

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



“Variabilidad geográfica de los erizos de mar en el Pacífico de Baja California en respuesta a las recientes anomalías de temperatura”

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS

PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

DANIELA MICHEL AMADOR DÍAZ GONZÁLEZ

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. DICIEMBRE, 2022.

DEDICATORIA

A Daniela (mi persona) por haber demostrado ser una persona fuerte y resiliente en estos años.

“No diré que todo mejora, pero todo toma forma. Vas por el camino correcto. No por el camino de la felicidad. Vas por el camino correcto que te enseña la fortaleza, resiliencia y valentía que tienes en el interior”

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y la Facultad de Ciencias Marinas, quienes ofertan el programa de Posgrado Maestría de Oceanografía Costera y me permitió mejorar en mi desarrollo académico.

También agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca nacional brindada durante dos años para llevar a cabo mi programa de Maestría en el Posgrado de Oceanografía Costera.

Un agradecimiento importante a las asociaciones/organizaciones y buzos monitores (INAPESCA, COBI, MexCal) que han tenido el compromiso de desarrollar monitoreos anuales en diferentes sitios del pacifico de la península de Baja California. Además de proporcionarme los datos para la elaboración de este proyecto. Sin su esfuerzo, definitivamente, no hubiera sido posible realizar este estudio.

A los investigadores que formaron parte de mi comité: Dr. Rodrigo Beas Luna, Dr. Julio Lorda Solórzano, Dr. Héctor Reyes Bonilla y al Dr. Luis Malpica Cruz por la disposición y los comentarios de retroalimentación que sirvieron para obtener un mejor resultado del trabajo.

Es necesario dar un especial agradecimiento al equipo de MexCal por permitirme participar en los monitoreos ecológicos anuales e involucrarme en el desarrollo de proyectos de mis compañeros, también abrieme las puertas para una convivencia en un lugar nuevo para mí

Por último, pero no menos importante, a mi familia, Rodrigo y las personas que estuvieron y se mantuvieron presentes a lo largo de estos años para empujarme, y en ocasiones, sostenerme y no dejar de apoyarme en mi desarrollo personal ni académico.

RESUMEN

Recientemente, el pacífico mexicano ha experimentado un fuerte impacto en sus ecosistemas marinos debido a anomalías de temperatura, los cuales se presentan cada vez con una mayor frecuencia e intensidad por el cambio climático. Estos fenómenos han logrado modificar los límites de distribución de las especies marinas hacia los polos, dando lugar al concepto de tropicalización. La península de Baja California es una zona idónea para el entendimiento de este proceso por ser una zona de transición entre los ecosistemas subtropicales y templados. Además de resguardar a grupos taxonómicos bioindicadores de los ecosistemas marinos como los erizos de mar. El objetivo del presente estudio es documentar el cambio de la distribución de las especies de erizo de mar que se encuentran en las costas del pacífico de Baja California en los últimos años. Los datos obtenidos por tres programas de monitoreos contemplando años desde 2004 al 2020, se analizaron mediante modelos multivariados como: modelo lineal generalizado, escalamiento multidimensional bidimensional, dendograma y un análisis de similitud. Se registraron 7 especies en la región. La estructura comunitaria si se vio modificada durante y después del evento The Blob+ENSO a nivel local y regional. En especies como *S. purpuratus*, *M. franciscanus*, *C. coronatus* y *A. stellata* observamos cambios en la probabilidad de presencia a través de los años y en relación a la latitud como respuesta a las anomalías de temperatura. Asimismo, registramos a *E. thoursii* y *E. vanbrunti* fuera de su límite norte, reportando nuevos registros.

ABSTRACT

Recently, the Mexican Pacific has experienced a strong impact on its marine ecosystems due to temperature anomalies, these events occur with increasing frequency and intensity due to climate change. These phenomena have modified the limits distribution of marine species towards the poles, giving rise to the concept of tropicalization. The Baja California peninsula is an ideal area to understand this tropicalization process because it is a transition zone between subtropical and temperate ecosystems. It is a region where bioindicator taxonomic groups of marine ecosystems, such as sea urchins are protected. To protect bioindicator taxonomic groups of marine ecosystems such as sea urchins. The aim of this study is to document the change in the distribution of sea urchin species found on the Pacific coast of Baja California in recent years. The data obtained by three monitoring programs contemplating years from 2004 to 2020, are analyzed using multivariate models as: generalized linear model, multidimensional scaling, dendrogram, and a similarity analysis. In the study area, 7 species were recorded. The community structure did change during and after The Blob+ENSO event at the local and regional level. We observed changes in the presence probability through the years and in relation to latitude in response to temperature anomalies in *S. purpuratus*, *M. franciscanus*, *C. coronatus* and *A. stellata*. In addition, we recorded *E. thouarsii* and *E. vanbrunti* outside their northern limit, reporting new records of this species.

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA**

**VARIABILIDAD GEOGRÁFICA DE LOS ERIZOS DE MAR EN EL PACÍFICO
DE BAJA CALIFORNIA EN RESPUESTA A LAS RECIENTES ANOMALÍAS
DE TEMPERATURA**

T E S I S

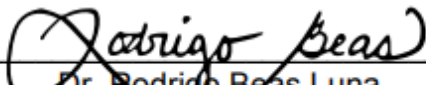
**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE**

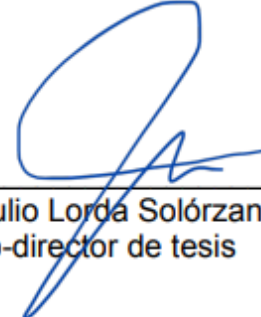
MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA


PRESENTA


DANIELA MICHEL AMADOR DÍAZ GONZÁLEZ

Aprobada por:


Dr. Rodrigo Beas Luna
Director de tesis


Dr. Julio Lorda Solórzano
Co-director de tesis


Dr. Luis Malpica Cruz
Sinodal


Dr. Héctor Reyes Bonilla
Sinodal

ÍNDICE GENERAL

Dedicatoria.....	1
Agradecimientos.....	2
Resumen.....	4
Abstract.....	5
Lista de tablas.....	9
Lista de figuras.....	10
Introducción.....	13
Hipótesis.....	17
Objetivos	
Objetivo general.....	17
Objetivos específicos.....	17
Área de estudio.....	18
Metodología	
I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.....	20
II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.....	22
III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).....	24
Resultados	
I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.....	25
I.I. <i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	26
I.II. <i>Mesocentrotus franciscanus</i>	28
I.III. <i>Centrostephanus coronatus</i>	30

I.IV. <i>Arbacia stellata</i>	33
I.V. <i>Eucidaris thouarsii</i>	35
I.VI. <i>Lytechinus pictus</i>	37
I.VII. <i>Echinometra vanbrunti</i>	39
II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.....	42
III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).....	45
Discusión	
I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.....	48
II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.....	57
III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).....	62
Conclusiones.....	67
Literatura citada.....	69
Anexos.....	94

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies de echinoideos registrados en el Noroeste del Pacífico perteneciente a la península de Baja California durante 2004-2020.....	25
Tabla 2. Coeficientes del modelo lineal generalizado binomial de las especies de erizo de mar de la península de Baja California contemplando año, latitud y la interacción entre ambos.....	94
Tabla 3. Coeficientes del modelo lineal generalizado binomial de las especies de erizo de mar de la península de Baja California que no presentaron una interacción entre año: latitud.....	96
Tabla 4. Análisis de similitudes (ANOSIM) de los de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020. Evento: Durante (2013-2016), Post (2017-2020).....	99
Tabla 5. Análisis de similitudes (ANOSIM) de los años 2006 al 2020 del Noroeste del Pacífico.....	99

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ecorregiones de la costa del Noroeste del Pacífico. A: Californiana, B: Suriana.....	18
Figura 2. Área de estudio del Noroeste del Pacífico señalando los sitios censados del 2013-2020.....	23
Figura 3. Abundancia del erizo morado <i>Strongylocentrotus purpuratus</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	26
Figura 4. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Strongylocentrotus purpuratus</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	27
Figura 5. Abundancia del erizo morado <i>Mesocentrotus franciscanus</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	28
Figura 6. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Mesocentrotus franciscanus</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	30
Figura 7. Abundancia del erizo morado <i>Centrostephanus coronatus</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	31
Figura 8. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Centrostephanus coronatus</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	32
Figura 9. Abundancia del erizo morado <i>Arbacia stellata</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	33
Figura 10. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Arbacia stellata</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	34

Figura 11. Abundancia del erizo morado <i>Eucidaris thouarsii</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	35
Figura 12. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Eucidaris thouarsii</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	36
Figura 13. Abundancia del erizo morado <i>Lytechinus pictus</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	37
Figura 14. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Lytechinus pictus</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	39
Figura 15. Abundancia del erizo morado <i>Echinometra vanbrunti</i> en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020.....	40
Figura 16. Probabilidad de presencia del erizo morado, <i>Echinometra vanbrunti</i> , a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.....	41
Figura 17. Escalamiento multidimensional (MDS) de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020.....	43
Figura 18. Dendrograma que define los grupos obtenidos a través del análisis de conglomerados de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020.....	44
Figura 19. Escalamiento multidimensional (MDS) de los años censados del Noroeste del Pacífico.....	46
Figura 20. Dendrograma que define los grupos obtenidos a través del análisis de conglomerados de los años censados del Noroeste del Pacífico (2006-2020)...	47
Figura 21. Especie de erizo de mar <i>Eucidaris thouarsii</i> registrados por externos en la localidad El Rosario durante el 2020 (A) e Isla Guadalupe en el 2021 (B)...	55

Figura 22. Análisis de similitud (ANOSIM) de los de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2016-2020. Evento: Durante (2013-2016), Post (2017-2020).....97

Figura 23. Análisis de similitud (ANOSIM) de los años 2006 al 2020 del Noroeste del Pacífico.....98

INTRODUCCIÓN

Las emisiones antropogénicas de CO₂ están provocando que el clima oceánico cambie a un ritmo sin precedentes. Una de las consecuencias menos estudiadas del calentamiento global son los eventos de ondas de calor marino extremas (marine heatwaves por sus siglas en inglés, MHW) (Sydeman *et al.*, 2013; Frölicher *et al.*, 2018; Pinsky *et al.*, 2020). Las ondas de calor son periodos donde la temperatura superficial del mar aumenta un 90% del promedio, de acuerdo a las variaciones estacionales, y logra persistir durante al menos 5 días consecutivos en un área de hasta miles de kilómetros (Perkins & Alexander, 2013; Hobday *et al.*, 2016; Scannell *et al.*, 2016).

El Océano Pacífico Nororiental experimentó un conjunto de ondas de calor que inició a finales del 2013 por una anomalía de temperatura cálida en la superficie del mar, presentando valores de 2.5-3°C por encima de lo normal (Di Lorenzo & Mantua, 2016). Esta anomalía se atribuye a una cresta atmosférica persistente sobre el Pacífico Nororiental (Bond *et al.*, 2015). Para el verano y otoño del 2014, la masa de agua cálida se logró extender a la zona costera de América del Norte y la temperatura superficial del mar se intensificó alcanzando niveles récord en Baja California. La combinación de estas ondas de calor marinas, que son cada vez más frecuentes junto con el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO), ha resultado en eventos extremos de temperatura con mayor intensidad (Scannell *et al.*, 2016; Holbrook *et al.*, 2019). En el Pacífico Nororiental registraron uno de los más fuertes eventos ENSO con una duración

de la anomalía desde 2013 hasta el 2016 (Di Lorenzo & Mantua, 2016). A dicha anomalía la nombraron “The Blob” por la magnitud y persistencia extraordinaria que tuvo (Bond *et al.*, 2015).

Se conoce que estos fenómenos han logrado impactar los ecosistemas costeros, empujando los límites del rango de distribución de las especies marinas hacia los polos en busca de condiciones ambientales favorables (Cavole *et al.*, 2016; Smale *et al.*, 2017; Pinsky *et al.*, 2020). A dicho cambio de distribución ocasionado por factores oceanográficos se le ha denominado tropicalización. Este concepto se puede definir como el incremento en el radio de distribución de especies de latitudes ecuatoriales con afinidades térmicas relativamente más cálidas hacia climas templados (Wernberg *et al.*, 2013; Vérges *et al.*, 2014). La tropicalización puede provocar, tanto una modificación en la composición de los organismos que constituyen una comunidad que vive en latitudes altas, como en sus interacciones (Bates *et al.*, 2013; Wernberg *et al.*, 2013; Vérges *et al.*, 2014). Sin embargo, también se ha detectado que las especies pueden presentar otras respuestas, como expansión y contracción de su rango de distribución ante estas anomalías del calentamiento del océano (Lonhart *et al.*, 2019).

Las anomalías positivas de temperatura que se presentaron en los últimos años en el Océano Pacífico Noreste han causado cambios en la distribución geográfica de varios grupos taxonómicos desde Washington hasta Baja California (Lonhart *et al.*, 2019; Beas-Luna *et al.*, 2020). Uno de los grupos taxonómicos en los cuales se ha observado cambios de distribución son los

erizos de mar pertenecientes a la clase echinoidea, quienes son mayormente especies herbívoras (Foo *et al.*, 2014; Ling *et al.*, 2015). En muchas regiones del océano, desde ecosistemas templados hasta tropicales, los erizos de mar son considerados bioindicadores, porque son capaces de alterar el hábitat donde viven, por la influencia que tiene su abundancia desproporcionada (Alcoverro & Mariani, 2022; Sumi & Scheibling, 2005). Los erizos son organismos que se encuentran vinculados con la presencia de algas por ser su principal fuente de alimento (Beas-Luna & Ladah, 2014). Por lo tanto, en las regiones templadas, los cambios en especies claves como los erizos de mar pueden provocar la deforestación y pueden llegar a comprometer los servicios ecosistémicos que brindan (Vergés *et al.*, 2014). En las zonas tropicales y subtropicales, la actividad ramoneadora favorece a las altas tasas de bioresión en los arrecifes de corales, incidiendo de manera positiva en el equilibrio del carbonato en el sistema arrecifal y mejora el reclutamiento de los corales escleractinios (Bellwood *et al.*, 2004; Idjadi *et al.*, 2010). Por ello, los cambios en la herbivoría en los sistemas marinos pueden causar cambios de fase en la comunidad, eliminando los organismos dominantes y siendo reemplazados por un grupo diferente (Johnson *et al.*, 2011; Vergés *et al.*, 2014).

La costa Pacífica de las Californias es de importancia para el estudio y entendimiento del evento de tropicalización porque se ubica en una zona de transición entre climas subtropicales y templados, siendo Punta Eugenia, BC, como el límite sur de la distribución de los bosques de kelps (figura 1). Se debe

de considerar que esta región del Océano Pacífico es productiva y cuenta con diferentes especies marinas relevantes en la pesca comercial, entre ellas el erizo rojo de mar (*Mesocentrotus franciscanus*), que ha sido recientemente afectado por aumentos en la temperatura del mar (Ramírez-Félix & Manzo-Monroy, 2004; Medellín-Ortiz *et al.*, 2020). Estas altas temperaturas han afectado a otros recursos pesqueros templados y han causado un impacto económico debido al colapso de algunas pesquerías y el turismo (Rogers-Bennett *et al.*, 2011; Rogers-Bennett y Catton, 2019).

Debido a la combinación de las características ecológicas del erizo de mar y los escenarios climáticos futuros, el seguimiento de los cambios de distribución en este grupo taxonómico mejorará nuestra comprensión de los efectos del cambio climático en los ecosistemas marinos.

HIPÓTESIS

Las especies de equinoideos con afinidades templadas mostrarán una disminución en sus rangos de distribución. En contraste los equinoideos con afinidad tropical ampliarán su distribución hacia nuevas zonas cálidas ubicadas en mayores latitudes en respuesta a las recientes anomalías de temperatura registradas en el Pacífico Nororiental.

OBJETIVOS:

Objetivo general:

Documentar el cambio de la distribución de las especies de erizo de mar en las costas del Pacífico de Baja California.

Objetivos específicos:

- Definir si existen cambios en la distribución de las especies de equinoideos en los últimos 15 años en el pacífico de la península de Baja California.
- Comparar el efecto en la estructura de la comunidad de erizos antes y después de una anomalía de calor (2013-2020).
- Comparar el cambio en la estructura de la comunidad de erizos a nivel regional a través de los años (2006-2020).

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo a lo largo de la costa del Noroeste del Pacífico. Incluimos la zona del norte de Baja California en Ensenada hasta La Bocana, localizada en la parte sur de la Península de Baja California, logrando cubrir aproximadamente 858 km de costa (figura 1).

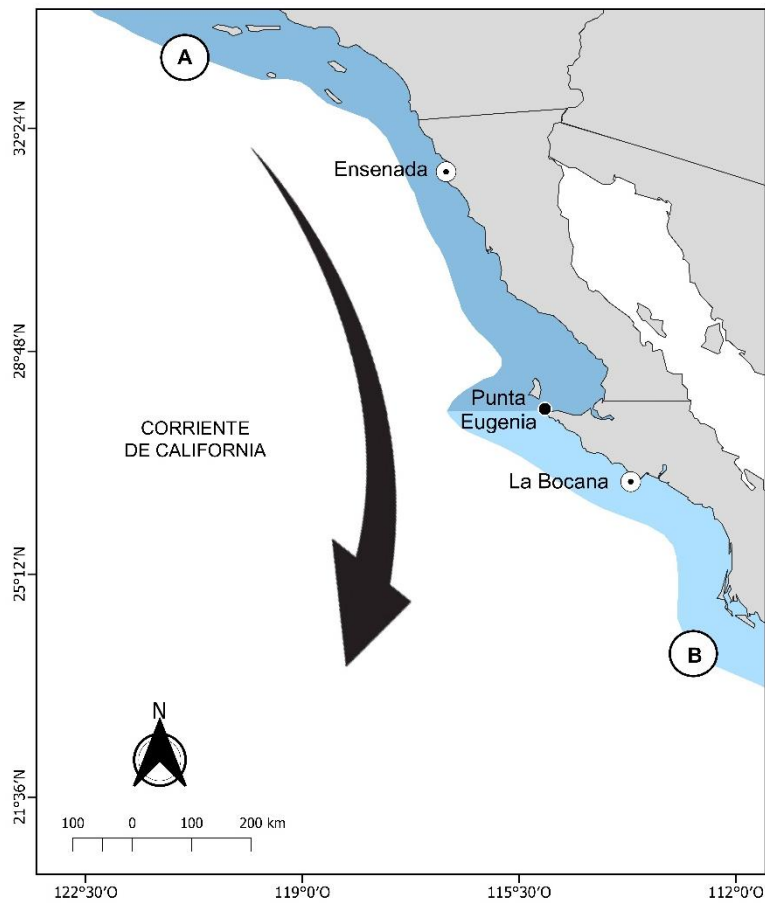


Figura 1. Ecorregiones de la costa del Noroeste del Pacífico. A: Californiana, B: Suriana.

Señala el límite norte y sur de la zona de estudio.

Es una zona donde el patrón de circulación se ve influenciado principalmente por el flujo de la Corriente de California (CC) (Smith & Moser, 2003). La CC es una corriente superficial que va de los 0 a los 300 metros de profundidad y lleva agua fría al largo de la costa oeste de América del Norte en dirección al Ecuador (Reid Jr & Schwartzlose, 1962). Además, se caracteriza por tener una baja salinidad y un alto oxígeno disuelto (Lynn *et al.*, 1982). En la parte central y sur de California, la corriente ocurre a los 300-400 km de la costa y frente a la península de Baja California es dentro de los 200 km (Lynn & Simpson, 1987). Es en esta región sur donde se da una fuerte variabilidad estacional e interanual de la productividad (Gaxiola-Castro *et al.*, 2008) y procesos locales de mesoescala como son surgencias costeras, remolinos y frentes (Lynn & Simpson, 1987).

El área de estudio abarca dos provincias biogeográficas, la Californiana y la Suriana. Estas se diferencian por variables oceanográficas como la temperatura que a su vez influyen en la distribución de las especies (Wilkinson *et al.*, 2009). La ecorregión Californiana al norte, va desde Punta Concepción en California hasta Punta Eugenia, Baja California Sur (28°-35° latitud norte) y es considerada como una zona templada-cálida. La ecorregión Suriana es la transición a un sistema que tiene características subtropicales, llegando a Cabo San Lucas, Baja California Sur (28°-23° latitud norte) (Valentine, 1966).

MÉTODOLOGÍA

I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.

Para analizar, definir y graficar la distribución de las diferentes especies de erizo, compilamos datos de las abundancias en la región de tres fuentes principales. La primera fuente es de datos de abundancia de erizos de los años 2004-2006 que fueron proporcionados por el Dr. Julio Palleiro (ex director general Adjunto de Investigación Pesquera en el Atlántico). La información con los registros más recientes, en el periodo 2006-2020 fue proporcionada por dos de los programas de monitoreo ecológico submarino activos en la región: COBI (Comunidad y Biodiversidad, A. C.) y MexCal (Manejo de Ecosistemas por las Californias; mex-cal.org/) que, a partir del 2006 y 2016, respectivamente; realizan constantemente monitoreos ecológicos en diferentes sitios a lo largo de la península. Esta integración nos permitió abarcar la distribución de la comunidad de erizos en dos provincias biogeográficas: La templada-cálida (Ensenada hasta Punta Eugenia, Baja California) y subtropical (Punta Eugenia a Cabo San Lucas, Baja California Sur).

Los datos de los monitoreos por parte de INAPESCA fueron obtenidos por medio de monitoreos subacuático con equipo de buceo autónomo en donde estiman la abundancia y talla del erizo rojo (*M. franciscanus*) y morado (*Strongylocentrotus purpuratus*). Durante estos monitoreos se realiza un transecto de banda de 10 metros de longitud por 2 de ancho, obteniendo un área muestreada de 20m². De manera similar se obtienen los datos de monitoreo

ecológico de los programas de MexCal y COBI, que utilizan observadores entrenados para la colección de datos. Sin embargo, en el caso de estos dos programas de monitoreo, el transecto de banda para la estimación de la abundancia y talla de las diferentes especies de erizo es de 30 metros de largo por 2 de ancho (60m²). En todos los programas de monitoreo la profundidad varía entre los 5 y los 20m de profundidad. La información es registrada por buzos monitores en tablas acrílicas o en hojas sumergibles para posteriormente, transcribir los datos a una hoja de cálculo para su análisis. Los datos obtenidos durante los muestreos fueron digitalizados y ordenados por año, región, sitio de muestreo con sus respectivas coordenadas geográficas, especies y frecuencia.

Para integrar, visualizar y analizar los datos, utilizamos una serie de paqueterías computacionales. Primero creamos una tabla de datos en Excel (Microsoft Office, 2019). Posteriormente utilizamos el lenguaje de programación de código abierto R versión 4.0.2 (R Core Team, 2020) haciendo uso de la paquetería Tidyverse (Wickham *et al.*, 2019) para curar e indexar la información.

La relación de los años y la latitud en la presencia de las especies de erizo de mar dentro del área de estudio lo probamos utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) en R y complementando con el programa de análisis estadísticos JMP versión 17.0 (2022). El modelo utilizó como variable dependiente nominal la presencia/ausencia de las especies y las variables independientes continuas de los años monitoreados, latitud y su interacción.

$$GLM = \textit{Presencia/ausencia} \sim (\textit{Año} * \textit{Latitud}) + \textit{Año} + \textit{Latitud}$$

Utilizamos un criterio estadístico para definir la significancia del modelo. Es decir, si el valor de la p es menor a 0.05, o si la r es mayor a 0.3 el modelo resultado es significativo. En caso de no existir una interacción entre ambos factores, eliminamos dicha interacción del modelo final usando únicamente las variables independientes de los años y latitudes.

$$GLM = \textit{Presencia/ausencia} \sim \textit{Año} + \textit{Latitud}$$

II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.

Para comparar la estructura de la comunidad de erizos antes y después de una anomalía de calor realizamos dos análisis multivariados. Estos son denominados escalamiento multidimensional (MDS) bidimensional con distancia euclidiana y análisis de conglomeración (cluster; Clarke & Warwick, 2001) utilizando el programa PRIMER 6.1.6. Para determinar si hubo un efecto por el fenómeno de The Blob + ENSO en la región del Pacífico de la península se tomaron en cuenta los sitios monitoreados durante los años 2013-2016 (durante el evento) y 2017-2020 (después del evento).

Previo a iniciar el análisis exploratorio, estandarizamos los datos de densidades para ajustarlos a un modelo normal y sean uniformes para el análisis en el software Minitab 16. Esto se hizo mediante la ecuación de normalización de t de student (también conocida como z-score):

$$Z = \frac{X - \bar{X}}{S}$$

Dónde: X = valor, \bar{X} = media y S = Desviación estándar.

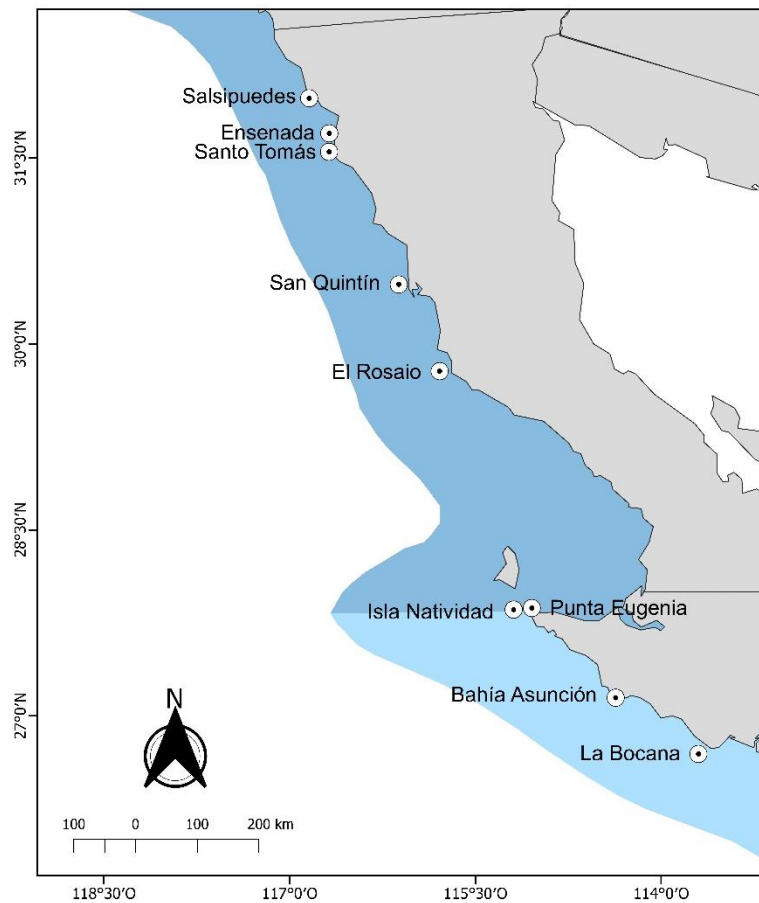


Figura 2. Área de estudio del Noroeste del Pacífico señalando los sitios censados del 2013-2020.

Posteriormente, para determinar si hay diferencias significativas entre las agrupaciones creadas entre los sitios censados y los años, utilizamos un análisis de similitud (ANOSIM). Para esto utilizamos métodos de permutaciones en la matriz de semejanza obtenida por el MDS.

III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).

Para determinar si hay un cambio en la estructura de la comunidad de erizos de mar de manera general dentro del área de estudio, realizamos nuevamente un MDS con distancia euclidiana y un análisis de similitud, utilizando el programa PRIMER 6.1.6 (2014). En este caso utilizamos los datos de los años 2006 al 2020. Los sitios contemplados fueron Ensenada, El Rosario, Isla Natividad, Punta Eugenia y La Bocana, debido a la constancia de los monitoreos ecológicos en los años previamente mencionados.

RESULTADOS

I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.

Con un total de 2545 transectos, encontramos variabilidad espacial y temporal en la comunidad de erizos de mar en la zona de transición entre la ecorregión californiana y suriana. La comunidad de equinoideos en esta zona (entre los 24°-32° de latitud) está representada por un total de 7 especies de erizos de mar, las cuales se encuentran distribuidas en 7 familias (tabla 1). Esta es la información sobre su distribución más actualizada hasta el momento porque describe las densidades de estas especies del 2004 al 2020.

Tabla 1. Especies de equinoideos registrados en el Noroeste del Pacífico perteneciente a la península de Baja California durante 2004-2020.

Clase	Orden	Familia	Especie
Echinoidea	Arbacioida	Arbaciidae	<i>Arbacia stellata</i> (Blainville, 1825)
		Echinometridae	<i>Echinometra vanbrunti</i> (A. Agassiz, 1863)
		Toxopneustidae	<i>Lytechinus pictus</i> (Verrill, 1867)
		Strongylocentrotidae	<i>Mesocentrotus franciscanus</i> (A. Agassiz, 1863) <i>Strongylocentrotus purpuratus</i> (Stimpson, 1857)
	Cidaroida	Cidaridae	<i>Eucidaris thouarsii</i> (L. Agassiz & Desor, 1846)
		Diadematoida	Diadematidae

I.I.- Strongylocentrotus purpuratus

El erizo morado es una de las especies más abundante en el Pacífico Noroeste. Se le puede encontrar en densidades de hasta alrededor de 25 erizos/m² en un solo sitio de monitoreo. Es una especie que se distribuye principalmente en la región norte de la península (figura 3). Su límite de distribución sur son los 27.49°N. Sin embargo, sus densidades en dicha latitud han disminuido a partir del 2015 encontrando hasta 0.016 erizos/m², cuando anteriormente se registraban más de 20.83 erizos/m². Actualmente la mayor presencia de la especie se encuentra entre los 31-32°N.

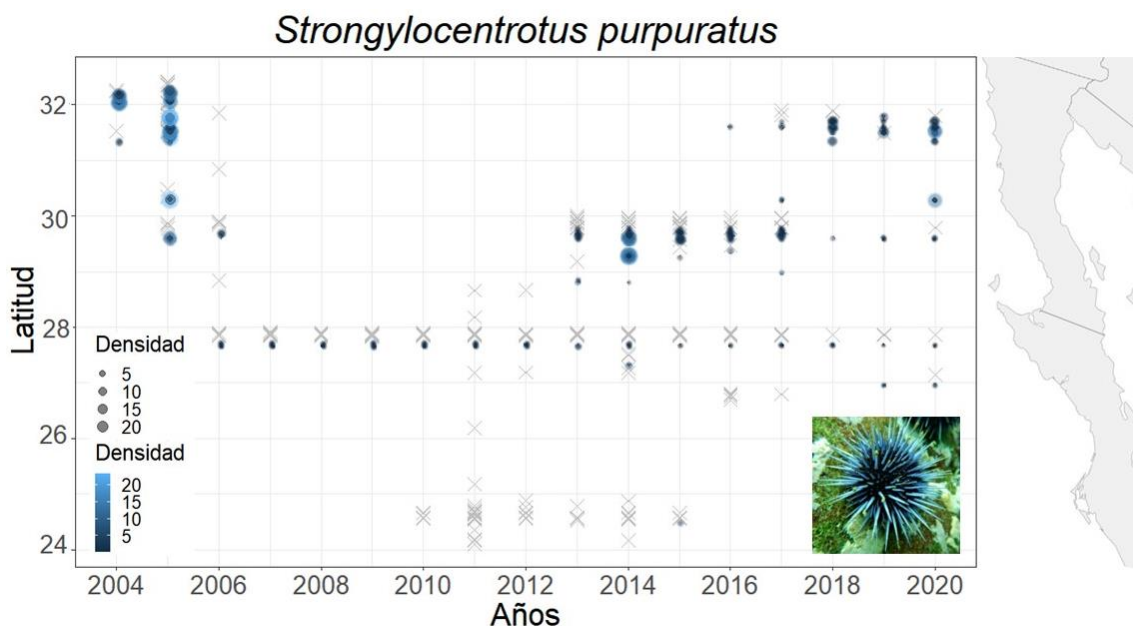


Figura 3. Abundancia del erizo morado *Strongylocentrotus purpuratus* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las "x" denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

En el MLG encontramos que las variables de latitud, año y la interacción fueron significativas ($p < 0.0001$; anexos tabla 2). La probabilidad de presencia de la especie a través de los años ha aumentado en las latitudes altas (figura 4B), mientras ha disminuido en las latitudes bajas (figura 4A).

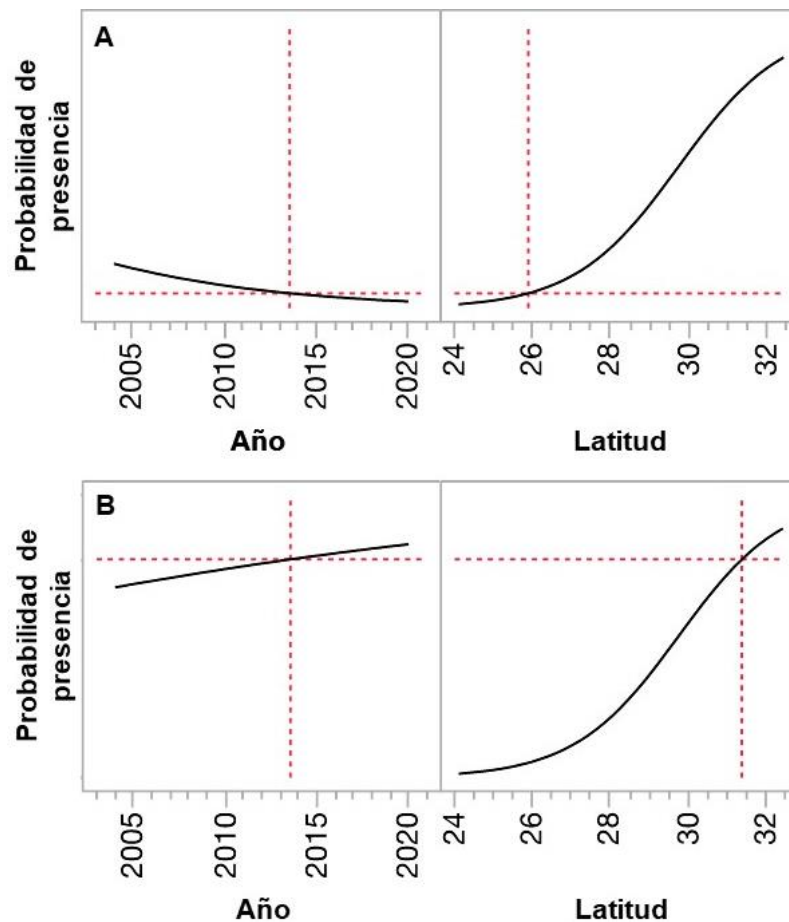


Figura 4. Probabilidad de presencia del erizo morado, *Strongylocentrotus purpuratus*, a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

I.II.- Mesocentrotus franciscanus

Se ha registrado hasta una abundancia de 13.5 erizos/m² por sitio censado. Su distribución se localizaba primordialmente entre los 29-32°N (figura 5). Su límite sur son los 24.78°N, teniendo un registro de 0.83 erizos/m² en el año 2013. En los años recientes su distribución se ha desplazado hacia los 31-32°N, viéndose modificado su límite sur a los 27.18 °N. Además, las densidades de la especie disminuyeron hasta más de un 50% en los últimos años.

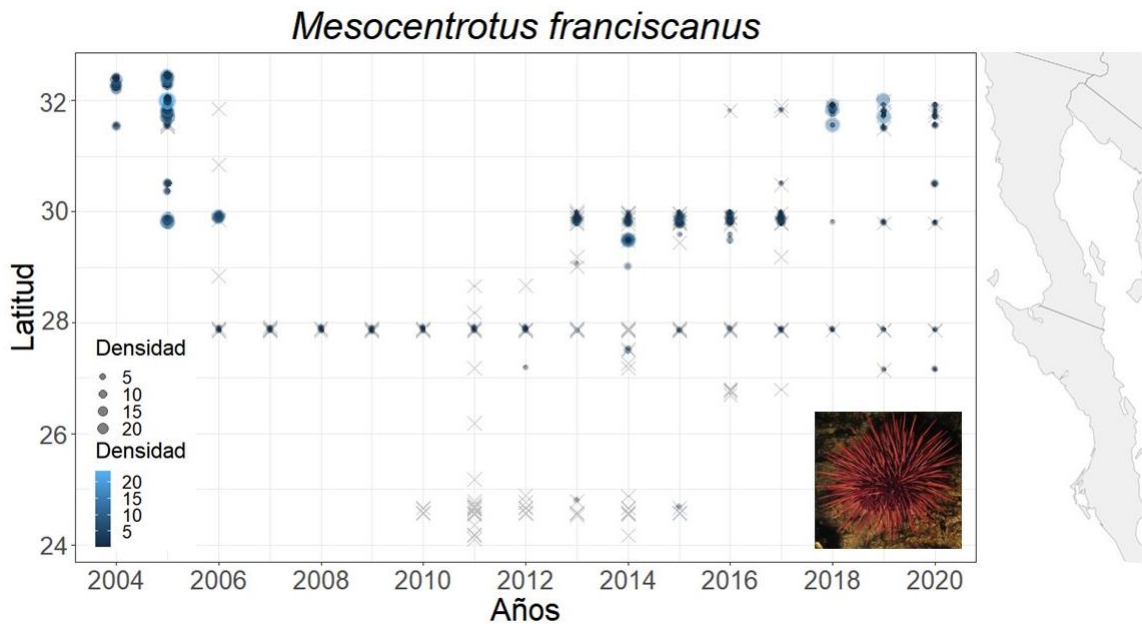


Figura 5. Abundancia del erizo rojo *Mesocentrotus franciscanus* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las "x" denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

La presencia/ausencia de la especie presenta una interacción con las variables del año y la latitud ($p=0.0288$; anexos tabla 2). La probabilidad de presencia del erizo rojo a lo largo de los años ha sido menor en las latitudes intermedias comparado con las latitudes más altas (figura 6). Esto coincide con la distribución que determinamos mediante los monitoreos de la región. Sin embargo, el decremento del erizo por año no es significativo ($p=0.0614$). Conforme nos desplazamos hacia las altas latitudes del Pacífico, es más probable encontrar la presencia del erizo en relación latitudes más bajas ($p=0.0253$).

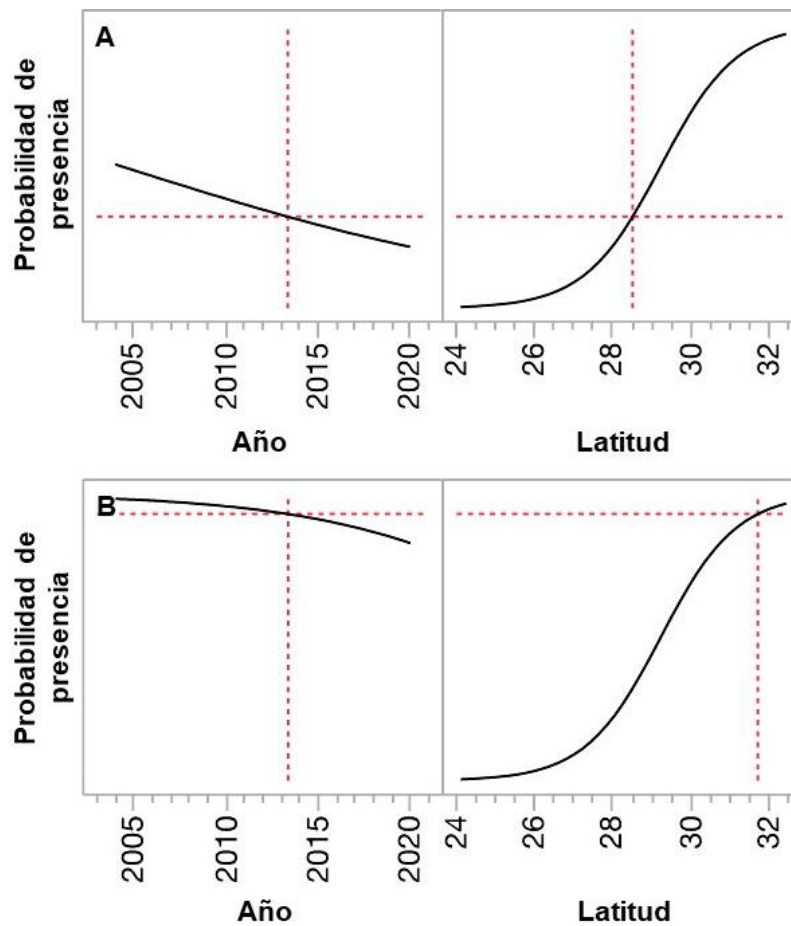


Figura 6. Probabilidad de presencia del erizo rojo, *Mesocentrotus franciscanus*, a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

I.III.- Centrostephanus coronatus

El erizo coronado es una especie que se distribuye principalmente en sitios cercanos a la latitud 28°N (figura 7). Se llegó a contabilizar alrededor de 8.3 erizos/m² en una única localidad en el 2011. El registro más sureño que se tiene dentro de la región es 24.16°N. A partir del 2017, el límite norte de su distribución aumentó, encontrándose hasta 31.31°N. Actualmente, las mayores densidades

se han observado entre las latitudes 31-32°N, registrando hasta 2.58 erizos/m² por sitio. Cabe mencionar que, en el año 2005 se encontró esta especie en tres localidades diferentes al norte del área de distribución aquí reportada (entre los 31.52-31.53°N) con densidades entre 0.1-0.25 erizos/m².

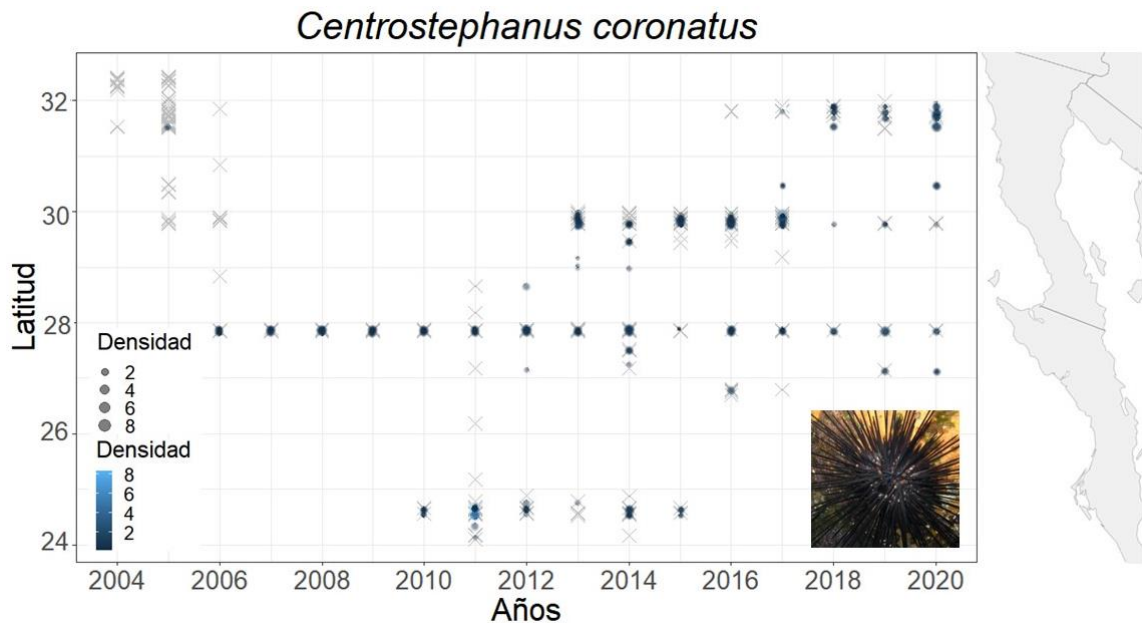


Figura 7. Abundancia del erizo coronado *Centrostephanus coronatus* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las “x” denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

La interacción entre el año y la latitud del erizo coronado, a pesar de resultar significativo ($p < 0.0001$; figura 8), el ajuste resultó muy bajo ($r^2 = 0.03322$; anexos tabla 2). Por lo tanto, el modelo no explica de manera confiable la variación en ausencia/presencia de la especie. Observamos que la probabilidad

de presencia del erizo ha aumentado anualmente en los sitios muestreados al norte, mientras ha disminuido en los sitios del sur ($p < 0.0001$), y se distribuye a lo largo del área de estudio ($p < 0.0001$). Sin embargo, por el valor del ajuste resulta no ser significativo.

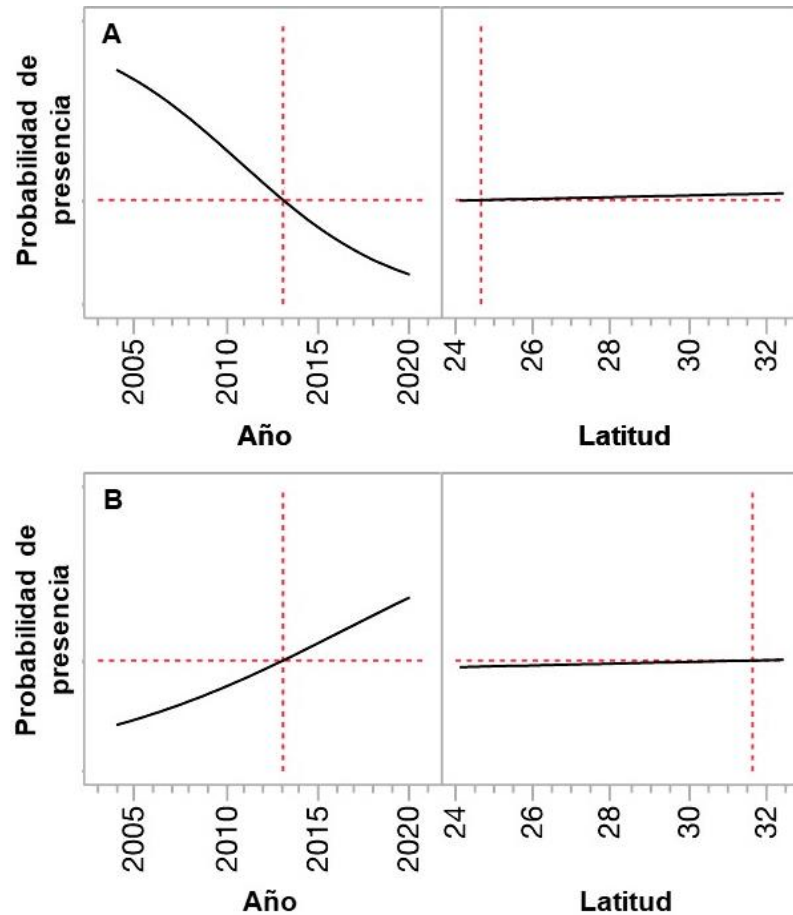


Figura 8. Probabilidad de presencia del erizo coronado, *Centrostephanus coronatus*, a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

I.IV.- *Arbacia stellata*

Los primeros registros que obtuvimos de *A. stellata* fueron en el 2016 en localidades cercanas a los 26.70°N en donde se registraron densidades de 0.03 erizos m⁻² (figura 9). Sin embargo, para el año 2020 la mayor densidad registrada fue de 6.66 erizos m⁻² mientras que las menores densidades se presentaron en la región sur del área de estudio. Estos datos sugieren que aumentó su distribución llegando hasta los 32°N de latitud.

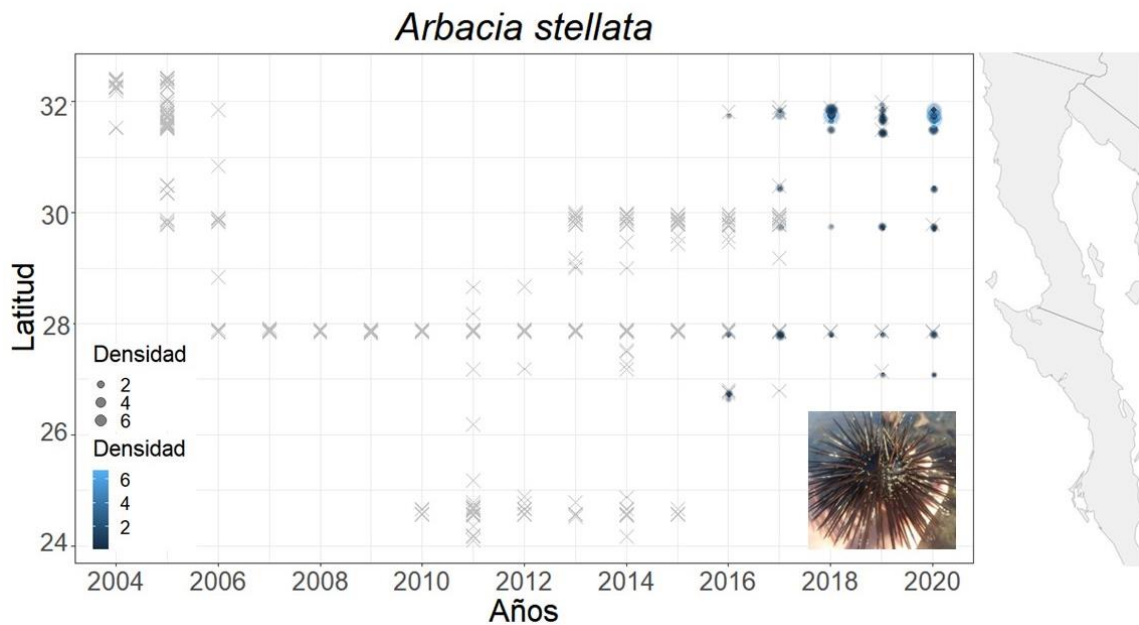


Figura 9. Abundancia del erizo *Arbacia stellata* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las "x" denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

No existió una interacción significativa en el modelo entre los años y latitud ($p=0.713$, $r^2=0.499$; anexos tabla 2). Sin embargo, el modelo de años y latitud ($r^2=0.498$; anexo tabla 3) mostró que la probabilidad de presencia de la especie ha incrementado significativamente alrededor de los años 2015-2016 ($p<0.0001$). Además de aumentar su presencia en las altas latitudes de la región ($p<0.0001$; figura 10).

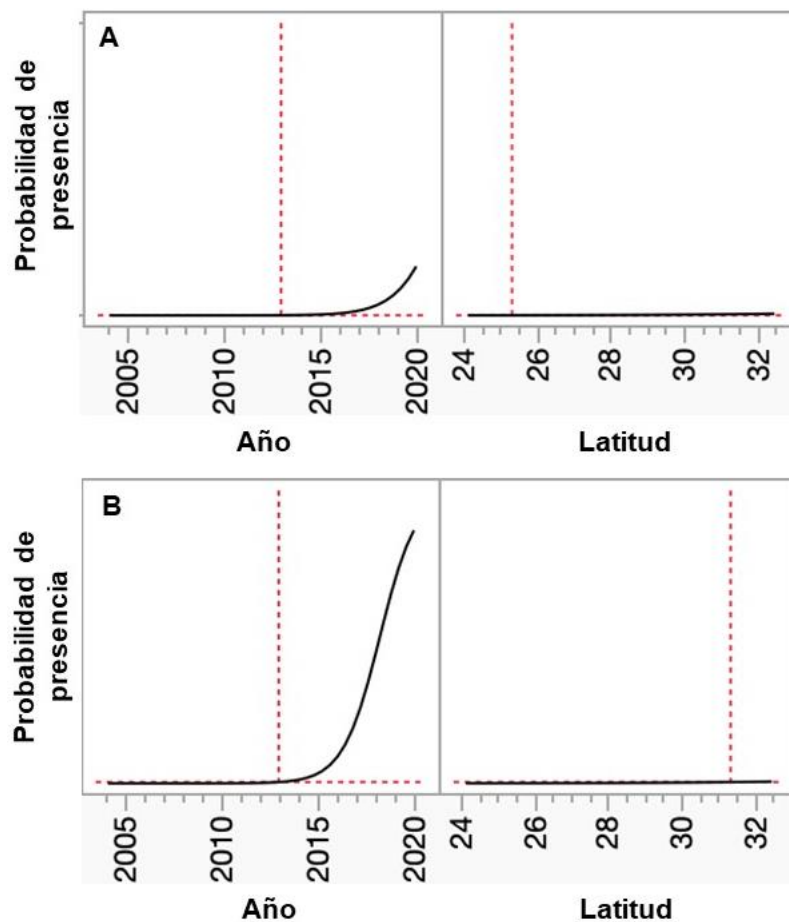


Figura 10. Probabilidad de presencia del erizo *Arbacia stellata* a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

V.- *Eucidaris thouarsii*

Dentro de la región, el erizo punta de lápiz presenta una mayor abundancia entre las latitudes 24°-25°N, observando hasta 2.76 erizos/m² por localidad (figura 11). Durante 2011 al 2013 tuvo un desplazamiento al norte (latitud 28.5°-29.18°N). El sitio más norteño dónde se registró la especie fue en el 2016 con una densidad de 0.06 erizos/m². Posterior a este año, se identificó una distribución constante con bajas densidades de la especie entre las latitudes 27°-28°N hasta el 2020, siendo una región donde no se tenía registrado previo a estos años.

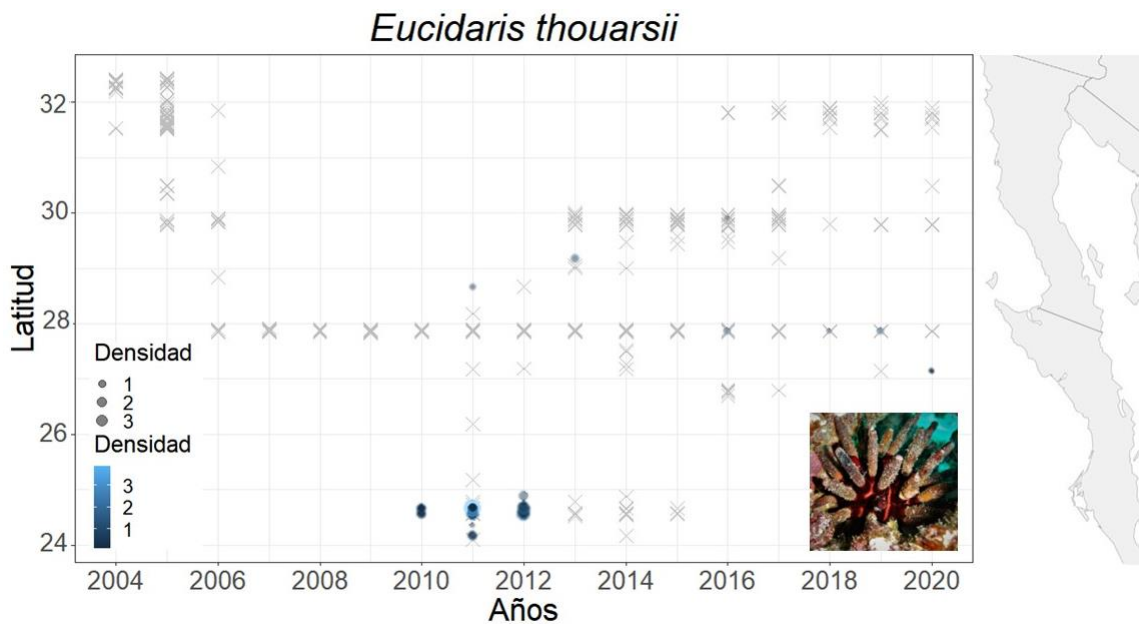


Figura 11. Abundancia del erizo punta de lápiz *Eucidaris thouarsii* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las "x" denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

Encontramos una interacción del erizo punta de lápiz entre los años y la latitud ($p < 0.0001$; anexos tabla 2). La probabilidad de la presencia de la especie a través de los años ha disminuido significativamente en las latitudes bajas, mientras que su presencia en latitudes medias es casi nula (figura 12). No ha sido registrada en las latitudes norte a partir de la latitud 29.90° ($p < 0.0001$), teniendo una mayor aparición en la región en los años previos al 2010.

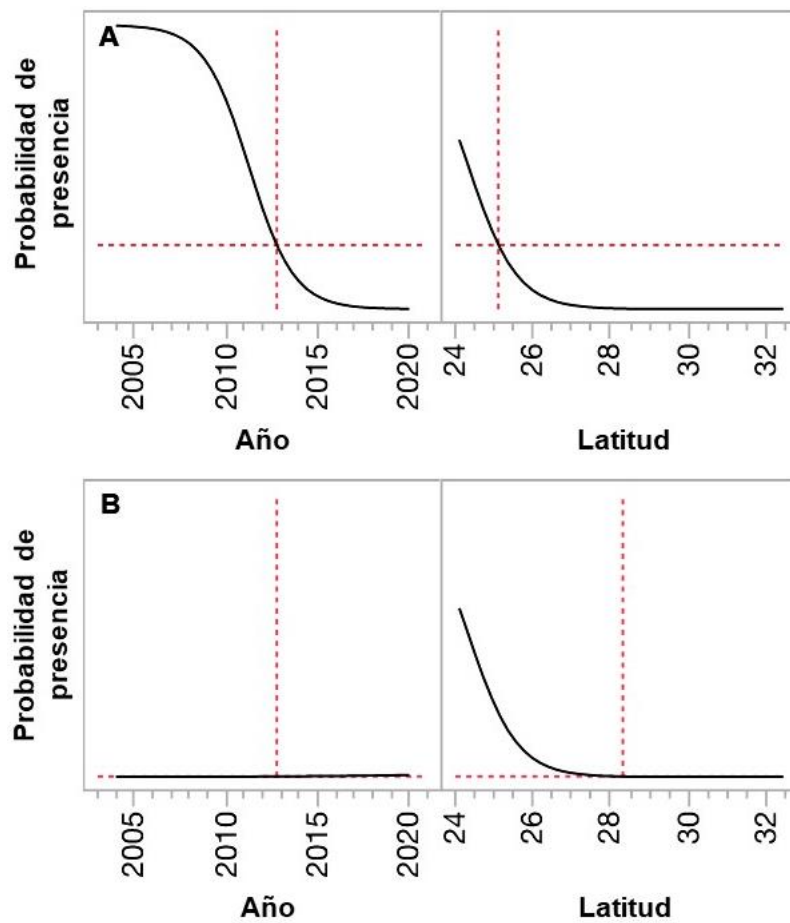
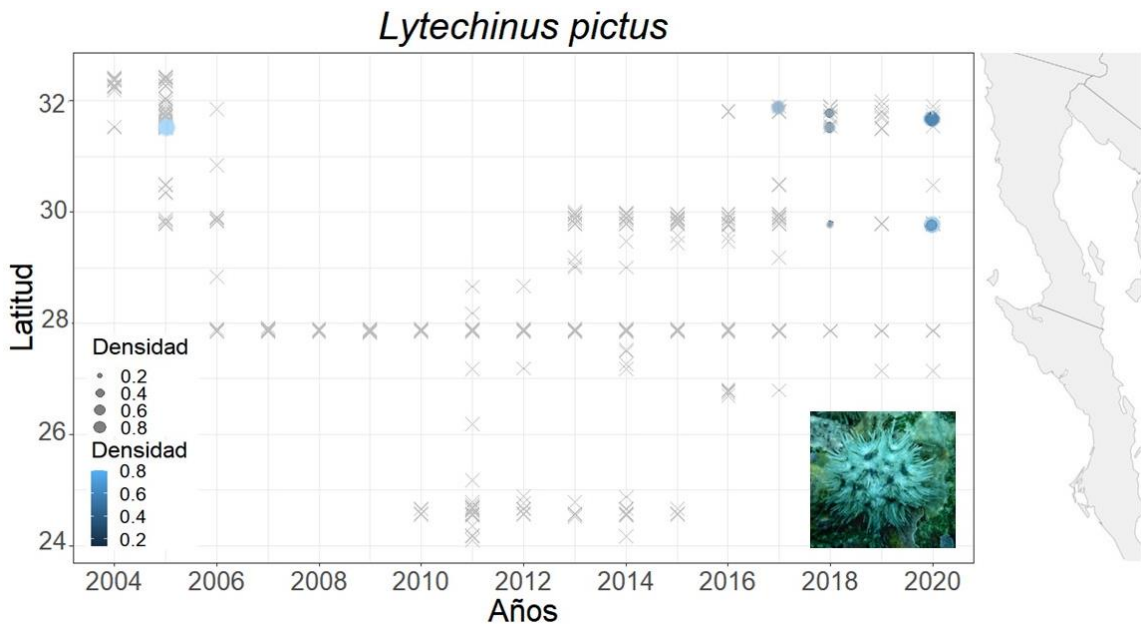


Figura 12. Probabilidad de presencia del erizo punta de lápiz *Eucidaris thouarsii* a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

I.VI.- Lytechinus pictus

El erizo pintado es una especie que se presentó una únicamente en dos localidades con 0.35-0.45 erizos/m² en el año 2005 (figura 13). Reapareció en el 2017 aumentando su frecuencia de aparición en los últimos años. Actualmente, se han encontrado hasta 0.6 erizos/m² por localidad. Su distribución hasta el momento se encuentra entre los 29-32°N de latitud, siendo los 29.78°N el sitio más sureño donde se ha registrado.



Obtuvimos una interacción significativa entre el año y la latitud del erizo pintado ($p=0.001$: figura 14), pero con un ajuste del modelo muy bajo (r^2 de 0.07154; anexos tabla 2). Por lo tanto, no explica de manera confiable la variación en ausencia/presencia de la especie para la interacción entre ambos factores. La probabilidad de encontrar a la especie dentro del área de estudio ha incrementado levemente a través de los años y este aumento es ligeramente más alto en los sitios del norte comparado con los sitios del sur dónde normalmente no ha sido reportada ($p<0.0007$), y su mayor presencia se encuentra en las latitudes 30° - 32° N ($p<0.0009$).

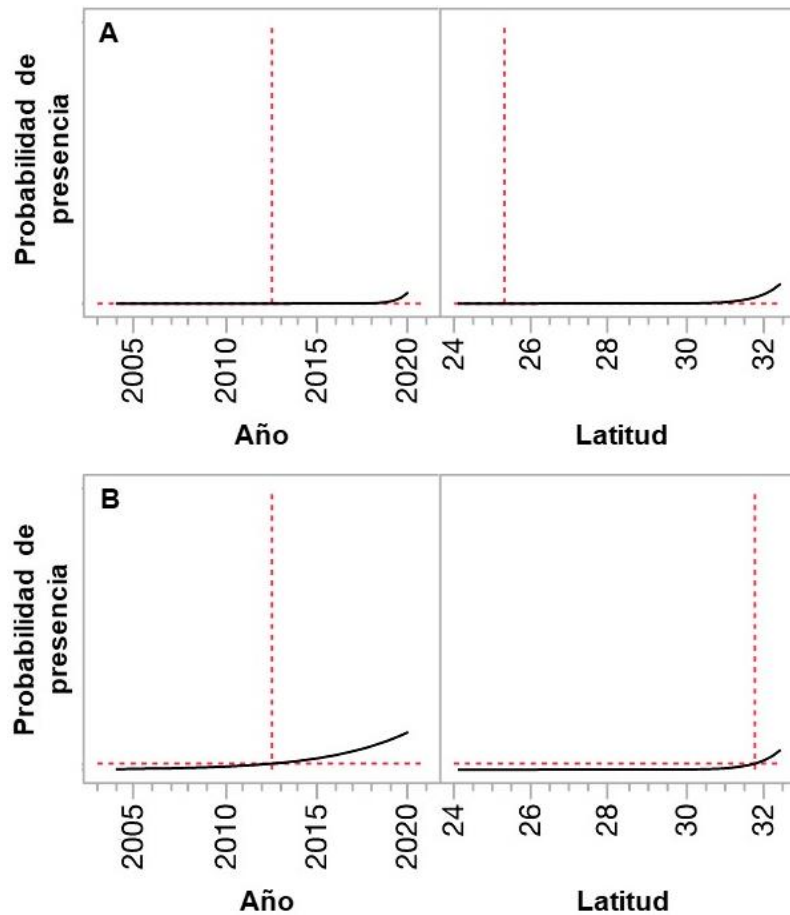


Figura 14. Probabilidad de presencia del erizo pintado *Lytechinus pictus* a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

I.VII. Echinometra vanbrunti

Dentro del área de estudio, la especie se concentró en las latitudes 24^o-25^oN encontrando un mínimo de 0.016 erizos/m² por sitio, con un máximo de 8.33 erizos/m² (figura 15). Sin embargo, su abundancia fue disminuyendo a través de los años. El punto más hacia el norte donde se observó la especie fue a los 26.75^oN con solo 0.016 erizos/m². Estos bajos números de abundancias se

mantuvieron en los últimos años en los cuales se tiene registro de la especie (2015-2016).

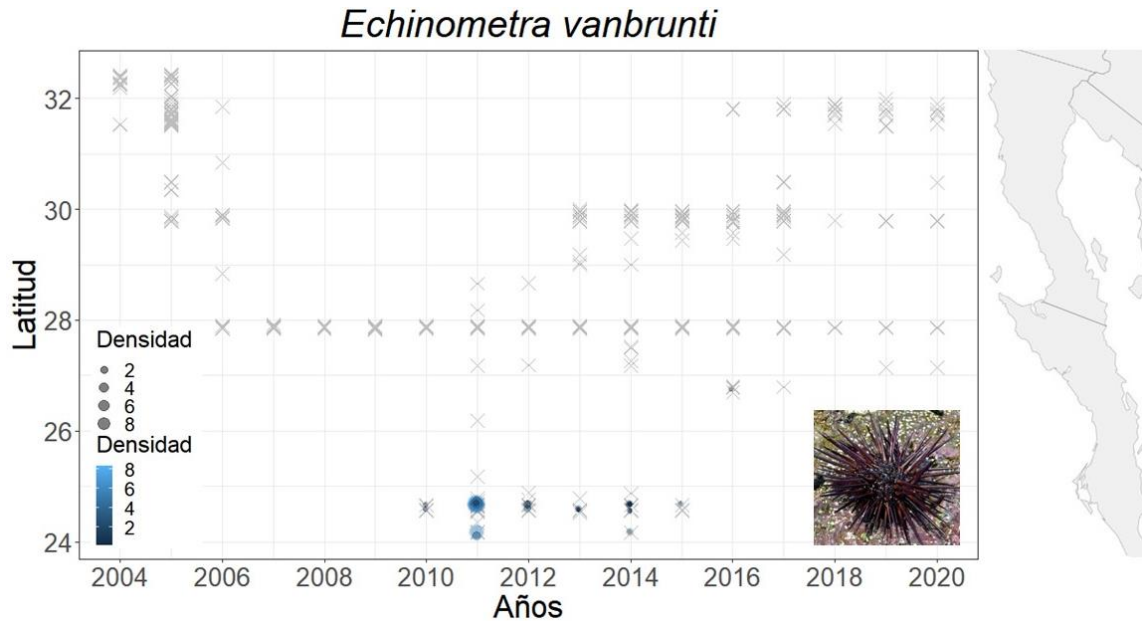


Figura 15. Abundancia del erizo *Echinometra vanbrunti* en el Pacífico Nororiental de Baja California durante los años 2004-2020. Las “x” denotan sitios monitoreados, pero sin registro de la especie, es decir densidades igual a cero o suficientemente bajas que la especie no fue detectada.

En el GML donde se incluye la interacción del año y la latitud, la presencia del erizo *Echinometra* no está relacionada con el año y la latitud de forma significativa, r^2 de 0.16179 ($p=0.0651$; anexos tabla 2). En el GML sin la interacción se mostró una ligera pero significativa disminución en la probabilidad de presencia del erizo posterior al año 2014 ($p=0.0483$; figura 16A). Pese a que

se observa que es más probable encontrar a la especie en latitudes menores a 26°N (figura 16B), resultó no ser significativo ($p=0.0641$).

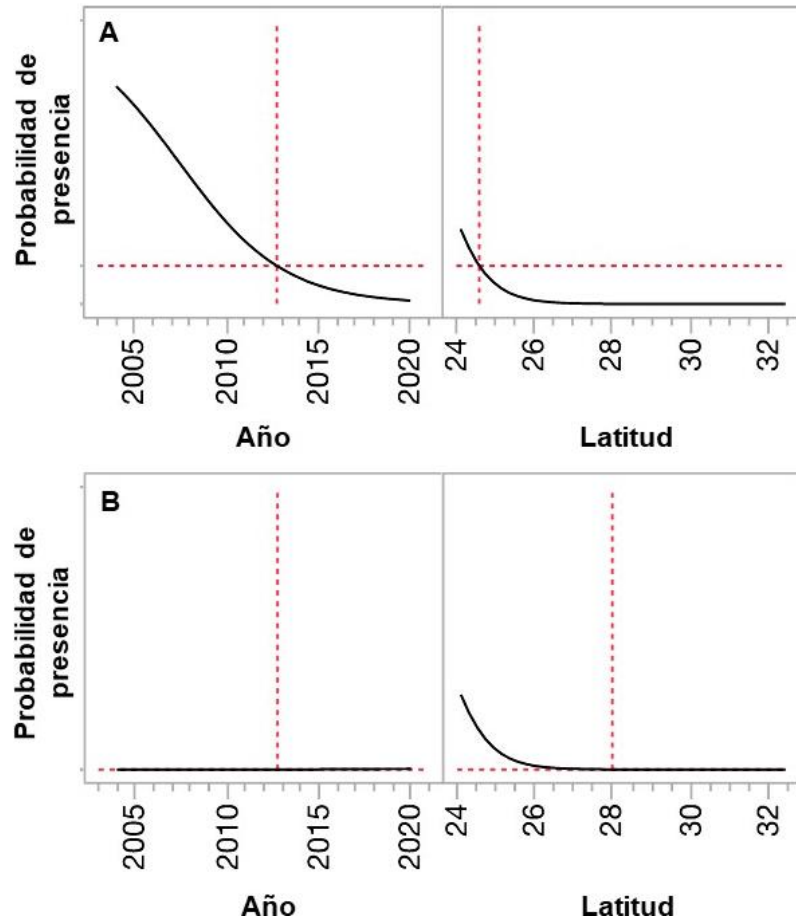


Figura 16. Probabilidad de presencia del erizo *Echinometra vanbrunti* a través de los años en latitudes bajas (a) y latitudes altas (b) en el Pacífico de Baja California.

II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.

Encontramos diferencias entre la comunidad de erizos de mar durante y después de la anomalía de temperatura. Se formaron dos agrupaciones principales, arrojando el modelo un valor de stress de 0.05. Estos grupos representan la comunidad del norte y sur de la península (figura 17). El norte, conformado por los sitios Salsipuedes, Ensenada, Santo Tomás, San Quintín y El Rosario (31.98°-29.78°N) se caracterizó por la alta densidad de las especies *Mesocentrotus franciscanus* y *Strongylocentrotus purpuratus*. Al igual, por la presencia de *Centrostephanus coronatus* y una menor densidad de *Arbacia stellata* y *Lytechinus pictus* en los últimos años. El sur de la península, Isla Natividad, Punta Eugenia y Bahía Asunción (27.87°-27.14°N), se diferenció por menor densidad de *M. franciscanus* y *S. purpuratus* en comparación a la región norte. Además de una mayor densidad de *C. coronatus* y la presencia, en menores valores, de *Eucidaris thouarsii* y *A. stellata*. Como grupo a parte se encuentra La Bocana (26.69°N), siendo la única región con la presencia de tres especies tropicales: *C. coronatus*, *A. stellata* y *Echinometra vanbrunti*. En el año 2020, Bahía Asunción se diferencia de la agrupación de la región sur por el aumento de *E. thouarsii* y *A. stellata*. El Rosario, a partir del 2018, tuvo un comportamiento similar por el decremento de erizos/m² de las especies *M. franciscanus* y *S. purpuratus*, el aumento de *A. stellata* y la aparición de *Lytechinus pictus*.

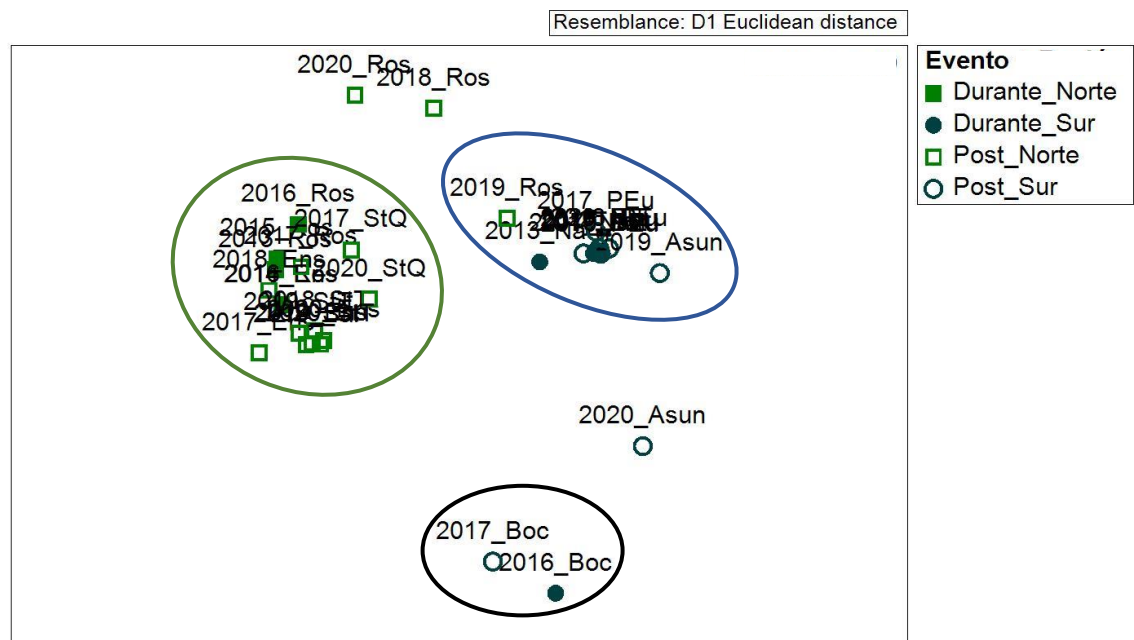


Figura 17. Escalamiento multidimensional (MDS) de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020. Círculos muestran las agrupaciones de acuerdo a la similitud de densidades de las especies, verde: norte y azul: sur. Sitios: Salsipuedes (Sal), Ensenada (Ens), Santo Tomás (StT), San Quintín (StQ), El Rosario (Ros), Isla Natividad (Nat), Punta Eugenia (PEu), Bahía Asunción (Asun) y La Bocana (Boc).

De igual manera, la regionalización de la península durante el evento anómalo se mostró en el análisis de conglomerados (cluster). Resultó en la formación de 3 grupos: norte, sur y La Bocana como grupo aparte. Encontramos el mismo patrón de agrupación el MDS (figura 18). Además, el análisis de similitud evidenció que dichas regiones son significativamente diferentes entre sí

durante y después del evento anómalo que se generó en la zona con una r estadística de 0.54 (anexos tabla 4).

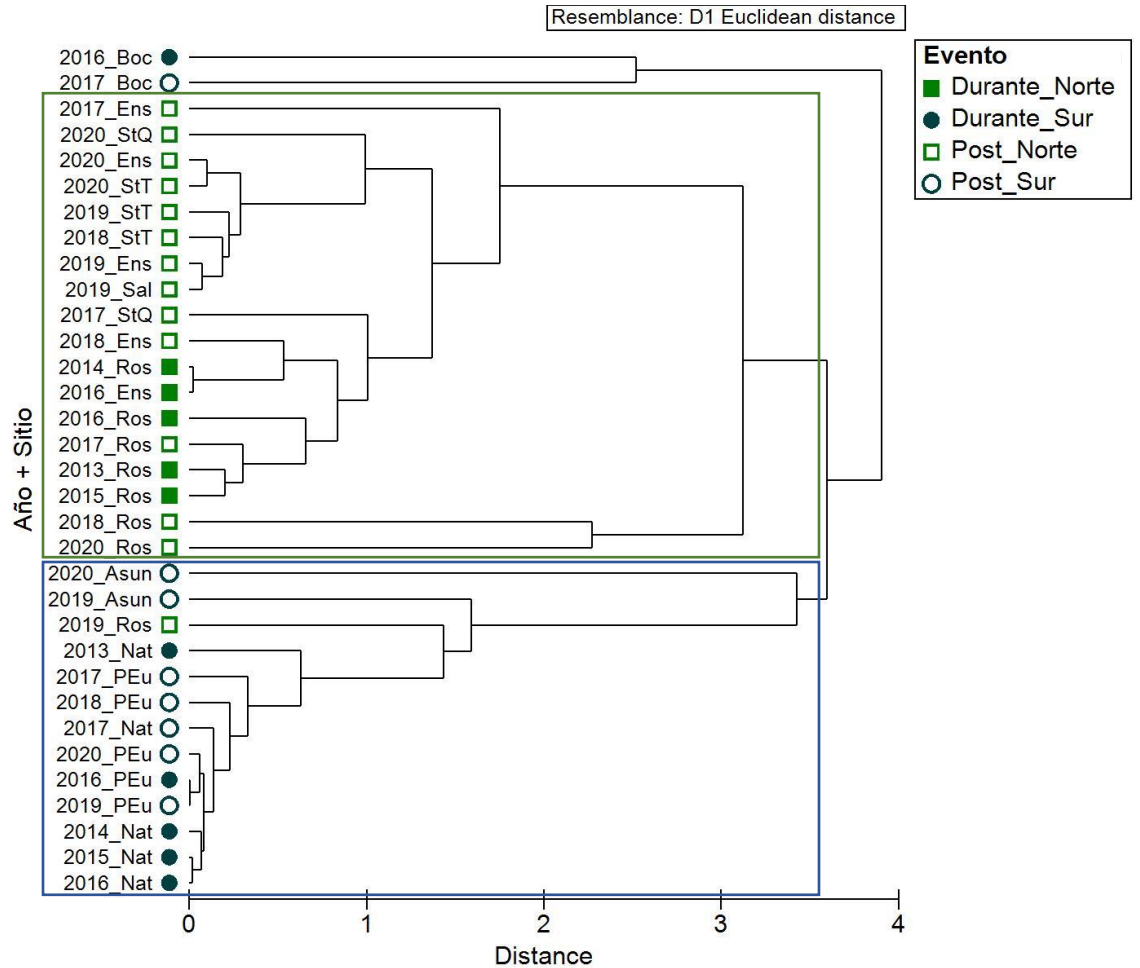


Figura 18. Dendrograma que define los grupos obtenidos a través del análisis de conglomerados de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020. Rectángulo muestran las agrupaciones de acuerdo a la similitud de densidades de las especies, verde: norte y azul: sur. Sitios: Salsipuedes (Sal), Ensenada (Ens), Santo Tomás (StT), San Quintín (StQ), El Rosario (Ros), Isla Natividad (Nat), Punta Eugenia (PEu), Bahía Asunción (Asun) y La Bocana (Boc).

III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).

Encontramos diferencias en la estructura de la comunidad de erizos de mar entre los años 2006 y 2020. Nuestro análisis sugiere tres agrupaciones definidas con un valor de 0.01 (figura 19). La primera agrupación conglomerada a los años previos al evento The Blob + El Niño, con excepción del 2006 y 2008. Esa época se caracterizó porque *M. franciscanus* era la especie con mayor densidad *S. purpuratus* con una baja densidad. Además, estos años fueron los primeros registros en la región para *C. coronatus*. El segundo grupo formado fue para los años del 2013 al 2016. Este grupo se caracterizó por un aumento de *C. coronatus* y *S. purpuratus*, este último alcanzando la densidad de *M. franciscanus*. Además, en esta temporada comenzó la aparición de especies tropicales como *A. stellata*, *L. pictus* y *E. thouarsii*. Sin embargo, nos muestra que la anomalía cálida también tuvo un efecto en el 2017 y 2018. El último grupo cuenta con las comunidades conformadas por los años después del evento (2019-2020). Como consecuencia del calentamiento en los años previos, existe una disminución en la densidad de *M. franciscanus*, mientras que *S. purpuratus* se convierte en la especie dominante, seguido de *C. coronatus*. Además, encontramos una disminución de *A. stellata*, y la densidad de *L. pictus* y *E. thouarsii* aumentó ligeramente.

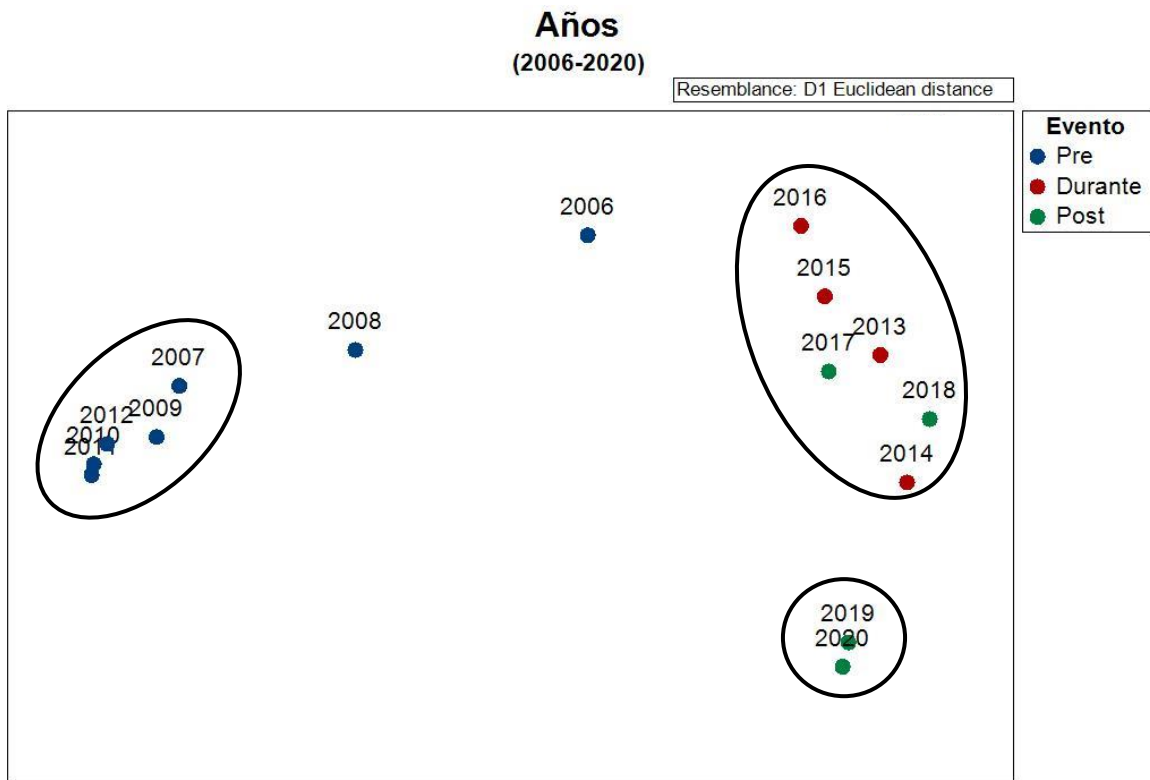


Figura 19. Escalamiento multidimensional (MDS) de los años censados del Noroeste del Pacífico. Círculos muestran las agrupaciones de acuerdo a la similitud de densidades de las especies.

Igualmente, el dendrograma definió tres agrupaciones de acuerdo a la temporalidad del evento (figura 20). Es decir, conglomerando años pre, durante y post evento. La diferencia al MDS fue que, el año 2006 es un grupo fuera del resto. Sin embargo, el 2008 se agrupa a los años pre-evento. Nuevamente, el 2017 y 2018 se ven afectados por el aumento de la temperatura del mar que hubo previamente. De acuerdo al análisis de similitudes, se determinó que la estructura de la comunidad de erizos de acuerdo a la temporalidad del evento es

aceptablemente diferente entre sí con una r estadística de 0.745 (Anexos; tabla 5).

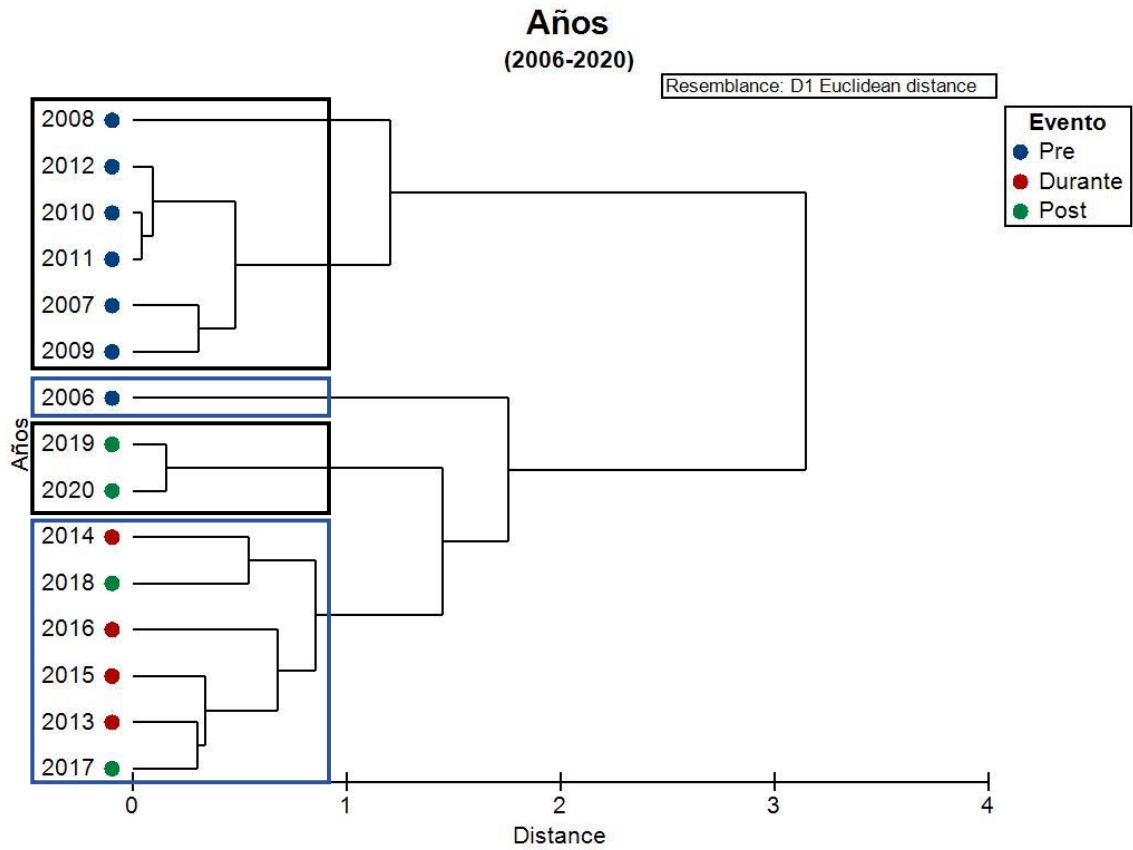


Figura 20. Dendrograma que define los grupos obtenidos a través del análisis de conglomerados de los años censados del Noroeste del Pacífico (2006-2020). Triángulo: Años pre-evento, triángulo invertido: Años durante el evento, cuadrado: Años post-evento.

DISCUSIÓN

I. Especies de equinoideos en el Pacífico Nororiental.

Muchos investigadores han documentado cambios en la distribución de las especies en respuesta a los recientes eventos extremos de temperatura. Hasta la actualidad, estas anomalías han afectado alrededor de 165 especies abarcando diferentes grupos taxonómicos (Lonhart *et al.*, 2019; Sanford *et al.*, 2019; Goddard *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2018; Cavole *et al.*, 2016; Goddard *et al.*, 2016). Sin embargo, existen pocos estudios enfocados en analizar la estructura de la comunidad de un grupo taxonómico tan relevante como los erizos de mar, y además, evaluar cambios en la estructura de la comunidad de erizos durante un periodo temporal amplio.

Este trabajo es el primero de su tipo en la región. Por primera vez, se logró integrar y analizar datos provenientes de diferentes fuentes de información sobre los erizos de mar en una zona de transición entre los ecosistemas templados y tropicales. Con esto, logramos caracterizar la distribución espacial y temporal de las 7 especies de erizos de mar en Baja California. Las especies encontradas desempeñan un papel de importancia ecológica en los ecosistemas marinos por ser capaces de controlar el flujo de recursos dentro de las comunidades marinas (Beas-Luna & Ladah, 2014, Vergés *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2011; Idjadi *et al.*, 2010). Estos resultados nos sirven para comprender mejor la dinámica de un grupo taxonómico de importancia tanto económica como ecológica en la región.

Las distribuciones de los erizos mostraron particularidades relevantes para el estudio de la variabilidad geográfica de comunidades marinas. El describir la dinámica de las comunidades de erizos en esta región, nos permitió caracterizar el cambio en la dominancia de las diferentes especies. Por ejemplo, a principio de esta serie de tiempo, el erizo rojo *M. franciscanus* era el más común. Después, el erizo morado *S. purpuratus*, como respuesta a la anomalía de temperatura cambió a ser la especie dominante. Ambos, el erizo rojo y morado son conocidos por ser los erizos dominantes en los arrecifes rocosos en la costa oeste de la península (Rogers-Bennett, 2007). Se sabía que la distribución de las dos especies se traslapaba, existiendo una competencia intrínseca entre ambas especies por el hábitat y alimento en sitios con presencia de sustrato rocoso (Ebert, 1977; Schroeter, 1978; Rogers-Bennett, 2007). A pesar de esto, el morado se encuentra principalmente en la zona intermareal y submareal somero por su resistencia ante los cambios físico-químicos y la acción del oleaje, mientras que el rojo es más abundantes posterior a los cinco metros de profundidad (Workman, 1999). Se ha documentado que la distribución del erizo rojo abarca la costa noroccidental de la península de Baja California, desde Isla Natividad hasta el norte de Kodiak, Alaska (Palleiro-Nayar *et al.*, 2006; Ebert, 1999). El rango de distribución del erizo morado es desde Isla Cedros en Baja California al norte de Cook Inlet, Alaska (Tegner, 2001). Esta zona es productiva por la influencia de la Corriente de California y las surgencias, propiciando un afloramiento de nutrientes y el incremento de la productividad primaria (Casas-Valdez *et al.*, 2003; Durazo & Baumgartner, 2002).

Registrando datos espaciotemporales en este estudio se observó que, para ambas especies, sus densidades en el límite sur de distribución se han visto afectadas en los últimos años. Inclusive, el límite sur del erizo rojo se desplazó hacia latitudes más altas. La temperatura es uno de los factores más importantes que controlan el desarrollo (Hoegh-Guldberg & Pearse, 1995). El erizo morado cuenta con un amplio rango de tolerancia térmica que va de los 4 a 20°C (Morris *et al.*, 1980). Sin embargo, para su desarrollo óptimo la temperatura debe oscilar entre los 13 a 20°C, por esto su preferencia a las aguas templadas de las latitudes altas de la región. Temperaturas de 25°C o más pueden provocar un desarrollo anormal o mortalidad (Padilla-Gamiño *et al.*, 2013; Hammond & Hofmann, 2010). El erizo rojo tiene una respuesta más rápida al estrés abiótico. Por ejemplo, la presencia de la especie está relacionada a los 13 a 17°C debido a que dicho rango de temperatura es óptimo para la supervivencia y un mayor crecimiento. Su desarrollo se ralentiza en temperaturas fuera de estos valores, y pueden llegar a presentar mortalidad a los 21°C (Wong & Hofmann, 2021; Wong & Hofmann, 2020). La diferencia en la tolerancia a la temperatura no solo del rojo y del morado, pero del resto de las especies de erizo puede explicar parcialmente los patrones en los cambios de distribución que estamos observando en este estudio.

La disminución de las especies dominantes de la zona templada del área de estudio (*S. purpuratus* y *M. franciscanus*) y la contracción en su límite sur de distribución, fue consecuencia de las masas de agua cálida creadas por el

conjunto de eventos de olas de calor marina y el ENSO en los años 2013-2016, las cuales fueron arrastradas para el Pacífico de la península por la anomalía de calor (Beas-Luna et al., 2020; Arafeh-Dalmau et al., 2019). Dicha anomalía provocó la persistencia en el incremento de 3°C sobre la temperatura promedio de la superficie del mar en las aguas de Estados Unidos y alrededor de los 2°C para las costas de Baja California (Peterson et al., 2015).

El erizo de mar coronado *Centrostephanus coronatus* y el erizo negro *Arbacia stellata* son especies que han ampliado su rango de distribución en la parte norte. Los erizos adultos aprovechan las grietas y hoyos que se crean en los sustratos rocosos para resguardarse y se mueven en una zona restringida en busca de alimento (Olguín, 2004; Nelson & Vance, 1979). El erizo coronado es una especie tropical del Pacífico oriental que tenía una distribución reportada desde el sur de las Islas Galápagos, Ecuador hasta las Channel Islands en California (Gotshal, 2005; Engle & Richards, 2001; Pearse, 1972). A partir del 2016 su límite norte se extendió hasta la Bahía Monterey, California (Freiwald et al., 2016). El amplio rango de tolerancia térmica que tiene el erizo coronado, abarcando los 13 a 30°C, le ha permitido a la especie permanecer en las regiones del norte del área de estudio. No obstante, se conoce que al ser una especie con afinidad tropical, necesita preferentemente temperaturas entre los 20-24°C para aumentar su densidad (McAlary et al., 1998), por lo que las anomalías de temperaturas ha provocado el aumento de su abundancia en los últimos años.

El erizo negro *Arbacia stellata* se distribuye exclusivamente en el Pacífico oriental desde Baja California, México hasta los mares de Perú, en aguas someras llegando a los 10 metros de profundidad. Es una especie que soporta fluctuaciones en la temperatura entre 15 a 25°C (Olguín, 2004) y prefieren temperaturas cálidas alrededor de los 22-23°C (Díaz *et al.*, 2017). Esta tolerancia de temperaturas permitió a la especie desplazarse hasta el sur de California, en Laguna Beach (Burcham & Caruso, 2015), donde se han encontrado ya unos especímenes. La abundancia de ambas especies era baja, inclusive *A. stellata* era rara en algunos sitios y se encontraban como individuos individuales sin formar agrupaciones. Sin embargo, como se observó en los resultados obtenidos, la entrada de agua con una mayor temperatura en los últimos años ha provocado un incremento en sus densidades en altas latitudes, además de un mayor tamaño en la testa del erizo en comparación con las regiones ubicadas en latitudes más bajas (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Freiwald *et al.*, 2016; Burcham & Caruso, 2015).

El erizo pintado *Lytechinus pictus* tiene un rango geográfico que se extiende desde Ecuador hasta Monterey, California (Lonhart *et al.*, 2019). Es una especie que suele generar agrupaciones en fondos arenosos, sustratos con grava o alrededor de lechos de algas y pastos marinos que se encuentren de 2 a 300 metros de profundidad (Nesbit & Hamdoun, 2020). A pesar de su amplio rango de distribución, es una especie que prefiere aguas frías al igual que el erizo morado, como lo observado en los resultados. Sin embargo, sus larvas son

menos sensibles a los cambios de temperatura por lo que no sufren de daños hasta que se exceden los 22°C (Brokaw, 1995). Nesbit y Hamdoun (2020) demostraron que su desarrollo es más rápido cuando se encuentran a una temperatura de 20°C. Como respuesta ante los cambios de temperatura, se ha observado que los bancos que forman se desplazan a mayores profundidades (Sato *et al.*, 2017), posiblemente debido a esta respuesta es que existen escasos registros de la especie dentro del área.

Para *C. coronatus*, *A. stellata* y *L. pictus*, se plantea que la dispersión hacia aguas templadas sucedió a partir de las condiciones que se formaron por el ENSO en 1997-1998 permitiéndole a las larvas transportarse a esas latitudes por las corrientes (Díaz *et al.*, 2017; Sato *et al.*, 2017; Freiwald *et al.*, 2016; Burcham & Caruso, 2015). No obstante, el reciente evento benefició al desplazamiento y aumento de *C. coronatus* (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Lonhart *et al.*, 2019; Kawana *et al.*, 2019; Freiwald *et al.*, 2016). Al igual que, para las especies *A. stellata* y *L. pictus* que también incrementaron en números. Esto demuestra un claro ejemplo de la tropicalización y el dominio que pueden generar las especies tropicales en altas latitudes por los cambios en la temperatura del mar (Wernberg *et al.*, 2013; Vérges *et al.*, 2014). Es importante mencionar que, a pesar de ser especies con una distribución tropical, los bajos/escasos números de *A. stellata* y *L. pictus* en las bajas latitudes del área de estudio podría ser por una mala identificación por parte de los buzos monitores.

En el presente estudio se mencionan nuevos registros del erizo punta de lápiz *Eucidaris thouarsii* para el Pacífico llegando su distribución hasta las costas de Baja California. Es una especie tropical que se distribuye en aguas pocas profundas (Lessios *et al.*, 1999). Diversos estudios han mencionado que se distribuye desde Perú hasta el Golfo de California (Ruíz-Nava *et al.*, 2021; Aguirre *et al.*, 2011; Ríos-Jara *et al.*, 2008; González-Medina *et al.*, 2006; Holguin-Quiñones *et al.*, 2000). Del lado del Pacífico el registro más norteño que se tiene en trabajos previos es en Cabo Pulmo, Baja California Sur (Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera, 1999). Actualmente, la latitud más alta donde fue observado el erizo punta de lápiz fue en Isla Guadalupe. No obstante, únicamente se registró en los datos recaudados de los monitoreos durante el año 2013. De manera constante, a partir del 2016, se observó en la localidad de Punta Eugenia, Baja California Sur. Cabe mencionar, que durante el año 2020 la especie fue encontrada en El Rosario, Baja California por la comunidad de pescadores de la región, siendo ahora este el registro más norteño del erizo. También, en el año 2021 fue vista por única vez en Isla Guadalupe por investigadores de la empresa Proyectos y Servicios Marinos (PROSEMAR).

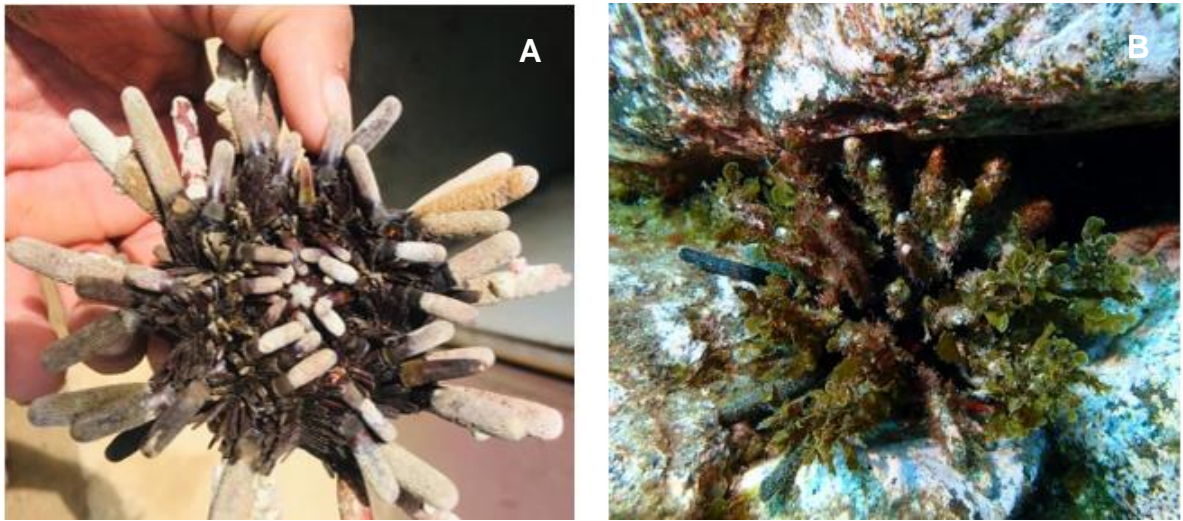


Figura 21. Especie de erizo de mar *Eucidaris thouarsii* registrados por externos en la localidad El Rosario durante el 2020 (A) e Isla Guadalupe en el 2021 (B).

Eucidaris thouarsii es una especie que se asocia a arrecifes con cavidades que se encuentren en regiones cálidas (aguas con temperaturas entre 19-24°C), además de la presencia de algas calcáreas articuladas y filamentosas (Hermosillo-Núñez *et al.*, 2016; Neira & Cantera, 2005; Reaka *et al.*, 1996). Reaka y colaboradores (1996) encontraron que el incremento en la temperatura del mar puede provocar un aumento en las densidades de la especie o el desplazamiento en busca de condiciones favorables.

Con este trabajo sumamos registros del erizo *Echinometra vanbrunti* para el Pacífico de la península. Posiblemente nos indique un aumento de la especie en la región. Se distribuye a lo largo de las costas California Central hasta Perú, incluyendo el Golfo de California (McCartney *et al.*, 2000). De acuerdo a estudios

anteriores, la mayoría de los registros son principalmente en las costas de Baja California Sur, México y el Pacífico Colombiano (Villalba-Villalba *et al.*, 2022; Cortés *et al.*, 2011; Amaya-Vallejo, 2007; Holguín-Quiñones *et al.*, 2000). Se asocian a zonas dinámicas con fondos rocosos, ya que son organismos que tienen la capacidad de perforar el sustrato con su linterna de Aristóteles para crear oquedades que sirvan de refugio (Tuya *et al.*, 2007, González-Peláez, 2004; Little & Little, 1984). Hay escasos estudios sobre la biología de la especie por lo que no se conoce el rango de temperatura que soportan. Sin embargo, de acuerdo a la dispersión latitudinal podemos deducir que prefiere aguas cálidas entre los 20-30°C. González-Peláez (2004) menciona que, al menos dentro del Golfo de California, el reclutamiento sucede entre los 25-30°C y el desove se da cuando la temperatura se encuentra entre los 27-30°C.

La presencia de *E. thouarsii* y *E. vanbrunti* en las costas de la península, a pesar de contar con bajos números, también pudo ser resultado de la anomalía cálida del 2013-2016. Se obtuvieron nuevos registros para esta región del Pacífico. Se puede mencionar que ha expandido su distribución hacia el norte debido a que El Rosario, Baja California es el límite más al norte conocido hasta el momento del erizo punta de lápiz. Pese a que se menciona en algunos estudios el rango de distribución de *E. vanbrunti*, no hay literatura publicada más allá de Los Frailes, Baja California Sur (Moreno *et al.*, 2016; Moreno *et al.*, 2009). Por lo tanto, Isla Magdalena, Baja California Sur sería el punto más norteño dentro de la región con registros de la especie. Por lo que el rango de distribución de la

especie aumentó aproximadamente 342,75 km. Cabe mencionar, que el erizo *E. thouarsii* tuvo presencia en la zona anteriormente, posiblemente como consecuencia de un evento El Niño que sucedió en el Pacífico Central durante 2009-2010 (Kim *et al.*, 2011; Lee & McPhaden, 2010). Este patrón se observó, en dicha especie, en el sur del Pacífico Mexicano como efecto del ENSO del 2009-2010, donde aumentaron las poblaciones del erizo en Oaxaca (López-Pérez *et al.*, 2016).

II. La comunidad de erizos y anomalía cálida.

El detectar la redistribución espacial de las especies como respuesta a los recientes eventos extremos de calentamiento es necesario para comprender la dinámica de la región, además del cambio en las interacciones ecológicas y las consecuencias que esto ocasionaría dentro del ecosistema marino (Pinsky *et al.*, 2020; Donelson *et al.*, 2019; Bonebrake *et al.*, 2018; Vergés *et al.*, 2014). Los cambios en los rangos de distribución añaden nuevas especies a la comunidad ya existente. Pueden alterar el hábitat por ser organismos considerados ingenieros del ecosistema, modificar interacciones competitivas, actuar como fuertes depredadores o presas (Albins & Hixon, 2013; Byers, 2009; Crooks, 2002).

Utilizando un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) se logró determinar que existe un cambio latitudinal en la comunidad de echinoideos

dentro del Pacífico de Baja California. La estructura comunitaria de erizos resultó diferenciarse entre los sitios norteños y sureños del Pacífico de la península. Si bien se mostró un cambio en la comunidad entre los sitios, las agrupaciones creadas previas a la anomalía de calor no variaron a las formadas posteriormente. Sin embargo, en los años recientes, la localidad El Rosario se ha diferenciado del resto de los norteños por una modificación en la riqueza y densidades de las especies de erizos. Este comportamiento lo podemos esperar, ya que como hemos observado en este trabajo, existen muchas especies de invertebrados bentónicos (*S. purpuratus*, *M. franciscanus*, *E. thouarsii*, *E. vanbrunti*) y algas marinas (*Macrocystis pyrifera*) que presentan sus límites de distribución, al norte o al sur en esta región (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Beas-Luna & Ladah, 2014), al ser una zona de transición biogeográfica entre las aguas templadas de la Corriente de California y las aguas subtropicales provenientes del sur (Wilkinson *et al.*, 2009; Smith & Moser, 2003).

La disminución en las densidades de las especies dominantes *S. purpuratus* y *M. franciscanus*, y su desaparición en lo que anteriormente era su límite sur está relacionado con los cambios de la temperatura del mar. Estudios han demostrado que el aumento de la temperatura provocado por las ondas de calor, tienen un efecto negativo a lo largo de múltiples etapas de la vida de los erizos de mar, desde larvas hasta adultos (Leach *et al.*, 2021; Roger-Bennet & Okamoto, 2020). El agua cálida afecta el desarrollo y la supervivencia de las larvas, influye en las tasas de alimentación de lo adultos y esto a su vez, el estado nutricional

de los gametos producidos o la mortalidad de los organismos (Roger-Bennet & Okamoto, 2020).

La reducción de las concentraciones de nutrientes que se asocia con el aumento de la temperatura del agua incita la disminución en la abundancia de *Macrocystis pyrifera* en la región. Esta pérdida se había observado en eventos de calentamiento previos (Edwards, 2004) y diversos autores han confirmado este efecto negativo como respuesta en la reciente onda de calor marina (Beas-Luna *et al.*, 2020; Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Cavanaugh *et al.*, 2019; DiLorenzo & Mantua, 2016; Jacox *et al.*, 2016). Esto puede sugerir un cambio en el gasto energético de los erizos, al designar un mayor gasto energético a las modificaciones del aparato de alimentación para alimentarse en zona áridas y reducir su capacidad reproductiva (Smith & García, 2021). La escasez de *Macrocystis* en el área provocó que los erizos morados pasaran de una alimentación pasiva a una activa sometiendo a los bosques de algas a una mayor presión (Rogers-Bennet & Catton, 2019). Esto propició un incremento del erizo morado en las zonas ubicadas al norte, aumentando en varios sitios su abundancia convirtiendo un ecosistema de macroalgas a uno dominado de erizos donde *Macrocystis* no crece debido a la fuerte herbivoría y favorece al asentamiento de algas coralinas incrustantes (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Rogers-Bennet & Catton, 2019; Basket & Salomon, 2010). La temperatura más cálida que se registró de la superficie del mar para el norte de Baja California fue de casi 24°C (Cavanaugh *et al.*, 2019). Este incremento en la temperatura facilitó

la reaparición de especies tropicales como *A. stellata*, *L. pictus* y *C. coronatus* (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Lonhart *et al.*, 2019). Se conoce que este patrón del aumento en la abundancia se ha observado para *C. coronatus* en las poblaciones de Oaxaca durante El Niño del 2009-2010 (López-Pérez *et al.*, 2016), y también en el ENSO 2015 en el sur de California (Freiwald *et al.*, 2016). Posiblemente, además de la temperatura, el incremento de las algas coralinas incrustadas puede estar asociado a la reaparición de estas especies debido a que forman parte de su dieta (Gianguzza & Bonaviri, 2013; Vance, 1979). Cabe mencionar que, aunque *Macrocystis* se vio afectado en la región norteña, su prevalencia está relacionada con la presencia de estas algas coralinas, ya que excluyen a otras macroalgas competidores (Thomsen & South, 2019).

La zona central de la península, donde se encuentra ubicado El Rosario, no fue la excepción para ser afectado por el evento extremo de calor. La biomasa de los bosques de macroalgas se mantuvo por debajo de los valores promedios después de la ola de calor marina, también la densidad de individuos fértiles de *Macrocystis* era baja por lo que impedía su recuperación (Beas-Luna *et al.*, 2020; Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019). Caso contrario con el norte de la península, hubo una disminución en la densidad de las algas coralinas incrustadas propiciando el asentamiento y aumento de algas competidoras como *Cystoceira* y *Ecklonia*. El cambio de la comunidad algal de la región modifica la estructura comunitaria de los erizos de mar por las preferencias en el recurso alimenticio disponible (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019).

Las anomalías positivas de temperatura superficial de mar fueron más altas en la parte sur del área de estudio, logrando alcanzar alrededor de los 27°C (Cavanaugh *et al.*, 2019). Los sitios Isla Natividad y Punta Eugenia tuvieron una pérdida significativa de la biomasa de los bosques de *Macrocystis* posterior al aumento en la temperatura superficial del mar (Beas-Luna *et al.*, 2020). No obstante, se ha registrado que esta zona costera es uno de los segmentos más resistentes por sus altos niveles de resiliencia (Beas-Luna & Ladah, 2014). Esta es una zona caracterizada por una fuente de afloramiento costero que ayuda a crear un microclima, por lo que esto pudo haber reducido el estrés por calor y nutrientes, promoviendo el crecimiento y reclutamiento del kelp (Woodson *et al.*, 2018; Dawson, 1951). A pesar de, el aumento de la temperatura desplazó al erizo morado y rojo por ser su límite sur de distribución. También esto dio oportunidad a la entrada y prevalencia de especies tropicales en la parte sur de la región como lo fue *E. thouarsii*.

Previo al evento, las zonas más sureñas del área de estudio contaban con parches de bosques de macroalgas. Sin embargo, estos no presentaron una capacidad de resiliencia durante el aumento de la temperatura superficial que llegó en el año 2014, logrando que la biomasa de kelps se perdiera por completo (Cavanaugh *et al.*, 2019). Dicha pérdida nos comprueba el cambio de temperatura en la región sureña, lo que permitió la entrada de especies tropicales como *E. vanbruntii*, *E. thouarsii* y *C. coronatus*.

El rastreo de los cambios de distribución y de la biomasa de kelps es de importancia en estos estudios, debido a que el erizo de mar se comporta de manera similar (Beas-Luna *et al.*, 2020), posiblemente porque la mayoría de las especies registradas en el área son herbívoras. Actualmente la distribución geográfica de la biomasa de kelps se ha desplazado hacia el norte (Beas-Luna *et al.*, 2020; Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019). Estos cambios en la abundancia de las especies en sus rangos pueden alertarnos de un cambio a futuro en la estructura y función del ecosistema (Beas-Luna *et al.*, 2020; Pinsky *et al.*, 2020; Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019).

III. Dinámica de la comunidad de erizos (2006-2020).

Los resultados de esta investigación apoyan la idea de que los arrecifes templados se están tropicalizando en respuesta al calentamiento (Filbee-Dexter & Werberng, 2018; Terazono *et al.*, 2012; Vergés *et al.*, 2016; Vergés *et al.*, 2014b). Éste proceso está provocando una rotación en las especies dominantes que constituyen las comunidades marinas. Estudiar la variabilidad geográfica de estas comunidades nos ayudan a entender las nuevas configuraciones de especies y ensamblajes dentro del ecosistema (Terazono *et al.*, 2012; Vergés *et al.*, 2014a; Wernberg *et al.*, 2016).

A finales del año 2013 se formó una masa de agua anormalmente cálida en el Pacífico Nororiental que se extendió desde Alaska hasta Baja California que

persistió hasta el 2015, siendo la onda de calor marina más grande registrada (Cavole *et al.*, 2016; Di Lorenzo & Mantua, 2016). Cuando comenzó a disminuir la mancha, se produjo un evento del ENSO en el 2016, fortaleciendo la anomalía positiva de temperatura (Lonhart *et al.*, 2019). Durante este periodo, de alrededor de 3-4 años, las anomalías mensuales de la temperatura superficial del mar promediaron 2°C sobre la temperatura normal, logrando alcanzar hasta un máximo de 3.9°C a finales del 2015 (Cavanaugh *et al.*, 2019). Para el verano del 2016, la temperatura superficial del mar volvió a las condiciones normales en el área de estudio. Las pequeñas olas de calor que se presentaron promediaban 0.3°C (Cavanaugh *et al.*, 2019). Sin embargo, nuevamente para el 2017 y 2018 presentamos temperaturas anómalas en la región entre 1.3°-1.5°C sobre las condiciones normales (Lonhart *et al.*, 2019). Se registraron un total de 21 días de olas de calor marina entre mediados del 2016-2017, a un aumento de 177 días en el 2017-2018 (Cavanaugh *et al.*, 2019; Lonhart *et al.*, 2019). Mediante el presente trabajo logramos observar que dichas variaciones en la temperatura a lo largo de estos años afectaron a la comunidad de los erizos de mar en la zona teniendo una modificación en la abundancia y riqueza de especies antes del calentamiento (2006-2012), durante (2013-2016, contemplando 2017-2018 por un ligero aumento en la temperatura promedio) y después (2019-2020).

Las temperaturas en los bordes de distribución de las especies pueden volverse similares al centro de distribución cuando se presenta un evento de anomalías cálidas con una duración mayor a un año (Lonhart *et al.*, 2019; García-

Molinos *et al.*, 2017). Esto puede causar aumentos en el reclutamiento de las poblaciones sureñas. Las larvas pelágicas es uno de los principales medios de dispersión, logrando un transporte de las mismas fuera de sus límites “normales” (Lonhart, 2009; Harley *et al.*, 2006). En el Pacífico Nororiental es un hecho que existe un arrastre de larvas fuera de sus rangos de distribución. Sin embargo, estas larvas no pueden sobrevivir al menos que se esté experimentando una anomalía de aguas cálidas, lo que permite un aumento en la extensión de las especies, al igual que en el éxito reproductivo y la supervivencia (Lonhart *et al.*, 2019; Lonhart, 2009; Harley *et al.*, 2006). Por lo tanto, el evento que se desarrolló en la región a finales del 2013 dio la oportunidad de la expansión y entrada de especies con una afinidad tropical hacia las zonas templadas, además de modificación en las abundancias de las especies de erizos de mar (Beas-Luna *et al.*, 2020; Arafeh-Dalmau *et al.*, 2019; Lonhart *et al.*, 2019).

Como se ha mencionado anteriormente, estos cambios en la temperatura tienen un impacto en la reproducción y en el desarrollo las diferentes especies de erizos de mar registrados en la región, sumando la baja productividad en el océano durante estos eventos anómalos (Holbrook *et al.*, 2020). Se ha observado que en algunas especies de equinoideos las altas temperaturas permiten el crecimiento de los individuos adultos y logran sobrevivir en las condiciones a pesar de un aumento en su tasa metabólica (Wong & Hofmann, 2020; Uthicke *et al.*, 2014). Como existe mayor demanda de energía, esto influye de manera negativa en el desarrollo de las gónadas y, por lo tanto, en el mantenimiento de

la población (Uthicke *et al.*, 2014). Esto provoca la permanencia de especies templadas en la región. No obstante, ayuda a la disminución de población como se ha observado en los últimos años para la especie característica del área, *M. franciscanus* (Medellín-Ortiz *et al.*, 2020). Así mismo, las ondas de calor marina disminuyen el rendimiento de los espermatozoides de los erizos machos afectando en la fertilización *in situ* de las poblaciones (Leach *et al.*, 2021).

Estos cambios y futuras proyecciones de los escenarios del cambio climático deben ser considerados porque no solo se ve afectada la parte ecológica, sino económica. Los cambios en los ensamblajes de erizos de mar de la región por los erizos de mar de aguas tropicales pueden tener un impacto negativo en la recuperación de poblaciones con importancia económica como el erizo rojo y otros invertebrados como el abulón (Kawana *et al.*, 2019). El erizo rojo es uno de los recursos pesqueros más importantes de Baja California, con ingresos que oscilan entre los 1.2 a 4.2 millones de dólares al año (Palleiro-Nayar, 2013), logrando capturas de hasta 3215 toneladas al año (Medellín-Ortiz *et al.*, 2020). Para el año 2016 se registró la captura más baja siendo 989 toneladas, y se mantuvieron en niveles bajo a partir de dicho año (Medellín-Ortiz *et al.*, 2020). Esto ha sido resultado de una combinación de estrés pesquero y periodos fuerte del ENSO y condiciones anormales de calentamiento del mar, lo que ha provocado una falta de alimento para los organismos, y con ello una deficiencia en las gónadas que hace que no sea comerciable (Medellín-Ortiz *et al.*, 2020; Rogers-Bennet & Catton, 2019).

Conforme continúe el cambio climático y aumente tanto la frecuencia como la intensidad de las anomalías que arrastren aguas cálidas, se esperan cambios en los ecosistemas del Pacífico Nororiental a un nuevo ecosistema alternativo como respuesta de la contracción o desplazamiento del área de distribución de las especies (Bonebrake *et al.*, 2018; Vergés *et al.*, 2018). Esto resultará en un cambio en la composición, estructura, función y resiliencia de la comunidad (Bonebrake *et al.*, 2018). Aunque es difícil predecir el estado ecológico de los ecosistemas, este tipo de estudios nos permiten comprender los impactos de las olas de calor marino en esta zona de transición. Así mismo, sirven como sustento para promover el desarrollo de planes y estrategias de manejo que ayuden a mitigar los impactos en los ecosistemas marinos considerando también los componentes sociales y económicos relacionados.

CONCLUSIONES

- De manera regional, obtuvimos que la anomalía cálida si generó una modificación en la estructura comunitaria siendo diferente antes (2007-2012), durante (2013-2018) y después (2019-2020).
- La probabilidad de la presencia del erizo morado (*S. purpuratus*) a través de los años ha aumentado en las altitudes altas mientras ha disminuido en las latitudes bajas.
- Existe una mayor probabilidad de registrar el erizo rojo (*M. franciscanus*) en la región norte del área de estudio, en comparación con la región sur. Sin embargo, los números han decaído en los últimos años.
- El erizo coronado (*C. coronatus*) se distribuye en toda el área de estudio y su presencia incrementó en la región norte posterior a la anomalía de calor. El mismo comportamiento presentó el erizo negro (*A. stellata*).
- Registramos la presencia de las dos especies, *E. thouarsii* y *E. vanbrunti*, fuera de su límite norte de distribución después del evento de calentamiento del pacífico de la península.
- La probabilidad de encontrar al erizo pintado (*L. pictus*) dentro del área de estudio ha incrementado ligeramente a través de los años teniendo sus mayores densidades en los sitios del norte.
- Se diferencia la estructura comunitaria de los erizos de mar del pacífico de Baja California de los sitios norteños con los sureños durante y después del evento The Blob+ENSO.

- Bahía Asunción, uno de los sitios más sureños, cambió su estructura comunitaria con la recuperación de temperatura normal de la región. Esto provocó una diferenciación con el resto de los sitios sureños.
- El Rosario, ubicado en latitudes intermedias, tuvo un cambio en la estructura comunitaria de echinoideos después del evento de las anomalías positivas de temperatura asemejándose a los sitios sureños.

LITERATURA CITADA

- Amaya-Vallejo, V. (2007). *Echinometra vanbrunti* (Echinometridae) as a Host of Commensal Relationships in the Colombian Pacific Ocean. *Acta Biológica Colombiana*, 12(1): 57-66.
- Aguirre, L. K., Hooker, Y., Willenz, P. & Hajdu, E. (2011). A new *Clathria* (Demospongiae, Microcionidae) from Peru occurring on rocky substrates as well as epibiotic on *Eucidaris thouarsii* sea urchins. *Zootaxa*, 3085(1): 41-54.
- Alcoverro, T., & Mariani, S. (2002). Effects of sea urchin grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Kenyan lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 226: 255-263.
- Arafeh-Dalmau, N., Montaña-Moctezuma, G., Martínez, J. A., Beas-Luna, R., Schoeman, D. S., & Torres-Moye, G. (2019). Extreme marine heatwaves alter kelp forest community near its equatorward distribution limit. *Frontiers in Marine Science*, 6: 499.
- Bates, A. E., Barrett, N. S., Stuart-Smith, R. D., Holbrook, N. J., Thompson, P. A., & Edgar, G. J. (2014). Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change*, 4(1): 62-67.
- Beas-Luna, R., Micheli, F., Woodson, C. B., Carr, M., Malone, D., Torre, J., Boch, C., Caselle, J. E., Edwards, M., Freiwald, J., Hamilton, S. L., Hernández, A., Konar, B., Kroeker, K. J., Lorda, J., Montaña-Moctezuma, G. & Torres-

- Moye, G. (2020). Geographic variation in responses of kelp forest communities of the California Current to recent climatic changes. *Global Change Biology*, 26(11): 6457-6473.
- Beas-Luna, R., & Ladah, L. B. (2014). Latitudinal, seasonal, and small-scale spatial differences of the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, and an herbivore at their southern range limit in the northern hemisphere. *Botánica Marina*, 57(2): 73-83.
- Bellwood, D.R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- Bond, N. A., Cronin, M. F., Freeland, H. & Mantua, N. (2015). Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific Nicholas. *Geophys. Res. Lett.* 42: 3414–3420.
- Bonebrake, T. C., Brown, C. J., Bell, J. D., Blanchard, J. L., Chauvenet, A., Champion, C., Chen, I., Clark, T. D., Colwell, R. K., Danielsen, F., Dell, A. I., Donelson, J. M., Evengard, B., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R. A., Griffs, R. B., Hobday, A. J., Jarzyna, M. A., Lee, E., Lenoir, J., Linnetved, H., Martin, V. Y., McCormack, P. C., McDonald, J., McDonald-Madden, E., Mitchell, N., Mustonen, T., Pandolfi, J. M., Pettorelli, N., Possingham, H., Pulsifer, P., Reynolds, M., Scheffers, B. R., Sorte, C. J. B., Strugnell, J. M., Tuanmu, M., Twiname, S., Vérges, A., Villanueva, C., Wapstra, E., Wernberg, T. & Pecl, G. T. (2018). Managing consequences of climate-

driven species redistribution requires integration of ecology, conservation and social science. *Biological Reviews*, 93(1): 284-305.

Brokaw, C. J. (1995). Reactivation of motility of demembrated sea urchin sperm flagella. In *Methods in cell biology*. Academic Press. 231-238 p.

Burcham, D., & Caruso, N. L. (2015). Abundance, size, and occurrence of *Arbacia stellata* in Orange County, California. *California Fish and Game*, 101(3): 184-187.

Byers, J. E. (2009) Competition in marine invasions. In: Rilov, G. & Crooks, J.A. *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Ecological studies. Berlin: Springer. 245–60 p.

Cavanaugh, K. C., Reed, D. C., Bell, T. W., Castorani, M. C. & Beas-Luna, R. (2019). Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in southern and Baja California to a multiyear heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6: 413.

Cavole, L. M., Demko, A. M., Diner, R. E., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C. M., Paulsen, M., Ramírez-Valdez, A., Schwenck, S. M., Yen, N. K., Zill, M. E. & Franks, P. J. S. (2016). Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the northeast pacific: winners, losers, and the future. *Oceanography* 29: 273–285.

- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Second Edition. PRIMER-E Plymouth. 176 pp.
- Cortés, D. F. L., Cruz, E. L. & Zapata, F. A. (2011). Bioerosión de sustrato rocoso por erizos en bahía Málaga (Colombia), Pacífico tropical. *Revista de Ciencias*, 15: 9-22.
- Coyer, J. A., Ambrose, R. F., Engle, J. M. & Carroll, J. C. (1993). Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167(1): 21-37.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2): 153-166.
- Dawson, E. Y. (1951). A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, Mexico. *Journal of Marine Research*, 10(1): 39-58.
- Di Lorenzo, E., & Mantua, N. (2016). Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nature Climate Change*, 6(11): 1042-1047.
- Díaz, F., Re, A. D., Galindo-Sánchez, C. E., Carpizo-Ituarte, E., Perez-Carrasco, L., González, M., Licea, A., Sánchez, A. & Rosas, C. (2017). Preferred temperature, critical thermal maximum, and metabolic response of the

black sea urchin *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; Gmelin, 1791). *Journal of Shellfish Research*, 36(1): 219-225.

Donelson, J. M., Sunday, J. M., Figueira, W. F., Gaitán-Espitia, J. D., Hobday, A. J., Johnson, C. R., Leis, J. M., Ling, S. D., Marshall, D. Pandolfi, J. M., Pecl, G., Rodgers, G. G., Booth, D. J. & Munday, P. L. (2019). Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1768): 20180186.

Durazo, R. & Baumgartner, T. R. (2002). Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Progress in Oceanography*, 54(1-4): 7-31.

Ebert, T. A., Barr, L. M., Bodkin, J. L., Burcham, D., Bureau, D., Carson, H. S., Caruso, N. L., Caselle, J. E., Claisse, J.T., Clemente, S., Davis, K., Detwiler, P. M., Dixon, J. D., Duggins, D. O., Engle, J. M., Estes, J. A., Groth, S. D., Grupe, B. M., Halmay, K. H., Hernández, J. C., Jurgens, L. J., Kalvass, P. E., Kenner, M. C., Konar, B., Kushner, D. J., Lee, L. C., Leighton, D. L., Montaña-Moctezuma, G., Munk, J. E., Olguin, I., Palleiro, J. S., Parker, D. O., Pearse, J. S., Pondella, D. J., Rogers-Bennett, L., Schroeter, S. C., Shelton, A. O., Sonnenholzner, J., Taniguchi, I. K., VanBlaricom, G. R., Watson, J. C. Weitzman, B. P., Williams, J. P., Yakimishyn, J. & Zhang, Z. (2018). Size, growth, and density data for shallow-water sea urchins from Mexico to the Aleutian Islands, Alaska, 1956–2016. *Ecology*, 99(3): 761.

- Ebert, T. A. (1977). An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rock jetty. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 27(1): 1-22.
- Ebert, T. A., Dixon, J. D., Schroeter, S. C., Kalvass, P. E., Richmond, N. T., Bradbury, W. A. & Woodby, D. A. (1999). Growth and mortality of red sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* across a latitudinal gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 190: 189-209.
- Edwards, M. S. (2004). Estimating scale-dependency in disturbance impacts: El Niños and giant kelp forests in the northeast Pacific. *Oecologia*, 138(3): 436-447.
- Engle, J. M., and D. V. Richards. 2001. New and unusual marine invertebrates discovered at the California Channel Islands during the 1997-1998 El Niño. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 100(3):186-198.
- Filbee-Dexter, K. & Wernberg, T. (2018). Rise of turfs: a new battlefield for globally declining kelp forests. *Bioscience*, 68(2): 64-76.
- Foo, S. A., Dworjanyn, S. A., Khatkar, M. S., Poore, A. G., & Byrne, M. (2014). Increased temperature, but not acidification, enhances fertilization and development in a tropical urchin: potential for adaptation to a tropicalized eastern Australia. *Evolutionary applications*, 7(10): 1226-1237.

- Freiwald, J., Wisniewski, C. J., & Abbott, D. (2016). Northward range extension of the crowned sea urchin (*Centrostephanus coronatus*) to Monterey Bay, California. *California Fish and Game*, 102(2): 37-40.
- Frölicher, T. L., Fischer, E. M. & Gruber, N. (2018). Marine heatwaves under global warming. *Nature*, 560: 360-364.
- Gaxiola-Castro, G., Durazo, R., Lavaniegos, B., De la Cruz-Orozco, M. E., Millán-Núñez, E., Soto-Mardones, L. & Cepeda-Morales, J. (2008). Pelagic ecosystem response to interannual variability off Baja California. *Ciencias Marinas*, 34(2):263-270.
- Gianguzza, P. & Bonaviri, C. (2013). Arbacia. In *Developments in aquaculture and fisheries science* (Vol. 38, pp. 275-283). Elsevier.
- Goddard, J. H., Treneman, N., Pence, W. E., Mason, D. E., Dobry, P. M., Green, B. & Hoover, C. (2016). Nudibranch range shifts associated with the 2014 warm anomaly in the Northeast Pacific. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 115(1): 15-40.
- Goddard, J. H., Treneman, N., Prestholdt, T., Hoover, C., Green, B., Pence, W. E., Mason, D. E., Dobry, P., Sones, J. L., Sanford, E., Agarwall, R., McDonald, G. R., Johnson, R. F. & Gosliner, T. M. (2018). Heterobranch sea slug range shifts in the northeast Pacific Ocean associated with the 2015–16 El Niño. *Proc Calif Acad Sci*, 65(4), 107-131.

- González-Medina, F. J., Holguin-Quiñones, O. E. & De la Cruz-Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias marinas*, 32(1A): 33-44.
- González-Peláez, S. S. (2004). Biología poblacional del erizo *Echinometra vanbrunti* (Echinodermata; Echinoidea), en el Sur del Golfo de California, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 118 p.
- Gotshall, D. 2005. Guide to marine invertebrates: Alaska to Baja California. Sea Challengers, Monterey, CA, USA. 117 p.
- Hammond, L. M. & Hofmann, G. E. (2010). Thermal tolerance of *Strongylocentrotus purpuratus* early life history stages: mortality, stress-induced gene expression and biogeographic patterns. *Marine Biology*, 157(12): 2677-2687.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L. & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2): 228-241.
- Hermosillo-Nuñez, B. B., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Ortiz, M., Calderón-Aguilera, L. E. & Cupul-Magaña, A. L. (2016). Influence of the coral reef assemblages on the spatial distribution of echinoderms in a gradient of

human impacts along the tropical Mexican Pacific. *Biodiversity and Conservation*, 25(11): 2137–2152.

Hobday, A. J., Alexander, L. V., Perkins, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., Oliver, E. C., Benthuisen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Feng, M., Holbrook, N. J., Moore, P.J. Scannell, H. A., Gupta, A. S. & Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141: 227-238.

Hoegh-Guldberg, O. V. E., & Pearse, J. S. (1995). Temperature, food availability, and the development of marine invertebrate larvae. *American Zoologist*, 35(4): 415-425.

Holbrook, N. J., Sen Gupta, A., Oliver, E. C., Hobday, A. J., Benthuisen, J. A., Scannell, H. A., Smale, D. A. & Wernberg, T. (2020). Keeping pace with marine heatwaves. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(9): 482-493.

Holbrook, N. J., Scannell, H. A., Gupta, A. S., Benthuisen, J. A., Feng, M., Oliver, E. C., Alexander, L. V., Burrows, M. T., Donat, M. G., Hobday, A. J., Moore, P. J. Perkins-Kirkpatrick, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C. & Wernberg, T. (2019). A global assessment of marine heatwaves and their drivers. *Nature Communications*, 10(1): 1-13. Idjadi, J. A., Haring, R. N., & Precht, W. F. (2010). Recovery of the sea urchin *Diadema antillarum* promotes scleractinian coral growth and survivorship on shallow Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 403: 91-100.

- Holguin Quiñones, O., Wright López, H. & Solís Marín, F. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(4): 749-757.
- Jacox, M. G., Hazen, E. L., Zaba, K. D., Rudnick, D. L., Edwards, C. A., Moore, A. M. & Bograd, S. J. (2016). Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. *Geophysical Research Letters*, 43(13): 7072-7080.
- Johnson, C. R., Banks, S. C., Barrett, N. S., Cazassus, F., Dunstan, P. K., Edgar, G. J., Frusher, S. D., Gardner, C., Haddon, M., Helidoniotis, F., Hill, K., L., Holbrook, N. J., Hoise, G. W., Last, P. R., Ling, S. D., Melbourne-Thomas, J., Miller, K., Pecl, G. T., Richardson, A. J., Ridgway, K. R., Rintoul, S. R., Ritz, D. A., Ross, D. J., Sanderson, J. C., Shepherd, S. A., Slotwinski, A., Swadling, K. M. & Taw, N. (2011). Climate change cascades: Shifts in oceanography, species' ranges and subtidal marine community dynamics in eastern Tasmania. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 17-32.
- Kawana, S. K., Catton, C. A., Hofmeister, J. K., Juhasz, C. I., Taniguchi, I. K., Stein, D. M. & Rogers-Bennett, L. (2019). Warm Water Shifts Abalone Recruitment and Sea Urchin Diversity in Southern California: Implications for Climate-Ready Abalone Restoration Planning. *Journal of Shellfish Research*, 38(2): 475-484.

Kim, W., Yeh, S. W., Kim, J. H., Kug, J. S. & Kwon, M. (2011). The unique 2009–2010 El Niño event: A fast phase transition of warm pool El Niño to La Niña. *Geophysical Research Letters*, 38(15): 1-5.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; Gmelin, 1791). Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=513125> on 2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867). Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=513165> on 2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Echinometra vanbrunti* A. Agassiz, 1863. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=513244> on 2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Eucidaris thouarsii* (L. Agassiz & Desor, 1846). Accessed through: World Register of Marine Species at:

<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=513266> on
2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Lytechinus pictus* (Verrill, 1867). Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=513378> on
2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Mesocentrotus franciscanus* (A. Agassiz, 1863). Accessed through: World Register of Marine Species at:
<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=591102> on
2022-03-31.

Kroh, A. & Mooi, R. (2022). World Echinoidea Database. *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson, 1857). Accessed through: World Register of Marine Species at:
<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=240747> on
2022-03-31.

Leach, T. S., BuyanUrt, B. & Hofmann, G. E. (2021). Exploring impacts of marine heatwaves: paternal heat exposure diminishes fertilization success in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). *Marine Biology*, 168(7): 1-15.

- Lee, T. & McPhaden, M. J. (2010). Increasing intensity of El Niño in the central-equatorial Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37(14): 1-5.
- Lessios, H.A., Kessing, B.D., Robertson, D.R. & Paulay, G. (1999). Phylogeography of the pantropical sea urchin *Eucidaris* in relation to land barriers and ocean currents. *Evolution*, 53(3): 806-817.
- Ling, S. D., Scheibling, R. E., Rassweiler, A., Johnson, C. R., Shears, N., Connell, S. D., Salomon, A. K., Norderhaug, K. M., Pérez-Matus, A., Hernández, J. C., Clemente, S., Blamey, L. K., Hereu, B., Ballesteros, E., Sala, E., Garrabou, J., Cebrian, E., Zabala, M., Fujita, D. & Johnson, L. E. (2015). Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659): 20130269.
- Littler, M. M. & Littler, D. S. (1984). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74(1): 13-34.
- Lonhart, S. I., Jeppesen, R., Beas-Luna, R., Crooks, J. A., & Lorda, J. (2019). Shifts in the distribution and abundance of coastal marine species along the eastern Pacific Ocean during marine heatwaves from 2013 to 2018. *Marine Biodiversity Records*, 12(1): 1-15.

- Lonhart, S. I. (2009). Natural and climate change mediated invasions. In *Biological invasions in marine ecosystems* (pp. 57-69). Springer, Berlin, Heidelberg.
- López-Pérez, A., Guendulain-García, S., Granja-Fernández, R., Hernández-Urraca, V., Galván-Rowland, L., Zepeta-Vilchis, R. & López-López, D. (2016). Reef community changes associated with the 2009–2010 El Niño in the southern mexican pacific. *Pacific Science*, 70: 175–191.
- Lynn, R. J., Bliss, K. A. & Eber, L. E. (1982). Vertical and horizontal distributions of seasonal mean temperature, salinity, sigma-t, stability, dynamic height, oxygen saturation in the California Current, 1950-1978. Marine Life Research Program, Scripps Institution of Oceanography.
- Lynn, R. J. & Simpson, J. J. (1987). The California Current System: The Seasonal Variability of its Physical Characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92(12): 12947-12966.
- McAlary, F. A., Turney, T. W., & Turney, J. L. (1998). Catalina Island kelp forests: 1992 to 1998. In: <https://dornsife.usc.edu/assets/sites/218/docs/ccd/publications/McAlary-et al1999.pdf>.
- McCartney, M. A., Keller, G. & Lessios, H. A. (2000). Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*, 9(9): 1391–1400.

- McClanahan, T. R., Kamukuru, A. T., Muthiga, N. A., Yebio, M. G. & Obura, D. (1996). Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. *Conservation Biology*, 10(1): 136-154.
- Medellín-Ortíz, A., Montaña-Moctezuma, G., Álvarez-Flores, C. & Santamaría-del-Angel, E. (2020). Retelling the History of the Red Sea Urchin Fishery in Mexico. *Frontiers in Marine Science*, 7:167.
- García-Molinos, J., Burrows, M. T. & Poloczanska, E. S. (2017). Ocean currents modify the coupling between climate change and biogeographical shifts. *Scientific reports*, 7(1): 1-9.
- Moreno, X. G., Abitia, L. A., Favila, A., Gutiérrez, F. J. & Palacios, D. S. (2009). Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2): 113-123.
- Moreno-Sánchez, X. G., Palacios-Salgado, D. S., Abitia-Cárdenas, L. A., Escobar-Sánchez, O., Irigoyen-Arredondo, M. S., Perez, J. S. R. & Ramírez-Lara, D. P. (2016). Importance of benthos in the trophic structure of the ichthyofauna of Los Frailes reef, Gulf of California, Mexico. *Marine benthos: biology, ecosystem functions, and environmental impact*. Nova Science Publishers, New York, 1-37.
- Morris, R. H., Abbott, D. P. & Haderlie, E. C. (1980). *Intertidal invertebrates of California*. Stanford: Stanford University Press.

- Nelson, B. V., & Vance, R. R. (1979). Diel foraging patterns of the sea urchin *Centrostephanus coronatus* as a predator avoidance strategy. *Marine Biology*, 51(3): 251-258.
- Neira, R., & Cantera, J. R. (2005). Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 195-206.
- Nesbit, K. T. & Hamdoun, A. (2020). Embryo, larval, and juvenile staging of *Lytechinus pictus* from fertilization through sexual maturation. *Developmental Dynamics*, 249(11): 1334-1346.
- Olguín, I. (2004). Speciation in marine systems: the case of study of sea urchin *Arbacia incisa* (Agassiz, 1863). Ph.D. thesis, University of California Davis. 116 pp.
- Oliver, E. C., Donat, M. G., Burrows, M. T., Moore, P. J., Smale, D. A., Alexander, L. V., Benthuyzen, J.A., Feng, M., Sen Gupta, A., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Scannell, H.A., Straub, S.C. & Wernberg, T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature communications*, 9(1): 1-12.
- Oliver, E.C.J., Burrows, M.T., Donat, M.G., Sen Gupta, A., Alexander, L. V., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Benthuyzen, J.A., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Thomsen, M.S., Wernberg, T. & Smale, D.A. (2019). Projected

marine heatwaves in the 21st century and the potential for ecological impact. *Frontiers in Marine Science*, 6: 734.

Padilla-Gamiño, J. L., Kelly, M. W., Evans, T. G. & Hofmann, G. E. (2013). Temperature and CO₂ additively regulate physiology, morphology and genomic responses of larval sea urchins, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1759): 1-9.

Palleiro-Nayar, J. S. (2013). Benthonic Resources of Baja California, Sea Urchin and Sea Cucumber. México: Instituto Nacional de Pesca, 60 pp.

Palleiro-Nayar, J. S., Salgado-Rogel, M. L. & Jiménez-Quiroz, M. C. (2012). Reference points in the fishery of red sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) in Baja California, based on fishery biology and environmental aspects. *Ciencia Pesquera*, 20(1): 5-20.

Palleiro-Nayar, J. S., Salgado-Rogel, M. L. & Aguilar-Montero, D. (2008). Fishery of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*, and its population increase in Baja California, Mexico. *Ciencia Pesquera*, 16: 29-35.

Palleiro-Nayar, J., Aguilar-Montero, D. & Salgado-Rogel, M. L. (2006). La pesquería de erizo de mar. En: Arreguín-Sánchez, F., Beléndez, Moreno, L., Gómez-Humarán, I. M., Solana-Sansores, R. & Rangel-Dávalos, C. (eds.). *Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. Sagarpa, INP. 89-100 p.

- Perkins, S. E. & Alexander, L. V. (2013). On the measurement of heat waves. *Journal of Climate*, 26: 4500-4517.
- Peterson, W., Robert, M. & Bond, N. (2015). The warm blob-Conditions in the northeastern Pacific Ocean. *PICES Press*, 23(1): 36.
- Pinsky, M. L., Selden, R. L., & Kitchel, Z. J. (2020). Climate-driven shifts in marine species ranges: scaling from organisms to communities. *Annual Review of Marine Science*, 12: 153-179.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Félix, E., & Manzo-Monroy, H. G. (2004). Comparación entre el uso de dos derechos de acceso pesquero, concesiones y permisos, en la pesquería de erizo rojo de mar, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz), en Santo Tomás, Baja California, México. *Ciencias marinas*, 30(4): 547-560.
- Reaka-Kudla, M. L., Feingold, J. S. & Glynn, W. (1996). Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs*, 15(2): 101–107.
- Reid Jr, J. L. & Schwartzlose, R. A. (1962). Direct measurements of the Davidson Current off Central California. *Journal of Geophysical Research*, 67(6): 2491-2497.

- Reyes-Bonilla, H. & Calderón-Aguilera, L. E. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, 20(3-4): 347-357.
- Ríos-Jara, E., Galván-Villa, C. M., & Solís-Marín, F. A. (2008). Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 79(1): 131-141.
- Rogers-Bennett, L. & Okamoto, D. (2020). *Mesocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. In *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier. 43: 593-608.
- Rogers-Bennett, L., & Catton, C. A. (2019). Marine heatwave and multiple stressors tip bull kelp forest to sea urchin barrens. *Scientific reports*, 9(1): 1-9.
- Rogers-Bennett, L. (2007). The ecology of *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. In: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 37: 393-425.
- Ruiz-Nava, M. P., Conejeros-Vargas, C. A. & Solís-Marín, F. A. (2021). Redescription of the sea urchin *Eucidaris thouarsii* (Cidaroida: Cidaridae) based on material from the Mexican Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 69(Suppl. 1): 438-451.
- Sato, K. N., Levin, L. A. & Schiff, K. (2017). Habitat compression and expansion of sea urchins in response to changing climate conditions on the California

- continental shelf and slope (1994–2013). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 137: 377-389.
- Sanford, E., Sones, J. L., García-Reyes, M., Goddard, J. H. & Largier, J. L. (2019). Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Scientific Reports*, 9(1): 1-14.
- Scannell, H. A., Pershing, A. J., Alexander, M. A., Thomas, A. C. & Mills, K. E. (2016). Frequency of marine heatwaves in the North Atlantic and North Pacific since 1950. *Geophysical Research Letters*, 43: 2069-2076.
- Smale, D. A., Wernberg, T., & Vanderklift, M. A. (2017). Regional-scale variability in the response of benthic macroinvertebrate assemblages to a marine heatwave. *Marine Ecology Progress Series*, 568: 17-30.
- Smith, P. E. & Moser, H. G. (2003). Long-term trends and variability in the larvae of Pacific sardine and associated fish species of the California Current region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50: 2519-2536.
- Smith, J. G. & Garcia, S. C. (2021). Variation in purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) morphological traits in relation to resource availability. *PeerJ*, 9, e11352.
- Sumi, C. B., & Scheibling, R. E. (2005). Role of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* in regulating the invasive alga *Codium*

fragile ssp. *tomentosoides* in Nova Scotia. Marine Ecology Progress Series, 292: 203-212.

Sydeman, W. J., Santora, J. A., Thompson, S. A., Marinovic, B., & Lorenzo, E. D. (2013). Increasing variance in North Pacific climate relates to unprecedented ecosystem variability off California. *Global Change Biology*, 19(6): 1662-1675.

Thomsen, M. S. & South, P. M. (2019). Communities and attachment networks associated with primary, secondary and alternative foundation species; a case study of stressed and disturbed stands of Southern Bull Kelp. *Diversity*, 11(4): 56.

Tegner, M. J. & Dayton, P. K. (1991). Sea urchins, El Niños, and the long term stability of Southern California kelp forest communities. *Marine ecology progress series*, 77(1): 49-63.

Terazono, Y., Nakamura, Y., Imoto, Z. & Hiraoka, M. (2012). Fish response to expanding tropical *Sargassum* beds on the temperate coasts of Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 464: 209-220.

Tuya, F., Boyra, A., Sánchez-Jerez, P., Barberá, C. & Haroun, R. J. (2004). Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 278: 157-169.

- Uthicke, S., Liddy, M., Nguyen, H. D. & Byrne, M. (2014). Interactive effects of near-future temperature increase and ocean acidification on physiology and gonad development in adult Pacific sea urchin, *Echinometra* sp. *A. Coral Reefs*, 33(3): 831-845.
- Valdez, M. C., Zaragoza, E. S., Belda, D. L., Marcos, R. & Ramírez, R. A. (2003). Effect of climatic change on the harvest of the kelp *Macrocystis pyrifera* on the Mexican Pacific coast. *Bulletin of Marine Science*, 73(3): 545-556.
- Valentine, J. W. (1966). Numerical analysis of marine molluscan ranges on the extratropical northeastern Pacific shelf. *Limnology and Oceanography*, 11(2): 198-211.
- Vance, R. R. (1979). Effects of grazing by the sea urchin, *Centrostephanus coronatus*, on prey community composition. *Ecology*, 60(3): 537-546.
- Vergés, A., Doropoulos, C., Malcolm, H. A., Skye, M., Garcia-Pizá, M., Marzinelli, E. M., Campbell, A. H., Ballesteros, E., Hoey, A. S., Vila-Concejo, A., Bozec, Y. M. & Steinberg, P. D. (2016). Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(48): 13791-13796.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G. B., Campbell, A. H., Ballesteros, E., Heck Jr, K. L., Booth, D. J., Coleman, M. A., Feary D. A., Figueira, W., Langlois, T., Marzinelli, E. M., Mizerek, T., Mumby, P. J.,

- Nakamura, Y., Roughan, M., Van-Sebille, E., Sen-Gupta, A., Smale, D. A., Tomas, F. Wernberg, T. & Wilson, S. K. (2014a). The tropicalization of temperate marine ecosystems: Climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789): 20140846.
- Vergés, A., Tomas, F., Cebrian, E., Ballesteros, E., Kizilkaya, Z., Dendrinou, P., Karamanlidis, A. A., Spiegel, D. & Sala, E. (2014b). Tropical rabbitfish and the deforestation of a warming temperate sea. *Journal of Ecology*, 102(6): 1518-1527.
- Villalba-Villalba, A. G., Chan Chan, L. H., Lagarda-Díaz, I., Reyes-Jiménez, N. Y., Minjarez-Osorio, C., Castro-Longoria, R. & Maldonado-Arce, A. (2022). Reproductive cycle of sea urchin *Echinometra vanbrunti* (Echinodermata: Echinoidea) from the Gulf of California. *Marine Biology Research*, 1-15.
- Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., De Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., Dufois, F., Fromont, J., Fulton, C. J., Hovey, R. K., Harvey, E. S., Holmes, T. H., Kendrick, G. A., Radford, B., Santana-Garcon, J., Saunders, B. J., Smale, D. A., Thomsen, M. S., Tuckett, C. A., Tuya, F., Vanderklift, M. A. & Wilson, S. (2016). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353(6295): 169-172.
- Wernberg, T., Smale, D. A., Tuya, F., Thomsen, M.S., Langlois, T.J., de Bettignies, T., Bennett, S. & Rousseaux, C.S. (2013). An extreme climatic

event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climate Change* 3(1): 78–82.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., Francois, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Muller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V.,...Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4 (43), 1686.

Wilkinson, T. A., Wiken, E., Bezaury-Creel, J., Hourigan, T. F., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L., Madden, C., Morgan, L. & Padilla, M. (2009). *Marine ecoregions of North America*. Montreal, Canada: Commission of Environmental Cooperation, 200 pp.

Williams, J. P., Williams, C. M., Blanchette, C. A., Claisse, J. T., Pondella, D. J. & Caselle, J. E. (2018). Where the weird things are: a collection of species range extensions in the Southern California Bight. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 117(3):189-202.

Wong, J. M. & Hofmann, G. E. (2021). Gene expression patterns of red sea urchins (*Mesocentrotus franciscanus*) exposed to different combinations of temperature and pCO₂ during early development. *BMC genomics*, 22(1): 1-21.

Wong, J. M. & Hofmann, G. E. (2020). The effects of temperature and pCO₂ on the size, thermal tolerance and metabolic rate of the red sea urchin

(*Mesocentrotus franciscanus*) during early development. Marine Biology, 167(3): 1-15.

Woodson, C. B., Micheli, F., Boch, C., Al-Najjar, M., Espinoza, A., Hernandez, A., Vázquez-Vera, L., Saenz-Arroyo, A., Monismith, S. G. & Torre, J. (2019). Harnessing marine microclimates for climate change adaptation and marine conservation. Conservation Letters, 12(2): e12609.

Workman, G. D. (1999). A review of the biology and fisheries for purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*, Stimpson, 1857) and discussion of the assessment needs for a proposed fishery. Ottawa: Fisheries and Oceans Canada. 59 p.

ANEXOS

Tabla 2. Coeficientes del modelo lineal generalizado binomial de las especies de erizo de mar de la península de Baja California contemplando año, latitud y la interacción entre ambos.

Especie		Estimación	Error Estándar	Valor Z	Pr(> z)	r ²
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Intercepto	-1921.00	384.70	4.995	5.89E-07	0.3154949
	Año	-0.9653	0.1912	-5.049	4.45E-07	
	Latitud	-64.52	12.77	-5.054	4.33E-07	
	Año:Latitud	0.03241	0.006344	5.109	3.24E-07	
<i>Mesocentrotus franciscanus</i>	Intercepto	-1089.00	566.80	-1.922	0.0546	0.387815
	Año	0.5261	0.2813	1.87	0.0614	
	Latitud	43.98	13.67	2.236	0.0253	
	Año:Latitud	-0.02133	0.00975	-2.186	0.0288	
<i>Centrostephanus coronatus</i>	Intercepto	3040.00	329.00	9.24	<2e-16	0.033220
	Año	-1.511	-0.1635	-9.242	<2e-16	
	Latitud	-104.40	11.16	-9.357	<2e-16	
	Año:Latitud	0.05187	0.00554	-9.357	<2e-16	
<i>Arbacia stellata</i>	Intercepto	-867.83215	3113.64623	-0.279	0.780	0.4991013
	Año	0.42183	1.54274	0.273	0.785	
	Latitud	-37.86167	105.50733	-0.359	0.720	
	Año:Latitud	0.01902	0.05228	0.364	0.713	
<i>Eucidaris thouarsii</i>	Intercepto	17670.00	1369.00	12.91	<2e-16	0.6494991
	Año	-8.759	0.6789	-12.9	<2e-16	
	Latitud	-638.10	51.03	-12.5	<2e-16	
	Año:Latitud	0.3162	0.02531	12.49	<2e-16	

<i>Lytechinus pictus</i>	Intercepto	-14800.00	4362.00	-3.393	0.000690	0.07154065
	Año	7.324	2.161	3.389	0.000702	
	Latitud	449.30	136.40	3.293	0.000922	
	Año:Latitud	-0.2223	0.0676	-3.289	0.001006	
<i>Echinometra vanbrunti</i>	Intercepto	9129.99	4606.6639	1.982	0.0475	0.16176128
	Año	-4.51580	2.28634	-1.975	0.0483	
	Latitud	-342.7238	185.0751	-1.852	0.0641	
	Año:Latitud	0.16941	0.09185	1.844	0.0651	

Tabla 3. Coeficientes del modelo lineal generalizado binomial de las especies de erizo de mar de la península de Baja California que no presentaron una interacción entre año:latitud.

Especie		Estimación	Error Estándar	Valor Z	Pr(> z)	r²
<i>Centrostephanus coronatus</i>	Intercepto	-47.167212	19.973273	-2.362	0.0182	0.0019653
	Año	0.023277	0.009968	2.335	0.0195	
	Latitud	-0.00311	0.018875	-0.165	0.8691	
<i>Arbacia stellata</i>	Intercepto	-2001.00	149.10	-13.417	<2e-16	0.4987398
	Año	0.9831	0.07402	13.283	<2e-16	
	Latitud	0.5279	0.06859	7.696	1.40E-14	
<i>Lytechinus pictus</i>	Intercepto	-640.14501	19.64954	-3.358	0.000786	0.0609554
	Año	0.30348	0.09589	3.165	0.001551	
	Latitud	0.79798	0.20097	3.971	0.0000717	
<i>Echinometra vanbrunti</i>	Intercepto	659.66514	183.12813	3.602	0.000316	0.1586719
	Año	-0.30545	0.08993	-3.397	0.000682	
	Latitud	-1.89937	0.33485	-5.672	0.0000000	

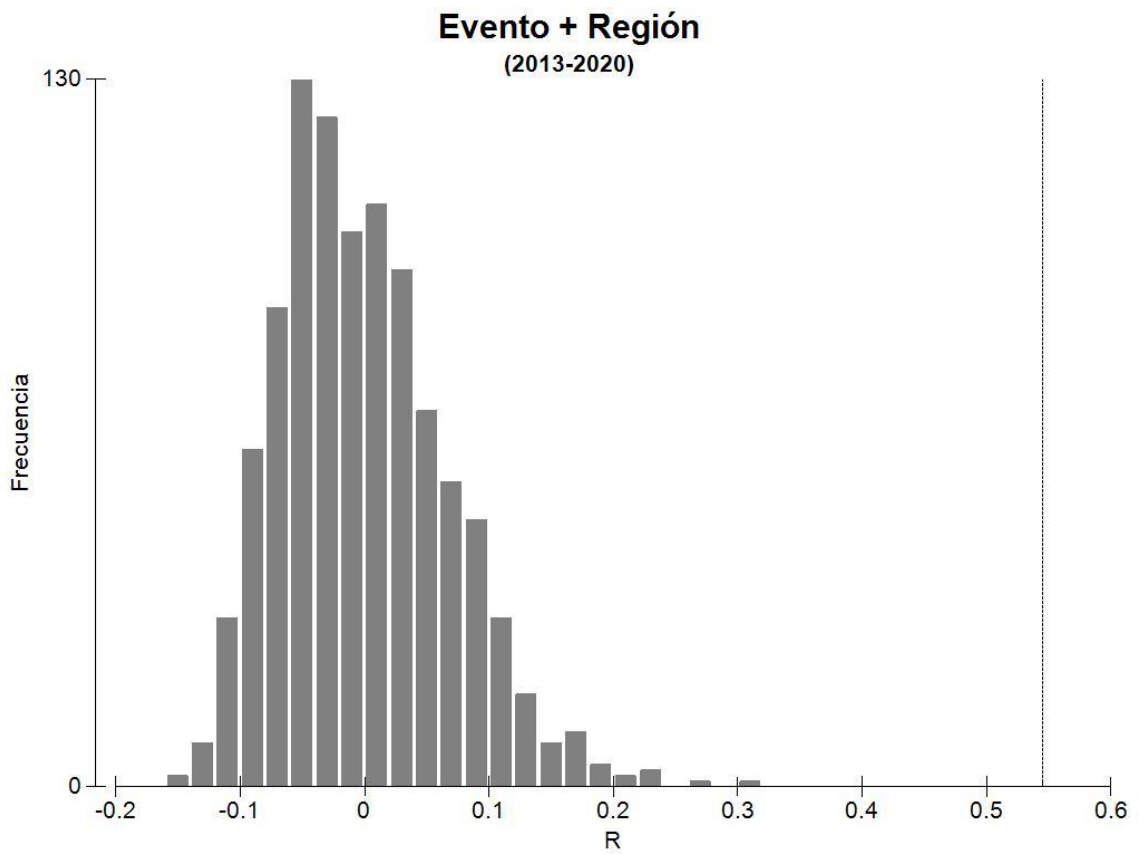


Figura 22. Análisis de similitud (ANOSIM) de los de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2016-2020. Evento: Durante (2013-2016), Post (2017-2020). Línea punteada señala la r estadística.

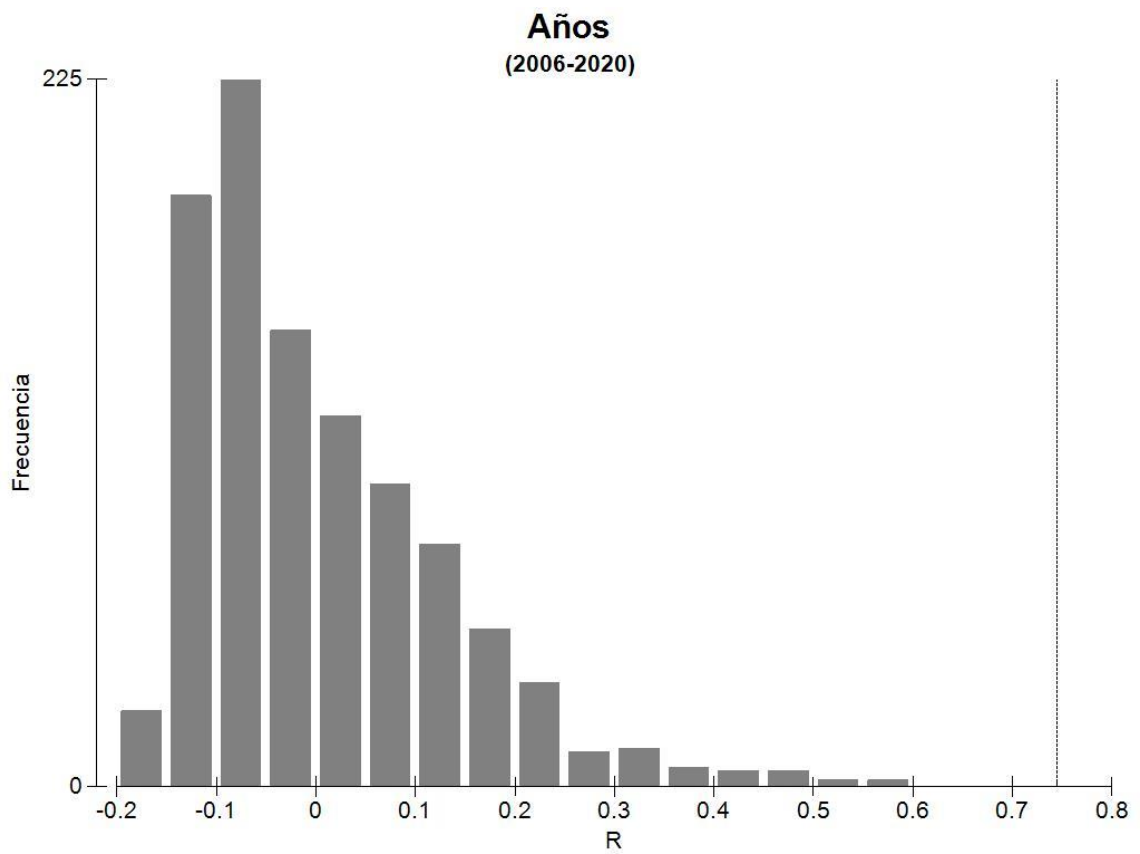


Figura 23. Análisis de similitud (ANOSIM) de los años 2006 al 2020 del Noroeste del Pacífico.

Línea punteada señala la r estadística.

Tabla 4. Análisis de similitudes (ANOSIM) de los de los sitios del Noroeste del Pacífico durante los años 2013-2020. Evento: Durante (2013-2016), Post (2017-2020).

Grupos	R Estadística	% nivel de significancia	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales
Durante_Norte, Durante_sur	0.837	0.2	462	462
Durante_Norte, Post_Norte	-0.061	62.5	11628	999
Durante_Norte, Post_Sur	0.912	0.1	1287	999
Durante_Sur, Post_Norte	0.75	0.1	38760	999
Durante_Sur, Post_Sur	-0.029	46.8	3003	999
Post_Norte, Post_Sur	0.8	0.1	319770	999

Tabla 5. Análisis de similitudes (ANOSIM) de los años 2006 al 2020 del Noroeste del Pacífico.

Grupos	R Estadística	% nivel de significancia	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales
Pre, Durante	0.889	0.3	330	330
Pre, Post	0.942	0.3	330	330
Durante, Post	0.198	22.9	35	35