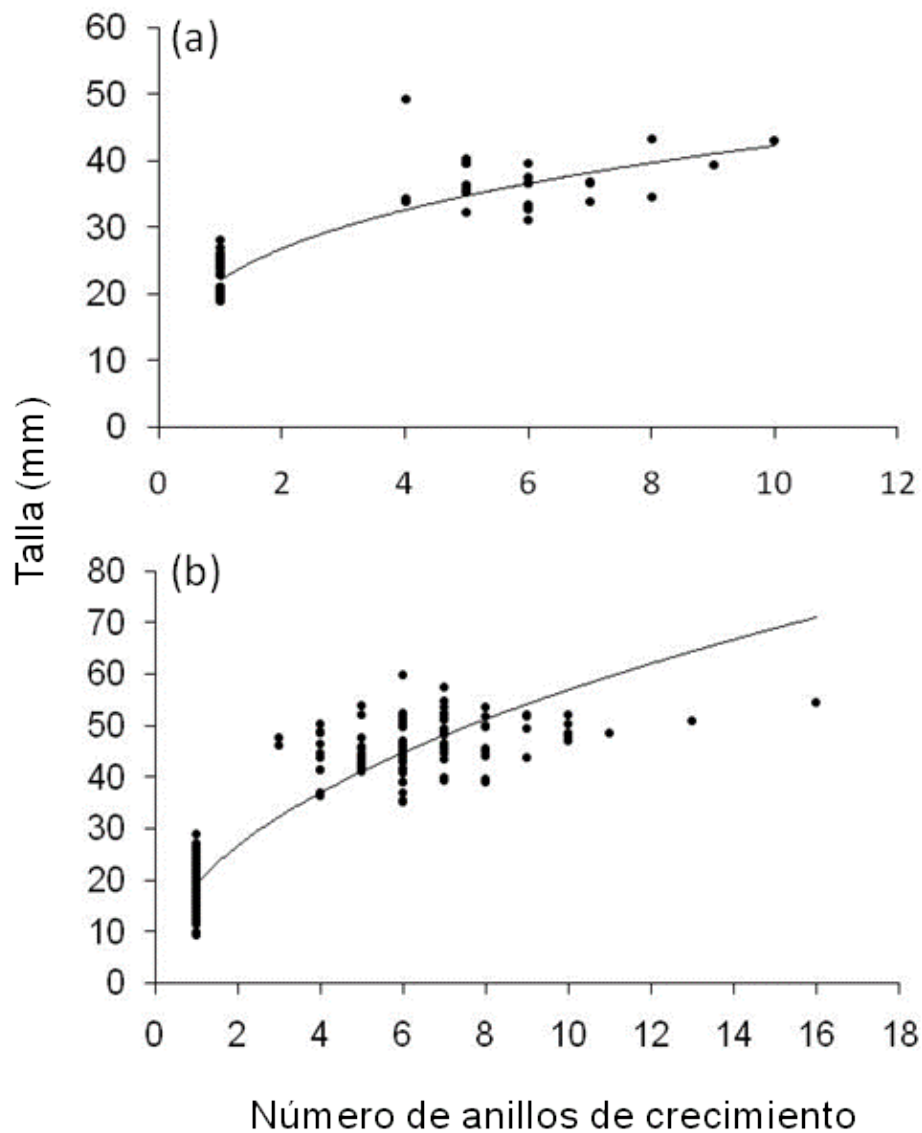


Figura 8. Número de anillos de crecimiento oscuro versus la talla de los erizos (diámetro del caparazón en mm) *Strongylocentrotus purpuratus* de las pozas de marea de Bajamar. La figura (a) corresponde a la poza 1 $y = 21,978 x^{0,284}$, $R^2 = 0,829$. La figura (b) corresponde a la poza 4 $y = 19,214 x^{0,471}$, $R^2 = 0,839$.

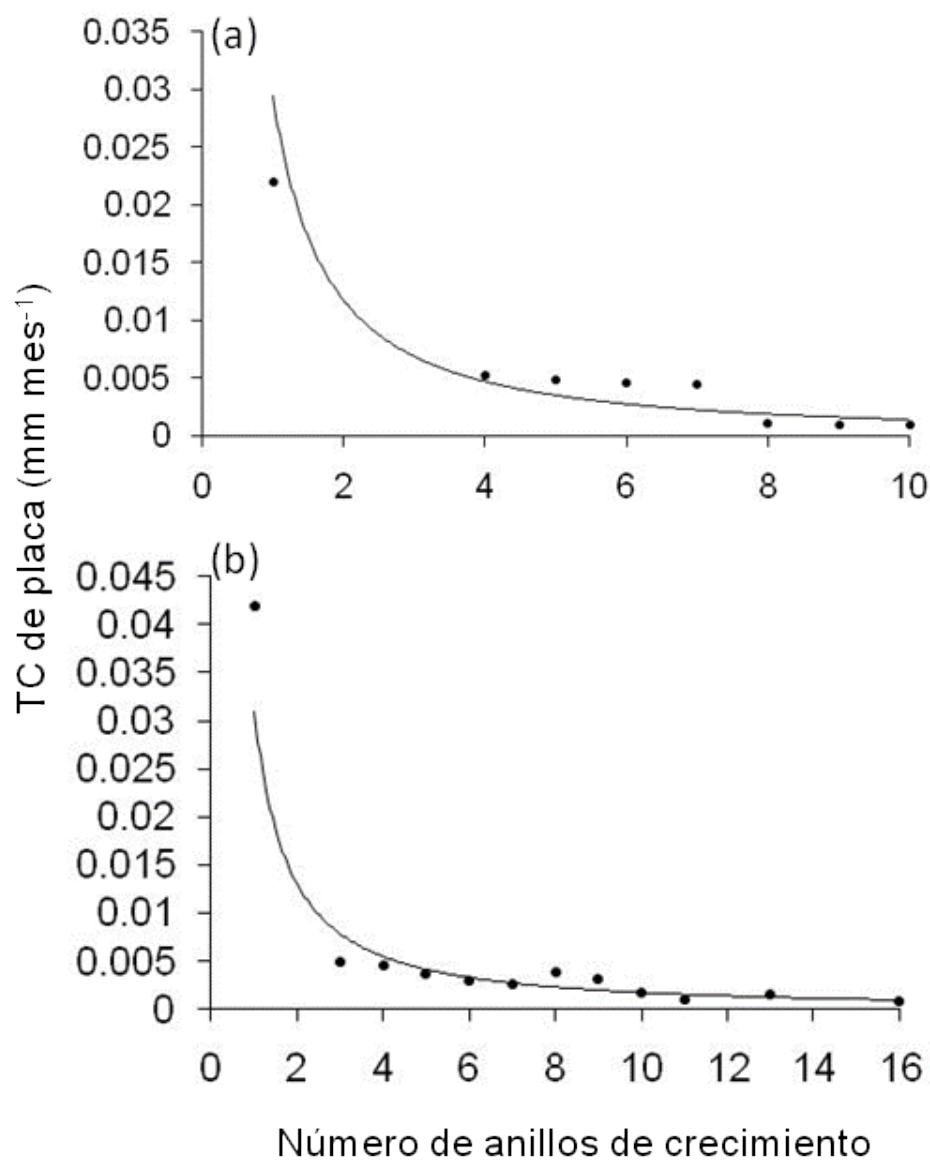


Figura 9. Número de anillos de crecimiento oscuro versus la tasa de crecimiento de la placa (mm mes⁻¹) del erizo *Strongylocentrotus purpuratus* de las pozas de marea de Bajamar. La figura (a) corresponde a la poza 1, $y = 0,029 x^{-1,322}$, $R^2 = 0,809$. La figura (b) corresponde a la poza 4 $y = 0,031 x^{-1,251}$, $R^2 = 0,897$.

Tabla 1. Características generales de las dos pozas de marea de Bajamar, Baja California, México

Características	Pozas de marea	
	1	4
Ubicación de las pozas (en la franja de entre marea)	Alto	Bajo
Altura de la terraza (m)	3,0	1,5
Profundidad media de la poza (m)	1,0	1,4
Área de la poza (m ²)	98	99
Inclinación (%)	1	0
Orientación	SSE	SSE

Tabla 2. Valores promedio de las variables ambientales físicas y biológicas medidas en las dos pozas de marea de Bajamar, Baja California, México. Temperatura del agua y algas a la deriva (análisis con prueba t-Student), y energía del oleaje y cobertura y diversidad de algas en las pozas (análisis con ANOVA de 1 vía). Donde N = cobertura porcentual de algas, S = número total de especies, D = riqueza de especies, H' = índice de diversidad y J' = índice de equitatividad. *p < 0.05, **p < 0.001, ***p < 0.0001.

Factores	Pozas de marea							
	1				4			
	Media	±DE	Max.	Min.	Media	±DE	Max.	Min.
<i>Temperatura (°C)</i>	15,4	2,01	22,3	11,8	15,3	2,1	21,0	12,0
Marzo 2007	14,3**	0,89			13,6**	0,83		
Mayo 2007	14,9**	0,79			14,1**	1,2		
Junio 2007	16,1*	1,9			14,9*	1,8		
Julio 2007	18,3**	1,1			17,3**	1,6		
Agosto 2007	19,4*	1,7			18,3*	1,7		
<i>Energía del oleaje (%)</i>	18,0***	2,0	40,0	1,0	83,0***	14,0	100,0	60,0
<i>Material a la deriva (g m⁻²)</i>	0,70	0,34	3,64	0,001	1,10	0,61	6,34	0,001
Enero 2007	0,055*	0,055			0,097*	0,094		
Febrero 2007	1,340**	0,326			0,081**	0,109		
Septiembre 2007	0,003***	0,002			0,011***	0,014		
Octubre 2007	0,004***	0,002			0,007***	0,003		
Noviembre 2007	0,002**	0,001			0,0023**	0,002		
Enero 2008	0,0003***	0,0004			0,0015***	0,0007		
<i>Índices ecológicos</i>								
N	24,2***	11,7	46,0	9,0	37,3***	7,7	51	22
S	6,2***	1,2	8	4	22,9***	5,4	34	15
D	1,74***	0,56	2,5	0,8	6,1***	1,3	9	4
H'	1,03***	0,15	1,49	0,88	1,72***	0,26	1,29	2,1
J'	0,58***	0,08	0,76	0,47	0,55***	0,07	0,67	0,42

Tabla 3. Ecuaciones predictivas de regresión lineal y resumen de las estadísticas de la regresión para la relación diámetro del caparazón (DC) versus altura (h) de la placa gonádica #5 del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* de las pozas de marea 1 y 4. *** $P < 0,0001$.

Pozas de marea	Ecuación de regresión lineal	n	<i>Error estándar</i>		R	R^2 <i>Ajustado</i>	<i>ANOVA</i>		
			$a (P)$	$b (P)$			F	P	
1	$\log h = 0,0256 * \log D - 0,2244$	14	0,0194***	0,0004***	0,9758	97,55	3823,0	***	(1)
4	$\log h = 1,5460 * \log D - 2,1338$	97	0,1927***	0,1390***	0,9548	90,42	123,76	***	(2)

CONCLUSIONES GENERALES

- Los métodos de marcaje con tetraciclina hidrociorada, PIT y CWT no afectan el crecimiento y la supervivencia del erizo morado *S. purpuratus*. El estrés post-marcaje está afectado por el tamaño del erizo, pero no por los métodos de marcado.
- El rompimiento frecuente de las espinas y la permanencia continua en condiciones de iluminación y oscuridad, no afectan la supervivencia de los adultos jóvenes del erizo morado *S. purpuratus*, pero la condición de oscuridad continua, promueve un mayor consumo de alimento, aumento del crecimiento (en talla) y desarrollo gonadal.
- Erizos de una misma cohorte, pero con diferentes tallas iniciales responden de manera diferente bajo condiciones de inanición y ante diferentes dietas. La supervivencia, tasa de crecimiento (en talla y peso) y el índice gonadal fueron diferentes entre tallas, y bajo condiciones de inanición fue común el canibalismo de los erizos grandes sobre los pequeños.
- En las pozas de marea de Bajamar, la disponibilidad de alimento, fue el factor ambiental regidor que afectó de manera importante el crecimiento somático y el desarrollo gonadal del erizo morado (indistintamente del tamaño), pero este factor no puede ser explicado por si sólo si no es a través del complejo nivel de asociaciones inversas entre la energía del oleaje y la temperatura del agua, según la poza.
- La tasa de crecimiento de la placa gonádica #5 es pequeña cuando 1) las espinas del erizo se rompen de manera frecuente, 2) el erizo permanece en iluminación continua, 3) el erizo come muy

poca cantidad de alimento, y 4) la dieta del erizo es sólo de pasto marino ó algas coralinas; sin embargo, en todas las placas de los especímenes estudiados se formó un anillo oscuro y un anillo claro durante un año.

- Los erizos adultos jóvenes (que fueron trasplantados) y los erizos adultos medianos y grandes (de la población natural) de las dos pozas de marea estudiadas en Bajamar, todos formaron un sólo anillo oscuro durante un año, a pesar que las pozas presentaron condiciones ambientales diferentes en temperatura, energía del oleaje y disponibilidad de alimento.
- Las placas del sistema apical (placas gonádicas y placas oculares) de *S. purpuratus* son estructuras confiables para determinar edad y en esta especie se forma una banda de crecimiento anual.

REFERENCIAS

- Adams NL (2001). UV radiation evokes negative phototaxis and covering behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 213:87–95.
- Agatsuma Y, Nakata A (2004). Age determination, reproduction and growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in oshoro bay, Hokkaido, Japan. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 84:401–405.
- Aguayo M, Gili R (1984). Edad y crecimiento de Merluza de Cola (*Macruronus magellanicus*, Lonneberg). Invest. Pesq. 31:47–57.
- Al-Horani FA, Tambutté É, Allemand D (2007). Dark calcification and the daily rhythm of calcification in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. Coral reefs 26:531–538.
- Andrew NL, Agatsuma Y, Ballesteros E, Bazhin AG, Creaser EP, Barnes DKA, Botsford LW, Bradbury A, Campbell A, Dixon JD, Einarsson S, Gerring PK, Hebert K, Hunter M, Hur SB, Johnson CR, Juinio-Meñez MA, Kalvass P, Miller RJ, Moremo CA, Palleiro JS, Rivas D, Robinson DS, Schroeter SC, Steneck RS, Vadas RL, Woodby DA, Xiaoqi Z (2002). Status and management of world sea urchin fisheries. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 40:343–425.
- Arkhipkin AL (1997). Age and growth of the mesopelagic squid *Ancistrocheirus lesueurii* (Oegopsida: Ancistrocheiridae) from the central-east Atlantic based on statolith microstructure. Mar. Biol. 129:103–111.
- Arnold, SJ (1983). Morphology, performance and fitness. Amer. Zool. 23:347–361.
- Arrau L (1958). Desarrollo del erizo comestible de Chile *Loxechinus albus* Mol. Rev. Biol. Mar. 7:39–61.

- Basch LV, Tegner MJ (2007). Reproductive responses of purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) populations to environmental conditions across a coastal depth gradient. Bull. Mar. Sci. 81:255–282.
- Bay-Schmidt E, Pearse JS (1987). Effect of fixed day lengths on the photoperiodic regulation of gametogenesis in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Intern. J. Invert. Rep. Dev. 11:287–294.
- Beamish RJ, McFarlane GA (1983). The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. Trans. Am. Fish. Soc. 112:735–743.
- Beddingfield SD, McClintock JB (2000). Demographic characteristics of *Lytechinus variegatus* (Echinoidea: Echinodermata) from three habitats in a North Florida Bay, Gulf of Mexico. P.S.Z.N.: Mar. Ecol. 21:17–40.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1996). Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. Mar. Ecol. Progr. Ser. 135:145–161.
- Bennet J, Giese AC (1955). The annual reproduction and nutritional cycles in two western sea urchins. Biol. Bull. (Woods Hole) 109:226–237.
- Bernal-Salazar S, Terrazas-Salgado T (2000). Influencia climática sobre la variación radial de los caracteres anatómicos de madera en *Abies religiosa*. Madera y Bosques 6:73–86.
- Bernstein BB, Williams BE, Mann KH (1981). The role of behavioral responses to predators in modifying urchin's (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. Mar. Biol. 63:39–49.

- Beyer D, Pearse JS, Steele ME (1998). Both photoperiod and diet influence resource partitioning between somatic and gonad growth in sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. En: Mooi R, Telford M (eds). Echinoderms: San Francisco. Balkema, Rotterdam. P. 577.
- Blanchette CA, O'Donnell MJ, Stewart HL (2008). Waves as an ecological process. En: Sven EJ, Brian DF (eds), Ecological Processes. Vol. 5 of Encyclopedia of Ecology, Oxford: Elsevier. Pp. 3764–3770.
- Blockley DJ (2007). Effect of wharves on intertidal assemblages on seawalls in Sydney Harbour, Australia. Mar. Env. Res. 63:409–427.
- Booolootian RA (1966). Reproductive physiology. En: Booolootian RA (ed). Physiology of Echinoderms. Interscience Publ. Wiley and Sons. Pp. 561–613.
- Breen PA, Mann KH (1976). Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. J. Fish. Res. Board. Can. 33:1278–1283.
- Breen PA, Adkins BE (1976). Growth rings and age in the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. J. Fish. Res. Board Can. Tech. Rep. 400:1–37.
- Breen PA, Carolsfeld W, Yamanaka KL (1985). Social behavior of juvenile red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 92:45–61.
- Brey T (1991). Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope, Antarctica. Antarctic Sci. 3:251–256.
- Brey T, Pearse J, Basch L, McClintock J, Slattery M (1995). Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica. Mar. Biol. 124:279–292.

- Cailliet GM (1990). Elasmobranch age determination and verification: an updated review. En: Pratt WS Jr, Gruber SH, Taniuchi T (eds), Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematic, and the Status of the Fisheries, NOAA Tech. Rep. 90:157–165.
- Cailliet GM, Redtke RL, Welden BA (1986). Elasmobranch age determination and verification: a review. En: Indo-pacific fish biology proceedings of the second international Conference on Indo-Pacific Ichthyological Society of Japan, Tokyo. Pp. 345–360.
- Cailliet GM, Martin LK, Kusher D, Wolf P, Welden BA (1983). Techniques for enhancing vertebral bands in age estimation of California elasmobranch. En: Prince ED, Pulos LM (eds), Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks. US dep. Commer, NOAA Tech. Rep. NMFS 8:157–165.
- Calder WA (1984). Size, function, and life history. Harvard University Press. 429 pp.
- Cameron RA, Schroeter (1980). Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2:246–247.
- Campana SE (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Mar. Ecol. Progr. Ser. 188: 263–29.
- Campana SE (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. J. Fish. Biol. 59:197–242.
- Campana SE, Neilson JD (1982). Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39:937–942.

- Campana SE, Mokness E (1991). Accuracy and precision of age and hatch date estimates from otolith microstructure examination. ICES J. Mar. Sci. 48:303–316.
- Carpenter RC (1990). Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. Mar. Biol. 104:79–86.
- Carrillo-Bribiezca LE (1993). Cambios de temperatura en la Bahía de Todos Santos durante otoño-invierno 91–92. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México, 55 pp.
- Carriquiry JD (1994). Fraccionamiento del ^{18}O en la Aragonita coralina de *Porites lobata*: implicaciones en los estudios de paleotemperatura oceánica. Ciencias Marinas 20:585–606.
- Clark GR (1974). Growth lines in invertebrate skeletons. Rev. Earth Planet. Sci. 2:77–99.
- Cochran RC, Englemann F (1975). Environmental regulation of the annual reproductive season of *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). Biol. Bull. 148:393–401.
- Connell JH (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3:169–192.
- Connell SD, Glasby TM (1999). Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. Mar. Env. Res. 47:373–387.
- Correa JA, Lagos NA, Medina MH, Castilla JC, Cerda M, Ramirez M, Martinez E, Faugeton S, Andrade S, Pinto R, Contreras L (2006). Experimental transplants of the large kelp *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae) in high-energy wave exposed rocky intertidal habitats of northern Chile: Experimental, restoration and management applications. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 335:13–18.

- Cota-Villavicencio A, Aguilar D, Romero M, Solana R, Uribe F (1996). La pesquería del erizo rojo (*Strongylocentrotus franciscanus*) y morado (*S. purpuratus*) en la costa noroccidental de la Baja California. *Cienc. Pesq.* 12:68–75.
- Crapp GB, Willis ME (1975). Age determination in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamark), with notes on the reproductive cycle. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 20:157–178.
- Crickmore MA (2009). The molecular basis of size differences. *Science* 326:1360–1361.
- Cruz –Colín ME (1997). Variabilidad de temperatura del mar en la bahía de Todos Santos, B.C., México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México, 98 pp.
- Cubillos L (2005). Biología pesquera y evaluación de stock. Laboratorio Evaluación de Pesquerías Marinas y Análisis de Pesquerías, Departamento de Oceanografía, UDEC, Concepción, 198 p.
- Daggett TL, Pearce CM, Tingley M, Robinson SMC, Chopin T (2005). Effect of prepared and macroalgal diets and seed stock source on somatic growth of juvenile green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Aquaculture* 244:263–281.
- Davis JLD, Levin LA, Walther SM (2002). Artificial armored shorelines: sites for open-coast species in a southern California Bay. *Mar. Biol.* 140:1249–1262.
- Dayton PK (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41:351–389.
- Dayton PK (1975). Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska. *US Natl. Mar. Serv. Fish. Bull.* 73:230–237.
- Dayton PK, Tegner M (1984). Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224:283–284.

- Denny MW, Gaylord B (1996). Why the urchin lost its spines: hydrodynamic forces and survivorship in three echinoids. *J. Exp. Biol.* 199:717–729.
- Denny MW, Daniel TL, Koehl MAR (1985). Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecol. Monogr.* 55:69–102.
- Dinmore TA, Duplisea DE, Rackham BD, Maxwell DL, Jennings S (2003). Impact of a large-scale area closure on patterns of fishing disturbance and the consequences for benthic communities. *ICES J. Mar. Sci.* 60:371–380.
- Dix TG (1972). Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities (4): age, growth and size. *N.Z. J. Mar. Fresh. Res.* 6:48–68.
- Dodge RE, Thomson J (1974). The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth Planetary Sci. Lett.* 23:313–322.
- Dodge RE, Aller RC, Thomson J (1974). Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature* 247:574–577.
- Douglas CA (1976). Availability of drift materials and the covering response of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) *Pac. Sci.* 30:83–89.
- Doty MS (1971). Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Bot. Mar.* 14:4–7.
- Duggan RE, Miller RJ (2001). External and internal tags for the green sea urchin. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 258:115–122.
- Duggins DO (1983). Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community. *Ecology* 64:1610–1619.

- Duggins DO, Eckman JE, Siddon CE, Klinger T (2001). Interactive roles of mesograzers and current flow in survival of kelps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223:143–155.
- Dumont CP, Himmelman HH, Russell MP (2004). Size-specific movement of green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* on urchin barrens in eastern Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 276:93–101.
- Dumont CP, Drolet D, Deschenes I, Himmelman JH (2007). Multiple factors explain the covering behavior in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Anim. Behav.* 73:979–986.
- Ebert TA (1965). A technique for the individual marking of sea urchins. *Ecology* 46:193–194.
- Ebert TA (1967a). Growth and repair of spines in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Biol. Bull.* 133:141–149.
- Ebert TA (1967b). Negative growth and longevity in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). *Science* 157:557–558.
- Ebert TA (1968). Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology* 49:1075–1091.
- Ebert TA (1973). Estimating growth and mortality rates from size data. *Oecologia* 11:281–298.
- Ebert TA (1977). An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rock jetty. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 27:1–22.
- Ebert TA (1980). Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. *Bull. Mar. Sci.* 30:467–474.

- Ebert TA (1982). Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecol. Monogr.* 52:353–394.
- Ebert TA (1983). Recruitment in echinoderms. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds). *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema, Rotterdam: 1:169–203.
- Ebert TA (1985). The non-periodic nature of growth rings in echinoid spines. En: Keegan BF, O'Connor DBS (eds), *Echinodermata*. Balkema, Rotterdam. Pp. 261–267.
- Ebert TA (1986). The new theory to explain the origin of growth lines in sea urchin spines. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34:197–199.
- Ebert TA (1988a). Latitudinal variation in the size structure of the west coast purple urchins: a correlation with headlands. *Limnol. Oceanogr.* 33:286–294.
- Ebert TA (1988b). Calibration of natural growth lines in ossicles of two sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *Echinometra mathaei*, using tetracycline. En: Burke RD, Mladenov PV, Lambert P, Parsley RL (eds) *Echinoderm Biology, Proceedings 6th International Echinoderm Conference*, A. A. Balkema, Rotterdam. Pp 435–444.
- Ebert TA (1996). Adaptative aspects of phenotypic plasticity in echinoderms. *Oceanol. Acta* 19:347–355.
- Ebert TA (2007). Growth and survival of postsettlement sea urchins. En: Lawrence JM (ed). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. Developments in agriculture and fisheries science 37*. Elsevier Science B.V., Oxford. Pp. 95–134.
- Ebert TA, Russell MP (1993). Growth and mortality of subtidal red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) at San Nicolas Island, California, USA: problems with models. *Mar. Biol.* 117:79–89.

- Edwards PB, Ebert TA (1991). Plastic responses to limited food availability and spine damage in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 145:205–220.
- Ellers O, Johnson AS (2009). Polyfluorochrome marking slows growth only during the marking month in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Invert. Biol. 128:126–144.
- Ellers O, Johnson AS, Moberg PE (1998). Structural strengthening of urchin skeletons by collagenous sutural ligaments. Biol. Bull. 195:136–144.
- Emsen RH, Foote J (1979). Environmental tolerances and other adaptive features of two intertidal rock pool Echinoderms. Proceeding of the European Colloquium on Echinoderms/ Brussels. Pp. 163–169.
- Esqueda-Gonzalez MC (2000). Variación de la madurez gonádica del erizo morado (*Strongylocentrotus purpuratus*), en un gradiente latitudinal del Pacífico nororiental (Otoño, 1998). Tesis de Maestría en Ciencias, CICESE, 84 pp.
- Farmanfarmaian A, Giese AC (1963). Thermal tolerance and acclimation in the western purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Physiol. Zool. 36:37–243.
- Fernandez C, Boudouresque C (1997). Phenotypic plasticity of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 152:145–154.
- Fierce SE, Lapin HE (2004). Selectivity of covering material in two sea urchins *Triplaneustes ventricosus* and *Lytechinus variegatus*. Dartmouth Stud. Trop. Ecol. Pp. 166–168.
- Finke GR, Navarrete SA, Bozinovic F (2007). Tidal regimes of temperate coasts and their influences on aerial exposure for intertidal organisms. Mar. Ecol. Progr. Ser. 343:57–62.

- Flores L, Ernst B, Parma AM (2010). Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. Mar. Biol. 157:967–977.
- Ford RB, Thrush SF, Probert PK (1999). Macrobenthic colonization of disturbances on an intertidal sandflat: the influence of season and buried algae. Mar. Ecol. Progr. Ser. 191:163–174.
- Frantzis A, Grémare A (1992). Ingestion, absorption, and growth rates of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) fed different macrophytes. Mar. Ecol. Progr. Ser. 95:169–183.
- Freeman A (2006). Size-dependent trait-mediated indirect interactions among sea urchin herbivores. Behav. Ecol. 17:182–187.
- Gage JD (1991). Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. Mar. Biol. 110:217–228.
- Gage JD (1992). Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging. Mar. Biol. 114:607–616.
- Gage JD, Tyler PA (1985). Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus affinis*. Mar. Biol. 90:41–53.
- Geffen AJ (1987). Methods of validating daily increment deposition in otoliths of larval fish. En: RC Summerfelt, Hall GE (eds), Age and growth of fish, Iowa State University Press, Ames, Iowa. Pp. 223–240.
- Geffen AJ (1992). Validation of otolith increment deposition rate. En: Stevenson DK, Campana SE (eds), Otolith Microstructure Examination and Analysis, Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 117. Pp. 101–113.

- Giese AC, Pearse JS (1974). Introduction: general principles. En: Giese AC, Pearse JS (eds).
Reproduction of marine invertebrates. Vol. I, Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans.
Academic Press, New York. Pp.1–49
- Giese AC, Kanatani H (1987). Maturation and spawning. En: Giese AC, Pearse JS, Pearse VB (eds).
Reproduction of marine invertebrates. Vol. IX, General Aspects: Seeking Unity in Diverse.
Boxwood Press, Pacific Grove. Pp.251–329
- Giese AC, Farmanfarmaian A, Hilden S, Doezenia P (1966). Respiration during the reproductive cycle in
the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole 130:192–
201.
- Glasby TM, Connell SD (1999). Urban structures as marine habitats. Ambio 28: 595–598.
- Gliwicz ZM (2003). Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals.
En: Kinne O (ed), Excellence in Ecology 12. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe. 379
pp.
- Goecker ME, Heck KL Jr, Valentine JF (2005). Effects of nitrogen concentrations in turtlegrass *Thalassia
testudinum* on consumption by the bucktooth parrotfish *Sparisoma radians*. Mar. Ecol. Prog. Ser.
286:239–248.
- Goldman KJ (2004). Age and growth of elasmobranch fishes. En: Musick JA, Bonfil R (eds), Technical
Manual for Management of Elasmobranchs, Asia Pacific Economic Cooperation and IUCN shark
specialist group publication. Pp. 99–122.
- Gonor JJ (1972). Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson)
(Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. J. Exp. Mar. Biol.
Ecol. 10:89–103.

- Gonor JJ (1973). Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenetic cycles. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 12:45–64.
- Gordon I (1926). The development of the calcareous test of *Echinus milliaris*. Phi. Trans. Royal Soc., London 214: 259-312.
- Grosjean Ph, Spirlet Ch, Jangoux M (1996). Experimental study of growth in the echinoid *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816) (Echinodermata). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 201:173–184.
- Grupe BM (2006). Purple sea urchins (*Strongylocentrotus purpuratus*) in and out of pits: the effects of microhabitat on population structure, morphology, growth, and mortality. M.Sc. Thesis. Department of Biology, University of Oregon. 261 p.
- Gulland JA (1987). Length-based methods in fisheries research: from theory to application. En: Pauli D, Morgan GR (eds). Length-Based Methods in Fisheries Research. ICLARM Conference Proceedings 13:335–342.
- Haag WR, Commens-Carson AM (2008) Testing the assumption of annual shell ring deposition in freshwater mussels. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 65:493–508.
- Hagen NT (1994). Is the righting response a useful indicator of functional well being in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*? En: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (eds) Echinoderms through Time, Proceedings 8th International Echinoderm Conference, A. A. Balkema, Rotterdam. Pp 693–698.
- Hagen NT (1996). Tagging sea urchins: a new technique for individual identification. Aquaculture 139:271–284.

- Halpin PM, Sorte CJ, Hofmann GE, Menge BA (2002). Patterns of variation in levels of Hsp70 in natural rocky shore populations from microscale to mesoscale. *Integ. Comp. Biol.* 42:815–824.
- Hammond LM, Hofmann GE (2010). Thermal tolerance of *Strongylocentrotus purpuratus* early life history stages: mortality, stress-induced gene expression and biogeographic patterns. *Mar. Biol.*
- Heatfield BM (1970). Calcification in echinoderms: effects of temperature and diamox on incorporation of calcium-45 *in vitro* by regenerating spines of *Strongylocentrotus purpuratus*. *Biol. Bull.* 139:151–163.
- Heatfield BM (1971). Growth of the calcareous skeleton during regeneration of spines of the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson): A light and scanning electron microscopic study. *J. Morph.* 134:57–90.
- Helmuth BST, Hofmann RE (2001). Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biol. Bull.* 201: 374–384.
- Hernandez JC, Russell MP (2010). Substratum cavities affect growth-plasticity, allometry, movement and feeding rates in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *J. Exp. Biol.* 213:520–525.
- Hernandez M, Bückle F, Guisado Ch, Baron B, Estavillo N (2004). Critical thermal maximum and osmotic pressure of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* acclimated at different temperatures. *J. Therm. Biol.* 29:231–236.
- Herrero-Ramón MJ (2007). Ritmos de actividad motora, comportamiento alimentario e influencia de la melatonina exógena en peces teleósteos. Tesis doctoral, Universidad de Murcia, España. 176 pp.
- Himmelman JH (1986). Population biology of green sea urchins on rocky barrens. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 33:295–306.

- Hiroyuki I, Tokuda K, Kudo T, Agatsuma Y (2005). Characteristics of annual bands formation as age marker of hatchery-raised and wild sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in Northern Hokkaido, Japan. *Aquacult. Sci.* 53:75–82.
- Hunt HL, Scheibling RE (2001). Patch dynamics of mussels on rocky shores: integrating process to understand pattern. *Ecology* 82:3213–3231.
- Ichinose H, Tokuda K, Kudo T, Agatsuma Y (2005). Characteristics of annual bands formation as age marker of the hatchery-raised and wild sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in Northern Hokkaido, Japan. *Aquacult. Sci.* 53:75–82.
- Iken K, Dubois A (2006). Kelp-grazer interactions in Kachemak Bay, Alaska: grazing activity and chemical defenses and resource allocation in selected kelp species. *N. Pac. Res. Board. Final Rep.* 407:90.
- Jackson JBC (2001). What was natural in the coastal oceans? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98:5411–5418.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.
- James PJ, Heath PL (2008). The effects of season, temperature and photoperiod on the gonad development of *Evechinus chloroticus*. *Aquaculture* 285:67–77.
- James PL, Heck KL (1994). The effects of habitat complexity and light intensity on ambush predation within a simulated seagrass habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 176:187–200.
- Jangoux M, Gosselin P, Larssonneur M, Spirlet Ch, Bucaille D, Catoira-Gómez M (1996). Sea urchin cultivation. Final Report AQ2.530 BFE/European Community. 33 pp.

- Jennings LB, Hunt HL (2010). Settlement, recruitment and potential predators and competitors of juvenile echinoderms in the rocky subtidal zone. *Mar. Biol.* 157:307–316.
- Jennings S, Kaiser MJ (1998). The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 34:201–352.
- Jennings S, Dinmore TA, Duplisea DE, Warr KJ, Lancaster JE (2001). Trawling disturbance can modify benthic production processes. *J. Anim. Ecol.* 70:459–475.
- Jensen M (1969a). Age determination of echinoids. *Sarsia* 37:41–44.
- Jensen M (1969b). Breeding and growth of *Psemmechinus miliaris* (Gmelin). *Ophelia*. 75:65–78.
- Johnson CR, Mann KH (1982). Adaptations of *Strongylocentrotus droebachiensis* for survival on barren grounds in Nova Scotia. En: Lawrence JM (ed) International Echinoderms Conference, Tampa Bay. A. A. Balkema, Rotterdam. Pp.277–283.
- Jones C (1986). Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fish. Bull. U.S.* 84:91–103.
- Jonsson PR, Granhag L, Moschella PS, Åberg P, Hawkins SJ, Thompson RC (2006). Interactions between wave action and grazing control the distribution of intertidal macroalgae. *Ecology* 87:1169–1178.
- Kalvass PE, Hendrix JM, Law PM (1998). Experimental analysis of 3 internal marking methods for red sea urchins. *California Fish and Game* 84:88–99.
- Kawamura K (1974). On the age determining character and growth of a sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* 6:56–61.
- Kelly JR, Scheibling RE, Iverson SJ, Gagnon P (2008). Fatty acid profiles in the gonads of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* on natural algal diets. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 373:1–9.

- Kenner MC (1992). Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: recruitment, mortality, growth, and diet. *Mar. Biol.* 112:107–118.
- Kenner MC, Lares MT (1991). Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 76:303–306.
- Kim BL, Kim JW, Wom SH, Wi CH, Park HY (1997). Effects of complete dark conditions on the growth of four species of juvenile abalones. *Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Institute* 53:103–110.
- Kinne O (1970). *Marine ecology, Volume 1. Environmental factors, part 1. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters.* Wiley-Interscience, New York.
- Kobayashi S, Taki J (1969). Calcification in sea urchins. I. A tetracycline investigation of growth of the mature test in *Strongylocentrotus intermedius*. *Calcif. Tissue Res.* 4:210–223.
- Kramer DE, Nordin DMA (1975). Physical data from a study of size, weight and gonad quality for the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz) over one-year period. *Fish. Res. Board. Can. MS Rep. Series* 1372. 90 pp.
- Ladah LB, Zertuche JA (2007). Survival of microscopic stages of a perennial kelp (*Macrocystis pyrifera*) from the center and the southern extreme of its range in the Northern Hemisphere after exposure to simulated El Niño stress. *Mar. Biol.* 152:677–686.
- Lamare MD, Mladenov PV (2000). Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 243:17–43.
- Lares MT, Pomory CM (1998). Use of body components during starvation in *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225:99–106.

- Lau DCC, Lau SCK, Qian P-Y, Qiu J-W (2009). Morphological plasticity and resource allocation in response to food limitation and hyposalinity in a sea urchin. *J. Shellfish Res.* 28:383–388.
- Lauzon-Guay JS, Scheibling RE (2008). Evaluation of PIT tags in studies of sea urchins: caution advised. *Aquat. Biol.* 2:105–112.
- Lawrence JM (1975). On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 13:213–286.
- Lawrence JM (1987). A functional biology of echinoderms. Croom Helm Ltd. 340 pp.
- Lawrence JM (1990). The effect of stress and disturbance on echinoderms. *Zool. Sci.* 7:17–28.
- Lawrence JM (1991). Analysis of characteristics of echinoderms associated with stress and disturbance. En: Yasumasu T, Oguro C, Suzuki N, Motokawa T (eds). *Biology of Echinodermata*, Balkema, Rotterdam. Pp. 11–26.
- Lawrence JM (2001a). Function of eponymous structures in echinoderms: a review. *Can. J. Zool.* 79:1251–1264.
- Lawrence JM (2001b). The edible sea urchins. En: Lawrence JM (ed) *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier Science, New York. Pp.1–4.
- Lawrence JM, Lane JM (1982). The utilization of nutrients by postmetamorphic echinoderms. En: Jangoux M, Lawrence JM (eds) *Echinoderm Nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam. Pp. 331–371.
- Lawrence JM, Cowell BC (1996). The righting response as an indication of stress in *Stichaster striatus* (Echinodermata: Asteroidea). *Mar. Freshwat. Behav. Physiol.* 27:239–248.
- Leigh EG, Paine RT, Quinn JF, Suchanek TH (1987). Wave energy and intertidal productivity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 84:1314–1318.

- Leighton DL (1971). Grazing activities of benthic invertebrates in southern California kelp beds. *Nova Hedwigia* 32:421–453.
- Levitan DR (1991). Skeletal changes in the test and jaws of the sea urchin *Diadema antillarum* in response to food limitation. *Mar. Biol.* 111:431–435.
- Low CJ (1975). The effect of grouping of *Strongylocentrotus franciscanus*, the giant red sea urchin, on its population biology. Thesis of Doctor of Science, The University of British Columbia, Canada, 122 pp.
- Magurran AE (1991). Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall, London, 179 pp.
- Main KL (1987). Predator avoidance in seagrass meadows: prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. *Ecology* 68:170–180.
- Marie B, Marie A, Jackson DJ, Dubost L, Degnan BM, Milet C, Marin F (2010). Proteomic analysis of the organic matrix of the abalone *Haliotis asinina* calcified shell. *Proteome Sci.* 8:54.
- Martin K, Cailliet MG (1988). Age and growth determination of the bat ray *Myliobatis californica* Gill, in central California. *Copeia* 3:762–773.
- Martinez-Diaz-de-León A (2004). Spatial variability of wave data from Todos Santos Bay, Baja California, México. *J. Coast. Res.* 20:1231–1236.
- Märkel K (1975). Wachstum des Coronarskeletes von *Paracentrotus lividus* Lmk (Echinodermata: Echinoidea). *Zoomorphologie* 82:259–280.
- Mattson WJ Jr (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:119–161.
- McClintock JB, Angus, RA, McClintock FE (2007). Abundance, diversity and fidelity of macro invertebrates sheltering beneath rocks during tidal emersion in an intertidal cobble field: Does the intermediate

- disturbance hypothesis hold for less exposed shores with smaller rocks? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 352:351–360.
- McQuaid CD, Branch GM (1984). Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. Mar. Ecol. Prog. Ser. 19:145–151.
- McShane PE, Anderson OF (1997). Resource allocation and growth rates in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae). Mar. Biol. 128:657–663.
- Meidel SK, Scheibling RE (1998). Size and age structure of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, in different habitats. En: Moi R, Telford M (eds) Echinoderms: San Francisco A. A. Balkema, Rotterdam. Pp. 737–742.
- Meidel SK, Scheibling RE (1999). Effects of food type and ration on reproductive maturation and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar. Biol. 134:155–166.
- Menge BA, Sutherland JP (1976). Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. Amer. Nat. 110: 351–369.
- Metaxas A, Scheibling RE (1993). Community structure and organization of tidepools. Mar. Ecol. Prog. Ser. 98:187–198.
- Miller BA, Emlet RB (1999). Development of newly metamorphosed juvenile sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*): morphology, the effects of temperature and larval food ration, and a method for determining age. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 235:67–90.
- Moore HB (1935). A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part II. J. Biol. Assoc. U.K. Vol. 20:109–128.

- Morales-Nin B (1991). Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. FAO Documento técnico de Pesca. No. 322. Roma, FAO 58 pp.
- Morales-Zúñiga C (1977). Variaciones estacionales de la temperatura en la Bahía de Todos Santos, Baja California. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México, 77pp.
- Morris RH, Abbott DP, Haderlie E (1980). Intertidal invertebrates of California. Stanford University Press, 690 pp.
- Moya A, Tambutté S, Betulucci A, Tambutté E, Lotto S, Vullo D, Supuran CT, Allemand D, Zoccola D (2008). Carbonic Anhydrase in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*: characterization, localization, and role in biomineralization. J. Biol. Chem. 283:25475–25484.
- Munch SB, Mangel M, Conover DO (2003). Quantifying natural selection on body size from field data: winter mortality in *Menidia menidia*. Ecology 84:2168–2177.
- Muus B (1968). A field method for measuring “exposure” by means of plaster balls. A preliminary account. Sarsia 34:61–68.
- Navarrete SA, Castilla JC (2003). Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. OIKOS 100:251–262.
- Neat FC, Wright PJ, Fryer RJ (2008). Temperature effects on otolith pattern formation in Atlantic cod *Gadus morhua*. J. Fish. Biol. 73:2527–2541.
- Neighbors MA, Horn MH (1991). Nutritional quality of macrophytes eaten and not eaten by two temperate-zone herbivorous fishes: a multivariate comparison. Mar. Biol. 108:471–476.
- Newell RC (1973). Factors affecting the respiration of intertidal invertebrates. Amer. Zool. 13:513–528.

- Nishizaki MT, Ackerman JD (2004). Juvenile-adult associations in sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*: is nutrition involved? Mar. Ecol. Prog. Ser. 268:93–103.
- North WJ, Manley S (1986). Macrocystis and its environment, knowns and unknowns. Aquat. Bot. 26:9–26.
- Nott J, Hayne M (2001). High frequency of 'super-cyclones' along the Great Barrier Reef over the past 5 000 years. Nature 413: 508–512.
- Olivares-Bañuelos NC, Enriquez Paredes LM, Ladah LB, De La Rosa J (2008). Population structure of the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* along Baja California peninsula. Fish. Sci. 74:804–812.
- Olive PJ (1980). Growth lines in polychaete jaws (teeth). En: Rhoads DC, Lutz RA (eds), Skeletal Growth of Aquatic Organisms, New York: Plenum Press. Pp. 561–594.
- Olivier F, Retiere C (1998). The role of physical-biological coupling in the benthic boundary layer under megatidal conditions: the case of the dominant species of the *Abra alba* community in the Eastern Baie de Seine (English Channel). Estuaries 21:581–584.
- Osovitz CJ, Hofmann GE (2005). Thermal history-dependent expression of the *hsp70* gene in purple sea urchins: Biogeographic patterns and the effect of temperature acclimation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 327:134–143.
- Paine RT, Vadas RL (1969a). Calorific values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. Mar. Biol. 4:79–86.
- Paine RT, Vadas RL (1969b). The effects of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp on benthic algal populations. Limnol. Oceanogr. 14:710–719.

- Palleiro-Nayar JS (2004). Dinámica de la población de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* sujeta a extracción comercial en Baja California. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE). 74 pp.
- Palleiro-Nayar JS, Salgado-Rogel ML, Aguilar-Montero D (2008). La pesca de erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus*, y su incremento poblacional en Baja California, México. Cienc. Pesq. 16:31–37.
- Pauly D (1983). Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 234. Roma, Italia
- Pearse JS (1981). Synchronization of gametogenesis in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *Strongylocentrotus franciscanus*. En: Clark WH, Adams TS (eds). Advances in Invertebrate Reproduction. Elsevier North Holland, Amsterdam. Pp. 53–68.
- Pearse JS (2006). Ecological role of purple sea urchins. Science 314:940–941.
- Pearse JS, Pearse VB (1975). Growth zones in echinoid skeleton. Am. Zool. 15:731–753.
- Pearse JS, Hines AH (1987). Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: rare recruitment and rapid decline. Mar. Ecol. Progr. Ser. 39:275–283
- Pearse JS, Cameron RA (1991). Echinodermata: Echinoidea. En: Giese CA, Pearse JS, Pearse VB (eds). Reproduction of Marine Invertebrates Volume VI Echinoderms and Lophophorates. The Boxwood Press, Pacific Grove, California. Pp. 513–662.
- Pearse JS, Pearse VB, Davies KK (1986). Photoperiod regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. J. Exp. Zool. 237:107–118.

- Pearse JS, Beyer D, Steele ME (1995). Both photoperiod and diet influence resource partitioning between somatic and somatic growth and gonad growth in sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*). *Amer. Zool.* 35(A):435.
- Pederson HG, Johnson CR (2006). Predation of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* by rock lobsters (*Jasus edwardsii*) in no-take marine reserves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 336:120–134.
- Pederson HG, Johnson CR (2007). Growth and age structure of sea urchins (*Heliocidaris erythrogramma*) in complex barrens and native macroalgal beds in eastern Tasmania. *ICES J. Mar. Sci.* 65:1–11.
- Pereira L, Rasse S (2007). Evaluation of growth and survival of juveniles of the Japanese abalone *Haliotis discus hannai* in two culture systems suspended in tanks. *J. Shell. Res.* 26:769–776.
- Persson L (1985). Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior? *Am. Nat.* 126:261–266.
- Porter ET, Sanford LP, Suttles SE (2000). Gypsum dissolution is not a universal integrator of 'water motion'. *Limnol. Oceanogr.* 45:145–158.
- Quinn BG (1965). Predation in sea urchins. *Bull. Mar. Sci.* 15:259–264.
- Quinn GP, Keough MJ (2003). Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, 537 pp.
- Rhoads DC, Lutz RA (eds) (1980). Skeletal Growth of Aquatic Organisms: Biological Records of Environmental Change. Volume 1, New York, London: Plenum Press, 750 pp.
- Richardson CA, Seed R, Naylor E (1990). Use of internal growth bands for measuring individual and population growth rates in *Mytilus edulis* from offshore production platforms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 66:259–265.

- Richardson CM, Lawrence JM, Watts SA (2011). Factors leading to cannibalism in *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) held in intensive culture. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 399:68–75.
- Roberts-Regan DL, Scheibling RE, Jellett JF (1988). Natural and experimentally induced lesions of the body wall of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Dis. Aquat. Org. 5:51–62.
- Robinson SMC, MacIntire AD (1997). Aging and growth of the green sea urchin. Bull. Aquacult. Assoc. Canada 97:56–60.
- Rogers-Bennett L, Rogers DW, Bennett WA, Ebert TA (2003). Modeling red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) growth using six growth functions. Fish. Bull. 101:614–626.
- Romme WH, Everham EH, Frelich LE, Moritz MA, Sparks RE (1998). Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? Ecosystems 1:524–534.
- Rowley RJ (1990). Newly settled sea urchins in a kelp bed and urchin barren ground: a comparison of growth and mortality. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62:229–240.
- Rudolf VHW (2008). The impact of cannibalism in the prey on predator–prey systems. Ecology 89:3116–3127.
- Russell MP (1987). Life history traits and resource allocation in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 108:199–216.
- Russell MP (2000). Spatial and temporal variation in growth of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the Gulf of Maine, USA. En: Barker M (ed) Echinoderms 2000, Proceedings 10th International Echinoderm Conference A. A. Balkema. Pp. 533–538.
- Russell MP, Meredith RW (2000). Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis*. Invert. Biol. 119:410–420.

- Russell MP, Urbaniak LM (2004). Does calcein affect estimates of growth rates in sea urchins? En: Heinzeller T, Nebelsick JH (eds), Echinoderms: München A. A. Balkema. Pp. 53–57.
- Russo AR (1979). Dispersion and food differences between two populations of the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. J. Biogeogr. 6:407–414.
- Sala E, Graham MH (2002). Community-wide distribution of predator–prey interaction strength in kelp forests. PNAS 99:3678–3683.
- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien ML (1998). Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. Oikos 82:425–439.
- Salas-Garza A, Carpizo-Ituarte E, Parés-Sierra G, Martínez-López R, Quintanilla-Rodriguez R (2005). Producción de juveniles de erizo *Strongylocentrotus franciscanus* (Echinodermata: Echinoidea) en Baja California, México. Rev. Biol. Trop. 53:345–355.
- Santos R, Flammang P (2007). Intra- and interspecific variation of attached strength in sea urchins. Mar. Ecol. Progr. Ser. 332:129–142.
- Santos R, Gorb S, Jamar V, Flammang P (2005). Adhesion of echinoderm tube feet to rough surfaces. J. Exp. Biol. 208:2555–2567.
- Scheibling RE, Stephenson RL (1984). Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) off Nova Scotia, Canada. Mar. Biol. 78:153–164.
- Schramm HL (1989). Formation of annuli in otoliths of Bluegills. Trans. Amer. Fish. Soc. 118:546–555.
- Scrosati R, Heaven C (2007). Spatial trends in community richness, diversity, and evenness across rocky intertidal environmental stress gradients in eastern Canada. Mar. Ecol. Progr. Ser. 342:1–14.

- Searcy-Bernal R, Gorrostieta-Hurtado E (2007). Effect of darkness and water flow rate on survival, grazing and growth rates of abalone *Haliotis rufescens* postlarvae. J. Shellfish Res. 26:789–794.
- Shan X, Xiao Z, Huang W, Dou S (2008). Effects of photoperiod on growth, mortality and digestive enzymes in miiuy croaker larvae and juveniles. Aquaculture 281:70–76
- Shears NT, Babcock RC (2003). Continuing trophic cascade effects after 25 years of no-take marine reserve protection. Mar. Ecol. Progr. Ser. 246:1–16.
- Shelton AO, Woodby DA, Hebert K, Witman JD (2006). Evaluating age determination and spatial patterns of growth in red sea urchins in Southeast Alaska. Trans. Am. Fish. Soc. 135:1670–1680.
- Shimizu M (1970). Calcification in sea urchins–II. The seasonal changes of protein concentration and electrophoretic patterns of borth proteins and mucopolisaccharides in the perivisceral fluid of the sea urchin. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 36:377–384.
- Smith AB (1980). Stereom microstructure of the echinoid test. Spec. Pap. Palaentolol. 25:1–81.
- Smith AC (2009). Environmental and life-history factors influencing juvenile demography of a temperate reef fish. Ph.D. in Marine Biology Thesis, Victoria University of Wellington, 150 pp.
- Smith BD, Botsford LW, Wing SR (1997). Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example. Can. J. Fish.Aquat. Sci. 55:1236–1247.
- Sogard SM (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. Bull. Mar. Sci. 60:1129–1157.
- Somero GN (2002). Thermal physiology and vertical zonation of intertidal organisms: optima, limits, and cost of living. Integr. Comp. Biol. 42:780–789.

- Steinberg PD (1988). The effects of quantitative and qualitative variation in phenolic compounds on feeding in three species of marine invertebrate herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 120:221–237.
- Sumich JL, McCauley JE (1973). Growth of a sea urchin *Allocentrotus fragilis*, off the Oregon Coast. *Pac. Sci.* 27:156–167.
- Swan EF (1961). Some observations on the growth rate of sea urchins in the genus *Strongylocentrotus*. *Biol. Bull.* 120:420–427.
- Taki J (1972a). A tetracycline labeling observation of growth zones in the test plate of *Strongylocentrotus intermedius*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 38:117–121.
- Taki J (1972b). A tetracycline labeling observation on growth zones in the jaw apparatus of *Strongylocentrotus intermedius*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish* 38:181–188.
- Taki J (1978). Formation of growth lines in test plates of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*, reared with different algae. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 44:955–960.
- Taubert BD, Coble DW (1977). Daily increments in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34:332–340.
- Tegner MJ (2007). The ecology of *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. En: Lawrence JM (ed). *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Developments in agriculture and fisheries science 37. Elsevier Science B.V., Oxford. Pp. 307–329.
- Tegner MJ, Dayton PK (1981). Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5:255–268.

- Tegner MJ, Dayton PK, Edwards PB, Riser KL (1995). Sea urchin cavitation of giant kelp (*Macrocystis pyrifera* C. Agardh) holdfasts and its effects on kelp mortality across a large California forest. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 191:83–99.
- Tegner MJ, Dayton PK, Edwards PB, Riser KL (1996). Is there evidence for long-term climatic change in southern California kelp forests? CalCOFI Rep. 37:111–126.
- Thornber CS, Jones E, Stachowicz JJ (2008). Differences in herbivore feeding preferences across a vertical intertidal gradient. Mar. Ecol. Prog. Ser. 363:51–72.
- Thorson G (1964). Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine invertebrates. Ophelia 1:167–208.
- Tomanek L, Helmuth B (2002). Physiological Ecology of Rocky Intertidal Organisms: A Synergy of Concepts. Integ. Comp. Biol. 42:771–775.
- Treble MA, Campana SE, Wastle RJ, Jones CM, Boje J (2008). Growth analysis and age validation of a deepwater Arctic fish, the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 5:1047–1059.
- Tsao F (2005). Deep-sea corals are long-lived historians. J. Mar. Educ. 21:22–23.
- Underwood AJ, Chapman MG (2000). Variation in abundances of intertidal populations: consequences of extremities of environment. Hydrobiologia, 426:25–36.
- Vadas RL, Wright WA, Mille SL (1990). Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. Mar. Ecol. Progr. Ser. 61:263–272.
- Vélez-Andrade LV (1997). Crecimiento y desarrollo gonadal del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* en las islas de Todos Santos, Baja California, México. Tesis de Maestría, CICESE, 75 pp.

- Walker MM (1981). Influence of season on growth of the sea urchin *Evechinus chloroticus*. NZ J. Mar. Freswat. Res. 15:201–205.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science 276:122–126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. Nature 400:664–667.
- West GB, Savage VM, Gillooly J, Enquist BJ, Woodruff WH, Brown JH (2003). Why does metabolic rate scale with body size? Nature 421:713.
- Witman JD, Dayton P (2001). Rocky subtidal communities. En: Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (eds). Marine Community ecology, Sinauer Associates, Sunderland. Pp. 339-366.
- Woods CMC, James PJ (2005). Evaluation of passive integrated transponder tags for individually identifying the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Valenciennes). Aquacult. Res. 36:730–732.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2001). Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. Science 314:787–790.
- Yatsuya K, Nakahara H (2004). Density, growth and reproduction of the sea urchin *Anthocidaris crassispina* (A. Agassiz) in two different adjacent habitats, the *Sargassum* area and *Corallina* Area. Fish. Sci. 70:233–240.
- Zapata O, McMillan C (1979). Phenolic acids in seagrasses. Aquat. Bot. 7:307–317.
- Zar JH (1999). Biostatistical Analysis. 4th Edition. Prentice Hall, New Jersey, USA.