

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**ANÁLISIS POBLACIONAL DEL ERIZO ROJO *Strongylocentrotus
franciscanus* EN LA COSTA OCCIDENTAL DE LA PENINSULA
BAJA CALIFORNIA.
PUEDE CONSIDERARSE UNA METAPOBLACIÓN?**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

JULIO SAID PALLEIRO NAYAR

Ensenada, Baja California, México, Abril.2009.

TESIS DEFENDIDA POR
JULIO SAID PALLEIRO NAYAR
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



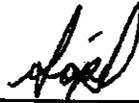
Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Codirector del Comité



Dra. Gabriela Montaña Moctezuma
Codirectora del Comité



Dr. Axayácatl Rocha Olivares
Miembro del Comité



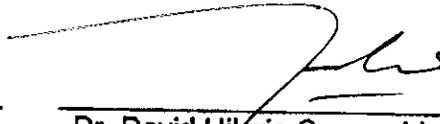
Dr. Juan Manuel López Mariscal
Miembro del Comité



Dr. David M. Kaplan
Miembro del Comité



Dr. Axayácatl Rocha Olivares
*Coordinador del programa de
posgrado en Ecología Marina*



Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

2 de Abril de 2009.

RESUMEN de la tesis de **JULIO SAID PALLEIRO NAYAR**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**. Ensenada, Baja California. Abril 2009.

ANÁLISIS POBLACIONAL DEL ERIZO ROJO *Strongylocentrotus franciscanus* EN LA COSTA OCCIDENTAL DE LA PENINSULA BAJA CALIFORNIA. PUEDE CONSIDERARSE UNA METAPOBLACIÓN?

Resumen aprobado por:



Dr. Oscar Sosa Nishizaki
Codirector de Tesis



Dra. Gabriela Montaña Moctezuma
Codirectora de Tesis

El erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* es un recurso pesquero y una especie clave dentro de la comunidad de los mantos de *Macrocystis pyrifera*. El objetivo del presente trabajo es determinar con base en estimaciones de la densidad, estructura de tallas, reclutamiento, análisis genético, aspectos como la colonización y extinción de poblaciones, el tipo de estructura poblacional que presenta esta especie.

La densidad y estructura de tallas de las diez poblaciones analizadas presentan variaciones espacio-temporales derivadas de varios factores, uno muy importante, es la mortalidad de pesca, al observarse un decremento en la proporción de adultos en casi todas las localidades. El reclutamiento de organismos <40 mm de diámetro de caparazón está principalmente influenciado por la disponibilidad de la protección que ofrecen los adultos bajo sus espinas y del sustrato con orificios y hendiduras para reducir la depredación por langosta, estrellas de mar, cangrejos y peces. Para el locus Sfr93 se observa que existe una sutil estructura genética ($F_{st} = 0.03132$ $P = 0.001$) para las 9 localidades estudiadas, desde Isla Coronado Sur a Isla de Cedros, separadas por 500 km de distancia entre ellas. La localidad con mayor diversidad genética fue Arrecife Sacramento ($H_e=0.87$) y la de menor diversidad fue Isla Cedros ($H_e=0.54$) en el límite sur de su distribución.

De los resultados obtenidos, se desprende que la mayoría de las poblaciones locales son persistentes; aunque se documenta la desaparición de dos de ellas y se reportan dos nuevas colonizaciones, lo que amplía el rango de distribución. Con base a estos aspectos y los criterios establecidos por Hanski (1999) y Morgan y Shepherd (2006), se puede considerar que la especie de erizo *S. franciscanus* en la costa occidental de la Península de Baja California, presenta una estructura demográfica metapoblacional.

Palabras Clave: Dinámica de población, pesquería de erizo y estructura genética.

ABSTRACT of the thesis presented by **JULIO SAID PALLEIRO NAYAR** as a partial requirement to obtain the **DOCTOR OF SCIENCE** degree in **MARINE ECOLOGY**. Ensenada, Baja California. April 2009

POPULATION ANALYSIS ON RED SEA URCHIN *Strongylocentrotus franciscanus* IN OCCIDENTAL COAST OF BAJA CALIFORNIA PENINSULA. IS A METAPOPOPULATION?

The red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* is an important fishery resource and a key species on the kelp beds of *Macrocystis pyrifera* community. The aim of this thesis is to prove with data of density, size frequency, recruitment and genetic analysis, extinction-colonization the type of population structure for the red sea urchin in Baja California peninsula.

We observed spatial and season variability of density, and size frequency in ten subpopulations, influenced for different aspects, one important is fishing mortality, in most of the sites had a reduction of adult percentage. The recruitment (<40 mm) was high under adult sea urchins canopy and protection substrate like rock with pits, used for protection from lobster, crabs and fish predation.

Subtle genetic structure for Sfr93 locus ($F_{st} = 0.03132$ $P = 0.001$) in 9 population analyzed from Coronado Island to Cedros Island with 500 km apart. The highest genetic diversity was in Sacramento Reef ($H_e=0.87$) and the lower Cedros Island ($H_e=0.54$) in the edge of the geographic distribution.

Ten local populations were persistent. Other two local populations were extinction and new colonization in Natividad Island and Punta Eugenia with increase the south distribution range of the red sea urchin in North America. With this results and using the criteria from Hanski (1999); Morgan and Shepherd (2006) it is possible to define a metapopulation structure for *S. franciscanus* in Baja California Peninsula.

Keywords: Population dynamics, sea urchin fishery, genetic structure.

Dedicatorias

A mi esposa Lupita y mis hijos Said y Negmi por su apoyo incondicional a mis proyectos de superación.

A mis padres Julio María y Judith por los valores inculcados en casa y por ser unas grandes personas.

A mis hermanos María Teresa, Judith y Salim por ser unos excelentes hermanos que siempre hemos estado muy unidos.

A mi querida suegra María Teresa por su apoyo durante todo nuestro matrimonio y a Publio Ruiz por sus buenos consejos.

En general a toda mi familia en extenso, a todos los Palleiro-Nayar y Rueda de Leon-Navarro.

Agradecimientos

A mis codirectores Dr. Oscar Sosa y Dra. Gabriela Montaña, por su apoyo y paciencia.

A los miembros del comité de tesis: Dr. Axayacatl Rocha, Dr. Manuel López y Dr. David Kaplan, muchas gracias por sus atinados consejos.

Al CONACYT-Gob. del Estado de Baja California, por apoyar un proyecto con Fondos Mixtos para la investigación en aspectos poblacionales del erizo rojo.

Al personal directivo del Instituto Nacional de Pesca y a mis compañeros del CRIP Ma. de Lourdes Salgado, David Aguilar y José Luis Rivera, por su cooperación y apoyo.

A mis compañeros de salidas de buceo por su amplia colaboración principalmente a Francisco Uribe Osorio y Nadia Olivares Bañuelos.

Al Dr. Axayacatl Rocha por compartir sus conocimientos de genética en dos excelentes cursos y por dejarme usar sus instalaciones en el Laboratorio de Genética del CICESE.

A mi compañero Jonathan Sandoval por su trabajo en Laboratorio de Genética, así como a Mariana Bobadilla y Nancy Saavedra por sus atinados consejos.

Al Dr. Enrique Morales por facilítame varios programas para el análisis de datos.

A la responsable del Laboratorio de Ecología Pesquera del CICESE Carmen Rodríguez por su apoyo en varios años de trabajo.

Al Dr. Jesús Pineda y Dr. Manuel López por proporcionarme datos de temperatura de Punta Baja.

A mi compañera y amiga Dra. Pilar Sánchez de Acuicultura del CICESE por facilitar sus instalaciones por 8 meses.

A los productores ericeros: Asociación Pesquera Regasa del Rosario, Arenas del Norte de San Quintín y Pescadores Ribereños de Popotla, por su valioso apoyo para realizar los muestreos de campo.

A todos los profesores del Posgrado de CICESE, muchas gracias.

CONTENIDO

	Página
Resumen español.....	i
Resumen inglés.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tablas.....	xi
Capítulo I. Introducción General	1
I.1 Aspectos Biológicos del erizo rojo	6
I.2 Situación de la pesquería de erizo rojo <i>S. franciscanus</i> en Baja California	11
I.3 Planteamiento del Problema y Estructura de la tesis	17
I.4 Objetivo general y específicos	19
I.5 Área de estudio	20
I.6 Breve descripción oceanográfica de la zona de estudio.....	21
Capítulo II. Variación espacial en la dinámica poblacional de erizo rojo <i>S. franciscanus</i> en la costa oeste de Baja California	31
II.1 Introducción	31
II.2 Materiales y Métodos	33
II.3 Resultados	40
II.4 Discusión	56
II.5 Conclusiones	60
Capítulo III. Diversidad genética de <i>S. franciscanus</i> en B. C.	61
III.1 Introducción	61
III.2 Materiales y Métodos	62
III.3 Resultados	68
III.4 Discusión	74
III.5 Conclusiones	77

CONTENIDO (continuación)

	Página
Capítulo IV. Estructura poblacional de <i>S. franciscanus</i> en la Península de Baja California.	78
Conclusiones generales	92
Literatura citada	95
Anexo I	109

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Captura del erizo rojo en Baja California en toneladas. Fuente: Avisos de arribo.	11
2	Número de buzos dedicados a la captura de erizo.	12
3	Esfuerzo (días) por año, empleado en la captura de erizo rojo en Baja California.	13
4	CPUE de erizo rojo en Baja California.	14
5	Porcentaje de organismos por debajo de 80 mm de talla, en la captura comercial. Fuente CRIP Ensenada	15
6	Zonas administrativas de pesca de erizo rojo en Baja California.	16
7	Área de estudio de <i>S. franciscanus</i> en la Península de Baja California (Islas Coronados. B. C. a Isla Natividad, B. C. S)	20
8	Promedio mensual del índice de surgencias de Bakun ($m^3 \text{ seg}^{-1} 100 \text{ m costa}$) de 1946 a 2007, para las coordenadas $30^\circ \text{ N } 119^\circ \text{ W}$. ftp://orpheus.pfeg.noaa.gov	23
9	Temperatura superficial del mar. Promedio mensual de 1982 a 2007. Elaborada con datos NOAA Reynolds Smith	24
10	Eventos El NIÑO y LA NIÑA durante 1995 a 1999, con el patrón de: A) Anomalías térmicas y B) Nivel del mar. (Schwing, et al., 2001).	26
11	Masas de agua que rodean a la Península de Baja California; A) condición normal y B) evento El Niño. SAW- Agua subártica; StSW- Agua superficial subtropical; GW- Agua del Golfo de California y TSW- Agua superficial tropical. (Durazo y Baumgartner, 2002)	27

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
12	Larvas de equinodermos (ind m ³) observadas en toda la red de estaciones de muestreo de IMECOCAL para cada campaña de 1997 a 2000. Elaborada Inf. IMECOCAL	29
13	Localidades muestreadas y su distancia en línea recta de norte a sur	34
14	Captura registrada de Isla Coronados Sur y Popotla.	40
15	Captura registrada de erizo rojo en Isla Todos Santos y Punta Banda.	41
16	Captura registrada de erizo rojo en Santo Tomás y San Quintín.	42
17	Captura registrada de erizo rojo en Bahía El Rosario incluye Isla San Jerónimo.	43
18	Captura registrada de erizo rojo en Arrecife Sacramento.	44
19	Densidad de <i>S. franciscanus</i> m ⁻² por año para cada localidad muestreada (media y error estandar).	45
20	Captura acumulada de 1997 a 2007 y densidad promedio de erizo rojo de 2003 a 2008 para cada sitio muestreado en Baja California	47
21	Estructura de tallas de erizo rojo en Isla Coronado Sur en 2003, 2005 y 2006	49
22	Estructura de tallas de erizo rojo en Popotla en 2003, 2005 y 2006	50
23	Estructura de tallas de erizo rojo en Isla Todos Santos en 2003, 2005 y 2006	51

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
24	Relación entre juveniles y adultos de <i>S. franciscanus</i> para 20 m ² en los diez sitios de muestreo. Datos de los muestreos de 2005	54
25	Relación entre la densidad promedio de juveniles y el promedio del % de sustrato de protección. Datos de los muestreos de 2005	54
26	Registros mensuales promedio de temperatura de fondo en cinco localidades de Baja California, de enero 2005 a agosto 2007	55
27	Número de alelos de juveniles y adultos de erizo rojo para cada localidad. Locus Sfr93	71
28	Heterocigosidad observada en juveniles y adultos de erizo rojo para cada localidad. Locus Sfr93	71
29	Esquema de dos poblaciones fuente (Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento) y una población sumidero (Bahía El Rosario).	82
30	Localización de dos poblaciones locales que se extinguieron erizos rojos	83
31	Área donde no se localizaron erizos rojos en 2005 dentro de la Bahía El Rosario	84
32	Oscilación Decadal del Pacífico. Anomalías mensuales del periodo 1900 a 2008.	86
33	Larvas de equinodermos encontradas en el crucero del mes de febrero de 1998 en la red de estaciones de IMECOCAL.	87

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
34	Diagrama multidimensional de las 10 localidades.	88
35	Temperatura promedio mensual en el estanque experimental de Crecimiento de erizo rojo en laboratorio. (Promedios y barras desv. est.) Diagrama multidimensional de las 10 localidades	110
36	Incrementos diarios de talla (mm) con relación a la talla de caparazón de erizo rojo en experimento en laboratorio	111
37	Histograma de los erizos rojos muestreados en el Arrecife Sacramento para detectar organismos marcados (PIT-tag)	113
38	Incrementos diarios de talla (mm) con relación a la talla de caparazón de erizo rojo en Arrecife Sacramento	114

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Datos promedio del índice de condición y coeficiente de crecimiento de a relación talla-peso de erizo rojo en 9 localidades en Baja California.	52
II	Porcentaje promedio de juveniles y adultos de erizo rojo así como el porcentaje de sustrato para protección por sitio de muestreo	53
III	Loci microsatelitelites de Miller <i>et al.</i> 2004, probados para este trabajo.Motivos de repetición, cebadores utilizados y rango de tamaños esperados en pares de bases (pb).	64
IV	Perfiles óptimos de termociclado por locus.	65
V	Número de tejidos colectados por localidad y estadio. Colectados de septiembre a diciembre de 2005	68
VI	Número de organismos con PCR exitosos por locus, localidad y estadio	69
VII	Diversidades genéticas medidas como heterocigosidad (H_o), número de alelos encontrados por localidad y por estadios	70
VIII	Heterocigosis observada (H_o), heterocigosis esperada (H_e) para <i>S. franciscanus</i> para cada localidad. Locus Sfr93	72
IX	Índices de fijación (F_{st}) entre estadios (juvenil y adulto) de cada localidad y sus valores de significancia (P). Valores remarcados son significativos. Locus Sfr93	72
X	AMOVA del índice de fijación (F_{st}) por el método de distancia (número de alelos diferentes)	73
XI	Estimaciones pareadas del índice de fijación (F_{st}) para adultos y juveniles de erizo rojo, utilizando el método de distancia (# alelos diferentes) entre localidades y sus valores de significancia con la corrección Bonferroni (valores negritas son significativos). Locus Sfr93	74

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
XII	Estadística de las pruebas pareadas y Nivel de significancia	89
XIII	Experimento de crecimiento en el laboratorio de septiembre de 2005 a abril 2006	109
XIV	Incremento de talla de erizo rojo en Arrecife Sacramento de junio 2005 a junio 2006	113
XV	Estimaciones de los parámetros de crecimiento de erizo rojo <i>S. franciscanus</i> en California, EUA y Baja California, México.	115

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La organización espacial de muchos invertebrados marinos ha emergido como un aspecto importante para el manejo de sus poblaciones (Morgan y Shepherd, 2006). La dinámica de las poblaciones marinas costeras, está altamente influenciada por las interacciones con el medio físico, especialmente en los patrones de dispersión larvaria, asentamiento y el reclutamiento a la población (Pineda *et al.*, 2009). En las comunidades bentónicas marinas los erizos de mar juegan un papel muy importante, por ser eficientes consumidores de algas y presas de varios organismos como langostas, estrellas y peces, siendo también un recurso pesquero valioso económicamente en muchas partes del mundo (Andrew *et al.*, 2002). Varios autores han propuesto que las poblaciones del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en el continente Americano se comportan como un sistema metapoblacional, con base en la posible conectividad entre las subpoblaciones por medio de la dispersión larval (Quinn *et al.*, 1993; Bostford *et al.*, 1994; Morgan *et al.*, 1999; Morgan y Shepherd, 2006; Wing, 2009).

El concepto de metapoblación fue introducido en 1969 por Richard Levins (Levins, 1969), quien en su modelo habla de una población de subpoblaciones locales, con un gran número de parches de hábitats discretos, idealmente del mismo tamaño, propensos a la extinción, conectados entre sí vía migración y en donde existe un balance entre extinciones locales y recolonizaciones de parches

vacíos. Estas características permiten predecir el umbral de la densidad de parches necesaria para la persistencia de una metapoblación. En su modelo, Levins aplica la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), la cual fue desarrollada para predecir el número de especies que pudieran existir en una isla, considerando su tamaño y la distancia de la isla a la fuente más cercana en el continente.

Fue hasta la década de los noventa que se retomó el concepto de metapoblación como un importante componente de la teoría ecológica moderna, principalmente en ambientes terrestres (Hanski, 2004). Debido a la importancia de la dispersión larvaria y de la dinámica del reclutamiento de peces y de invertebrados marinos, el concepto de metapoblación se retomó en la ecología marina reconociendo que estos aspectos son muy significativos en la dinámica de las poblaciones, especialmente en su distribución y abundancia (Sale *et al.*, 2006).

Los modelos metapoblacionales confieren una vista más dinámica de los procesos ecológicos y pueden generalmente incorporar mecanismos locales de la dinámica de la población (Hanski 1999). Los modelos de MacArthur y Wilson (1967) y Levins (1969) han proporcionado el contexto para caracterizar la persistencia de una población en términos de procesos de colonización y de extinción. Si la condición del reemplazo de parches y/o de poblaciones locales se presenta, esto se puede expresar como una dinámica de colonización-extinción, en la cual la recolonización debe ser suficiente para compensar las extinciones.

Por este equilibrio dinámico, la persistencia de la metapoblación puede darse en una cierta área geográfica, aunque se presenten extinciones de poblaciones locales, siempre y cuando no se eliminen todas (Hanski, 1999).

Según Hanski (1999) para definir a una metapoblación, se deben considerar aquellas que incluyan los siguientes aspectos:

1.- Poblaciones locales con cierta conectividad por migración y/o dispersión larvaria, que poseen parches ocupados con distintas densidades de individuos.

2.- Poblaciones locales propensas a procesos de extinción y colonización de nuevas áreas, tomando en cuenta una escala espacio-temporal adecuada.

3.- Poblaciones locales que tengan una dinámica de colonización y extinción de parches, en función del tamaño y calidad del parche.

Los principales tipos de metapoblaciones hasta ahora descritos son:

Metapoblación Clásica (Levins 1969)

Levins (1969) considera a la metapoblación como una población de poblaciones locales que forman una red de parches idénticos que presentan la misma probabilidad de ocupación, existiendo fragmentos ocupados y otros vacíos. Las dinámicas locales son completamente asincrónicas, existiendo un balance estocástico entre extinciones locales y recolonizaciones de fragmentos de hábitat vacíos, en donde los migrantes se esparcen a través de toda la red de parches.

Metapoblación Isla-Continente (Harrison, 1991)

Es una estructura metapoblacional que contiene una o más poblaciones muy grandes (continente), con un riesgo insignificante de extinción y poblaciones pequeñas (islas) que corren un alto riesgo de extinción en sus pequeños fragmentos de hábitat. La colonización de los fragmentos vacíos se da por la migración desde las poblaciones grandes, lo que garantiza el establecimiento de nuevas poblaciones y la recolonización de islas cuyo riesgo de extinción depende de su distancia al continente y de su tamaño. El efecto final dependerá del tipo de especies colonizadoras involucradas y de la interacción que guarden entre sí (Hastings y Harrison 1994).

Metapoblación Fuente-Sumidero (Pulliam, 1988)

Población constituida por la combinación de parches con crecimiento poblacional negativo (sumidero), que presentan baja densidad y ausencia de emigración. En contraste, la población también está formada por otros parches en los cuales el crecimiento poblacional es positivo, permitiendo la exportación de migrantes (fuente) a las poblaciones sumidero.

Las poblaciones sumidero dependen del aporte de migrantes de las poblaciones fuente. Para identificar cuales poblaciones son fuente y sumidero son necesarios estudios demográficos en todas las poblaciones locales.

Para cada uno de los distintos tipos de metapoblación se han elaborado modelos matemáticos para describir su comportamiento, con muchos supuestos, algunos muy alejados de la realidad. Sin embargo los modelos llamados “especialmente realistas”, están basados en la consideración real de la ubicación espacial de las poblaciones y la geometría real del hábitat fragmentado (Hanski, 1999). Existen varios modelos matemáticos recientes que toman en cuenta la persistencia de las poblaciones, criterios de dispersión de las larvas y tipos de hábitat (Drielsma y Ferrier, 2009; Massol *et al.*, 2009; Zheng *et al.*, 2009; Holland *et al.*, 2009) y modelos multivariados complejos que toma en cuenta diferentes estados espacio-temporales (Hinrichsen, 2009). Todos ellos son modelos que ayudan a pronosticar diferentes escenarios de la dinámica metapoblacional.

Como una aproximación práctica, Morgan y Shepherd (2006) aplican el concepto de metapoblaciones a dos especies de invertebrados marinos bentónicos : abulón y erizo, definiendo una metapoblación como: “una serie de poblaciones locales con adultos relativamente sedentarios que se encuentran conectadas por la dispersión larvaria”. Definiendo como una “población local” aquella que puede tener varios parches entre los cuales puede existir el intercambio de juveniles y adultos, sin embargo la única conexión con otra

población local es por medio de la dispersión de larvas. Mencionan también que un parche puede estar vacío por efecto de la pesca o mortalidad natural y recolonizarse por la llegada de erizos de áreas adyacentes.

I. 1. Aspectos Biológicos del erizo rojo.

El erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* se distribuye geográficamente desde Alaska hasta Isla de Cedros, Baja California (Mottet, 1976). Habita en la zona submareal con fondos rocosos, comúnmente asociados a la comunidad de los mantos de *Macrocystis pyrifera*, entre los 3 y 50 m de profundidad. En esta comunidad, los erizos de mar tanto rojo como morado (*S. franciscanus* y *S. purpuratus* respectivamente) son considerados especies clave, ya que pueden afectar la abundancia y distribución de esta importante alga café (Tegner, 2001; Steneck, 1998; Steneck *et al.* 2002).

Las poblaciones de erizo rojo *S. franciscanus* en Norte América han estado sujetas a una explotación comercial desde la década de los setentas en los estados de Baja California, México; California, Oregon, Washington y Alaska en EUA, así como en British Columbia, Canadá. Recientemente se ha observado una disminución notable en las capturas y en su densidad poblacional, por la alta presión de pesca ejercida en todos los sitios mencionados (Andrew *et al.* 2002).

El erizo rojo es una de las especies de erizos de mayor tamaño en el mundo, con una talla máxima de 19 cm de diámetro de caparazón (Bureau, 1996), con un crecimiento continuo durante toda su vida, pudiendo llegar a vivir hasta 100 años (Ebert y Southon, 2003), sin que se reduzca la capacidad reproductiva en los individuos más longevos (Ebert, 2008). Varios factores pueden afectar su tasa de crecimiento y su tamaño máximo; entre los más importantes están la disponibilidad y valor nutricional de las algas de las que se alimenta, la competencia por espacio y alimento, así como factores ambientales físico-químicos (Leighton, 1971; Baker, 1973).

El erizo rojo es un organismo dioico, con fecundación externa y que no presenta dimorfismo sexual. Su aparato reproductor está constituido por cinco gónadas unidas por mesenterios en la parte interna de su caparazón. La época de desove en Baja California ocurre de febrero a mayo y la talla de primera madurez se alcanza entre los 50 a 55 mm de diámetro de caparazón (Ruiz López *et al.* 1987; Urías González, 1994). Al igual que un gran número de invertebrados marinos, produce larvas planctónicas durante su ciclo de vida. Para la mayoría de las especies meroplantónicas, el acoplar la época de desove con una disponibilidad de alimento para sus larvas (afloramientos de fitoplancton) es fundamental, siendo una estrategia para su supervivencia. Se ha documentado en experimentos de laboratorio, que concentraciones altas de ciertas especies de diatomeas pueden inducir el desove de erizos (Starr *et al.*, 1990). La permanencia de la larva de erizo en el plancton puede ser de uno a dos meses (Ebert y

Southon, 2003), para posteriormente realizar su metamorfosis y asentarse. Cameron y Schroeter (1980) reportaron que en cautiverio, a una temperatura de 12 °C, el asentamiento ocurrió entre los 40 a 50 días.

Existen diferentes hipótesis sobre el mecanismo que tiene la larva de erizo para seleccionar el sustrato para asentarse, la mayoría coinciden en que la señal puede ser un estímulo químico como: amino ácidos (Pearce y Scheibling, 1990); histaminas (Swanson *et al.*, 2004) o lípidos (Takahashi *et al.*, 2002), los cuales pueden encontrarse en el microfilm de las rocas o en algas calcáreas, verdes y rojas. Sin embargo, de acuerdo a experimentos de laboratorio, Cameron y Schroeter (1980) concluyen que la larva de los erizos *S. franciscanus* y *S. purpuratus* se pueden asentar en cualquier sustrato disponible, cuando es inminente iniciar su metamorfosis y mencionan que la mortalidad post-asentamiento es el elemento más importante en el proceso de reclutamiento a la población.

Para *S. franciscanus* el reclutamiento es muy variable y depende de las condiciones oceanográficas de la zona, como son los patrones de corrientes, surgencias y giros costeros (Botsford, 2001; Wing *et al.* 2003). En el estado de California, principalmente en el norte, se ha observado un mayor asentamiento de erizo en los periodos de relajación de las surgencias (Wing *et al.* 1995a; Morgan *et al.* 2000). El reclutamiento anual de *S. franciscanus* es bajo y muy variable en British Columbia, Washington y Oregon (Miller y Emlet, 1997), comparado con las

poblaciones del Norte y Sur de California que tienen un mayor aporte de reclutas (Tegner y Dayton, 1981; Ebert, 1983; Ebert *et al.*, 1994; Wing *et al.* 1995b; Morgan *et al.*, 2000).

La mortalidad post-asentamiento es alta, ya que existen varios depredadores de erizo juvenil, como son los Cangrejos *Cancer spp*; estrellas de mar *Patiria miniata*, *Astrometis sertulifera*, *Pycnopodia helianthoides*, *Dermasterias imbricata*; langosta roja *Panulirus interruptus* y peces como la vieja *Semicossyphus pulcher*, considerada por varios autores como el principal depredador de erizos juveniles en el sur de California (Tegner y Dayton, 1981; Cowen, 1983). Para evitar la mortalidad post-asentamiento, los erizos rojos juveniles se protegen bajo las espinas de los erizos adultos. Esta asociación de juveniles y adultos de *S. franciscanus* se reportó por primera vez por Tegner y Dayton (1977) y ha recibido mucho interés por varios autores (Tegner y Dayton, 1981; Tegner y Levin, 1983; Nishizaki y Ackerman, 2006).

El porcentaje de ocurrencia de protección bajo las espinas de los erizos rojos adultos puede variar. Rogers-Bennett *et al.* (1995) observaron que para *S. franciscanus* en Bodega Head California EUA, a una profundidad de 5 m, la asociación de protección de juveniles-adultos fue de 28 % y a 11 m de profundidad fue de tan solo 2 %, sugiriendo que el reclutamiento es más alto en aguas someras y asociado a la presencia de adultos. Se observó un patrón muy similar

para la especie de erizo *Paracentrotus lividus* en donde el asentamiento fue mayor en 5 m y menor en 10 m (Hereu *et al.*, 2004).

Los erizos juveniles que se protegen bajo las espinas de los erizos adultos, tienen otras dos ventajas: aprovechan las algas que colectan el adulto para alimentarse y el dosel provee un refugio hidrodinámico, reduciéndose hasta el 60 % la velocidad del flujo de agua, para evitar su desprendimiento del sustrato (Nishizaki y Ackerman, 2006).

I. 2. Pesquería de erizo rojo *S. franciscanus* en Baja California

La captura del erizo rojo *S. franciscanus* inició en 1972 en Baja California, alcanzó en 1979 su primer punto máximo con 5,700 t de peso entero (Fig.1). Posteriormente, durante el período 1980-83 se observó un descenso en las capturas (1,000 t) que se atribuyó a un efecto combinado del fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) de 1982-1983, propiciando una baja calidad de sus gónadas por falta de alimento y una disminución considerable de su precio en el mercado japonés (Palleiro Nayar *et al.*, 1988). En 1986 se presentó la captura histórica más alta con 8,500 t hasta disminuir en 1998 a 806 t, hecho atribuible nuevamente al ENOS (1997-1998), para posteriormente fluctuar alrededor de 2,000 t en los últimos años (Fig. 1).

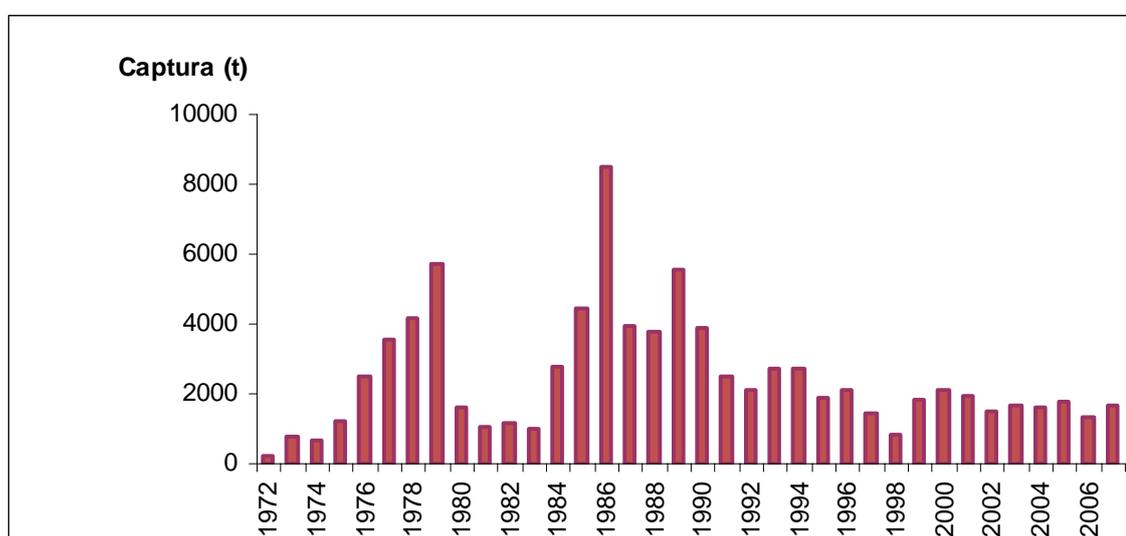


Figura 1.- Captura del erizo rojo en Baja California en toneladas. (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

El número de buzos dedicados a la extracción de erizo rojo fluctuó significativamente durante los primeros años de la pesquería, cuando en 1979 participaron 110 buzos (Fig. 2), para posteriormente disminuir a alrededor de 50 en el periodo 1980-1985, debido a una reducción del precio de venta de la gónada en el mercado japonés. A la postre, hubo una mayor participación, siendo 220 buzos en 1986, para llegar al máximo registrado de 320 buzos en 1988. En los últimos tres años han trabajado 220 buzos (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

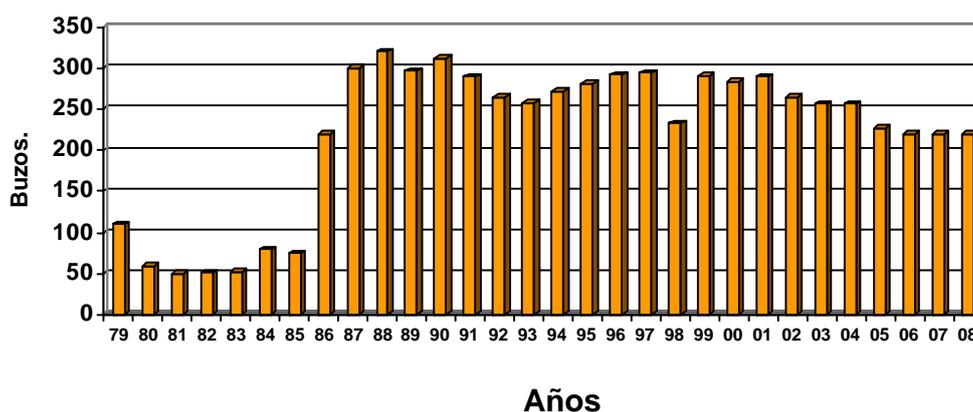


Figura 2.- Número de buzos dedicados a la captura de erizo. (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

El esfuerzo de pesca se determinó por el número de días de pesca por temporada para toda la flota pesquera, obteniéndose el mayor esfuerzo durante 1988 con 19,235 días de pesca y decrementos importantes en 1998 (8,264 días) y en 2006 (8,476 días) (Fig. 3). Las reducciones en el número de días de pesca en los últimos años se debe a una disminución de la abundancia del erizo en varias

áreas de pesca, así como a una disminución del precio de la gónada en el mercado Japonés de 45 dólares el kilo en 2003 a 25 dólares el kilo en 2007 (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

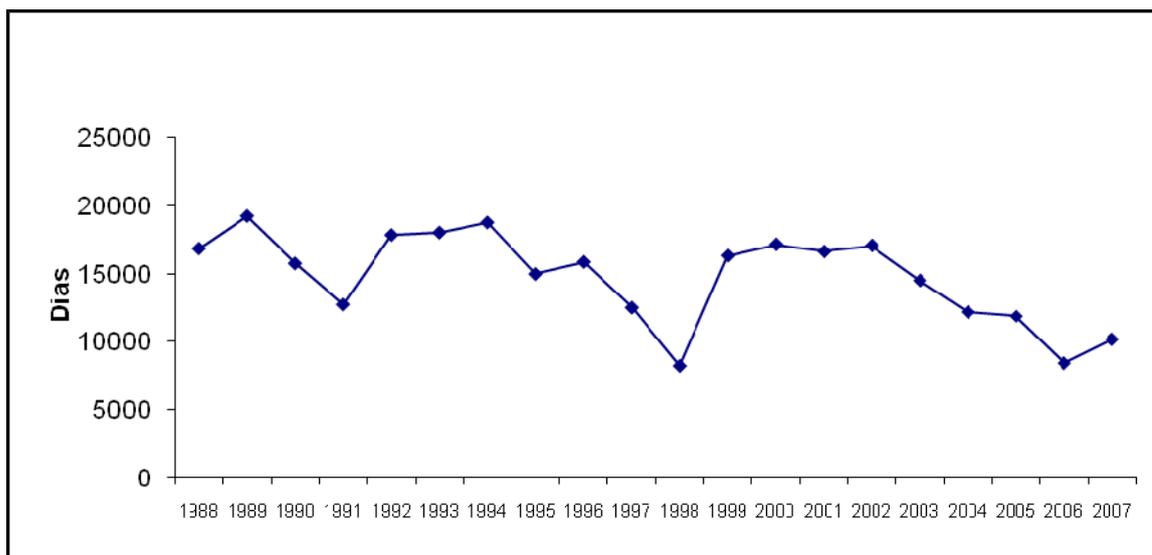
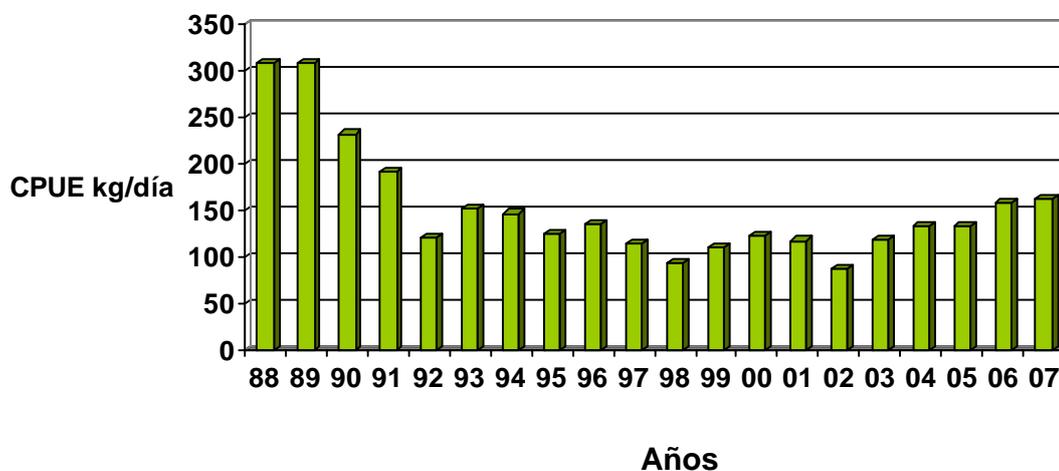


Figura 3.- Esfuerzo (días) por año, empleado en la captura de erizo rojo en Baja California. (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

La captura por unidad de esfuerzo (estimada con datos de la bitácora de pesca) para toda el área de captura de erizo ha tenido un decremento drástico de 309.24 kg/día en la temporada 1988-1989 a 132.43 kg/día en la temporada 2005-2006 (Fig. 4).



**Figura 4.- CPUE de erizo rojo en Baja California.
(Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).**

A partir de 1987, se estableció una talla mínima de pesca de 80 mm de diámetro de caparazón, con un periodo de veda de marzo a junio de cada año (Palleiro Nayar *et al.*, 1988). Estas medidas de manejo se han mantenido hasta la fecha. No obstante, con base en los muestreos de la captura comercial de erizo rojo en las plantas de empaque de gónadas (realizados por el personal del CRIP Ensenada), existe un porcentaje de organismos que no cumplieron con la talla mínima, el cual ha alcanzado hasta 50 % (de un total de 14,861 erizos medidos) en el año del 2000 (Fig. 5), reduciéndose en 2006 al 11.14 % (27,178 erizos medidos) y disminuyendo en 2007 a 6.59 % (5,581 erizos medidos). Es probable que estas disminuciones sean el resultado de una mayor conciencia de los productores por respetar la talla mínima de captura y/o al incremento de los operativos de inspección y vigilancia por parte de personal de la CONAPESCA.

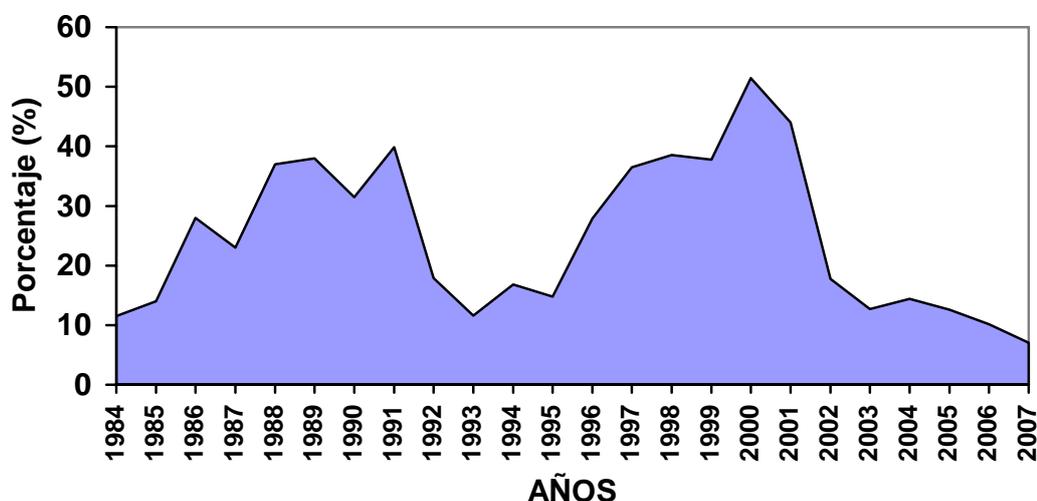


Figura 5.- Porcentaje de organismos por debajo de 80 mm de talla, en la captura comercial. (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

Las 26 localidades más importantes donde se captura erizo rojo en Baja California son: Isla Coronado Norte, Isla Coronado de en medio, Isla Coronado Sur, Bajo Coronados, Popotla, Campo López, Jatay, Salsipuedes, San Miguel, Bajo San Miguel, Isla Todos Santos, Punta Banda, Ejido Cantú, Bahía Soledad, Santo Tomas, San Jose, La Calavera, Eréndira, Punta Colonet, Jaramillo, Isla San Martín, Punta Baja, Isla San Jerónimo, Arrecife Sacramento, Campo Nuevo y Punta San Carlos, B. C. Para proponer medidas de manejo que permitan hacer un uso sustentable del recurso, el Centro Regional de Investigación Pesquera del Ensenada (INAPESCA), ha ubicado estas 26 localidades en cuatro zonas administrativas de pesca (Fig. 6), en las cuales se realizan el monitoreo de captura y esfuerzo, tallas de extracción y la evaluación poblacional del recurso (Palleiro Nayar, 2004; Salgado Rogel-Palleiro Nayar, 2008).



Figura 6.- Zonas administrativas de pesca de erizo rojo en Baja California.

I. 3. Planteamiento del Problema y Estructura de la tesis

De una manera empírica, la pesquería de erizo rojo en Baja California ha sido manejada tomando en cuenta la estructura espacial de su población, a partir del establecimiento de las 4 zonas de pesca. Esta zonificación se basó principalmente en el análisis del número de productores, buzos operando y la producción histórica por áreas, dividiéndolas en zonas geográficas similares (Palleiro Nayar, 2004).

Desde 1989 se estableció un sistema de cuotas que en sus inicios fue global, después por zona de pesca y por productor. Las cuotas se determinaron a través de la estimación de la biomasa por medio de un modelo Dinámico de Producción Excedente de Schaefer Modificado (INP, 2000). De la biomasa disponible se decide que sólo el 15 % puede ser capturado. Este sistema de manejo funcionó hasta 2006, año en que se dejó de utilizar debido a que los productores no reportaban la captura para no agotar la cuota establecida. El CRIP Ensenada decidió cambiar la estrategia, obligando a los productores a realizar una evaluación del recurso antes de empezar la temporada para determinar la densidad de erizo rojo en cada área de pesca. Las zonas que presentan una densidad menor a 2 erizos rojos por m^2 se cierran a la captura (Salgado Rogel y Palleiro Nayar, 2008).

El presente trabajo pretende coadyuvar con el mejor entendimiento de la dinámica poblacional espacial del erizo rojo en Baja California, evaluando, de una manera empírica, la hipótesis de que la estructura demográfica de la población en la región es del tipo metapoblacional. En la introducción se incluye una caracterización espacial de la zona de estudio, con la finalidad de entender las diferencias hidrográficas a las que están expuestas las diferentes poblaciones estudiadas. En el capítulo II se describe la variación espacial en la dinámica poblacional de *S. franciscanus* en la costa oeste de Baja California. En el capítulo III se describe la diversidad genética del erizo rojo en Baja California. Y por último, a modo de discusión general, en el capítulo IV se aborda la estructura poblacional del erizo rojo, integrando los resultados de este estudio y utilizando los modelos de metapoblación descrito por Pulliam (1988), Hanski (1999) y Morgan y Shepherd (2006).

I. 4 Objetivo General.

Determinar la estructura poblacional del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus*, en la costa occidental de la Península de Baja California.

Objetivos Específicos.

- 1) Estimar la densidad, estructura de tallas y reclutamiento de erizo rojo *S. franciscanus* en 10 localidades a lo largo de la Península de B.C.
- 2) Cuantificar el grado de diferenciación genética de *S. franciscanus* entre las distintas localidades, utilizando microsatélites como marcador genético.
- 3) Con base en los resultados de dinámica poblacional y genética, determinar el tipo de estructura poblacional del erizo rojo y proponer una estrategia de manejo espacial basada en las diferencias y similitudes encontradas entre las localidades estudiadas.

I. 5. Área de estudio.

El área de estudio abarca la zona de distribución de *S. franciscanus* en la Península de Baja California y comprende de las Islas Coronados a Isla Natividad en Baja California Sur, (Fig. 7).

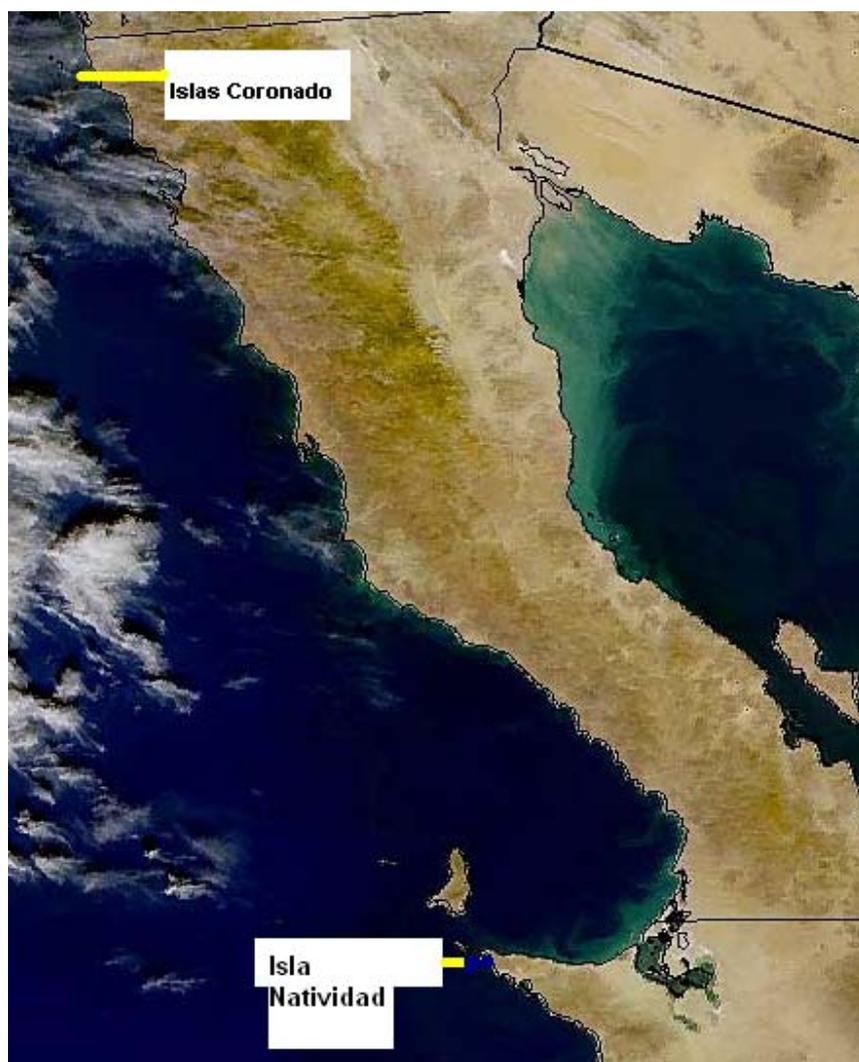


Figura 7.- Área de estudio de *S. franciscanus* en la Península de Baja California (Islas Coronados. B. C. a Isla Natividad, B. C. S).

I. 6. Breve descripción oceanográfica de la zona de estudio.

La costa occidental de la Península de Baja California está influenciada por el Sistema de la Corriente de California (SCC), que incluye la Corriente de California, la Contra Corriente Costera de California y la Corriente Subsuperficial (Bakun, 1996). Estas tres corrientes varían en espacio y en tiempo a diversas escalas, siendo la mesoscala la más documentada (Lynn y Simpson, 1987).

Lynn *et al.* (1982) clasificaron tres masas de agua superficiales (hasta los 200 m de profundidad) dentro del SCC, en función de la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y contenido de nutrientes: 1) Agua del Pacífico Subártico, masa de agua que penetra a la Corriente de California cerca de los 48° N y se caracteriza por su baja temperatura (11-14 °C), baja salinidad (32-34 ‰), y alto contenido de oxígeno disuelto (6-7 ml L⁻¹). 2) Agua del Pacífico Norte Central, que entra por el oeste y presenta altas temperaturas, alta salinidad, bajo contenido de oxígeno disuelto y nutrientes; y 3) Aguas de surgencias, localizada en los primeros 50 km de la costa, que transporta agua fría con alta salinidad, rica en nutrientes y baja en oxígeno disuelto (Lynn *et al.*, 1982).

En el SCC se genera una producción primaria total (P_T) de aproximadamente 0.04 Gt C año⁻¹ (Carr, 2002). Esta alta productividad primaria se debe en parte al sistema de surgencias costeras, las cuales aportan altas concentraciones de nutrientes a la zona eufótica. Hayward y Venrick (1998)

encontraron una estrecha relación entre las anomalías negativas (asociadas a las surgencias) de la temperatura del mar y las concentraciones de nitratos en la profundidad de inicio de la piconclina en aguas costeras del SCC.

Surgencias y corrientes superficiales

Las surgencias aportan nutrientes a la zona costera del litoral occidental de Baja California, son producidas por la fuerza del viento y el desplazamiento de agua superficial por el transporte de Ekman, emergiendo aguas ricas en nutrientes que generan áreas de alta productividad primaria (Parés Sierra *et al.*, 1997). Para entender su temporalidad, en la figura 7 se presenta el promedio mensual (de 1946 a 2007) del índice de surgencias de Bakun ($\text{m}^3 \text{seg}^{-1} 100 \text{ m costa}$), para las coordenadas $30^\circ \text{ N } 119^\circ \text{ W}$, en donde se observa que los meses con mayor intensidad de surgencias son los meses de marzo a julio (Fig. 8). Este índice se tiene que usar con reserva si se quiere correlacionarlo con procesos biológicos, ya que es calculado lejos de la costa y no precisamente representa las condiciones imperantes en el litoral costero. Pérez Brunius *et al.* (2007) recomiendan usar los datos del QuikSCAT, que tiene puntos más cercanos a la costa, cuando no se cuenta con datos de estaciones meteorológicas.

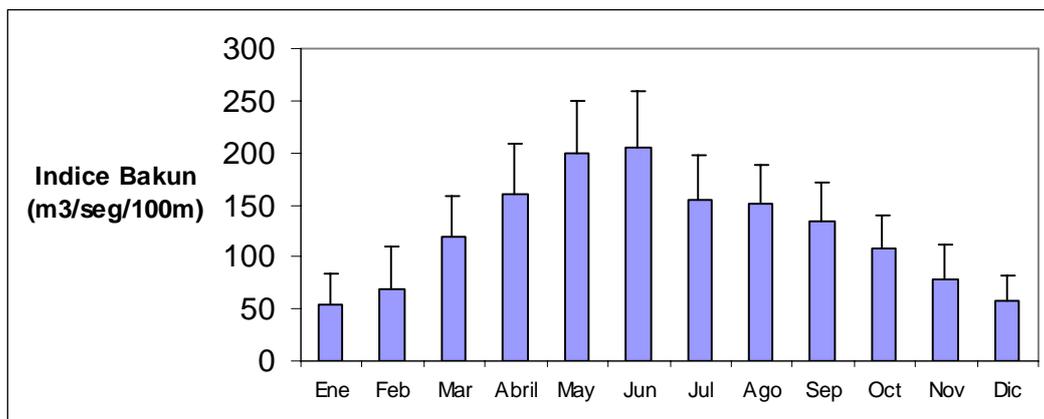


Figura 8.- Promedio mensual del índice de surgencias de Bakun ($\text{m}^3 \text{seg}^{-1} 100 \text{ m}$ costa) de 1946 a 2007, para las coordenadas $30^\circ \text{ N } 119^\circ \text{ W}$. (<ftp://orpheus.pfeg.noaa.gov>).

Existen tres sitios importantes de surgencias en la costa occidental de la península de Baja California: Punta Banda, Punta Baja y Punta Eugenia, presentándose principalmente durante la primavera y el verano; sin embargo a lo largo de la costa se presentan surgencias en menor grado, que afloran aguas frías y ricas en nutrientes (Durazo y Baumgartner, 2002). La temperatura superficial más baja se presenta cuando ocurren las surgencias como se observa en la Figura 9, en donde se comparan tres puntos de la costa occidental de Baja California para las siguientes coordenadas $32.5^\circ \text{ N } 116.5^\circ \text{ W}$; $31.5^\circ \text{ N } 116.5^\circ \text{ W}$ y $28.5^\circ \text{ N } 116.5^\circ \text{ W}$ el periodo de 1982 a 2007. Las temperaturas más altas se presentan al sur del estado de Baja California ($28.5^\circ \text{ N } 116.5^\circ \text{ W}$).

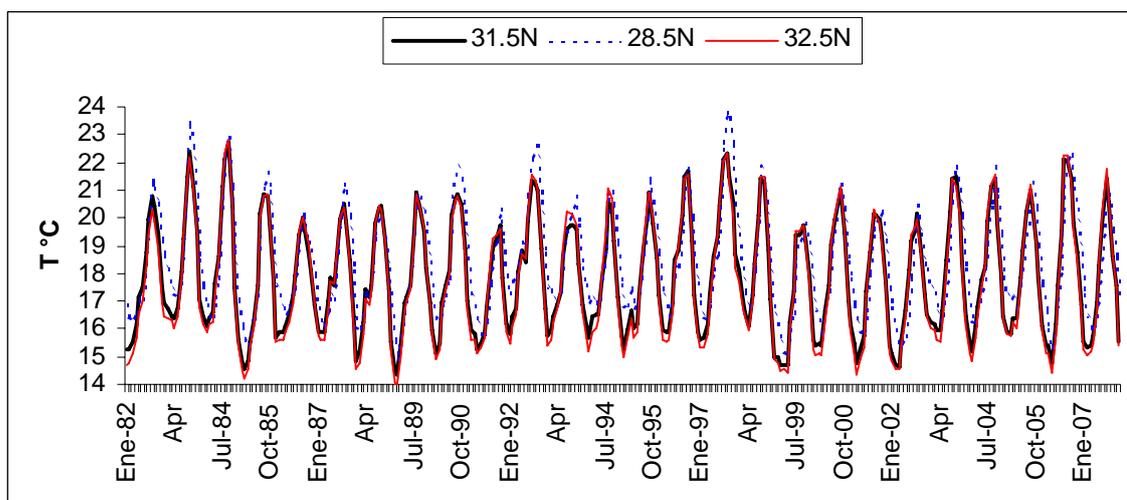


Figura 9.- Temperatura superficial del mar. Promedio mensual de 1982 a 2007.
(www.noaa.gov)

Eventos El Niño- La Niña

Los eventos El Niño y La Niña se han identificado como factores importantes en la variabilidad del reclutamiento de invertebrados marinos especialmente de especies de cangrejo y erizos (Botsford, 2001) por lo que resulta interesante conocer sus diferentes aspectos. Durante el evento El Niño se introduce agua cálida y salina hacia la costa de la región ecuatorial, induciendo calentamiento en la capa superficial y un incremento en el nivel medio del mar. Este proceso tiende a profundizar la termoclina y la nutriclina, reduciendo el aporte de nutrientes a la zona eufótica, debido al fortalecimiento de la estratificación en la columna de agua durante eventos El Niño (Hernández, *et al.* 2004).

El fenómeno El Niño afecta la productividad primaria total (P_T), la cual puede disminuir hasta un ~20% frente a la costa occidental de Baja California, como consecuencia de una disminución en el crecimiento del fitoplancton (Durazo y Baumgartner, 2002).

En cambio cuando se presenta La Niña, se han observado los valores máximos de P_T en los años de 1991, 1995 y 1998. El promedio P_T durante 1997-98 fue de $0.014 \text{ Gt C año}^{-1}$ incrementándose a 0.023 durante 1999-2002 Gt C año^{-1} (Hernández de la Torre *et al.*, 2004). Las condiciones frías y los eventos La Niña intensifican procesos de mezcla, generan una termoclina más somera y un incremento en el transporte de aguas frías y ricas en nutrientes hacia la superficie (Miller, 1996).

El evento de El Niño de 1997-1998 ha sido uno de los más anómalos por su gran intensidad, cobertura espacial y la magnitud de las teleconexiones a nivel mundial (Reyes Coca y Troncoso Gaytan, 2001). Esto se puede observar con las anomalías térmicas y altura del nivel del mar (Fig. 10).

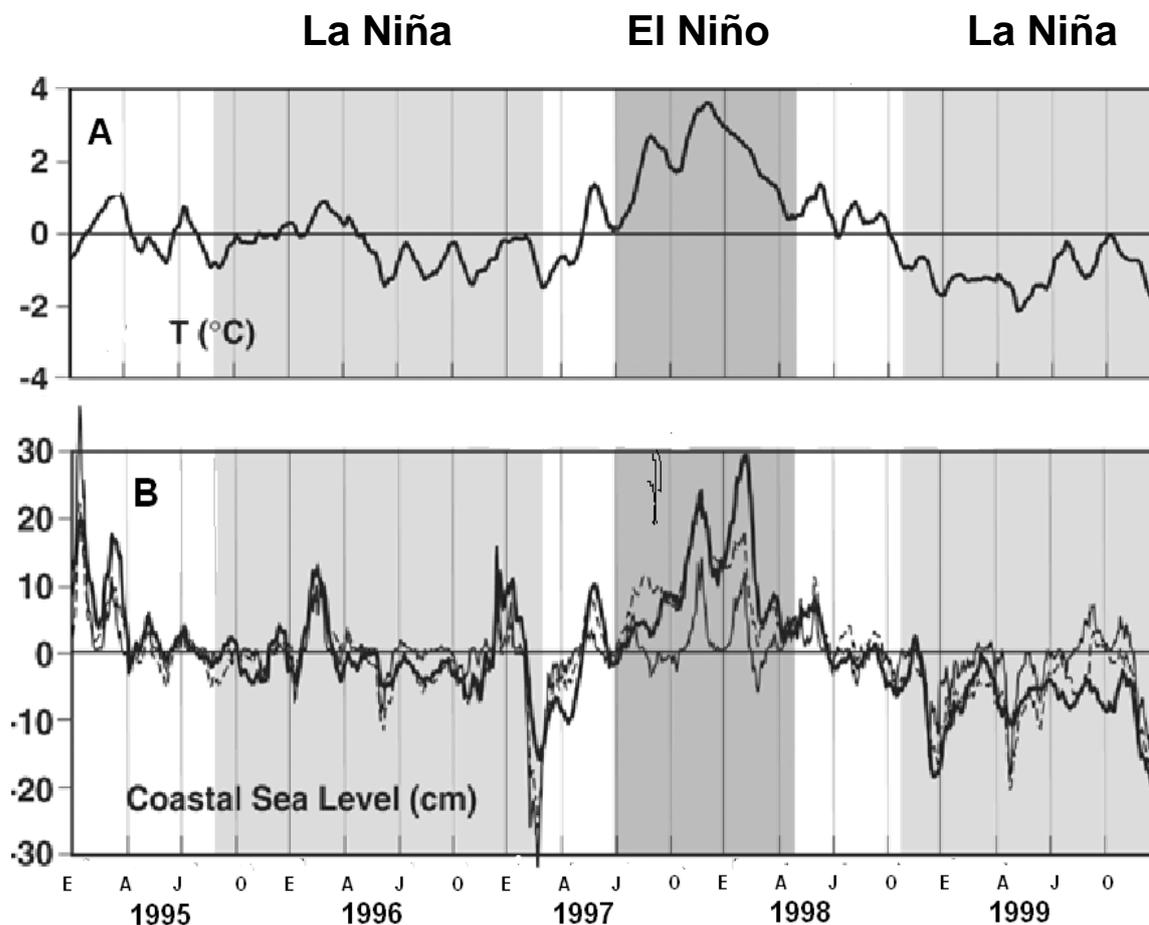


Figura 10 .- Eventos El NIÑO y LA NIÑA durante 1995 a 1999, con el patrón de: A) Anomalías térmicas y B) Nivel del mar. (Schwing *et al.*, 2001).

Durazo y Baumgartner (2002) demostraron el cambio de masas de agua en los periodos de El Niño intenso en la Península de Baja California en donde la influencia del agua subártica se reduce y aumenta la influencia del agua superficial subtropical en la porción occidental (Fig. 11), estas diferencias afectan la dispersión de las larvas de peces e invertebrados.

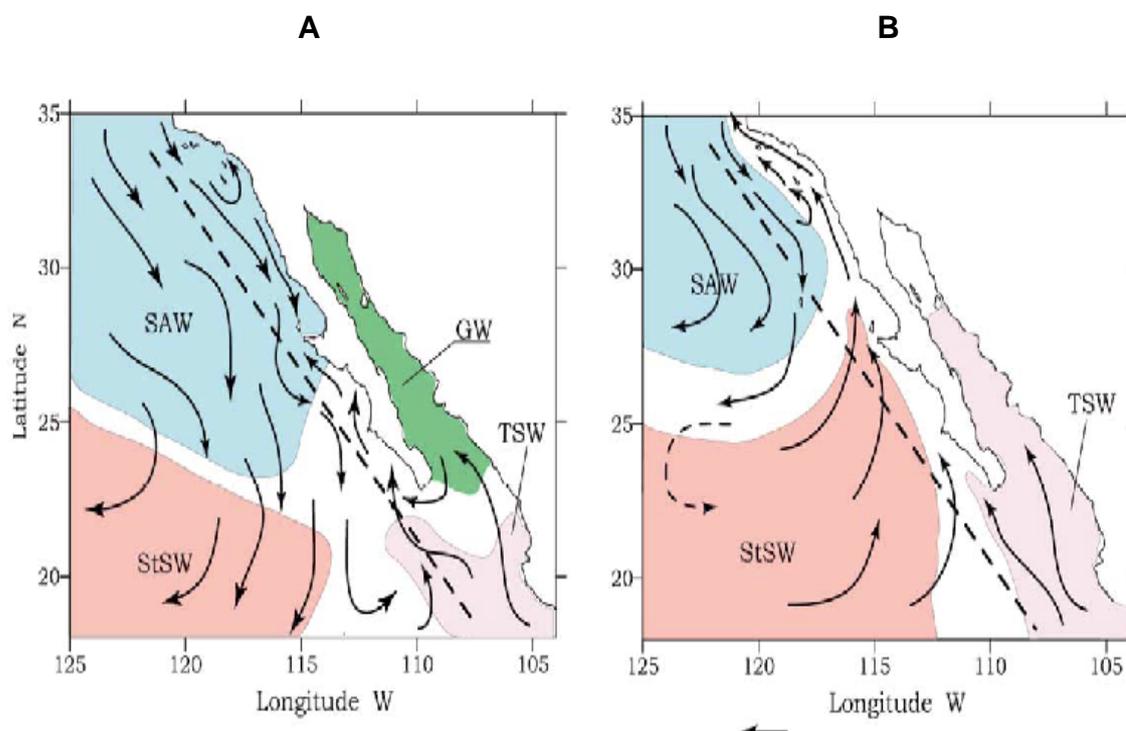


Figura 11.- Masas de agua que rodean a la Península de Baja California; A) condición normal y B) evento El Niño. SAW- Agua subártica; StSW- Agua superficial subtropical; GW- Agua del Golfo de California y TSW- Agua superficial tropical. (Durazo y Baumgartner, 2002).

Dispersión de larvas de invertebrados

Es importante conocer los patrones de circulación superficial espacio-temporal para especular sobre la dispersión de las larvas de peces e invertebrados. El uso de radares de alta frecuencia son útiles para conocer los patrones de circulación superficial, Figueroa González (2006) determinó que la circulación superficial del mar en la porción norte de Baja California (Islas Coronado a Rosarito) es forzada principalmente por la marea (35 % de la varianza total) y secundariamente por el viento en escalas sinópticas y diurnas. Los

promedios mensuales de la corriente no mostraron un flujo con dirección norte. En el periodo de muestreo de septiembre 2002 a noviembre 2003, la característica principal fue el flujo con dirección sureste, paralelo a la línea de costa, con una velocidad promedio de 12 cm/s siendo de 25 cm/s en agosto y septiembre 2003. Lo cual dispersaría las larvas de erizos liberadas en Islas Coronados y Popotla hacia el sur con posibilidades de asentarse y reclutarse en otras localidades.

Para conocer la distribución y abundancia de macrozooplancton, se han realizado cruceros de IMECOCAL frente a la península de Baja California, en el año 2000 se observó una biomasa de macrozooplancton de 49 a 89 ml/1000 m³ de enero a julio, aumentando en octubre en el 71 % de las estaciones en el intervalo de 50 a 150 ml/1000 m³ y con los máximos de 250 ml/1000 m³ en varias estaciones cercanas a la costa, particularmente en Bahía Vizcaíno (Lavaniegos *et al.*, 2004).

En los cruceros IMECOCAL realizados de octubre de 1997 a octubre de 2000 se cuantificaron las larvas de equinodermos en toda la red de estaciones, las cuales presentaron una gran variabilidad con el máximo en febrero 1998 de 18.5 larvas m³ el mínimo en octubre 2000 con 0.05 larvas m³ (Fig. 12).

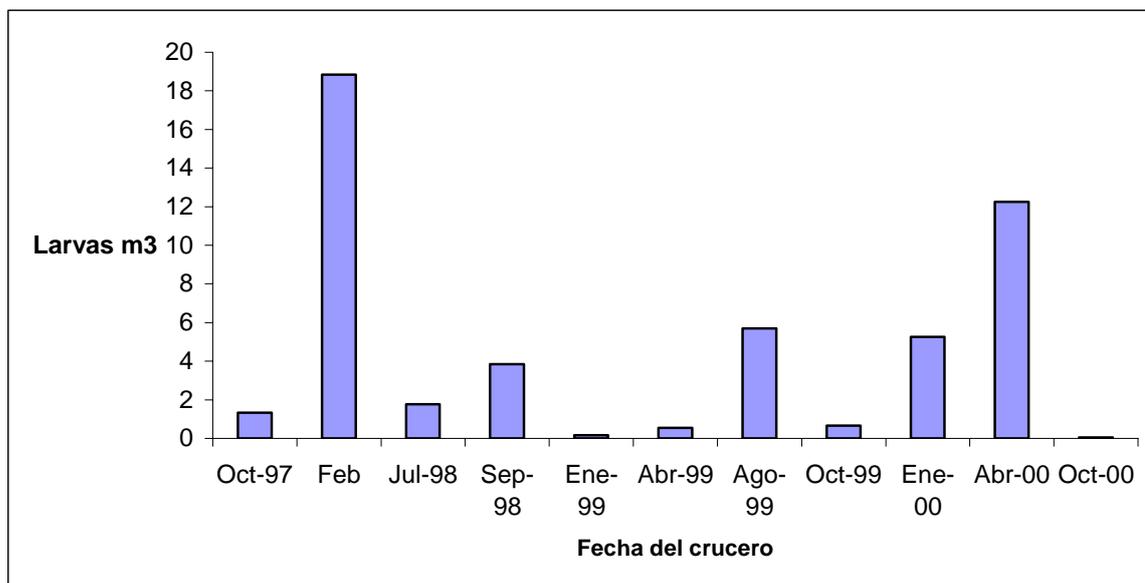


Figura 12.- Larvas de equinodermos (ind m³) observadas en toda la red de estaciones de muestreo de IMECOCAL para cada campaña de 1997 a 2000. (Base de datos de IMECOCAL 1997 a 2000).

La disponibilidad de larvas de equinodermos en la columna de agua esta en función de múltiples factores como son: éxito en la fecundación, salud de la larvas (reproductores bien alimentados tienen mejores larvas), disponibilidad de alimento para las larvas, dispersión por procesos físicos, entre otras (Bertram y Strathmann, 1998; Botsford, 2001; Wing *et al.* 2003).

La topografía submarina y la configuración de la costa influye en la circulación hidrográfica y en la dispersión de las larvas de los invertebrados marinos, en la península de Baja California se localizan varias Bahías de importantes dimensiones como son principalmente: Bahía Todos Santos, Bahía de San Quintín, Bahía El Rosario y la más amplia Bahía Sebastián Vizcaíno, las dos

últimas son lugares de alta productividad primaria con una amplia cadena trófica y con varios recursos explotados comercialmente (Palacios Hernández *et al.*, 1996) Así mismo se localizan varias Islas muy costeras como: Islas Coronado, Isla Todos Santos, Isla San Martín, Isla San Jerónimo, Isla de Cedros, Islotes Benitos e Isla Natividad que pueden servir como trampas para capturar larvas de invertebrados que se encuentran viajando en la columna de agua y brindarles un área de asentamiento, por ser una barrera física que puede detener su desplazamiento y las larvas maduras efectuar el asentamiento. Otro aspecto importante es que dependiendo de la topografía submarina frente a la costa se puede forzar verticalmente la corriente de marea, produciendo desplazamientos de agua que afectan el interior de la columna de agua y no la superficie, formando ondas internas (Chiriguaya, 1989), las cuales pueden influir en el desplazamiento y asentamiento de larvas de invertebrados en las áreas rocosas.

CAPITULO II.- VARIACIÓN ESPACIAL EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE ERIZO ROJO *S. franciscanus* EN LA COSTA OESTE DE BAJA CALIFORNIA.

II. 1. Introducción.

El estudio de la organización espacial de las poblaciones de muchos invertebrados bénticos marinos ha emergido como un tema crucial para su manejo (Morgan y Shepherd, 2006). La pesca es un factor muy importante en la disminución de la distribución y de la abundancia de muchos recursos pesqueros especialmente de los erizos a lo largo de su distribución espacial (Andrew *et al.*, 2002). La densidad y estructura de tallas de los organismos son indicadores de la situación en que se encuentran las poblaciones. La reducción de la densidad por la pesca fue documentada por Carter y VanBlaricom (2002) durante un experimento de extracción del erizo rojo en el estado de Washington, EUA. Ellos encontraron diferencias significativas entre los sitios con extracción experimental y los sitios control, así como diferencias en las estructura de talla y en el reclutamiento de erizo rojo. Los autores mencionan que para el estado de Washington, durante una temporada de pesca no es adecuada la captura de erizo rojo en un mismo banco, por lo que recomiendan la rotación de bancos, que permitan dejar adultos que puedan reproducirse, ya que el éxito depende que los erizos puedan distribuirse a no más de un metro de distancia para asegurar la fertilización de sus gametos (Levitan *et al.*, 1992).

Son varias las especies marinas que presentan el efecto depensatorio denominado Allee. Este efecto se presenta por la disminución en las densidades de los organismos adultos que puede provocar una menor eficiencia en la fertilización de gametos (Levitan *et al.*, 1992), así como una reducción en el área de protección del dosel que ofrecen las espinas de los organismos adultos a los organismos juveniles (1 a 30 mm de talla) disminuyendo el reclutamiento (Tegner y Dayton, 1997; Lundquist, 2000). El método de extracción de erizo rojo en Baja California, que consiste en recolectar todos los organismos de un sitio durante la captura comercial, puede propiciar la aparición de este efecto depensatorio, el cual puede llegar a causar su erradicación en algunos sitios. Los registros históricos de la densidad de erizo rojo en Baja California, muestran una disminución en todas las poblaciones analizadas, con referencia a las densidades encontradas en 1980, siendo la principal causa de su disminución la intensa pesca comercial (Palleiro Nayar *et al.*, 2006).

El reclutamiento en las comunidades bentónicas marinas, es el mecanismo que integra el éxito reproductivo, la disponibilidad y transporte de las larvas, selección del sustrato para el asentamiento y la mortalidad pos-asentamiento (Cameron y Schroter, 1980; Tegner, 2001; Pineda *et al.* 2009). La disponibilidad de las larvas en las poblaciones bentónicas depende de la dinámica oceánica. Procesos físicos como ondas internas, bores y la relajación de las surgencias producidas por viento son factores determinantes para que la larva pueda tener contacto con el sustrato (Pineda y López, 2002). Determinar la distancia de

dispersión de las larvas desde su origen, sigue siendo un reto para la ecología marina (Lester *et al.*, 2007). Por lo que varios estudios se han enfocado en el análisis de la dinámica poblacional en diferentes sitios, siguiendo el reclutamiento a través del análisis de las estructuras de tallas (Nishizaki y Akerman, 2006).

El objetivo de este capítulo es evaluar la existencia de diferencias espaciales en la densidad poblacional, estructura de talla y reclutamiento de *S. franciscanus* en diez localidades que han sido explotadas comercialmente.

II. 2. Materiales y Métodos.

A partir de las 26 localidades que tradicionalmente han reportado capturas de erizo rojo, se seleccionaron los 10 sitios más importantes en donde se ha realizado la gran mayoría de la captura de erizo en los últimos 15 años, cuatro Islas (Coronados Sur, Todos Santos, San Martín y San Jerónimo); cinco sitios en la costa: Popotla, Punta Banda, Santo Tomas, Punta San Quintín y Punta Baja, así como el Arrecife Sacramento, al sur de la Bahía El Rosario (Fig. 13).

Para conocer las tendencias de las capturas en cada localidad se analizaron los avisos de arribo de los permisionarios o concesionarios, durante el periodo de 1988 a 2007. En algunas de las localidades se reporta la captura en conjunto con otros sitios. Por ejemplo, las capturas para las Islas Coronado comprende la captura obtenida en las tres Islas. Así mismo, las capturas registradas para San

Quintín, incluyen las localidades Punta San Quintín e Isla San Martín, y las registradas como Bahía El Rosario incluye Isla San Jerónimo.

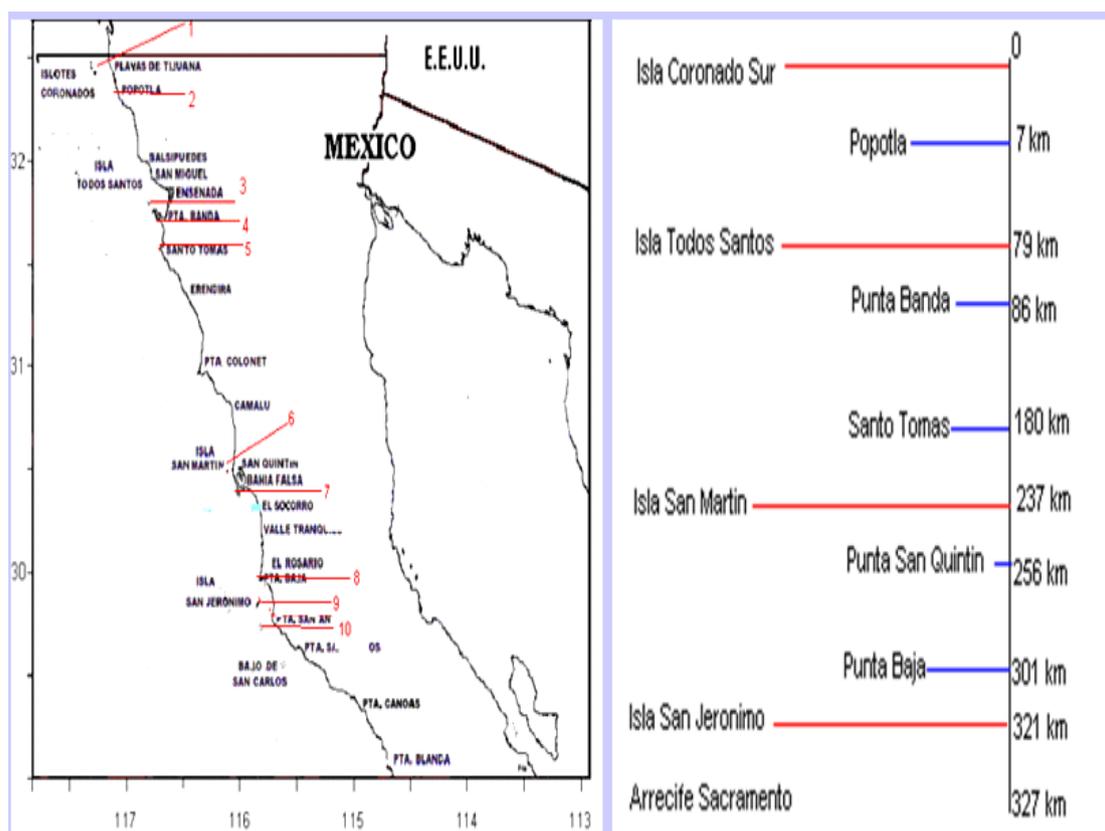


Figura 13.- Localidades muestreadas y su distancia en línea recta de norte a sur.
1) Isla Coronados Sur, 2) Popotla, 3) Isla Todos Santos, 4) Punta Baja, 5) Santo Tomás, 6) Isla San Martín, 7) Punta San Quintín
8) Punta Baja, 9) Isla san Jeronimo y 10) Arrecife Sacramento.

II. 2. 1 Estimaciones de la densidad y estructura de tallas

Para conocer la densidad y estructura de tallas de la población de erizo rojo en las diez áreas de estudio, se diseñó un muestreo aleatorio simple, realizando

transectos de 10 x 2 m cubriendo un área de 20 m², por medio de buceo autónomo. El número de transectos realizados en cada zona se determinó considerando el área de ocurrencia de erizo rojo y los valores del error estándar obtenidos en evaluaciones anteriores en los mismos sitios (Kingsford y Battershill, 1998). Para determinar la densidad promedio por localidad, cada transecto se determinó el número de erizos rojos adultos y juveniles. Para conocer si existen diferencias entre las estimaciones se utilizó el análisis de varianza (ANOVA) (Zar, 1984). Para caracterizar el sustrato, la fauna y la flora, se filmó cada transecto con una cámara submarina de video digital. Los muestreos se realizaron a profundidades entre 10 y 25 metros durante los meses de junio a octubre de 2003, 2005, 2006 y 2008.

Todos los erizos encontrados por transecto se recolectaron, y en tierra se midieron la talla de sus caparazones con un vernier (con una precisión de 1 mm) y se pesaron en una balanza electrónica (precisión 1 gr). Con estos datos se realizaron histogramas de frecuencias de tallas y se estimó la relación talla-peso para cada área de muestreo, mediante la ecuación:

$$PT = a L^b \quad (1)$$

Donde PT = Peso total
L = Talla del caparazón
a = intercepto (índice de condición)
b = pendiente (coeficiente isométrico)

Se comparó la pendiente (b) de la relación, para evaluar si era diferente a un valor de 3 (crecimiento isométrico), utilizando una prueba t de Student para cada localidad muestreada.

La densidad poblacional se estimó utilizando un estimador de distribución lognormal sin sesgo en su media y varianza (Conquest *et al.* 1996; Pennington 1996). Los estimadores sin sesgo de la media (c) y la varianza var(c) fueron:

$$c = \begin{cases} \frac{m}{n} \exp(\bar{y}) g_m (s^2 / 2), m > 1 \\ \frac{x_l}{n}, m = 1 \\ 0, m = 0 \end{cases} \quad (2)$$

y

$$d = \begin{cases} \frac{m}{n} \exp(2\bar{y}) \left\{ g_m (2s^2) - \frac{m-1}{n-1} g_m \frac{m-2}{m-1} s^2 \right\}, m > 1 \\ \frac{x_l}{n}, m = 1 \\ 0, m = 0 \end{cases} \quad (3)$$

Donde n es el número de unidades muestreadas, m es el número de unidades de muestreo con valores diferentes de cero (estaciones positivas), \bar{y} y s^2 son la

media y variancia de los valores diferentes de cero no transformado cuando $m = 1$, y $g_m(x)$ es una función de x y m (Pennington, 1996) expresada como:

$$g_m(x) = 1 + \frac{m-1}{m}x + \sum_{j=2}^{\infty} \frac{(m-1)^{2j-1} x^j}{m^j (m+1)(m+3)\dots(m+2j-3)j!} \quad (4)$$

El estimador sin sesgo de variancia de la media c ($var_{est}(c)$) está dado por:

$$var_{est}(c) = \begin{cases} \frac{m}{n} \exp(2\bar{y}) \left\{ \frac{m}{n} g_m\left(\frac{s^2}{2}\right) - \left(\frac{m-1}{n-1}\right) g_m\left(\frac{m-2}{m-1} s^2\right) \right\}, m > 1 \\ \left(\frac{x_i}{n}\right)^2, m = 1 \\ 0, m = 0 \end{cases} \quad (5)$$

Cuando $n=m$ el estimador supone una distribución lognormal (Conquest *et al.* 1996).

II. 2. 2 Sustrato de protección

Para estimar la proporción de sustrato con hendiduras y que se encuentra bajo de rocas, que brindan protección a los erizos juveniles, se utilizaron los muestreos realizados en 2005, los cuales se filmaron con una cámara de video submarina (SONY TRV380).

Las imágenes digitales de cada transecto se analizaron utilizando el Programa Image J Ver. 1.4 (<http://rsb.info.nih.gov/ij/download.html>), en donde se estimó el % de sustrato de protección dentro de los transectos de cada localidad. La relación entre la densidad de juveniles con la abundancia de erizo adulto y al % de sustrato adecuado para la protección de juveniles fueron analizadas a través de regresiones lineales.

II. 2. 3. Temperatura de fondo

Para comparar las diferencias en la temperatura del fondo entre las localidades se instalaron sensores (Onset Computer Corp., MA, USA) de temperatura programados para realizar una lectura cada hora. Los sensores se anclaron en una profundidad de 15 m y se compararon las mediciones entre las distintas localidades.

II. 2. 4. Tasa de crecimiento individual

Para conocer el crecimiento anual de *S. franciscanus* y relacionarlo con la estructura de tallas de cada localidad, se utilizó para identificar a los organismos una marca electrónica denominada PIT- tag. La marca se inyectó a los erizos a través de la membrana peristomal y se leyó el código numérico utilizando un lector electrónico marca Biomark, Inc. Se marcaron organismos en el laboratorio y en varias localidades.

En el laboratorio se colocaron 35 erizos rojos provenientes de Punta Banda, en un tanque de fibra de vidrio de 1 m³ de agua de mar filtrada. Se alimentaron por tres días, después de los cuales se inyectó la marca electrónica. El experimento se programó para 12 meses, no se controló la temperatura del agua y la alimentación consistió en frondas de *Macrocystis pyrifera* que se colocaban cada semana.

En los meses de junio y julio del 2006 se marcaron 55 erizos rojos (tallas entre 35 y 50 mm) en las siguientes localidades: Isla Coronado Sur, Punta Banda, Isla San Martín y Arrecife Sacramento. Para conocer la talla inicial, se midieron todos los erizos marcados y se liberaron en el mismo sitio de colecta. El sitio de liberación se ubicó con un geoposicionador satelital y una marca submarina (estaca o roca prominente). Los erizos marcados se recuperaron después de 12 meses para conocer su incremento de talla. Los resultados del incremento promedio diario del crecimiento se compararon en el campo y con el de laboratorio con una prueba t student. Para estimar la constante de crecimiento individual (K), se utilizó la versión del modelo de Von Bertalanffy para incrementos de talla:

$$L_2 = L_1 + (L_{\infty} - L_1) * (1 - e^{-K * d}) \quad (6)$$

Donde L_2 = Talla al tiempo t+1 L_1 = Talla al tiempo t d = días año⁻¹
 L_{∞} = Talla infinita K = Const. Crecimiento

Para estimar la L_{∞} se utilizó la subrutina Elephant I del programa Fisat II (FAO, 2002), con datos de talla de los erizos muestreados en cada localidad.

II. 3. Resultados.

II. 3. 1 Captura de erizo rojo por localidades.

Las capturas de erizo rojo en Islas Coronado han fluctuado entre 3 a 34 t y en Popotla la captura de erizo rojo registró una drástica caída de 95 t a 6 t en 2007 (Fig. 14).

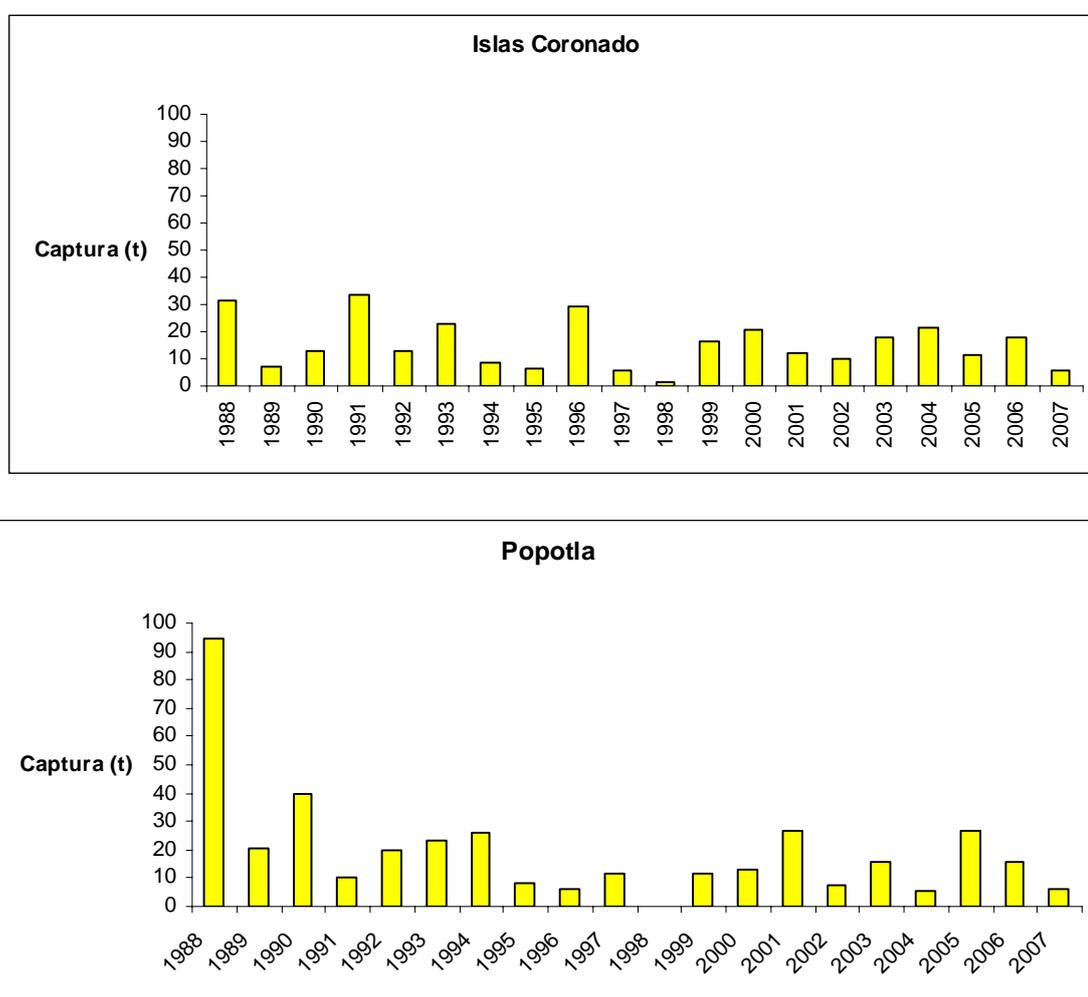


Figura 14.- Captura registrada de erizo rojo en Islotes Coronado y Popotla.

La captura de erizo rojo en Isla Todos Santos presentó su punto máximo en 1996 con 39 t y se ha mantenido alrededor de 10 t en los últimos tres años. Para Punta Banda la captura de erizo rojo presenta fluctuaciones amplias con 50 t en los últimos años (Fig.15).

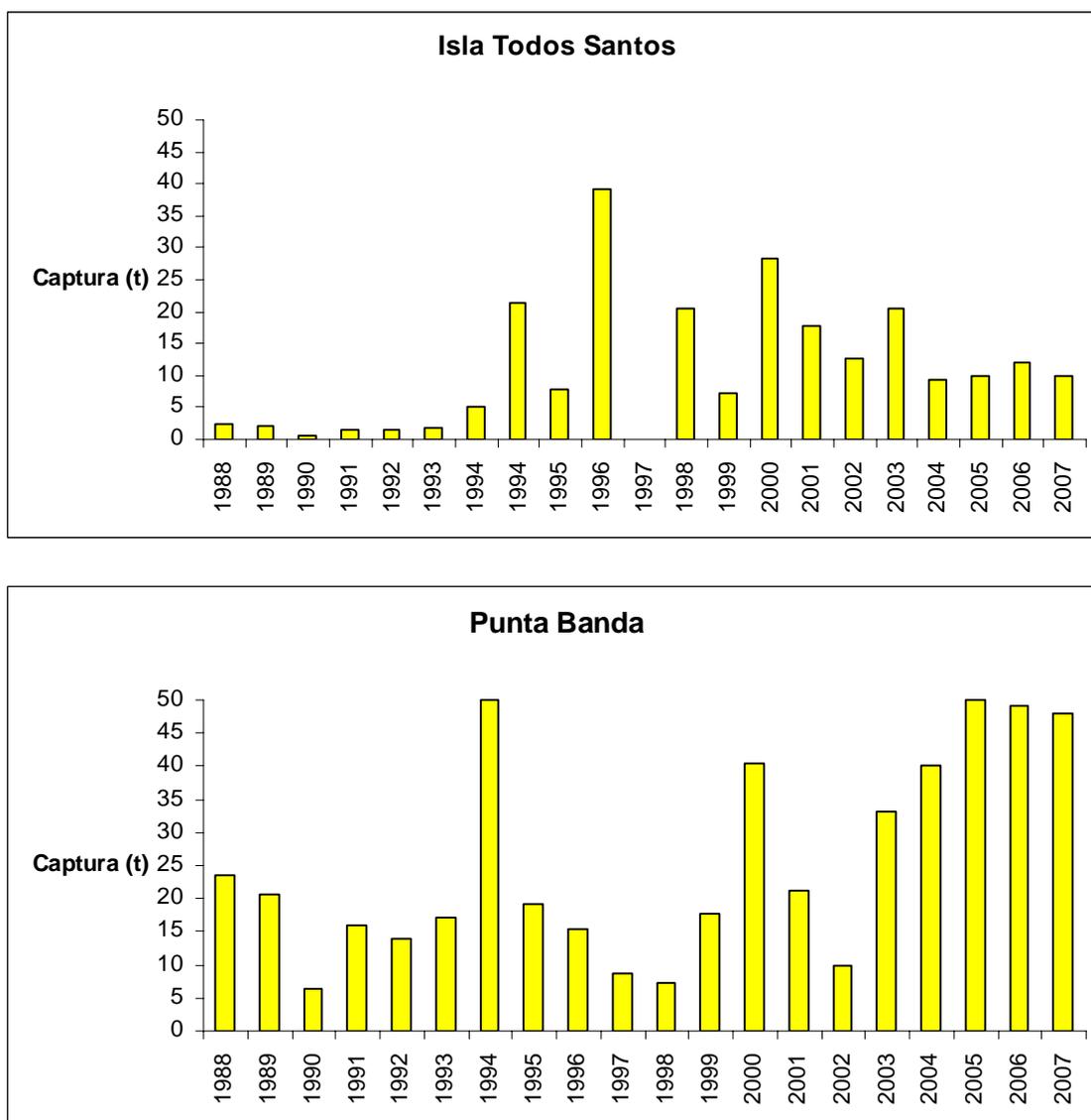


Figura 15.- Captura registrada de erizo rojo en Isla Todos Santos y Punta Banda.

La captura de erizo rojo en Santo Tomás ha disminuido drásticamente de 262 t en 2001 a 50 t en 2007 y para San Quintín la captura también a disminuido de 215 t en 1989 a 26 t en 2007 (Fig. 16).

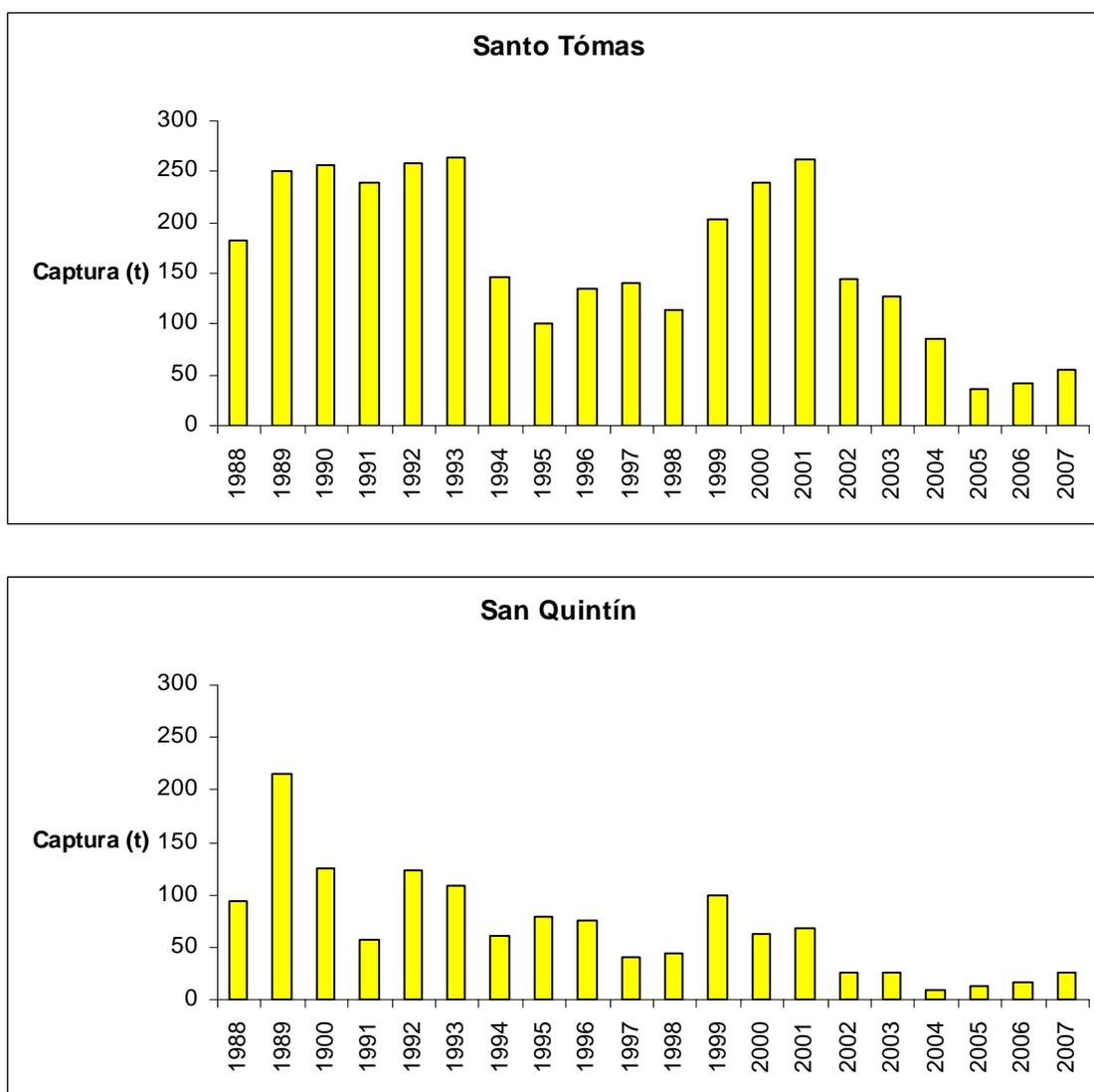


Figura 16.- Captura registrada de erizo rojo en Santo Tomás y San Quintín.

La captura de erizo rojo en la Bahía El Rosario que incluye la Isla San Jerónimo, ha presentando fluctuaciones, alcanzando su punto más bajo en 1998, debido a una reducción del esfuerzo por efecto del El Niño que ocasiono que las gónadas fueran de mala calidad por la falta de alimento. En las últimas tres temporadas se ha incrementado la captura con respecto a la captura reportada en 2003 (Fig. 17).

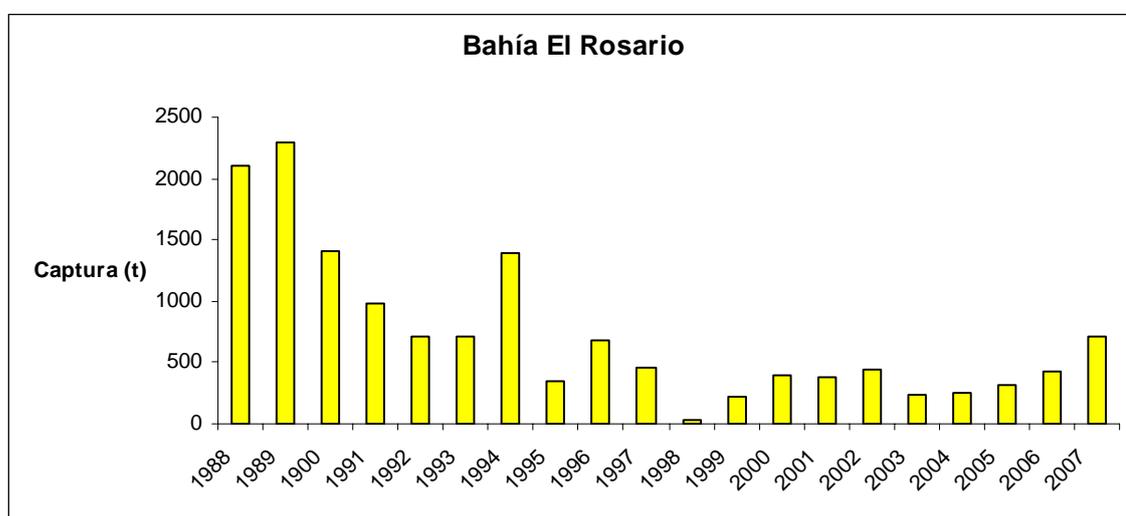


Figura 17.- Captura registrada de erizo rojo en Bahía El Rosario incluye Isla San Jerónimo.

La captura en Arrecife Sacramento se incrementó notablemente a partir de 2003 con respecto a los años anteriores y decreciendo en los últimos tres años (Fig. 18).

La Bahía El Rosario y el Arrecife Sacramento son los sitios de mayor captura registrada desde 1988 en Baja California (Palleiro Nayar *et al.*, 2004), por

lo que representan un interés particular el conocer la dinámica de reclutamiento, densidad y estructura de tallas del erizo rojo, así como la conectividad entre las subpoblaciones, ubicadas en toda la extensión de la Bahía El Rosario.

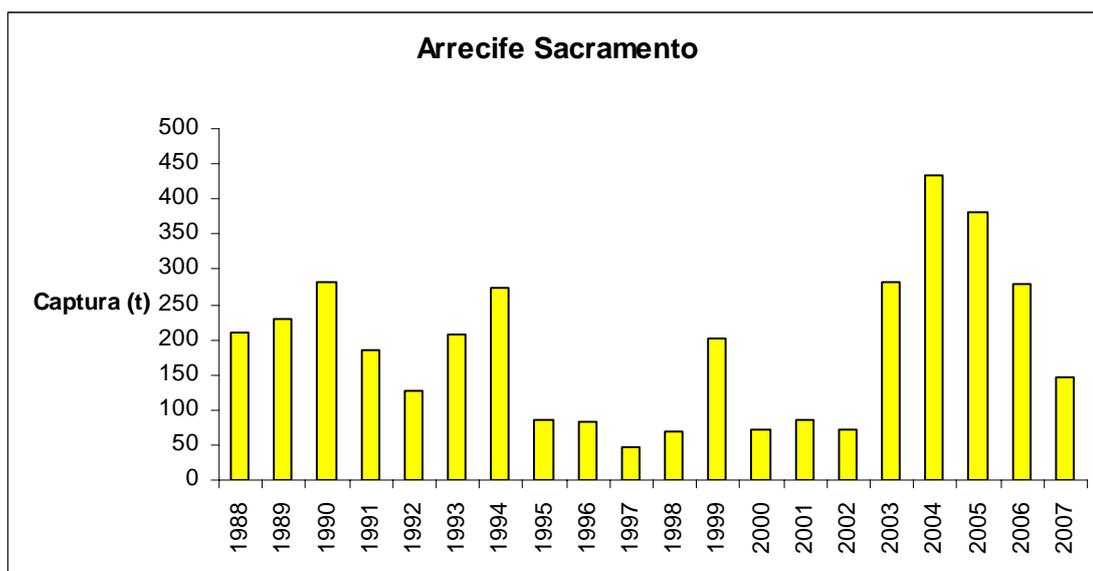


Figura 18.- Captura registrada de erizo rojo en Arrecife Sacramento.

II. 3. 2. Estimaciones de la densidad.

La densidad de *S. franciscanus* varió interanualmente en todas las localidades (Fig. 19). Pero sólo en Punta Banda y Punta San Quintín las diferencias en densidad entre años fueron significativas (ANOVA $P < 0.05$). En Punta Banda de tener una densidad de 8.79 erizos m^{-2} en 2003 hubo una disminución a 3.59 erizos m^{-2} en 2008. Esto podría estar relacionado con el aumento continuo de la captura observado desde 2003 (Fig. 15). Para el resto de

las localidades no se observó un crecimiento tan acelerado de las capturas. No obstante, en Popotla la densidad disminuyó posiblemente en respuesta a la alta intensidad de pesca ya que recientemente operan más de 40 equipos de pesca.

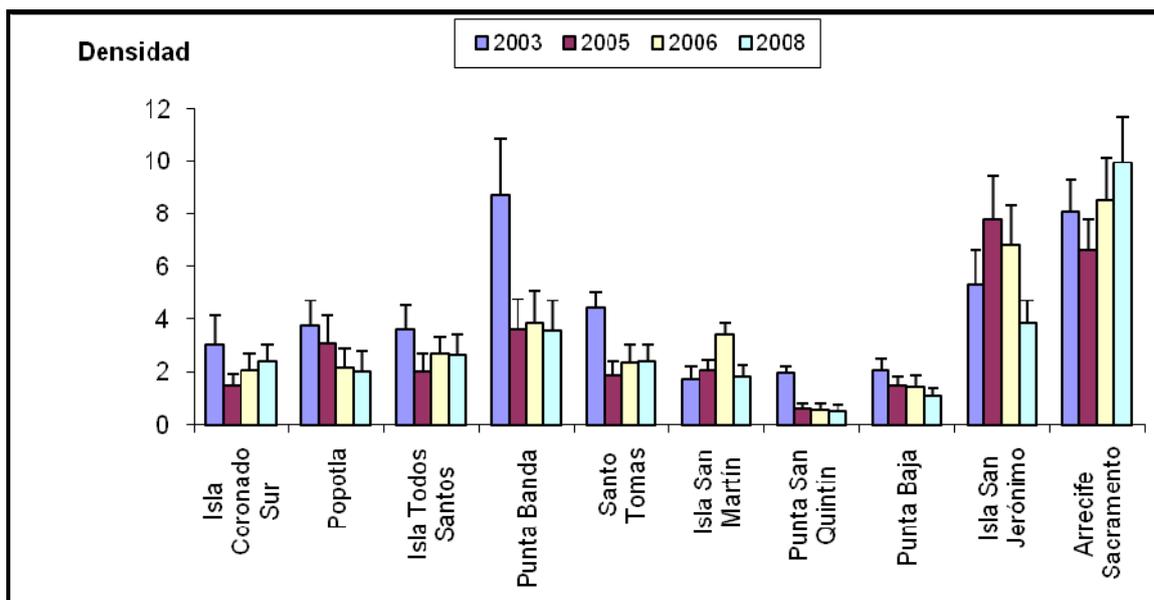


Figura 19.- Densidad de *S. franciscanus* m^{-2} por año para cada localidad muestreada (media y error estandar).

De las diez localidades analizadas las que presentan mayores densidades son Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento. Sin embargo, es notable que en la Isla San Jerónimo disminuyera la densidad de erizo rojo en 2008 comparada a la estimada en 2005, coincidiendo con un incremento en la captura de erizo del 2004 al 2007 (Fig. 17). Por el contrario, en el Arrecife Sacramento en donde la explotación ha disminuido desde el 2004, las densidades de erizo rojo han

aumentado y son significativamente mayores al resto de las localidades. La reducción en las capturas de erizo en Arrecife Sacramento se debió a la baja en el precio de la gónada de erizo y a que los productores se dedicaron a la extracción de otros recursos de mejor rentabilidad como pepino de mar, langosta y almeja generosa (comunicación de pescadores de la localidad, 2008).

La comparación de las densidades de los diez sitios en los cuatro años muestreados presentan diferencias significativas (ANOVA $F= 10.96$ $P = 0.001$) y con la prueba posterior de Tukey $p < 0.05$ se determinó que la localidad de Arrecife Sacramento es la que presenta el mayor número de diferencias significativas con cinco localidades (Isla Coronados Sur, Isla Todos Santos, Santo Tomás, Isla San Martín y Punta San Quintín).

Si comparamos la captura promedio de 2003 a 2007 y la densidad promedio de erizo rojo de 2003 a 2008 para cada sitio (Fig. 20) con la aclaración que no se incluyó en esta comparación Punta Baja y la Isla San Jerónimo ya que no se cuenta con datos desagregados de captura. La localidad con mayor captura promedio y densidad más alta fue Arrecife Sacramento, seguido en importancia por Santo Tomás y Punta Banda. La Isla Coronado Sur, Popotla, Isla Todos Santos y San Quintín, las capturas fueron bajas; esto puede ser atribuible a la baja calidad de las gónadas y a densidades menores de erizo rojo.

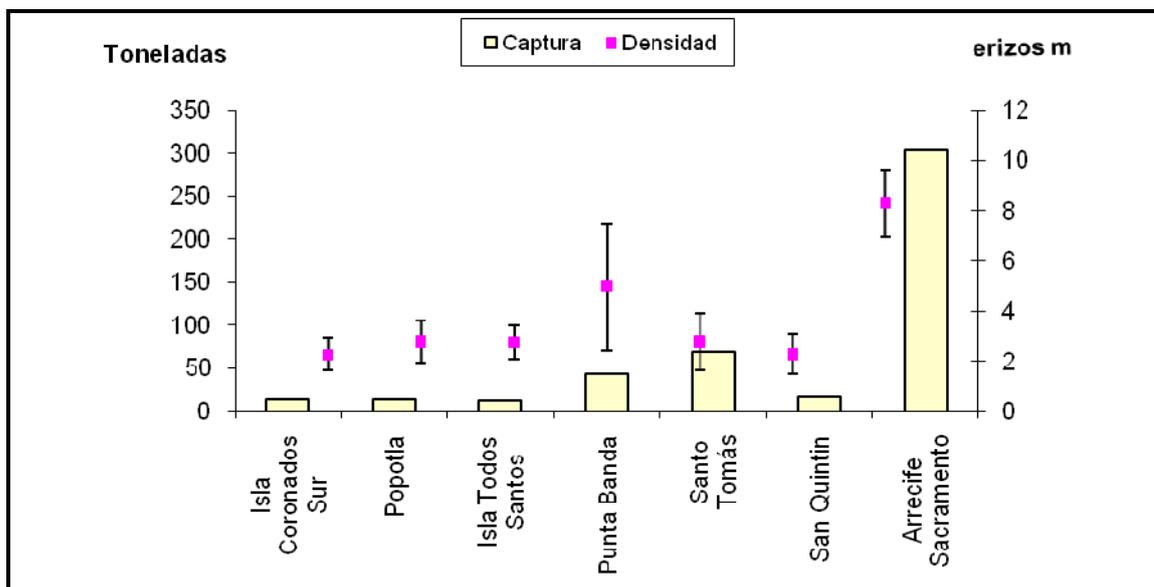


Figura 20.- Captura promedio de 2003 a 2007 y densidad promedio de erizo rojo de 2003 a 2008 para siete localidades en Baja California.

II. 3. 3. Estructura de tallas de erizo rojo para cada localidad

El análisis de la estructura de tallas permite comparar el efecto de la explotación a través del tiempo, así como identificar las poblaciones con una dinámica similar en cuanto a la presencia de adultos, frecuencia de eventos de reclutamiento importantes y crecimiento de una cohorte específica. Al analizar la estructura de tallas de las 10 localidades (Figuras 21 a la 23) podemos resaltar los siguientes puntos: en 2003, la abundancia de erizos adultos en todas las localidades es alta, presentándose tallas promedio de 60-70 mm en Coronados y Popotla; 70-80 mm en Isla Todos Santos, Isla San Martín, Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento; y una moda de organismos mayores (80-90 mm) en Punta

Banda y Santo Tomas. Este mismo año, se observa la ausencia de erizos juveniles (reclutas), menores a 40mm en todas las localidades.

En 2005 y 2006, se observa la presencia de erizos menores a 40 mm (reclutas), identificándose diferencias entre localidades en la abundancia de esta clase de talla. El porcentaje de erizos menores a 40mm es bajo (0-5% para cada uno de los intervalos de clase de 5 mm) en Popotla e Isla San Jeronimo; intermedio (5-10%) en Isla Coronados y Arrecife Sacramento; y alto (15%) en el resto de las localidades. En Isla Todos Santos el porcentaje de erizos entre 30 y 40 mm fue muy alto (20%). En todas las localidades se observa que en 2005 y 2006 hay una disminución evidente de organismos >80 mm (talla mínima de captura), sugiriendo que el recurso disponible para la explotación es mínimo.

El análisis de estructura de tallas combinado con la información de crecimiento somático (Anexo I), nos permite determinar el tiempo aproximado que tardarán los juveniles en alcanzar la talla mínima de captura (80 mm). El análisis de crecimiento de los erizos marcados en Arrecife Sacramento indica que erizos entre 30-40 mm presentaron un incremento anual de 12 mm. Esta información sugiere que los reclutas (30-40 mm) encontrados en mayor o menor abundancia en las diferentes localidades, tardarán por lo menos 4-5 años en alcanzar la talla mínima de captura, considerando que al aumentar el tamaño de los organismos el crecimiento disminuye (Anexo 1, Fig. 36 y 38).

Frecuencia (%)

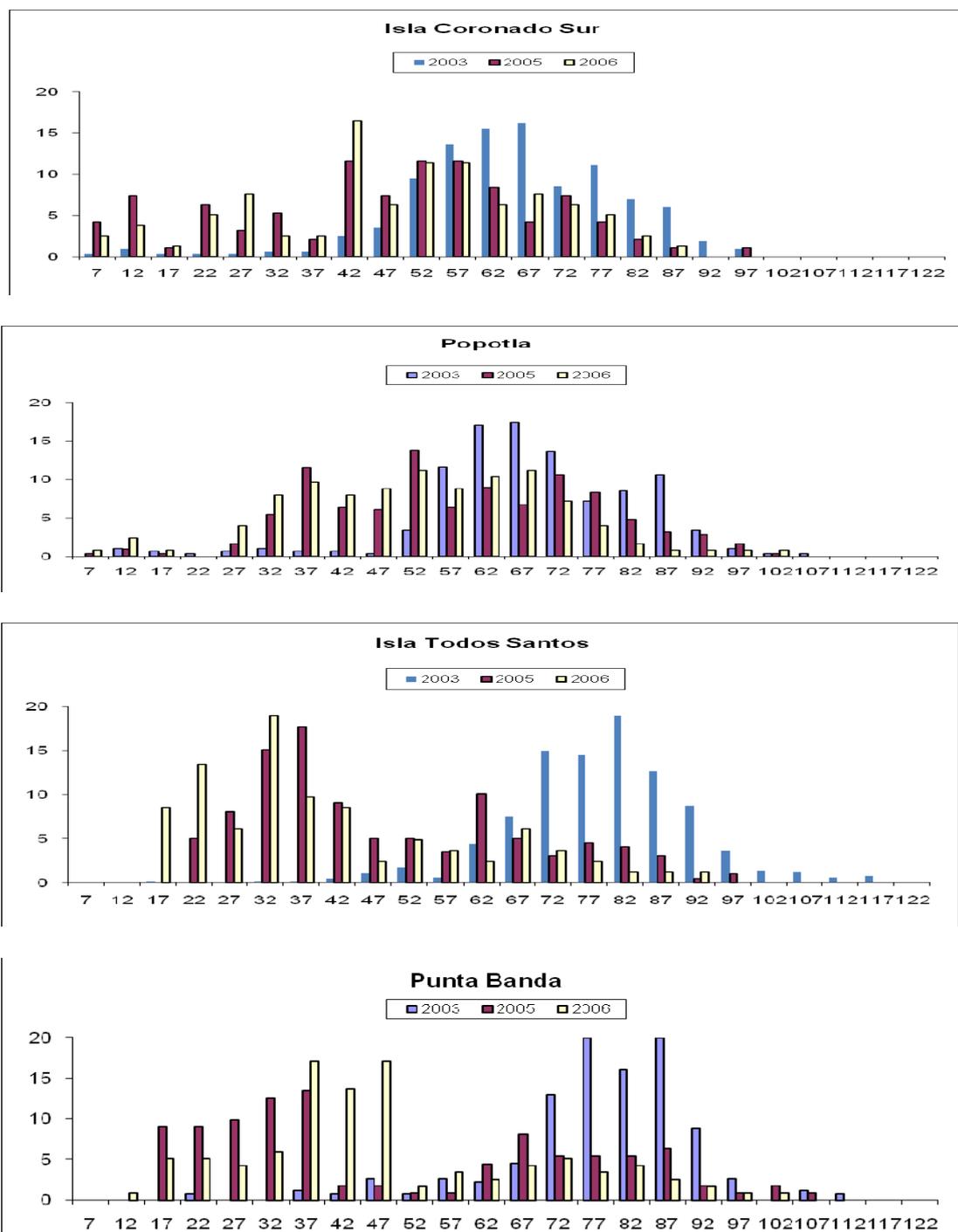


Figura 21.- Estructura de tallas de *S. franciscanus* en Isla Coronados Sur, Popotla, Isla santo Tomas y Punta Banda para los años de 2003, 2005 y 2006.

Frecuencia (%)

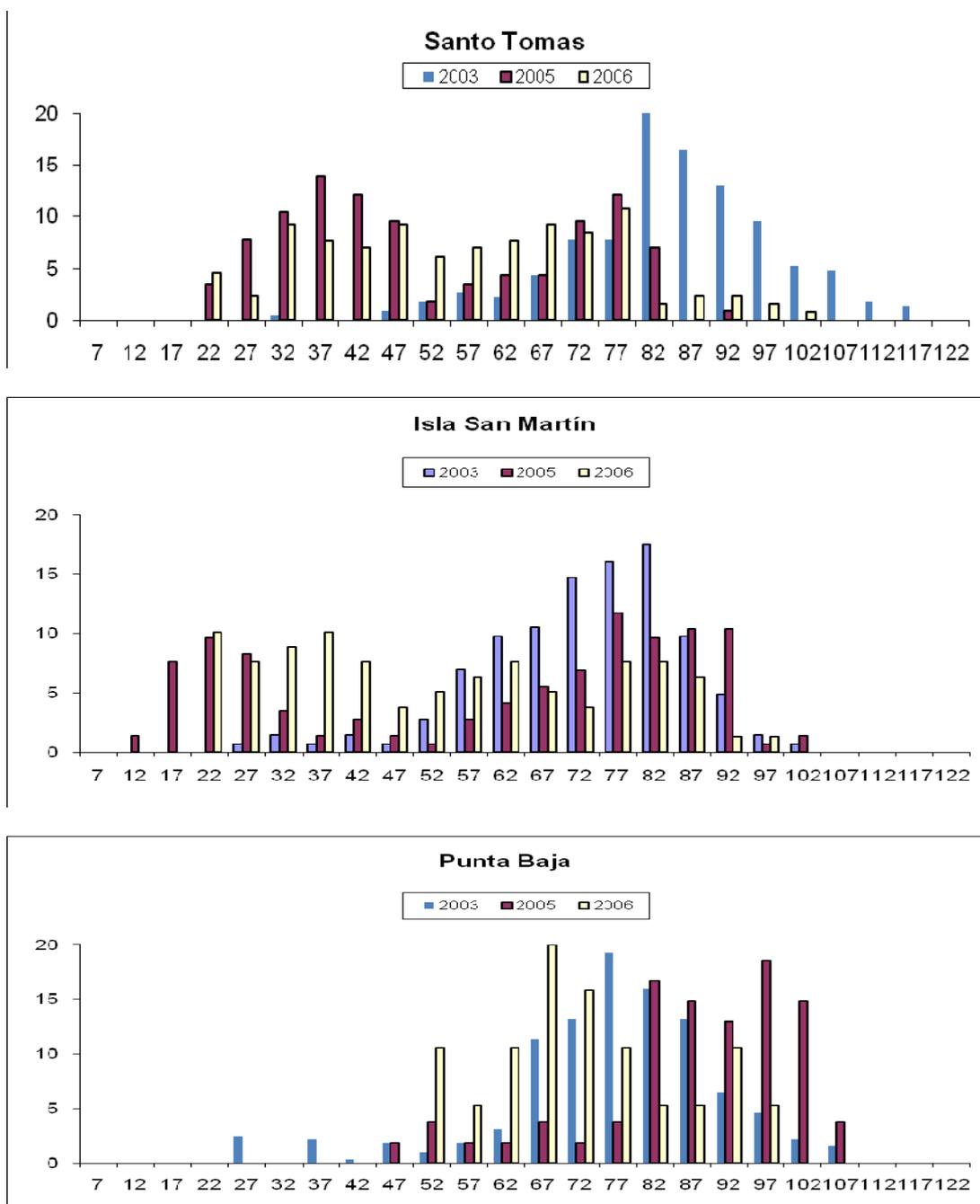


Figura 22.- Estructura de tallas de *S. franciscanus* en Santo Tomás, Isla San Martín y Punta Baja para los años de 2003, 2005 y 2006.

Frecuencia (%)

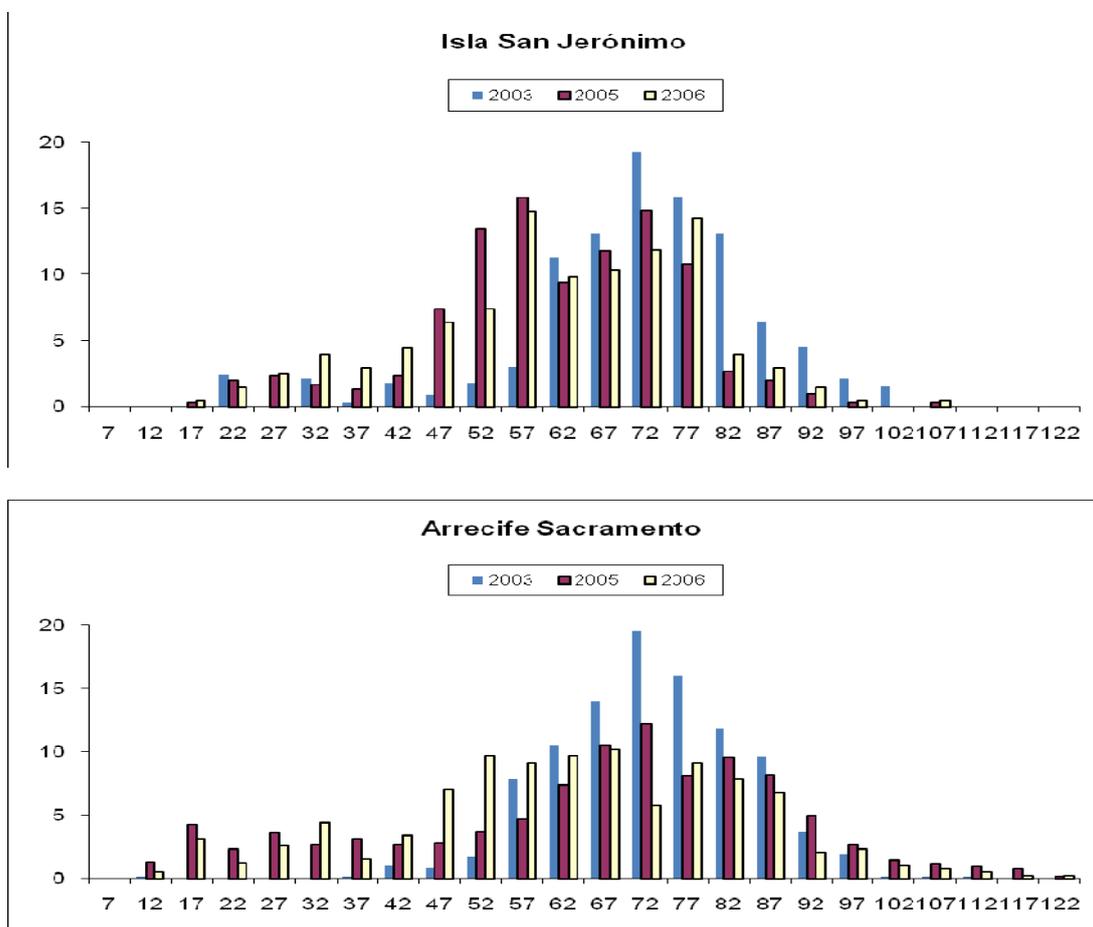


Figura 23.- Estructura de tallas de *S. franciscanus* en Isla san Jerónimo y Arrecife Sacramento para los años de 2003, 2005 y 2006.

II. 3. 4. Talla-Peso

De la relación Talla-Peso, el coeficiente de crecimiento fue cercano a 3 y no se encontraron diferencias significativas entre localidades ($P < 0.05$). Estos valores indican que el crecimiento en todas las localidades es isométrico. El índice

de condición fue diferente entre localidades, encontrándose valores altos (.001) en Popotla, Isla San Martín y Arrecife Sacramento; valores intermedios (0.0005) en Isla Todos Santos, Punta Baja, Punta Banda e Isla San Jerónimo; y valores bajos (0.0009) en Isla Coronados y Santo Tomás (Tabla I).

Tabla I.- Datos promedio (2003, 2005 y 2006) del índice de condición y coeficiente de crecimiento de la relación talla-peso de erizo rojo en 9 localidades en Baja California.

Sitio	Índice de condición Promedio	Coeficiente de crecimiento Promedio
Isla Coronado Sur	0.0009	2.81
Popotla	0.001	2.77
Isla Todos Santos	0.0005	2.78
Punta Banda	0.0004	2.92
Santo Tomás	0.0008	2.85
Isla San Martín	0.0014	2.73
Punta Baja	0.0004	2.96
Isla San Jerónimo	0.0005	2.86
Arrecife Sacramento	0.001	2.81

II. 3. 5. Sustrato de protección

Los sitios donde se encontraron las mayores porcentajes de adultos y reclutas (< 40 mm) de erizo rojo fueron: Isla Coronado Sur, Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento, en donde también se encontraron altos porcentajes de sustrato adecuado para protección con 37, 34 y 30 % respectivamente (Tabla II).

En estos sitios se observaron muchas rocas con hendiduras así como una alta densidad de erizos adultos en las últimas dos localidades.

Tabla II.- Porcentaje de sustrato para protección, densidad de *S. franciscanus* (erizos $20\text{ m}^{-2} \pm 1$ Desv. est.) para adultos y juveniles por sitio de muestreo en 2005.

	Sitio	Densidad Adultos erizos 20 m^{-2}	Densidad Juveniles erizos 20 m^{-2}	Sustrato de protección (%)
1	Isla Coronado Sur	51.71 ± 22.9	43.71 ± 27.4	37
2	Popotla	35.61 ± 30.8	27.01 ± 30.1	15
3	Isla Todos Santos	64.83 ± 43.3	8.02 ± 13.4	22.5
4	Punta Banda	21.75 ± 19.6	15.25 ± 10.4	13.75
5	Santo Tomás	91.82 ± 59.4	18.45 ± 12.3	27
6	Isla San Martín	20.37 ± 13.6	16.62 ± 4.1	28.75
7	Punta San Quintín	10.01 ± 5.1	0.00	25
8	Punta Baja	15.05 ± 5.9	0.00	15
9	Isla San Jerónimo	96.17 ± 78.6	40.51 ± 30.9	34
10	Arrecife Sacramento	72.67 ± 36.3	88.11 ± 59.5	30

Si tomamos todos los datos las densidades de juveniles y adultos mostraron una relación positiva ($r^2 = 0.28$; $P = 0.0004$), ya que conforme la densidad de adultos aumenta, la densidad de juveniles tiende a aumentar (Fig. 24).

La relación entre la densidad de juveniles y el porcentaje de sustrato de protección también fue positiva ($r^2 = 0.59$ $P = .00001$) (Fig. 25). Si se relaciona la densidad de juveniles con las dos variables (densidad de adultos y % de sustrato

adecuado) la regresión múltiple aumenta muy poco el coeficiente de determinación $r^2 = 0.61$ $P = 0.00001$.

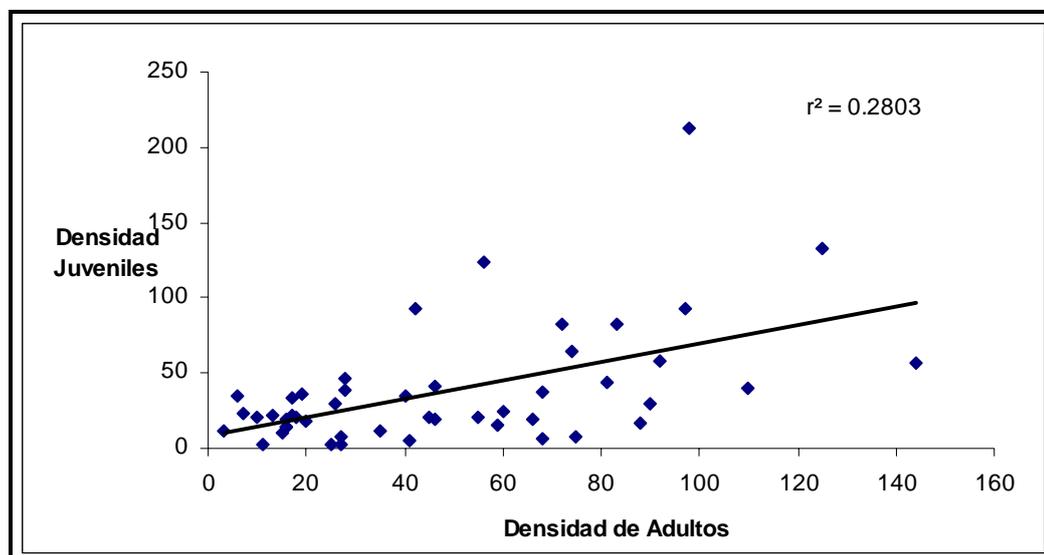


Figura 24.- Relación entre juveniles y adultos de *S. franciscanus* para 20 m² en los diez sitios de muestreo. Datos de los muestreos de 2005.

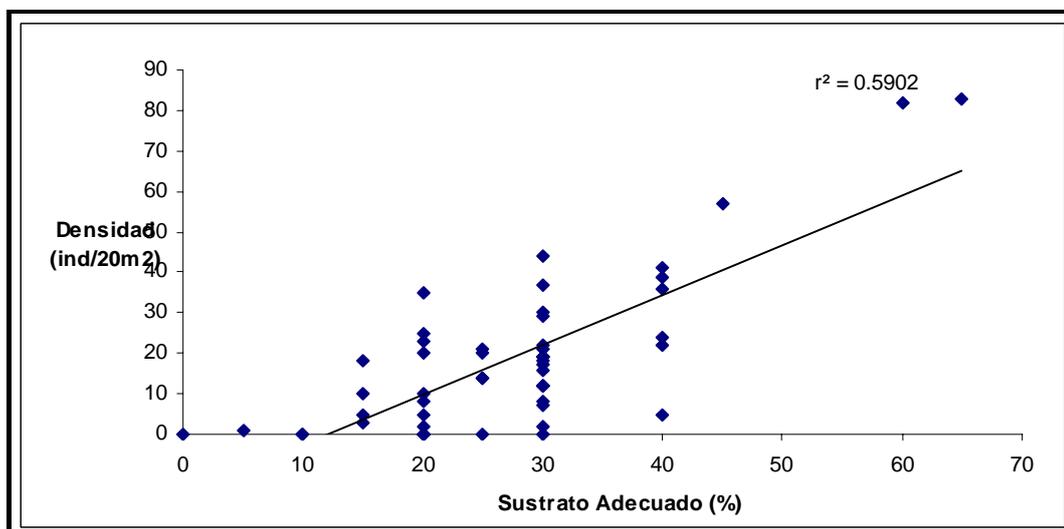


Figura 25.- Relación entre la densidad promedio de juveniles y el promedio del % de sustrato de protección. Datos de los muestreos de 2005.

II. 3. 6. Temperatura de fondo

Los promedios mensuales de temperatura de fondo fueron muy similares para las localidades de Punta Banda y Punta Baja en donde se registraron las temperaturas más bajas en los meses de marzo a junio del 2005 al 2007 (Fig. 26). Ambas localidades se han reportado como sitios importantes de surgencias en Baja California; del mismo modo, las temperaturas más bajas durante el año coinciden con la época más intensa de surgencias.

En Isla San Martín se registraron las temperaturas más altas, con diferencias de hasta 4°C en agosto del 2005 y 3°C en mayo del 2006 con respecto a la temperatura observada en Punta Baja.

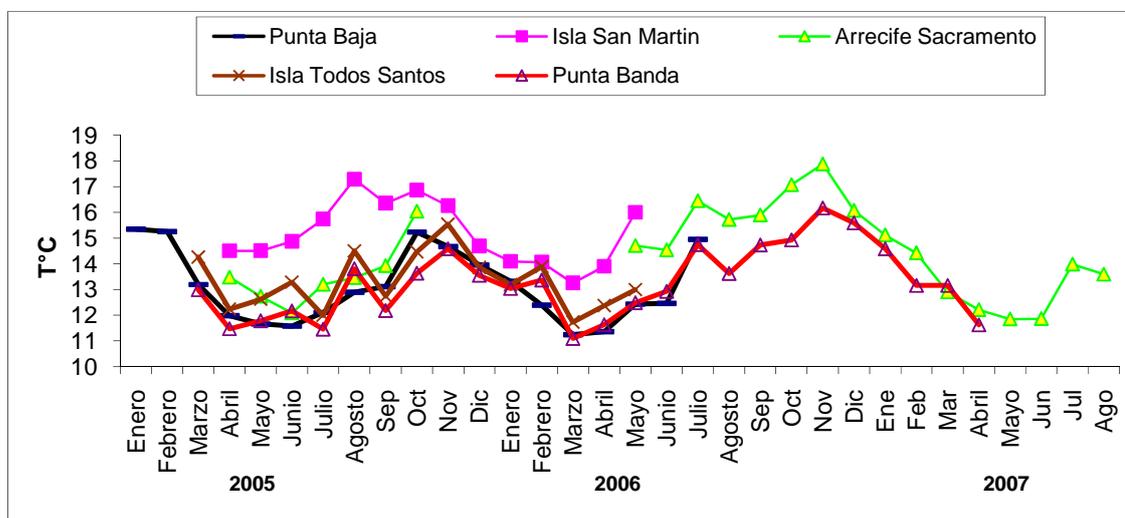


Figura 26.- Registros mensuales promedio de temperatura de fondo en cinco localidades de Baja California, de enero 2005 a agosto 2007.

II. 4. Discusión.

La distribución espacial de las poblaciones de los erizos es el resultado de varios factores, dentro de los cuales la dispersión larvaria es uno de los más importantes. La posibilidad de dispersión de las larvas de erizo rojo es de varios cientos de kilómetros, ya que puede permanecer hasta 2 meses en la columna de agua antes de asentarse en el fondo (Bostford, 2001). Las corrientes superficiales, forzadas por el viento, la marea, surgencias y los giros (Pineda *et al.* 2009; Figueroa González, 2006; Bostford, 2001; Wing *et al.* 2003) son los procesos oceanográficos que influyen significativamente en la dispersión de las larvas de invertebrados marinos.

Sin embargo el hecho de que un organismo tenga la posibilidad de una amplia dispersión de sus larvas, no necesariamente determina un amplio rango de distribución, ya que son múltiples los factores que influyen en la distribución espacial de una especie (Lester *et al.* 2007).

La disminución de las densidades de erizos adultos en todas las localidades de este estudio es evidente y se debe, entre otros factores, a la combinación de la intensidad de pesca y al reclutamiento esporádico que se observó en la mayoría de las localidades. La biomasa estimada para toda el área de extracción de erizo rojo en Baja California se encuentra en un 17 % de la biomasa del recurso, antes de iniciar la captura en 1972, por lo que se considera una pesquería

sobreexplotada (Jurado-Molina *et al.*, 2009). Carter y VanBlaricom (2002) analizaron el efecto de la pesca en la densidad de erizo rojo, al comparar una localidad explotada con un sitio sin extracción (control). Encontraron bajas densidades en los sitios con extracción experimental y densidades altas en los sitios control, así como diferencias en la distribución de talla y el reclutamiento. Los sitios con una alta densidad de erizos rojos como Arrecife Sacramento e Isla San Jerónimo, tienen valores similares a los reportados en áreas de reservas marinas de California (Kalvas y Hendrix, 1997). Las localidades en donde se observó una densidad baja como Punta San Quintín, tiene valores similares de densidad (0.7 erizos rojos m^{-2}) a los reportados para 15 localidades del Norte de California, en donde se ejerce una pesca comercial sobre este recurso, (Kalvas y Hendrix, 1997).

Para asegurar un éxito reproductivo la densidad de erizos adultos debe ser de al menos 1 erizos m^{-2} (Levitan *et al.*, 1992). Tener densidades menores, como en Punta San Quintín y Punta Baja, disminuye la fertilización y un éxito reproductivo suficiente para asegurar una producción de larvas que permita mantener las poblaciones locales. La falta de erizos adultos también puede afectar los sitios de reclutamiento al reducir la protección que proveen los adultos a los erizos recién asentados, aumentando la mortalidad post-asentamiento.

La estructura de tallas de la población de erizo rojo en la mayoría de las localidades muestra una disminución importante de organismos mayores a la talla

mínima legal (80 mm); esta disminución se debe principalmente a la extracción comercial, ya que los erizos de 60 a 70 mm son menos vulnerables a la depredación (Tegner, 2001). En las poblaciones de erizo rojo en California se ha observado una distribución de talla bimodal, encontrando mayor porcentaje de organismos juveniles y adultos, con una menor frecuencia de organismos de talla intermedias 40 a 60 mm, los cuales son vulnerables a la depredación selectiva de las langostas y estrellas (Tegner y Dayton, 1981). Este patrón se ha atribuido a los cambios ontogénicos de microhábitat, de tal manera que cuando los juveniles crecen salen de sus refugios (debajo de los erizos o del sustrato de protección) y se incrementa la depredación (Bostford *et al.*, 1994). Este tipo de distribución es común en zonas de reserva y en zonas moderadamente explotadas; por el contrario, las poblaciones expuestas a una fuerte explotación están formadas principalmente por organismos pequeños (Montaño-Moctezuma, 2001). En las localidades estudiadas en Baja California se observó la combinación de una explotación alta y reclutamiento esporádico, dando lugar a estructuras unimodales representadas por organismos medianos que no han alcanzado la talla mínima de captura. Esto se observó en todas las localidades en el año 2003. Cuando estos erizos medianos crecen y alcanzan la talla comercial esta moda desaparece (2005 y 2006); en este caso, no se presenta ninguna moda y la población está representada por muy pocos organismos medianos. Esta situación se observó en las localidades de Popotla y Punta Baja. Otro factor importante que determina la estructura de tallas es el reclutamiento.

El reclutamiento de erizo en Baja California es esporádico y aunque anualmente se pueden detectar algunos reclutas, las abundancias son muy bajas. La dinámica del reclutamiento de estas poblaciones sugiere que los eventos importantes de reclutamiento no son anuales y las poblaciones adultas dependen de estos pulsos importantes de reclutamiento para recuperarse.

La sobrevivencia de los reclutas recién asentados también es un factor importante que determina la contribución de los reclutas a la población adulta. Nuestros resultados presentan evidencia de que tanto la presencia de sustrato adecuado (orificios y hendiduras), como la protección que brinda el dosel de los erizos adultos, son factores importantes en la sobrevivencia de erizos juveniles. Existen pocos trabajos que prueben la importancia de estos dos factores. Scheibling y Raymond, 1990, analizan la importancia del sustrato en la protección de juveniles del erizo verde *S. droebachiensis*; sin embargo, no prueban el efecto combinado del sustrato y la presencia de adultos. En los sitios estudiados, como Punta San Quintín y Punta Baja, las densidades de adultos de erizo rojo fueron las más bajas, aunado a un bajo porcentaje de sustrato para protección. En contraste, en las localidades de Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento, la combinación de altas densidades de adultos y presencia de sustrato de protección promovió la presencia de altas densidades de reclutas en estas zonas.

II. 5. Conclusiones.

Las variaciones observadas en las 10 localidades analizadas indican diferencias espacio-temporales importantes en la densidad de erizo rojo, la estructura de tallas y el reclutamiento, las cuales podrían estar influenciadas por la intensidad de pesca y la mortalidad natural en cada sitio. Se encontraron localidades (Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento) que destacan por presentar una alta densidad de erizo rojo y una amplia estructura de tallas, predominando individuos de tallas intermedias (50 a 80 mm). En el otro extremo, se encontraron sitios como Punta San Quintín y Punta Baja con bajas densidades poblacionales y un bajo porcentaje de juveniles.

Es muy importante la protección que ofrecen las espinas de los erizos adultos (*S. franciscanus*) a los erizos recién asentados y la presencia de sustrato adecuado como hendiduras y orificios en las rocas para asegurar la sobrevivencia de los reclutas a la población adulta.

El análisis espacial de la dinámica de las poblaciones de erizo rojo en Baja California sugiere que existen diferencias marcadas entre localidades en cuanto a la densidad de adultos y reclutas, estructura de tallas y presencia de sustrato de protección. Estos factores están fuertemente influenciados por diferentes niveles de explotación que determinan la vulnerabilidad de cada población local a los diferentes disturbios tanto naturales como antropogénicos.

CAPITULO III. DIVERSIDAD GENÉTICA DE *S. franciscanus* EN BAJA CALIFORNIA.

III. 1. Introducción.

Para inferir la estructura genética de las poblaciones de varias especies de invertebrados marinos se han empleado distintos marcadores moleculares, como son las aloenzimas, ADN mitocondrial y ADN nuclear (Slatkin, 1989; Palumbi y Baker, 1994).

Para estudios de genética de poblaciones en ecología marina, uno de los marcadores más utilizados actualmente son los microsatélites. Estos son segmentos cortos de ADN de 1 a 6 pb, que se repiten en tándem y de forma aleatoria en el genoma de los seres vivos. El nombre de "satélite" se debe a que las secuencias repetidas forman un nódulo satélite distinto al nódulo principal de ADN genómico en la separación de ADN en gradientes de cloruro de cesio, por contener una proporción de pares de bases G-C diferente al promedio del resto del genoma (Lewin, 1990). Los microsatélites son altamente polimórficos, presentan herencia mendeliana simple, son codominantes (pudiéndose diferenciar individuos homocigotos de los heterocigotos) y multialélicos (Jiménez y Collada, 2000).

No se ha encontrado una estructura genética en las poblaciones de *S. franciscanus* de Alaska hasta Baja California, utilizando como marcador molecular

aloenzimas y ADN mitocondrial, lo que sugiere que el flujo genético impide la divergencia genética entre las poblaciones (Palumbi y Wilson, 1990; Debenham 1997; Debenham *et al.*, 2000). Sin embargo en otro estudio se encontraron diferencias genéticas entre los reclutas y los adultos de *S. franciscanus* en varias localidades de California. Las diferencias observadas en las frecuencias alelicas, revelan diferencias significativas espaciales y temporales (Moberg y Burton, 2000).

Para caracterizar la estructura genética de las poblaciones de erizo rojo, en este estudio se utilizaron microsatélites como marcador molecular, ya que al tener una alta resolución para cuantificar niveles de variación genética ha permitido observar diferenciación genética entre y dentro de poblaciones (Lande, 1998). Además, por su rápida tasa mutacional, permite detectar dichas diferencias en periodos más cortos de lo que se esperaría con alozimas y ADNmit, lo cual toma relevancia cuando se quiere observar aspectos de dinámica y estructura poblacional en tiempos de escala ecológica.

III. 2. Materiales y métodos.

Para cuantificar la diversidad genética molecular de los loci microsatelitales de juveniles y adultos de *S. franciscanus* se seleccionaron 10 sitios de muestreo en las áreas donde se captura comercialmente y un sitio al sur de su distribución geográfica, Isla de Cedros. En cada sitio se recolectaron muestras de tejido de la

membrana peristómica y de gónada de al menos 30 organismos juveniles (< 40 mm) y 30 erizos adultos (> 60 mm) durante los meses de mayo a octubre de 2005.

III 2.1. Trabajo de Laboratorio

Extracción de ADN

Para la extracción de ADN se digirieron aproximadamente 20 mg de tejido (gónada en adultos y membrana peristómica en juveniles) de cada organismo en 500 µl de DNAzol (Molecular Research Center, Cincinnati, Ohio.), con 3 µl de proteinasa K (20mg/ml) durante al menos 8 hrs, después se adicionaron 300 µl de LiCl 5M, para precipitar las proteínas, y posteriormente 600 µl de cloroformo: alcohol isoamílico (24:1), para extraer compuestos orgánicos, el ADN purificado se precipitó con 50 µl de acetato de sodio 3 M y 1000 µl de alcohol al 100%, para posteriormente ser redissuelto en 100 – 50 µl de buffer TE 1X (10 mM Tris-Cl pH8.0, 1mM EDTA pH= 8.0). Para verificarla cantidad y calidad de ADN, se corrieron todas las extracciones en geles de agarosa al 1%, en una cámara de electroforesis a 100 V durante 30 min, posteriormente el gel fue teñido con bromuro de etidio y se observó bajo luz ultravioleta.

III 2. 2. Amplificación de microsatélites

A partir de las extracciones de ADN se realizó una estandarización para la amplificación de 7 loci microsatelitales previamente reportados (Miller *et al.* 2004; (Tabla III), después de diversas pruebas variando cantidad de ADN y perfil de termociclado, se logro amplificar con éxito 5 microsatélites con diferentes perfiles de termociclado (Tabla IV).

Tabla III.- Loci microsatelitales de Miller *et al.* 2004, probados para este trabajo. Motivos de repetición, cebadores utilizados y rango de tamaños esperados en pares de bases (pb).

Locus	Motivo	Cebadores	Tamaño (pb)
Sfr06	(GA) ₁₂	GTTTACAAGAATCATGGGAGAAATA CTCAATCATTCTATTTAACCATTCA	101-137
Sfr13	(GA) ₄₉	GTTTGAAAAGGGAATGGGAAAGAAT TAGTGCACAAAGTTGATATTGATT	200-252
Sfr14	(GA) ₃₂	GTTTGAATTAGAGAGAGTGAAGGAAAT CTGCATTAAGCAGCCATTTAA	140-300
Sfr15	(GA) ₃₇	GTTTCAATGCATGGATGGGAAA CTCTCTTTCCCCCTTCAT	108-150
Sfr53	(GTT)(GGT) _i	GTTTGGGATATGGAAGTATTATTAG GGAACTACATGTACTCCT	175-196
Sfr90	(GA) ₈ (TA) ₁₆ (GA) ₁₀	GTTTCGATGTGTTTTAATATACAGAAG GTCCTTTTCCGAGCAATT	95-205
Sfr93	(GACA) ₅ (GA) ₁₀	GTTTGCTGGTGAATGAAATTCGAAA CCTCCAAACAGAACGTCA	50-120

Las reacciones se hicieron en volúmenes de 10 µl (0.18 mM dNTPs, 1x PCR Buffer, 0.2 µM de ambos primers, 0.1 U Taq DNApol) en un termociclador *Termohybrid®* con el siguiente perfil de temperaturas: 35 ciclos de 2 min a 94° C,

45 s a 55° C y 60 s 72° C; y una extensión final de 10 min a 72° C. La calidad de los productos amplificadas se analizó por medio de electroforesis; en geles de acrilamida a los 6 % teñidos con bromuro de etidio y observados bajo luz ultra violeta.

Tabla IV.- Perfiles óptimos de termociclado por locus.

Locus	Sfr06	Sfr13	Sfr14	Sfr90	Sfr93
1 ciclo		3 min a 95 °C			
	2 min a 94 °C	30 s a 94 °C	2 min a 94 °C	2 min a 94 °C	2 min a 94 °C
40 ciclos	45 s a 49 °C	45 s a 50 °C	45 s a 58 °C	45 s a 58 °C	45 s a 55 °C
	1 min a 72 °C	1.5 min a 72 °C	1.5 min a 72 °C	1.5 min a 72 °C	1 min a 72 °C
1 ciclo	25 min 72 °C	25 min 72 °C	10 min 72 °C	10 min 72 °C	10 min 72 °C

III 2. 3. Identificación de los tamaños alélicos de microsatélites

Los alelos se identificaron por medio de electroforesis en geles del acrilamida al 6 %, los cuales se corrieron durante 2 hora y 30 min a 150 V, se tiñeron con bromuro de etidio para fotografiarlos bajo luz ultravioleta. El tamaño de los alelos se determinó con el programa Kodak Digital Science 1D 2.0 (Kodak Company). A partir del número y frecuencia de alelos se estimó la heterocigosidad (H) en cada localidad. Para determinar si existían diferencias significativas entre las localidades, se realizó un análisis de variancia molecular (AMOVA; Excoffier *et al.* 1992) y se estimaron los índices de fijación (F_{st} ; Slatkin 1995) a partir de las frecuencias alélicas, para lo cual se usó el programa Arlequín 2.0 (Schneider *et al.* 2000).

III 2. 4. Diversidad genética

La diversidad genética se cuantificó mediante la estimación de la heterocigosidad (H) que es la probabilidad de muestrear dos alelos al azar y que estos sean diferentes, este análisis se hizo con el programa GENEPOP versión 3.4 (Raymond y Rousset, 1995). Se realizó la prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) que es un modelo que describe una población ideal, donde sus frecuencias alélicas no cambian de una generación a otra, bajo los supuestos de panmixia (reproducción al azar) y ausencia de cualquier fuerza evolutiva como selección natural, deriva genética al azar, o mutación, además de la ausencia de flujo genético por migración o emigración.

III 2. 5. Estructura genética

Para determinar estructura genética poblacional se probó la hipótesis nula de panmixia, a través del índice de fijación F_{ST} , el cual es una medida de diferenciación genética basada en la frecuencia de los alelos en cada localidad. Cuando F_{ST} es igual o cercano a 0, la heterocigosidad promedio de todas las subpoblaciones es equivalente a la esperada para el total de la población, por lo que existe homogeneidad genética o panmixia. Cuando F_{ST} tiene un valor cercano a 1, entonces los efectos de pérdida de heterocigosidad debida a la subdivisión poblacional son equivalentes a los esperados por endogamia dentro de cada localidad (Excoffier *et al.*, 2005).

También se realizó un análisis de varianza molecular F_{ST} con el método de la distancia (número de alelos diferentes), utilizando el programa Arlequín ver 3.1 (Slatkin, 1995), se agruparon las localidades en cinco grupos: Isla Coronado Sur-Popotla, Isla Todos Santos-Punta Banda, Santo Tomas-Isla San Martín y por último Isla de Cedros.

Se realizaron comparaciones pareadas del índice de fijación F_{ST} estimándose la significancia con la corrección de Bonferroni (corrección para pruebas múltiples) al dividir la significancia seleccionada (0.05) entre el número de pruebas, utilizando el procedimiento de mayor a menor, para la comparación pareada, esto con objeto de evitar rechazar incorrectamente la hipótesis nula.

III. 3. Resultados

Se obtuvieron muestras de 632 organismos pertenecientes a 10 localidades (Tabla V). Las muestras se recolectaron de septiembre a diciembre de 2005. En Punta Baja no se localizaron erizos en 45 minutos de buceo y en Isla de Cedros no se encontraron erizos juveniles en el sitio de muestreo.

Tabla V.- Número de tejidos colectados por localidad y estadio. Colectados de septiembre a diciembre de 2005.

Localidad	Juveniles	Adultos	Total
Isla Coronados Sur	30	36	66
Popotla	48	30	78
Isla Todos Santos	29	30	59
Punta Banda	34	31	65
Santo Tomas	32	32	64
Punta San Quintín	5	35	40
Isla San Martin	31	30	61
Punta Baja	0	0	0
Isla San Jerónimo	28	28	56
Arrecife Sacramento	58	30	88
Isla de Cedros	0	55	55
Total	295	337	632

El número de organismos en que se lograron amplificar, varió con el locus, la localidad y el estadio (Tabla VI). El locus Sfr93 fue el que se logró amplificar para los adultos y juveniles en todas las localidades.

Tabla VI.- Número de organismos con PCR exitosos por locus, localidad y estadio.

Localidad	Sfr13	Sfr14	Sfr93
Isla Coronados Sur	25	25	62
Juveniles	0	0	32
Adultos	25	25	30
Popotla	0	25	60
Juveniles	0	25	31
Adultos	0	0	29
Isla Todos Santos	0	26	58
Juveniles	0	0	30
Adultos	0	26	28
Punta Banda	21	28	62
Juveniles	0	0	31
Adultos	21	28	32
Santo Tomas	20	22	60
Juveniles	0	0	29
Adultos	20	22	31
Isla San Martín	24	26	59
Juveniles	24	26	30
Adultos	0	0	29
Isla San Jerónimo	0	25	53
Juveniles	0	0	24
Adultos	0	25	29
Arrecife Sacramento	22	69	69
Juveniles	22	40	40
Adultos	0	29	29
Isla de Cedros	0	0	31
Adultos	0	0	31

III 3. 1. Diversidad

Locus Sfr93

Se analizaron 514 organismos de 9 localidades, obteniendo un total de 75 alelos (Tabla VII). La localidad de Isla de Cedros presentó el menor número de alelos (7) para los adultos y las que presentaron más alelos fueron Isla Todos Santos y Arrecife Sacramento con 15 y 14 respectivamente (Fig. 27). Las

diversidades por localidad fueron en general altas, la localidad con mayor diversidad fue Arrecife Sacramento ($H_e=0.87$) y la de menor diversidad fue Isla Cedros ($H_e=0.54$).

Tabla VII.- Diversidades genéticas medidas como heterocigosidad (H_o), número de alelos encontrados por localidad y por estadios

Localidad	N	Alelos	Heterocigosidad (H_o)
Isla Coronados Sur	62	11	0.74
Juveniles	32	10	0.74
Adultos	30	9	0.74
Popotla	60	9	0.68
Juveniles	31	7	0.63
Adultos	29	9	0.73
Isla Todos Santos	58	15	0.76
Juveniles	30	11	0.69
Adultos	28	13	0.81
Punta Banda	62	13	0.74
Juveniles	31	10	0.69
Adultos	32	12	0.78
Santo Tomas	60	14	0.87
Juveniles	29	10	0.85
Adultos	31	14	0.88
Isla San Martín	59	13	0.81
Juveniles	30	11	0.79
Adultos	29	12	0.84
Isla San Jerónimo	53	10	0.76
Juveniles	24	8	0.74
Adultos	29	8	0.78
Arrecife Sacramento	69	14	0.87
Juveniles	40	12	0.88
Adultos	29	10	0.84
Isla de Cedros	31	7	0.54
Adultos	31	7	0.54

Se estimó la heterocigosidad en juveniles y adultos de erizo rojo para cada localidad y se encontró que en general los juveniles presentaron menor diversidad

que los adultos, excepto en Arrecife Sacramento, donde los adultos fueron menos diversos (Fig. 28).

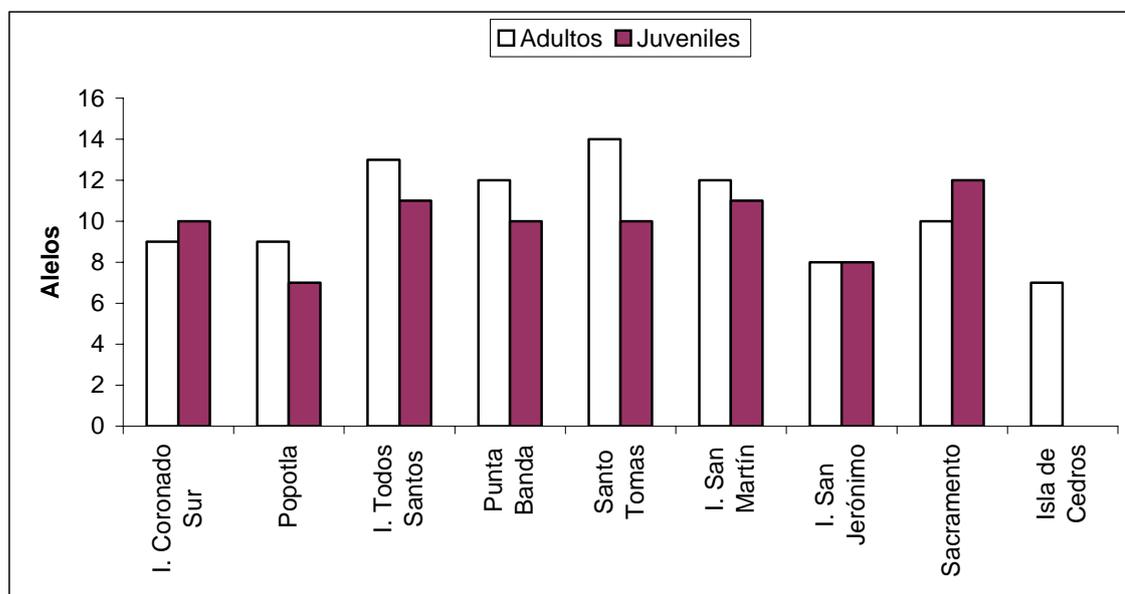


Figura 27.- Número de alelos de juveniles y adultos de erizo rojo para cada localidad. Locus Sfr93

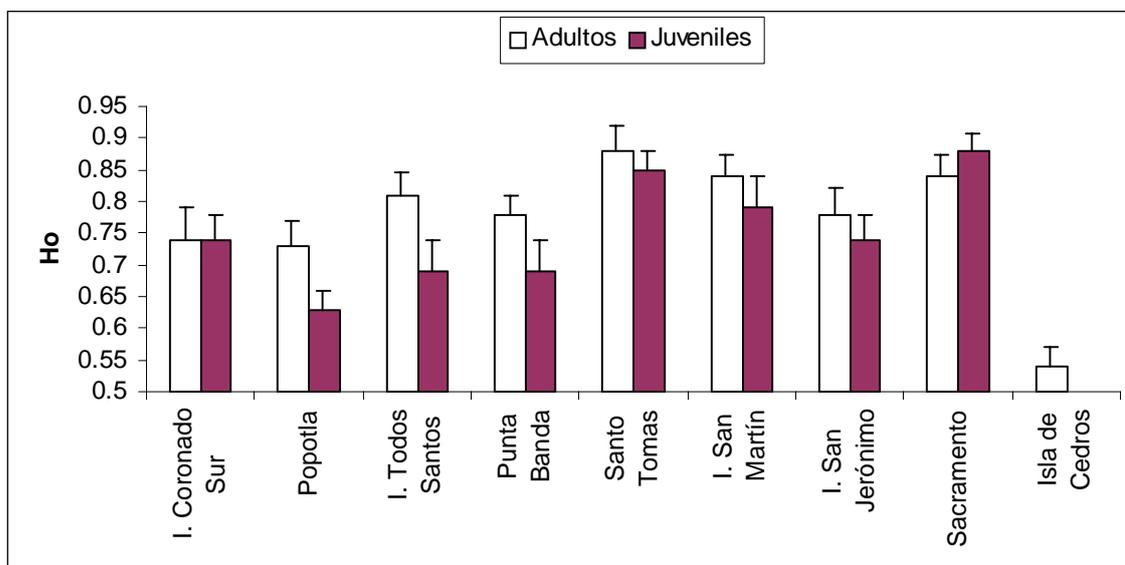


Figura 28.- Heterocigosidad observada en juveniles y adultos de erizo rojo para cada localidad. Locus Sfr93.

En todas las localidades se observó un déficit de heterocigotos con respecto a la heterocigosis esperada de acuerdo al equilibrio de Hardy Weinberg, (Tabla VIII). En siete localidades las diferencias fueron significativas y en la Isla San Jerónimo y el Arrecife Sacramento no se encontró diferencias significativas.

Tabla VIII. Heterocigosis observada (H_o), heterocigosis esperada (H_e) para *S. franciscanus* para cada localidad. Locus Sfr93

Localidad	H_o	H_e	P
Isla Coronado Sur	0.6290	0.8182	0.00093
Popotla	0.7000	0.7770	0.01889
Isla Todos Santos	0.7758	0.8199	0.04412
Punta Banda	0.7419	0.8086	0.04633
Santo Tomas	0.8166	0.8956	0.00095
Isla San Martín	0.7796	0.8567	0.03086
Isla San Jerónimo	0.7735	0.8147	0.30581
Arrec. Sacramento	0.8115	0.8822	0.13556
Isla de Cedros	0.5806	0.7287	0.02168

Se encontraron diferencias genéticas significativas entre adultos y juveniles de la Isla Todos Santos. El resto de las localidades ambos estadios no se diferenciaron (Tabla IX).

Tabla IX.- Índices de fijación (F_{ST}) entre estadios (juvenil y adulto) de cada localidad y sus valores de significancia (P). Valores remarcados son significativos. Locus Sfr93.

Localidad	F_{ST}	P
Isla Coronados Sur	<0.01	0.24
Popotla	<0.01	0.24
Isla Todos Santos	0.02	0.04
Punta Banda	<0.01	0.29
Santo Tomas	0.01	0.2
Isla San Martín	<0.01	0.76
Isla San Jerónimo	<0.01	0.42
Arrecife Sacramento	0.01	0.07

Los análisis de varianza molecular (Tabla X) reflejan una heterogeneidad genética entre grupos de localidades del 1 % de la varianza total, así como entre poblaciones dentro de los grupos de 2 % de la varianza total. Los grupos seleccionados fueron Isla Coronado-Popotla, Isla Todos Santos-Punta Banda, Santo Tomas-Isla San Martín; Isla San Jerónimo-Arrecife Sacramento y por ultimo Isla de Cedros.

El índice de fijación $F_{st} = 0.03132$ $P = 0.001$ muestra una sutil estructura genética altamente significativa.

Tabla X.- AMOVA del índice de fijación (F_{st}) por el método de distancia (número de alelos diferentes).

Fuente de Variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componente de varianza	Porcentaje de variación
Entre Grupos	4	8.360	0.00410	1.04
Entre poblaciones dentro de Grupos	4	5.519	0.00829	2.10
Dentro de poblaciones	1919	390.432	0.38315	96.87
Total	1027	404.311	0.39554	

Los valores F_{st} en las comparaciones pareadas mostraron diferencias significativas (después de la corrección Bonferroni) entre varias localidades (Tabla XI) destacando Popotla con una diferenciación genética con 7 localidades y el Arrecife Sacramento con 6 localidades. En la Isla Todos Santos no se encontraron diferencias significativas con 6 localidades.

Tabla XI.- Estimaciones pareadas del índice de fijación (F_{st}) para adultos y juveniles de erizo rojo, utilizando el método de distancia (# alelos diferentes) entre localidades y sus valores de significancia con la corrección Bonferroni (valores negritas son significativos). Locus Sfr93.

Sitio	Arrecife Sacramento	Isla San Jerónimo	Isla San Martín	Santo Tomás	Isla Todos Santos	Isla de Cedros	Isla Coronados	Punta Banda	Popotla
Arrecife Sacramento	*	0.0001	NS	NS	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
Isla San Jerónimo	0.0357	*	NS	0.0001	NS	0.0001	0.0001	NS	0.0001
Isla San Martín	0.0119	0.0221	*	NS	NS	0.0001	NS	NS	0.0001
Santo Tomás	0.0052	0.0473	0.0081	*	0.0013	0.0001	NS	0.0023	0.0001
Isla Todos Santos	0.0289	0.02597	0.0140	0.0245	*	NS	NS	NS	NS
Isla de Cedros	0.0939	0.0715	0.0569	0.0910	0.0317	*	0.0001	NS	0.0001
Isla Coronados	0.0328	0.0496	0.00437	0.01749	0.01273	0.0466	*	NS	0.0001
Punta Banda	0.0281	0.0209	0.0099	0.0240	0.0001	0.0223	0.0107	*	0.0001
Popotla	0.0607	0.0537	0.0413	0.0514	0.0189	0.0612	0.0382	0.0185	*

III. 4 Discusión

El análisis de sólo un locus (**Sfr93**) limita la interpretación de los resultados, ya que se debe de contar con mayor información sobre la diversidad genética utilizando varios loci, sin embargo es el primer trabajo que se realiza en Baja California y a reserva de contar con mayor información, se observa para este locus la existencia de una sutil estructura genética ($F_{st} = 0.03132$ $P = 0.001$), con la cual se puede rechazar la hipótesis nula de panmixia para las poblaciones estudiadas.

Moberg y Burton (2000) utilizando aloenzimas, estimaron un $F_{st} = 0.033$ $P = 0.001$ para los erizos rojos de California y reportaron diferencias genéticas entre poblaciones contiguas.

El número total de alelos observados en el locus **Sfr93** fueron 17, distribuidos en las distintas localidades, el mayor número de alelos se observó en Isla Todos Santos (15 alelos que comparte con otras localidades) y se encontró sólo un alelo privado en Isla San Martín. En la Isla Todos Santos se encontraron diferencias significativas entre adultos y juveniles, lo que no sucedió en otras localidades. En este sentido se esperaba que en la mayoría de las localidades se presentaran diferencias como lo han reportado Moberg y Burton (2000), para siete localidades estudiadas en California donde presentaron diferencias genéticas significativas entre los dos estadios ontogénicos, principalmente debidas a que los reclutas provienen de otras localidades.

En general la heterocigosidad para todas las localidades fue alta, la mayoría con un déficit de heterocigotos. Addison y Hart (2004) atribuyen el déficit de heterocigotos en tres de cuatro loci con respecto al equilibrio de H-W para *S. droebrachiensis* a los alelos nulos que causan la desviación del equilibrio H-W y a la gran varianza en el éxito reproductivo de los organismos que liberan sus gametos en el agua, así como el asentamiento de la larva como un proceso aleatorio independiente a su genotipo. Los alelos nulos, son alelos no amplificados que, cuando segregan con otro alelo resultan en un falso homocigoto. Para los

microsatélites, tales alelos nulos pueden surgir cuando una mutación ocurre en las regiones flanqueantes evitando la unión de uno o ambos oligonucleótidos necesarios para la amplificación del alelo (Selkoe y Toonen, 2006).

Miller *et al.* (2004) reportaron para el locus **Sfr93** de *S. franciscanus* en British Columbia, Canadá una $H_o = 0.82$ y $H_e = 0.88$. La heterocigosidad más alta observada, en este trabajo fue de 0.88, específicamente para los erizos adultos de Santo Tomas y los juveniles de Arrecife Sacramento.

La localidad menos diversa y con más alto déficit de heterocigotos fue Isla de Cedros al sur de la distribución geográfica de esta especie, en donde se han reportado bajas densidades de individuos y nula captura comercial.

Analizando el ADNmt del erizo morado *S. purpuratus*, se determinó una sutil estructura poblacional en la península de Baja California, la población más al sur (Isla Natividad) presentó haplotipos específicos de origen reciente a diferencia de la Isla Todos Santos, San Miguel y Punta Baja, que presentaron haplotipos más ancestrales. Punta Baja en la Bahía del Rosario es la que presento mayor número de haplotipos privados y a su vez comparte un mayor número de haplotipos con otras localidades, por lo que se considera una localidad importante como fuente de variación haplotípica (Olivares Bañuelos *et al.*, 2008). También en nuestros resultados las dos localidades muestreadas en la Bahía El Rosario, Isla San

Jerónimo y Arrecife Sacramento representan sitios con alta diversidad genética, con una alta densidad de adultos y juveniles de erizo rojo.

III. 5 Conclusiones.

Para el locus **Sfr93** se observa que existe una sutil estructura genética ($F_{st} = 0.03132$ $P = 0.001$) para las 9 localidades estudiadas, desde Isla Coronado Sur a Isla de Cedros cubriendo una distancia de 500 km aproximadamente.

La localidad con mayor diversidad genética fue Arrecife Sacramento ($H_e=0.87$) y la de menor diversidad fue Isla Cedros ($H_e=0.54$). En casi todas las localidades se observó un déficit de heterocigotos con respecto a la heterocigosis esperada de acuerdo al equilibrio de Hardy Weinmberg.

En la Isla Todos Santos se encontraron diferencias significativas entre adultos y juveniles, lo que no sucedió en otras localidades.

CAPITULO IV. ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *S. franciscanus* EN LA PENINSULA DE BAJA CALIFORNIA.

En este capítulo se integran los resultados de los capítulos anteriores con la finalidad de proponer una estructura poblacional de *S. franciscanus* en la costa occidental de la península de Baja California.

En una revisión de conceptos y teorías metapoblacionales, Hanski (2004) concluye que la teoría clásica metapoblacional es adecuada para especies que habitan en áreas altamente fragmentadas, como es el caso del erizo rojo, en donde la fragmentación del hábitat se da principalmente en función del sustrato rocoso y la disponibilidad de alimento. Sin embargo, la distribución discontinua de una especie no necesariamente determina un arreglo metapoblacional. Para que sea así, se requiere que las poblaciones locales tengan individualmente un comportamiento diferente al de la población como un todo y estén interconectados únicamente a través de los migrantes (Hanski, 1999). También se debe tomar en consideración para los invertebrados marinos, que la sola dispersión larval, no necesariamente se puede traducir a una real conectividad demográfica entre poblaciones, ya que se requieren otros procesos posteriores como son: asentamiento exitoso, reclutamiento a la población y una reproducción exitosa que permita una contribución significativa en la dinámica poblacional local y metapoblacional (Kritzer y Sale, 2006).

En otras especies de organismos marinos se ha sugerido la existencia de un arreglo metapoblacional, Reed *et al.* (2006) sugieren que los mantos de *Macrocystis pyrifera* en California, se encuentran conectados mediante la dispersión de esporas. Cada manto presenta una variabilidad en abundancia y distribución que está en función de las condiciones ambientales, como el fenómeno de El Niño que afecta notablemente sus poblaciones al aumentar la temperatura del agua y disminuir los nutrientes.

Para especies de langosta y cangrejo el concepto de metapoblación se ha ampliado no sólo al análisis de los eventos de extinción-colonización, sino que se han incorporando la distribución espacial, conectividad, estructura genética, así como el análisis de la estabilidad y variabilidad demográfica, principalmente la densidad y estructura de sus poblaciones (Fogarty y Botsford, 2006).

Para el caso de poblaciones de abulón y erizo rojo, Morgan y Shepherd (2006) definen a una metapoblación como “una serie de poblaciones locales con adultos relativamente sedentarios y conectadas por la dispersión en su etapa larvaria”. Siendo una “población local” aquella que puede tener varios parches en donde los organismos (juveniles y adultos) pueden moverse entre ellos, pero la única conexión con otra población local es por medio de la dispersión larvaria. Ellos mencionan que un parche puede resultar vacío por efecto de la pesca o mortalidad natural y colonizarse posteriormente por la llegada de erizos de áreas adyacentes.

Las diez localidades estudiadas en este trabajo se pueden clasificar como poblaciones locales de acuerdo a los criterios de Morgan y Shepherd (2006), al presentar barreras físicas, como cambio del tipo de sustrato, que impiden el desplazamiento de los adultos de una población a otra. La única forma que pueden estar conectadas éstas poblaciones locales es por medio de la dispersión larval.

Otros aspectos que se han sugerido como importantes para analizar si una especie que se distribuye en cierta área geográfica, se comporta como una metapoblación tales como: la conectividad, ya sea por dispersión larval o migraciones de organismos; el reclutamiento; la densidad y la estructura de tallas, así como las tasas de fecundidad, mortalidad y crecimiento, y la estructura genética. En este trabajo se documentó una variabilidad espacio temporal de la densidad y estructura de tallas de los organismos adultos de *S. franciscanus*, una variabilidad en el reclutamiento y una sutil estructura genética.

Esta variabilidad en la demografía encontrada entre localidades permite sugerir la existencia de una dinámica metapoblacional de *S. franciscanus* en Baja California. Para entender esta dinámica es importante identificar las poblaciones fuente y sumidero (Pulliam, 1988), concepto que se ha utilizado para aplicar la teoría de metapoblaciones al manejo de recursos terrestres (Hastings y Harrison 1996) y marinos (Kritzer y Sale, 2006). Las poblaciones fuente se caracterizan por tener una densidad alta de adultos, cuya alta fecundidad asegurará un mayor

aporte de larvas que a su vez proveerán de reclutas a otras localidades. Por el contrario, en las poblaciones sumidero la densidad de adultos es baja y la población depende de los inmigrantes de otras localidades para mantenerse y evitar la extinción.

Dentro de la estructura poblacional de erizo rojo en Baja California, encontramos poblaciones locales con densidades de adultos muy bajas, en donde el reclutamiento es esporádico y de baja intensidad. Este es el caso de Punta San Quintín y Punta Baja, localidades cuyas poblaciones no contribuirán con la aportación de reclutas y posiblemente dependan del aporte de reclutas de otras localidades para mantener un nivel poblacional adecuado.

Las poblaciones de Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento funcionarían como poblaciones fuente, ya que son sitios con densidades altas de erizos adultos de gran tamaño y por lo tanto una fecundidad alta, que funcionarían como zonas importantes en la producción de larvas. Estas dos poblaciones también se caracterizan por un alto reclutamiento por lo que pueden mantener un nivel poblacional estable. Una representación grafica de lo que podría ocurrir dentro de la Bahía El Rosario la observamos en la Figura 29, donde se ubica una población sumidero (Punta Baja) al norte de la Bahía y dos poblaciones fuente al sur (Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento).

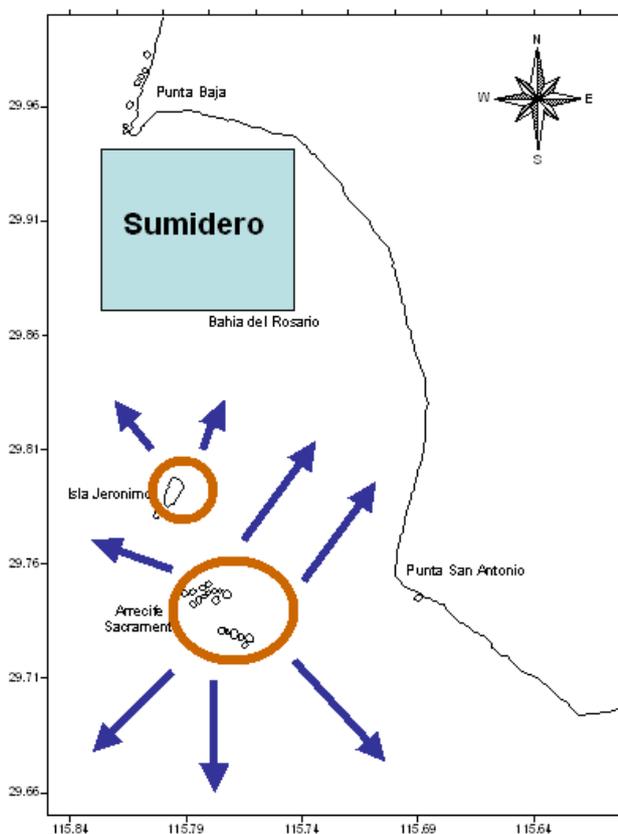


Figura 29.- Esquema de dos poblaciones fuente (Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento) y una población sumidero (Punta Baja).

Dentro del concepto de metapoblación sugerido por Hanski (1999) se incluye la dinámica de colonización y extinción de parches dentro de las poblaciones locales, en función del tamaño y calidad del parche. En este contexto, en Baja California se ha documentado la extinción del erizo rojo en dos localidades: Las Rosas, dentro de la Bahía Todos Santos y la población de Valle Tranquilo, al norte de la Bahía El Rosario (Fig. 30). En estas dos localidades se

realizaba una extracción comercial desde 1986 (Palleiro Nayar *et al.*, 2006). El último año que se encontraron erizos en esa zona fue en 2003; sin embargo, las densidades fueron muy bajas. En los muestreos realizados en 2005 y 2006 no se observaron erizos rojos en estas dos localidades, sugiriendo que las poblaciones locales de Las Rosas y Valle Tranquilo se encuentran extintas (Palleiro Nayar *et al.* 2006). Otra población local también extinta se encuentra en el centro de la Bahía El Rosario (Fig. 31). En esta localidad se observaron organismos en 2003; sin embargo, en los muestreos realizados de 2005 a 2008 no se encontró ningún organismo.



Figura 30.- Localización de dos poblaciones donde se extinguió el erizo rojo.

Se ha documentado que los factores como la estocasticidad demográfica, la estocasticidad ambiental y aspectos genéticos como la pérdida de heterocigosidad por endogamia en poblaciones pequeñas, son las principales

razones de las extinciones locales (Lande, 1988; DeSalle, 2005). Un aspecto importante también a considerar es la presión de pesca, ya que puede impactar y acelerar procesos depensatorios como el efecto Allee en la reproducción y reclutamiento de los organismos en las poblaciones, como podría ser el caso del erizo rojo.

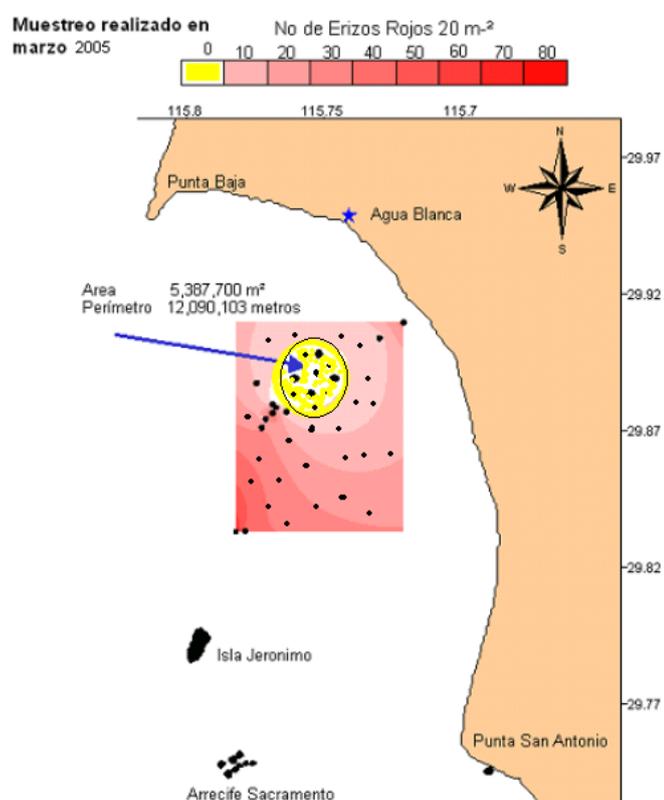


Figura 31 .- Área donde no se localizaron erizos rojos en 2005 a 2008 dentro de la Bahía El Rosario.

A finales de los 90's se colonizaron dos localidades en las cuales no se había reportado erizo rojo; Isla Natividad y Punta Eugenia. Estos reportes sugieren la ampliación del rango de distribución de la especie que originalmente abarcaba de Alaska hasta Isla de Cedros, B.C. (Mottet, 1976). En 2003 se inicia la extracción de erizo rojo con un permiso de fomento en Isla Natividad y en 2004 se realiza la primera evaluación del recurso con la finalidad de fijar una cuota de extracción para un permiso comercial (Palleiro Nayar *et al.*, 2004). Las densidades reportadas en este estudio fueron bajas (menos de 1 erizo m⁻²) y se han mantenido estables en los últimos años, con un captura muy baja (< 20 t de peso entero).

Los patrones de circulación superficial son un mecanismo importante en la dispersión de las larvas de peces e invertebrados. Conocer la dinámica de estos patrones permite determinar de una manera indirecta el potencial de dispersión de las larvas de diferentes especies (Lester *et al.*, 2007). La dispersión de las larvas de erizo rojo hacia Punta Eugenia, pudo llevarse a cabo aprovechando las aguas frías y ricas en nutrientes durante el evento de La Niña y por procesos físicos de mesoescala como surgencias, frentes, meandros y remolinos (Lynn y Simpson, 1987; Jerónimo Moreno, 2007). Por lo que podría suponerse, que la dispersión de larvas de *S. franciscanus*, su asentamiento y supervivencia en Punta Eugenia y en la Isla Natividad en Baja California Sur podría haber sido en 1989 a 1992, época fría según se muestra en el índice de la Oscilación Décadal del Pacífico (Fig.32).

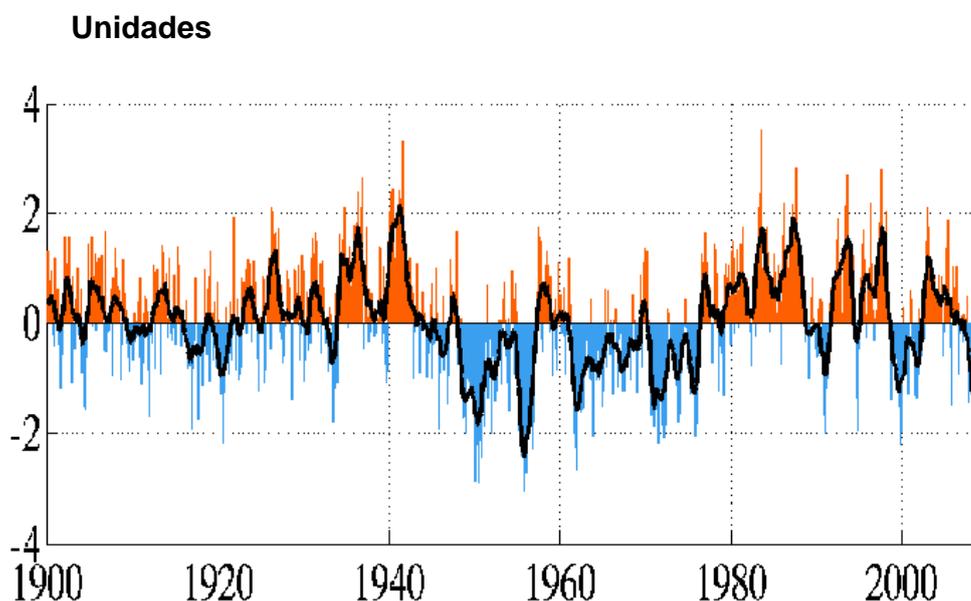


Figura 32.- Anomalías mensuales del índice de la Oscilación Decadal del Pacífico para periodo 1900 a 2008.

La disponibilidad de larvas cerca de la costa es otro factor indirecto que puede explicar los posibles eventos importantes de reclutamiento. No se cuenta con información de abundancia de larvas de ese periodo; sin embargo, los cruceros de la red de IMECOCAL realizados en 1998, 1999 y 2000 coinciden con el inicio de otro periodo frío (La Niña), similar al ocurrido a finales de los 80's y principio de los 90's. En estos cruceros se detectaron larvas de equinodermos en toda la red de estaciones y es particularmente interesante notar que en las estaciones ubicadas al sur de Punta Eugenia las densidades de larvas son mayores que en las estaciones del Norte de la Península, del mismo modo, se observa una mayor disponibilidad de larvas cerca de la costa, lo cual promueve

una mayor probabilidad de que haya ocurrido un evento de reclutamiento importante en las localidades del sur (Fig. 33).

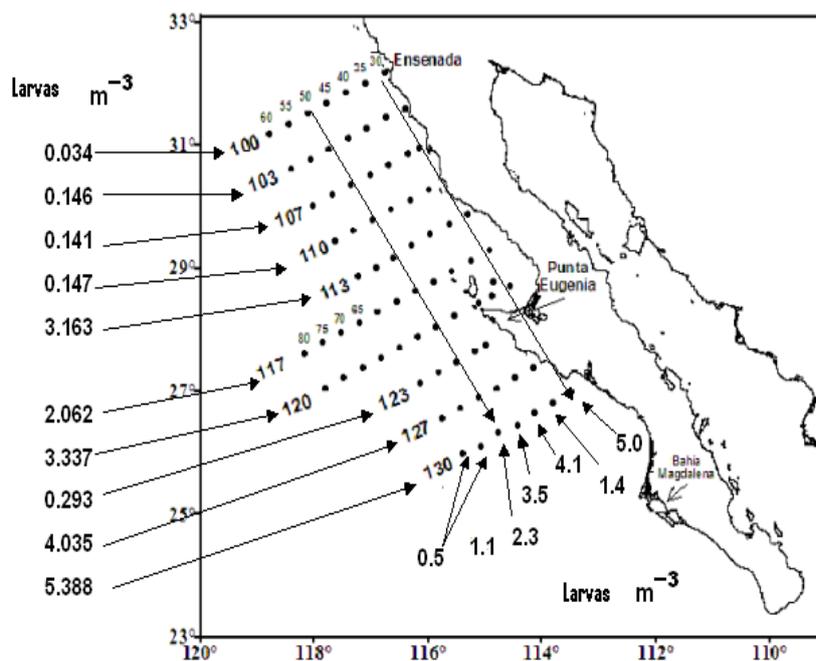


Figura 33.- Larvas de equinodermos encontradas en el crucero del mes de febrero de 1998 en la red de estaciones de IMECOCAL. Los datos de la izquierda corresponden a la suma de larvas encontradas en todo el transecto y las cantidades de abajo es la suma de las estaciones perpendiculares a la costa.

Análisis de similitud

Para determinar qué localidades pueden considerarse como poblaciones fuente y diferenciarlas de aquellas con características de una población sumidero, se realizó un análisis de similitud (Clarke y Warwick 2001), considerando dos variables demográficas: densidad de adultos y reclutas, así como el hábitat

disponible en cada localidad. Con la interacción de éstos tres atributos, este análisis genera una matriz de similitud que agrupa a las localidades que presentan características similares, separándolas de aquellas que presentan diferencias marcadas. La información se representa en un diagrama MDS (Multi-Dimensional Scaling) (Fig. 34), que permite visualizar como se agruparían las 10 localidades estudiadas. En la Tabla XII se presentan las pruebas estadísticas correspondientes siendo una R global = 0.789 con 0.1 % significancia.

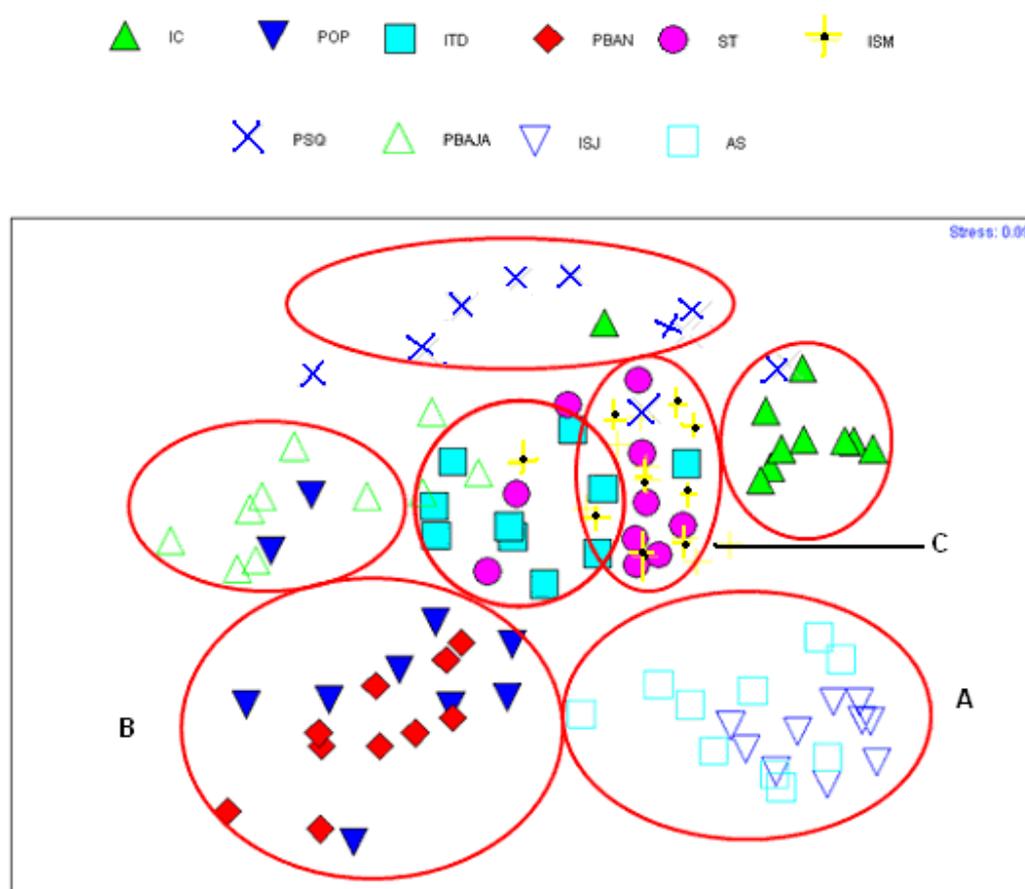


Figura 34.- Diagrama multidimensional de las 10 localidades
A) Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento
B) Punta Banda y Popotla
C) Santo Tomas e Isla San Martín

Tabla XII.- Estadística de las pruebas pareadas R y Nivel de significancia
Valores de R menores de 0.5 indican que no existen diferencias
significativas entre las localidades comparadas.

Abreviaturas: IC = Isla Coronados Sur; POP = Popotla;
PBAN = Punta Banda; ITD = Isla Todos Santos; ST = Santo
Tomas; ISM = Isla San Martín; PSQ = Punta San Quintín
PBAJA = Punta Baja; ISJ = Isla San Jerónimo y AS = Arrecife
Sacramento.

Grupos	R	Nivel %	Grupos	R	Nivel %
IC, POP	0.998	0.2	ITD, AS	0.916	0.1
IC, ITD	0.835	0.1	PBAN, ST	0.953	0.1
IC, PBAN	1	0.1	PBAN, ISM	0.988	0.1
IC, ST	0.758	0.1	PBAN, PSQ	0.976	0.1
IC, ISM	0.793	0.1	PBAN,		
IC, PSQ	0.591	0.1	PBAJA	0.768	0.1
IC, PBAJA	0.989	0.1	PBAN, ISJ	1	0.1
IC, ISJ	0.96	0.1	PBAN, AS	0.96	0.1
IC, AS	0.915	0.1	ST, ISM	-0.054	79.7
POP, ITD	0.593	0.1	ST, PSQ	0.541	0.1
POP,			ST, PBAJA	0.801	0.1
PBAN	0.021	28.9	ST, ISJ	0.982	0.1
POP, ST	0.816	0.1	ST, AS	0.845	0.1
POP, ISM	0.903	0.1	ISM, PSQ	0.604	0.1
POP, PSQ	0.905	0.1	ISM, PBAJA	0.872	0.1
POP,			ISM, ISJ	0.996	0.1
PBAJA	0.395	0.2	ISM, AS	0.89	0.1
POP, ISJ	0.981	0.1	PSQ,		
POP, AS	0.875	0.1	PBAJA	0.676	0.1
ITD, PBAN	0.826	0.1	PSQ, ISJ	0.987	0.1
ITD, ST	0.518	0.1	PSQ, AS	0.977	0.2
ITD, ISM	0.766	0.1	PBAJA, ISJ	1	0.1
ITD, PSQ	0.628	0.1	PBAJA, AS	0.988	0.1
ITD,			ISJ, AS	0.12	6.6
PBAJA	0.695	0.1			
ITD, ISJ	0.998	0.1			

Arrecife Sacramento e Isla San Jerónimo fueron agrupados como sitios similares ya que coinciden en presentar una abundancia alta de adultos, un reclutamiento importante y una disponibilidad también alta de sustrato adecuado (Fig 34-A). Popotla y Punta Banda se caracterizan por tener una abundancia de adultos intermedia, así como un reclutamiento moderado (Fig. 34-B). Santo Tomas e Isla San Martín presentaron abundancias similares de adultos y reclutas y fueron menores que los dos grupos anteriores (Fig. 34-C). El resto de las localidades no presenta ninguna similitud con los tres grupos anteriores.

Los resultados del análisis de similitud sugieren que la regionalización actual de zonas de pesca para la administración del erizo rojo en Baja California, que está basada en características geográficas, no es la más adecuada para manejar este recurso. Sería más adecuado definir estrategias de manejo que consideren las características poblacionales de cada localidad, de tal manera que las diez localidades estudiadas se pueden dividir en siete áreas de manejo que no necesariamente se encuentran en un área geográfica similar.

En la actualidad la pesquería de *S. franciscanus* en Baja California esta regulada por una época de veda de marzo a junio, talla mínima de captura de 80 mm, una moratoria de no aumentar los permisos o equipos de pesca; sin embargo, en varias localidades las densidades de erizo son muy bajas, por lo que se requiere urgentemente instrumentar un esquema de co-manejo con los productores, que permita asegurar el cumplimiento de la normatividad pesquera,

rotar áreas de captura y cerrar áreas de pesca que permitan la recuperación de las poblaciones locales.

Las reservas marinas se han sugerido como una buena estrategia para conservar las poblaciones de varias especies de invertebrados marinos (Baskett *et al.*, 2007) y se ha recomendado un sistema de reservas pequeñas distribuidas en todo el rango de distribución de la especie para apoyar la recuperación de las poblaciones de *S. franciscanus* (Kaplan y Bostford, 2005). Los resultados de este estudio sugieren que las poblaciones ubicadas en Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento son importantes como sitios fuente propicios para el establecimiento de áreas de reserva, ya que las poblaciones de erizo de estas localidades presentaron la mayor densidad de organismos, un alto reclutamiento, y la mayor diversidad genética de las diez localidades analizadas.

CONCLUSIONES GENERALES

1.- El hábitat fragmentado a lo largo de la costa occidental de la Península de Baja California, permite la existencia de poblaciones locales de erizo rojo *S. franciscanus* persistentes en el tiempo, que están expuestas a la variabilidad ambiental como a efectos antropogénicos (distintos niveles de explotación comercial), que les confiere una dinámica poblacional particular.

2.- La dinámica del reclutamiento de *S. franciscanus* en Baja California sugiere que los eventos relevantes de reclutamiento no son anuales y las poblaciones adultas dependen de estos pulsos importantes de reclutamiento para recuperarse.

3. El reclutamiento y la sobrevivencia de los reclutas está directamente relacionado con la densidad de adultos y con el porcentaje de sustrato adecuado para la protección. La combinación de estos dos factores ha sido poco estudiada y fue importante en las poblaciones de Isla San Jerónimo y Arrecife Sacramento.

4.- Se observa que existe una sutil estructura genética ($F_{st} = 0.031$ $P = 0.001$) entre todas las localidades estudiadas para el locus Sfr93. Las poblaciones locales comparten un número total de 17 alelos con diferentes frecuencias por localidad. La Isla Todos Santos y Arrecife Sacramento fueron las que presentaron mayor número de alelos y se encontró sólo un alelo privado en Isla San Martín. La

localidad con mayor diversidad genética fue Arrecife Sacramento ($H = 0.87$) y la de menor diversidad fue Isla Cedros ($H = 0.54$).

5.- Se documentó la extinción reciente de dos poblaciones locales de erizo rojo (Las Rosas-El Sauzal y Valle Tranquilo).

6.- Se observó la colonización de erizo rojo en dos nuevas localidades (Isla Natividad y Punta Eugenia, BCS) ampliando su rango histórico de distribución.

7.- Con base en los resultados de este trabajo se puede inferir una estructura metapoblacional de tipo fuente-sumidero para *S. franciscanus* en la Península de Baja California.

8.- Se propone una nueva asignación de áreas de manejo en función de sus características demográficas y no por su cercanía geográfica.

Recomendación

Para poder instrumentar medidas manejo que consideren la dinámica metapoblacional de *S. franciscanus* en la costa occidental de la Península de Baja California, sería muy adecuado establecer esquemas de co-manejo con los productores para asegurar la conservación y el buen uso de este recurso pesquero, así como el establecimiento de áreas de reserva, que beneficiarían a las poblaciones del erizo rojo y la comunidad de especies que habitan en el submareal.

LITERATURA CITADA

- Addison, J.A. y M.W. Hart. 2004. Analyzis of populations genetic structure of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachensis*). Mar. Biol. 144: 243-251
- Andrew, N.L., Y Agatsuma, E. Ballesteros, A.G.. Bazhin, E.P. Creaser, K.A. Barnes, L.W. Botsford,, A. Bradbury.,A. Campbrll , J.D. Dixon, S. Einarsson, P.K. Gerring, K. Hebrt, M. Hunter, P. Kalvass, R.J. Miller, C.A. Moreno, J.S. Palleiro, R.S. Steneck, R.L. Vadas, D.A. Woodby y Z. Xiaoqi. 2002 . Status and management of world sea urchin fisheries. Ocean. Mar. Biol. A. Rev. 40: 343-425
- Baker, S.L. 1973. Growth of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in two natural habitats. M.S. thesis UCSD. 83 p
- Bakun, A. Patterns in the Ocean. Ocean Processes and Marine Population Dynamics. 1996. California Sea Grant College System. 323 p.
- Baskett M.L., F. Micheli y S.A. Levin. 2007. Designing marine reserves for interacting species: Insights from theory. Biol. Conserv. 137:163-179
- Berkes, F., T.P. Hunghes, R.S. Steneck, J.A. Wilson, D.R. Bellwood, B. Crona, C. Folke, L.H. Gunderson, H.M. Leslie, J. Norberg, M. Nystom, P. Olsson, H. Osterblom, M. Sscheffer y B. Worm. 2006. Globalization, roving bandits and marine resources. Science 311:1557-1558.
- Bertram, D. F. y R.R. Strathmann. 1998. Effects of maternal nutrition on growth and form of planktotrophic larvae. Ecology 79 (1): 315-327.
- Bostford, L.W., J.F. Quinn, S.R. Wing y J.G. Brittnacher. 1993. Rotating spatial harvest of a benthic invertebrate, the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. Pages 409-428. En Proceedings of the International Symposium on Management Strategies for Exploited Fish Populations, Alaska 1992. Sea Grant College Program. USA.
- Bostford, L.W., C.L Moloney, A. Hasting, J.L. Largier., T.M. Powell, K. Higgins, y J.F. Quin. 1994. The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. Deep-Sea Res. II. 41:107-145.
- Bostford, L.W. 2001. Physical influences on recruitment to California current invertebrate population on multiple scales. Jour. Mar. Sci. 58: 1081-1091.

- Bureau, D. 1996. Relationship between feeding, reproductive condition, jaw size and density in the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* M.S. Thesis Simon Fraser Univ. Burnaby, Canada 90 p.
- Cameron, R.A. y S.C. Schroeter. 1980. Sea urchin recruitment: Effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2:243-247.
- Carter S.K y G.R. VanBlaricom. 2002. Effects of experimental harvest on red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) in northern Washington. *Fish. Bull.* 100:662-673 p.
- Carr, M.E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Res., II* 49: 59-80
- Chiriguaya, J. 1989. Aspectos teóricos sobre ondas internas. *Acta Oceanográfica del Pacifico* 5 (1): 110-116.
- Conquest, L., R. Burr, R. Donnelly, J. Chavarria & V. Gallucci., 1996. Sampling methods for stock assessment for small - scale fisheries in developing countries pp. 179-225. En: Gallucci, V., S. Saila, D. J. Gustafson and B. Rothschild (Eds). *Stock Assessment Quantitative Methods and Applications for small - scale Fisheries*. CRC Press Inc. 85 p.
- Cowen, R. K. 1983. The effect of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: An experimental analysis. *Oecologia* (Berlin) 58: 249-255.
- Dayton P.K., Thrush S.F., Agardy M.T. y R.H. J. Hofman. 1995. Environmental effects of marine fishinf. *Aqua. Cons. Fresh. Ecosy.* 5, 205-232.
- Debenham, P. 1997. Molecular approaches to assessing red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) population: implications of sequence variability for evolution and population genetics of species. Thesis UCSB 205 p.
- Debenham, P. M. Brzezinski, K. Foltz y S. Gaines. 2000. Genetic structure of populations of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253: 49-62 p.
- De La Cruz Orozco, M.E. 2006. Contribución de la producción primaria a la variabilidad de la presión parcial de bióxido de carbono (pCO₂) durante el otoño (2004) Invierno y primavera (2005) en la región IMECOCAL. Tesis de Maestría CICESE. Ensenada, B.C. 114 p

- De Salle, R. 2005. Conservation genetics: genetics at the brink of extinction. *Heredity* 94: 386-387.
- Durazo R. y T.R. Baumgartner, 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997-1999. *Prog. Oceanogr.* 54:7-31.
- Drielsma, M. y S. Ferrier, 2009.- Rapid evaluation of metapopulation persistence in highly variegated landscapes. *Biol. Conservation* 142:529-540
- Ebert, T.A. 1983. Recruitment in echinoderms. *Echinoderms Studies*. Editores Jangoux J. y J.M. Lawrence. Rotterdam. 169-203 p.
- Ebert, T.A., S. Schroeter, J. Dixon y P. Kalvass 1994. Settlement patterns of red and purple sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 111: 41-52.
- Ebert, T.A. y J.R. Southon 2003. Red sea urchin (*S. franciscanus*) can live over 100 years: confirmation with A-bomb carbon. *Fish. Bull.* 101(4): 915-922.
- Ebert, T.A. 2008. Longevity and lack of senescence in the red sea urchin. *Exp. Gerontology.* 43: 734-738.
- Espinosa Carreón T., G. Gaxiola Castro y R. Sosa Avalos. 2007. Causaron las condiciones de la Niña 1999 un incremento en la producción de carbón orgánico frente a Baja California?. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. INE. Octubre 2008.
<http://www.ine.gob.mx/publicaciones/new.consultaPublicacion.php>.
- Excoffier, L., P. Smouse y J. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 131: 479-491.
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin: An integrated software package for population genetic data analysis. (Ver. 3.1). Computational and Molecular Population Genetics Lab. Berna. Suiza
- FAO, 2002. Programa de computo FISAT II www.fao.org Abril 2007.
- Figueira, W. L. 2009. Connectivity or demography: Defining sources and links in coral reef fish metapopulations. *Ecol. Modell.* 220:1126-1137.
- Figuroa González, J.C. 2006. Circulación superficial en la región costera de Rosarito a San Diego, utilizando radares de alta frecuencia. Tesis de Maestría. CICESE Ensenada, B. C. 81p

- Francis, R. y Sibley, T. 1991. Climate change and fisheries: what are the real issues?. *N.W. Env. Journ.* 7: 295-307
- Francis, R y Hare, S. 1994. Decadal scale regime shifts in the large ecosystems of North-East Pacific: a casa for historical science. *Fish Ocean.* 3:279-291.
- Fogarty M.J. y L. Bostford. 2006. *Metapopulation Dynamics of Coastal Decapods. Chapter 8 Marine Metapopulations Elsevier AP.* Editores J. Kritzer y P. Sale. 271-319.
- Gutierrez, R.J.. y S. Harrison. 1996. *Applying Metapopulation Theory to Spotted Owl Management: A History and Critique Metapopulation and Wildlife Conservation.* Editor D. R. McCullough Island Press, Wash. D.C. 167-186.
- Hanski, I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society.* London 330:141-150.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology.* Oxford Univ. Press. N.Y. USA. 313 p.
- Hanski, I. 2004. Metapopulation theory, use and miscue. *Basic Appl. Ecol.* 5:225-229.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 73-88.
- Hastings, A. y S. Harrison 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Rev. Ecol. Sys.* 25:167-188.
- Hayward, T.L. y E. Venrick. 1998. Nearsurface pattern in the California Current: coupling between physical and biological structure. *Deep-Sea Research II.* 45:1617-1638
- Hereu, B., M. Zabala, C. Linares y E. Sala. 2004. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Mar. Biol.* 144(5): 1011-1018
- Hellberg, M., R. Burton, J. Neigel y S. Palumbi. 2002. Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bull. Mar. Sci.* 70: 273-290 p.
- Hernández Carmona. G, E. Rodríguez Montesinos, J.R. Torres Villegas, I. Sánchez Rodríguez, M. Vilchis y O. García de la Rosa. 1989. Evaluación de los mantos de *Macrocystis pyrifera* en Baja California, México. *Ciencias Marinas* 15 (4):117-140.

- Hernández de la Torre, B., G. Gaxiola Castro y S. Nájera Martínez. 2004. Efectos del ENSO en la producción primaria frente a Baja California, *Ciencias Marinas* 30(3):427-441.
- Hernández de la Torre, B., G. Gaxiola Castro, R. Aguirre Gómez, S. Álvarez Borrego, R. Lara-Lara y S. Nájera Martínez 2005. Serie de tiempo de productividad (1970-2003) en el ecosistema marino de Isla Guadalupe. INE <http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/libros/477/cap10.html> . Junio 2008.
- Hilborn, R y C. Walters. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman & Hall, London. 563 p.
- Hinrichsen, R. A. 2009. Population viability analysis for several populations using multivariate state-space models. *Ecol. Modell.* 220: 1197-1202.
- Holland E. P., J.F. Burrow, C. Dytham y J. N. Aegerter. 2009. Modelling with uncertainty: Introducing a probabilistic framework to predict animal population dynamics. *Ecol. Model.* 220:1203-1217.
- INP. 2000. *Sustentabilidad y Pesca Responsable de México. Evaluación y Manejo*. Capítulo: Erizo de mar, *Strongylocentrotus franciscanus* Editado por El Instituto Nacional de la Pesca, SEMARNAP 30-324 p.
- Jerónimo Moreno, G. 2007. Variabilidad termohalina de la capa superior del océano en la región sur de la corriente de California. Tesis Doctorado CICESE Ensenada, B.C. 125 p
- Jiménez, P y C. Collada. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y uso de programas de conservación. *Inv. Agri. Sist. Recur.* 2: 237-248 p.
- Jurado-Molina J, J.S. Palleiro-Nayar, N. L. Gutiérrez. 2009. Desarrollo de un marco Bayesiano para la valoración del stock y el análisis de decisión de la pesquería de erizo rojo en Baja California. *Ciencias Marinas* 35 (2): 183-193.
- Kalvas, P. E y J.M. Hendrix. 1997. The California red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*, Fishery: catch, effort and management trend. *Marine Fisheries.* 59: 21-17
- Kalvas. P.E., J.M. Henrix y P.M. Law. 1998. Experimental analysis of 3 internal marking methods for read sea urchins. *Cal. Fish Game* 84:88-99.

- Karpov, K. A., M. Tegner, L. Rogers-Bennett, P. Kalvass y I.K. Taniguchi. 2001. Interactions among red abalones and sea urchins in fished and reserve sites of northern California: Implications of competition to management. *J. Shell. Res.* 20 : 743-753.
- Kato, S., y S.C. Schroeter. 1985. Biology of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* and its fishery in California. *Mar. Fish. Rev.* 47: 1-20.
- Kaplan, D. M. y L. F. Bostford. 2005. Effects of variability in spacing of coastal marine reserves on fisheries yield and sustainability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 905-912.
- Kenner, M.C. 1992. Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: recruitment, mortality, growth and diet *Mar. Biol.* 112:107-118.
- Kingsford, M. y C. Battershill. 1998. Studying temperate marine environments: a Handbook for ecologist. Canterbury University Press, Christchurch, New York, USA. 245 p.
- Kritzer, J.P.. y P.F. Sale. 2006. The Future of Metapopulation Science in Marine Ecology. Chapter 16. Marine Metapopulations Elsevier AP. Editores J. Kritzer y P. Sale. 517-529.
- Lande, R. 1998. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460
- Lande, R., S. Engen y B.E. Saether. 2003. Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Series in Ecology and Evolution. Oxford. 212 p
- Lavaniegos, B. E., J. C. Hernández León, S. Mejía Acosta, y L. Jiménez Pérez. 2004. Biomasa y estructura del zooplancton frente a la costa occidental de Baja California. Informe Técnico IMECOCAL. 61 p.
- Leighton, D. L. 1971. Grazing activities of benthic invertebrates in southern California kelp beds. En North W. J. (editor), The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. p. 421-453.
- Lester, S.E., B. Ruttenberg., B., Gaines y B. Kinlan. 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecol. Letters* 10 (8): 745-748.

- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity. *Entomological Society of America* 15:237-240
- Levitan, D. R., M. A. Sewell, y F.S. Chia. 1992. How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *Ecology* 73: 248-254.
- Lewin, B. 1990. *Genes IV*. Oxford University press. New York 251 pp
- Lluch-Belda, D., D.B. Luch-Cota y S.E. Luch-Cota. 2002. Oceanography of Eastern Pacific. II 74-85 p.
- Lundquist, C. J. 2000. Effects of density dependence and environment on recruitment of coastal invertebrates. Thesis PhD USCD 162 pp.
- Lynn, R. J., K. A. Bliss y L.E. Eber, 1982. Vertical and horizontal distributions of seasonal mean temperature, salinity, sigma-t, stability, dynamic height, and oxygen saturation in the California Current, 1950-1978. *Calcofi. Atlas* 30: 78-99
- Lynn, R. y J. Simpson 1987. The California Current System: the seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.* 92: 12947-12966.
- Maccartney M., K. Brayer y D. Levitan. 2004. Polymorphic microsatellite loci from the red urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, with comments on heterozygote deficit. *Mol. Ecol.* 4: 226-228 p.
- MacArthur, R y E. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. 156 p.
- Mann, A., R. Law, y N. V. C. Polunin. 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biol. Conservation* 71: 197-204.
- Massol, F., V. Calcagno y J. Massol. 2009. The metapopulation fitness criterion: Prof. and perspectives. *Theoretical Pop. Biol.* 75:183-200.
- Meidel S.K. y R.E. Scheilbling, 1999. Effects of food type and ration on reproductive maturation and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* *Mar. Biol.* 134:155-166.
- Millar, B.A. y R. Emlet, 1999. Development of newly metamorphosed juveniles sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*): morphology, the effects of temperature and larval food ration, and method for determining age. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235: 67-90.

- Millar, K., K. Kaukinen, K. Laberee y J. Supernault. 2004. Microsatellite loci from red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*). *Molecular Ecology*. 4: 722-724
- Miller, B. A. 1996. Recent advances in California Current modeling: Decadal and interannual thermocline variations. *CALCOFI Rep.* 37:67-79.
- Miller, B.A. y K.H. Mann, 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in marine bay on Atlantic coast of Canada. Energy transformation by sea urchins. *Mar. Biol.* 129: 159-167.
- Miller, B.A. y R. Emlet. 1997. Influence of near shore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148: 83-94.
- Moberg, P.E. y R.S. Burton. 2000. Genetic heterogeneity among adult and recruit red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* *Mar. Biol.* 136:773-784.
- Montaño G. 2001. Sea Urchin-kelp forest communities in Marine Reserves and areas of exploitation: Community interactions, populations and metapopulation analyses. Doctor thesis. Oregon State University. 136 pp
- Montaño, G., H. W. Li y P. A. Rossignol. 2008. Variability of community interaction networks in marine reserves and adjacent exploited areas. *Fish. Res.* 94: 99-108.
- Morgan, L.E. 1997. Spatial variability in growth, mortality and recruitment in the Northern California red sea urchin fishery. Ph.D. USCD p.128.
- Morgan, L.E., Botsford, L.W, Lundquist, C. J. y F. Quinn. 1999. The potential of no-take reserves to sustain the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) fishery in northern California. *Bill. Tohoku Fish. Res. Inst.* 62:83-94.
- Morgan, L. E. Wing, S. R. Wing, S. R., Botsford, L. W., Lundquist, C. J., y Diehl, J.M. 2000. Spatial variability in red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) recruitment in northern California. *Fish. Ocean.* 9: 83-98.
- Morgan, L. E. y Shepherd, S. A. 2006. Population and Spatial structure of two common temperate reef herbivores: Abalone and Sea Urchins. Chapter 6 *Marine Metapopulations Elsevier AP.* Editores J. Kritzer y P. Sale. 205-246.
- Mottet, M.G. 1976. The fishery biology of sea urchins in the family of the sea urchin *Strongylocentrotidae*. *Wash. Dep. Fish. Tech. Rep.* 20:1-66

- Moser, H.G., P.E. Smith y L.E. Ebert, 1987. Larval fish assemblages in the California Current region. CALCOFI Rep. 28: 97-127.
- Nilsen, L.A. 1992. Internal tag In: Methods of marking fish and shellfish. Spec. Publ. Amer. Fish. Soc. 89-112 pp.
- Nishizaki, M.T. y J. D.I Ackerman, 2006. Juvenile–adult associations in sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. droebachiensis*): protection from predation and hydrodynamics in *S. franciscanus*. Mar. Biol. 151: 135-145
- Olivares Bañuelos, N. C., L. M. Enriquez Paredes. L. B. Ladal y J. De la Rosa Vélez. 2008. Population structure of purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* along Baja California Peninsula. Fish. Sci. 74:804-812.
- Palacios Hernández E., M.L. Argote Espinosa, A. Amador Buenrostro, M. Mancilla Peraza. 1996. Simulación barotópica inducida por el viento en Bahía Sebastián Vizcaíno. Atmosfera 9: 171-188.
- Palleiro Nayar, J.S. 2004. Dinámica de la población de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* sujeta a extracción comercial en Baja California. Tesis de Maestría, CICESE Ensenada. 74 pp.
- Palleiro Nayar, J. S., A. Lelevier Grijalva., M. Navarrete Gutiérrez y J. M. Romero Martínez. 1988. Biología del Erizo Rojo, *S. franciscanus* y su Pesquería en Baja California. 53-74 p SEPESCA. Los Recursos Pesqueros del País SEPESCA. INP. 582 pp.
- Palleiro Nayar, J. S., D. Aguilar Montero, y J. M. Romero Martínez. 1996. La Pesquería del Erizo de Mar en Baja California, México. Las Pesquerías Relevantes de México. Instituto Nacional de la Pesca. SEMARNAP 313-335 p
- Palleiro Nayar, J. S., M. L. Salgado Rogel, D. Aguilar Montero, M. Romero Martínez y F. J. Martínez García. 2003. Análisis de la pesquería del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en la costa noroccidental de Baja California, México. INPESCA Vol 1. 40-45 pp.
- Palleiro Nayar, J. S., D. Aguilar Montero y F. Uribe Osorio. 2004. Evaluación de erizo rojo *S. franciscanus* en Isla Natividad, B. C. S. CRIP Ensenada. Informe Interno. 22 p.
- Palleiro Nayar, J. S., M. L. Salgado Rogel. y D. Aguilar Montero. 2006. Evaluación de erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California. Informe Final Proyecto Alianza. CRIP Ensenada. 55 p.

- Palleiro Nayar, J. S., M. L. Salgado Rogel. y D. Aguilar Montero. 2006. Propuesta de manejo de la pesquería erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en Baja California, para la temporada de pesca 2006-2007. CRIP Ensenada. 30 p. <http://www.inapesca.sagarpa.gob.mx>
- Parés Sierra .A, M. López Mariscal y E. Pavía López 1997. Oceanografía Física del Océano Pacífico Nororiental 1-24. Contribuciones a la Oceanografía Física de México. Monografía No. 3 Union Geofísica Mexicana 272 p.
- Paulumbi, S.R. y A.C. Wilson 1990. Mitochondrial DNA diversity in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. droebachiensis*. Evolution 44: 403-415.
- Pearce, C. M. y R. E. Scheibling. 1990. Induction of metamorphosis of larvae of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* by coralline red algae. Biol. Bull. 179: 304-311 p
- Pearce C. M., R. W. Weavers y S. W. Williams. 2004. Effect of three kelp species and a prepared diet on somatic growth of juvenile green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) Acua. Assoc. Can. Sp. Publ. 8:73-76.
- Pennington, M. 1996. Estimating the mean and variance from highly skewed marine data. Fish. Bull.. 94:498-505.
- Pérez Brunius, P., M. López Mariscal y J. Pineda. 2007. Comparación of upwelling index off Baja California derived from three different wind data sources. Calcofi Rep. 48:1-1.
- Pineda, J. y J.M. López. 2002. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. Cont. Shelf. Res. 22:1183-1198
- Pineda, J., N. B. Reyns y V. R. Starckak. 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. Popul. Ecol. 51:17-32.
- Polacheck, T. 1990: Year around closed areas as a management tool. Nat. Resor. Model. 4:327-353.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. Am. Nat. 132:652-661.
- Punt, A. y R. Hilborn. 2001. BAYES-SA, Bayesian Stock Assessment Methods in Fisheries. Users Manual FAO, Roma 66 p.

- Quinn, J. F., S. R. Wing y L. W. Bostford. 1993. Harvest refuge in marine invertebrate fisheries: models and applications to the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*. Amer. Zool. 33:537-550.
- Raymond M. y R.E. Scheilbling 1987. Recruitment and growth of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* following mass mortalities off Nova Scotia, Canada. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 108:31-54.
- Raymond M. y F. Rousset 1995. GENEPOP (Version 3.4) Population genetics software for exact test and ecumenicism. J. Heredity 86:248-249 p
- Reed, D. C., B. P. Kinlan, P. T. Raimondi, L. Washburn, B. Gaylord y P. T. Drake 2006. A Metapopulation Perspective on the Patch Dynamics of Gigiant Kelp in Souther California. Chapter 10. Marine Metapopulations Elseiver A P. Editores J. Kritzer y P. Sale. 353-386
- Reyes Coca, S. y R. Troncoso Gaytan. 2001. "El Niño Oscilación Sur" y los Fenómeno hidrometeorológicos en Baja California. Instituto Nacional de la Pesca. SAGARPA. Ciencia Pesquera No. 15:89-96
- Rogers-Bennett, L., W. Bennett, C. Fastenau y C. M. Dewees C.M. 1995. Spatial Variation in red sea urchin reproduction and morphology: implications for harvest refuge. Ecol. Appl. 5: 1171-1180.
- Rogers-Bennett, L, y J. S. Pears. 2001. Indirect benefits of Marine Protected Areas for juvenile abalone. Conservation Biology. Vol 15 No. 3: 642-647.
- Rowley, R.J. 1990. Newly settled sea urchins in a kelp bed and barren ground: a comparison of growth and mortality. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62: 229-240.
- Ruiz Lopez, A., D. Herrera Gonzalez y J. Castro Ruiz. 1987. Análisis Anual Histológico y Productividad Orgánica Gonadal en el Ciclo Reproductivo del Erizo Rojo *S.franciscanu* Echinodermata:Echinoidea en Punta San Miguel, Ensenada, B.C. Tesis de Licenciatura. E.S.C.M.,U.A.B.C. 67 p.
- Sale PF, Hanski I, y Kritzer JP (2006) The merging of metapopulation theory and marine ecology: establishing the historical context. In: Kritzer JP, Sale PF (ed) Marine metapopulations. Academic, New York, pp 3–28.
- Salgado-Rogel, M. L., J. S. Palleiro Nayar, D. Aguilar Montero., J. M. Romero Martinez y M., F.J Martínez García. 2004. Indicadores de abundancia del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en la costa noroccidental de México. Instituto Nacional de la Pesca INPESCA Vol.1. 46-53 pp.

- Salgado Rogel, M.L. y J. S. Palleiro Nayar. 2008. Disminución de la abundancia de erizo rojo y propuesta para su manejo en Baja California, México. INAPESCA Ciencia Pesquera No. 16:37-45 www.inp.sagarpa.gob.mx.
- Scheibling, W. y R. Raymond. 1990. Community dynamics on subtidal cobble bed following mortalities of sea urchins. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63:127-145.
- Schroeter, S., J. Dixon, T. Ebert y J. Rankin 1996. Effects of kelp *Macrocystis pyrifera* on the larval distribution and settlement of red and purple urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 133: 125-134.
- Schneider, E., D. Roessli y L. Excoffier. 2000. Arlequin ver 2.000: software for population genetic data analysis. U. of Geneva. Geneva, Switzerland.
- Schwing, F.B. T. Murphree, Lyn de Witt y P.M. Green. 2001. The evolution of Oceanic and Admospheric Anomalies in the Northeast Pacific During the El Niño and La Niña Events of 1995-2001 Progr. Ocean.
- Seijo, J.C. y J. F. Caddy. 2008. Port location for fleets affects the sustainability of coastal source-sink resources: Implications for spatial management of metapopulations. Fish. Res. 91: 336-348.
- Selkoe, K.A. y R.J. Toonen, 2006. Microsatellites for ecologist: a practical guide to using and evaluation microsatellite markers. Ecol. Letters 2006 9:615-629.
- Slatkin, M.1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. Genetics. 139: 457-462.
- Smith, B.D., L.W. Bostford y S.R. Wing. 1998. Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55:1236-1247.
- Starr M., J.H. Himmelman y J.C. Terriault. 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. Science 247:1071-1074
- Steneck, R.S. 1998. Human influences on costal ecosystems: does overfishing create trophic cascades?. Tree Vol. 13 (11) 429-430
- Steneck, R.S. M.H. Graham, B. J. Bourque, D. Corbett, J. M. Erlandson, J.A. Estes y M. J. Tegner. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. Env. Conser. 29(4): 436-459.

- Swan, E.F. 1961.- Some Observations on the growth rate of sea urchins in the genus *Strongylocentrotus*. Biol. Bull. 120: 420-427.
- Swanson R. L., J. E Williamson, De Nys R. N. Kumar, M. P. Bucknall y P. D. Steinberg. 2004. Induction of settlement of larvae of sea urchins *Holopneustes purpurascens* by histamine from a host alga. Biol. Bull 206: 161-172 p.
- Takahashi Y., K. Itoh, M. Ishii, M. Suzuki y Y. Itabashi. 2002. Induction of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* by glicoglycerolipids from the green alga *Ulvela lens*. Mar. Biol. 140: 763-771.
- Tegner, M. J. 2001. The ecology of *Strongylocentrotus franciscanus* and *Strongylocentrotus purpuratus*. Edible Sea urchins: Biology and Ecology. Editor John Miller Lawrance. 123-189 p.
- Tegner, M.J. y P. K. Dayton. 1977. Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. Science 196:324-326.
- Tegner, M.J. y P. K. Dayton. 1981. . Population structure recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest near San Diego, California. Mar. Ecol. Progr. Ser. 5:255-268.
- Underwood, A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: What are we learning?. J. Exp. Mar. Biol.. Ecol. 250:51-76.
- Urias Gonzalez, L. 1994. Análisis gonadal a nivel histológico del erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus* en la Zona II Santo Tomás, B.C. 87 p.
- Vadas, R.L.. 1977. Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. Ecol. Mono. 47: 337-371.
- Vadas, R.L., B.D. Smith, B. Beal y T. Dowling. 2001. Sympatric growth morphs and size bimodality in the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*). Ecol. Mono. 72:113-132.
- Watkinson A. y Sutherland W. 1995. Sources, sinks and pseudo-sinks. J. Anim. Ecol. 64:126-130.
- Wing, S. 2009. Decadal-scale dynamics of sea urchin population networks in Fiordland, New Zealand are driven by juxtaposition of larval transport against benthic productivity gradients. Mar. Ecol. Pro. Ser. 378: 125-134.

- Wing, S., L. Botsford, J. Largier y L. Morgan 1995a. Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 128: 199-211.
- Wing, S., J. Largier, L. Botsford y J. Quinn 1995b. Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. *Limnol. Ocean.* 40: 316-329.
- Wing, S. R., L. W. Botsford, L. E. Morgan, J. M. Diehl y C. J. Lundquist. 2003. Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Est. Coastal and Shelf Sci.* 57: 859-872.
- Xiaozhuo H., Hui, C. y Y. Zhang. 2009. Effects of time-lagged niche construction on metapopulation dynamics and environmental heterogeneity. *Appl. Math. Comput.* Doi:10.1016/j.amc.2009.05.015.
- Zheng C., J. Pennanen y O. Ovaskainen. 2009. Modelling dispersal with diffusion and habitat selection: Analytical results for highly fragmented landscapes. *Ecol. Modell.* 220: 1495-1505.

Anexo I. Crecimiento de erizo rojo *S. franciscanus*

En el laboratorio se observó un incremento diario promedio de los erizos de talla inicial de 29 a 61 mm de diámetro de caparazón fue de 0.0765 ± 0.032 mm día⁻¹ durante los ocho meses (septiembre 2005 a abril 2006) que duro el experimento, con incrementos máximos de 0.136 mm y mínimos de 0.01 mm diarios (Tabla XIII).

Tabla XIII.- Experimento de crecimiento en el laboratorio de septiembre de 2005 a abril 2006.

Organismo	Talla inicial (mm)	Talla final (mm)	Incremento (mm)	Días (#)	Incr. día (mm)
1	29.07	34.00	4.93	72	0.069
2	29.13	36.00	6.87	61	0.113
3	30.60	31.00	0.40	40	0.010
4	31.30	34.11	2.81	61	0.046
5	32.43	38.20	5.77	61	0.095
6	33.43	38.00	4.57	61	0.075
7	33.61	44.20	10.59	119	0.089
8	34.22	39.00	4.79	46	0.104
9	34.94	40.00	5.06	61	0.083
10	35.30	38.00	2.70	62	0.044
11	35.50	40.00	4.50	70	0.064
12	35.69	40.00	4.31	46	0.094
13	36.32	42.60	6.28	61	0.103
14	36.34	40.50	4.16	61	0.068
15	36.37	42.00	5.63	85	0.066
16	36.52	42.85	6.33	85	0.075
17	37.12	40.00	2.88	39	0.074
18	38.67	40.00	1.33	11	0.121
19	39.68	48.00	8.32	71	0.117
20	40.46	47.00	6.54	70	0.093
21	40.50	45.50	5.00	61	0.082
22	41.30	49.70	8.40	85	0.099
23	48.06	49.00	0.94	33	0.028
24	48.46	51.00	2.54	46	0.055
25	49.41	51.00	1.59	47	0.034
26	49.51	55.00	5.49	43	0.128
27	51.00	53.99	2.99	22	0.136
28	51.13	52.20	1.07	22	0.049
29	51.63	55.50	3.87	61	0.063
30	61.30	62.50	1.20	61	0.020
				Promedio	0.077
				Desv. est.	0.032

Los organismos no duraron los mismos días en el experimento, principalmente, por que no toleran concentraciones altas de amonio, la temperatura del estanque no se controló por lo que las variaciones fluctuaron entre 14 a 21 °C en los ocho meses que se mantuvieron a los erizos (Fig. 35).

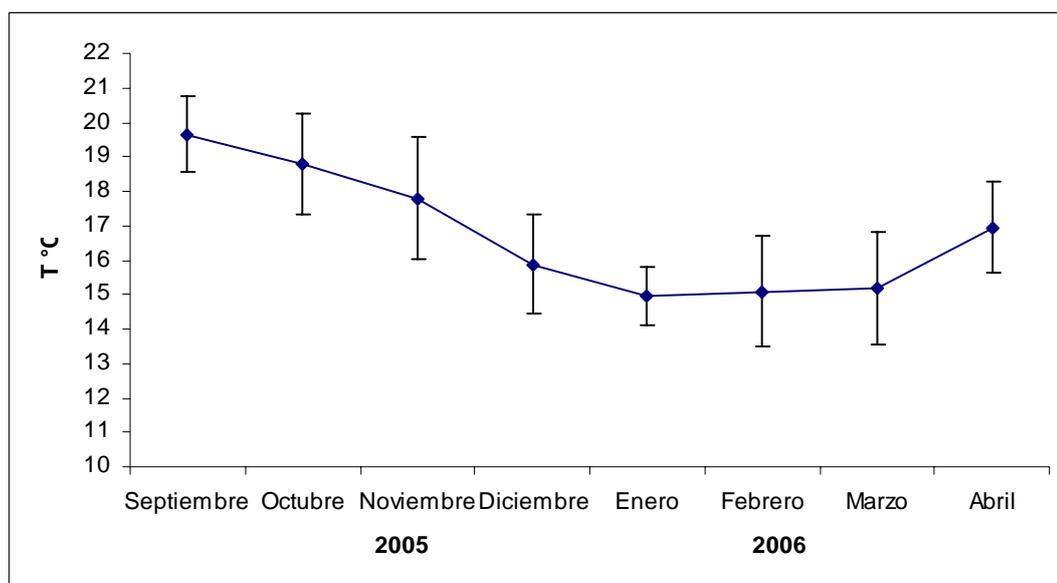


Figura 35.- Temperatura promedio mensual en el estanque experimental de Crecimiento de erizo rojo en laboratorio. (Promedios y barras desv. est.).

Se observó que el incremento diario de crecimiento de los erizos disminuyó conforme la talla del erizo aumenta (Fig. 36), lo cual se espera cuando los organismos se aproximan a la talla máxima asintótica de un modelo de crecimiento como el de Von Bertalanffy.

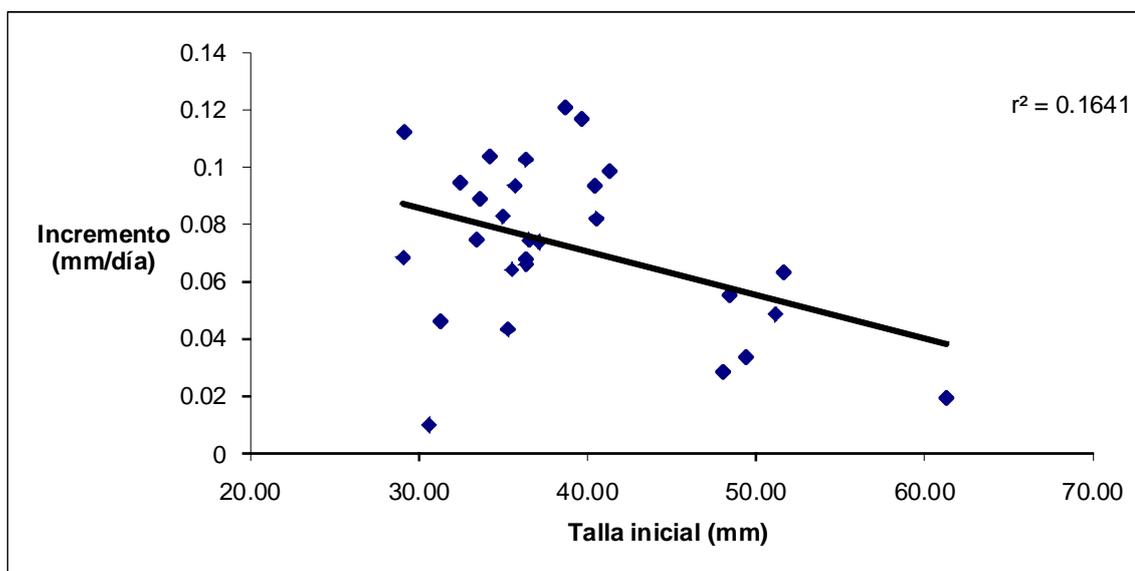


Figura 36.- Incrementos diarios de talla (mm) con relación a la talla de caparazón de erizo rojo en experimento en laboratorio.

Con los datos de los incrementos diarios y la talla inicial de cada organismos podemos estimar la tasa de crecimiento individual (K) pero esta depende de la longitud infinita (L_{∞}) que se estime a partir de los datos de talla, por lo que el valor probable de las constantes de crecimiento individual fueron: $K = 0.24 \text{ año}^{-1}$ con una $L_{\infty} = 89.25 \text{ mm}$.

Crecimiento en el campo.

De los cuatro sitios donde se marcaron los erizos rojos con la marca electrónica (PIT-tag) sólo se recuperaron erizos en el Arrecife Sacramento. En los otros tres sitios los erizos marcados pudieron haberse desplazado fuera del área

muestreada o hayan sido extraídos por pescadores furtivos que no respetan la talla legal, ya que los organismos marcados fueron de 40 a 55 mm de diámetro.

En el Arrecife Sacramento los erizos fueron marcados ($n = 55$) el 13 de junio de 2006, se recapturaron a los 12 meses, sólo 14 erizos con marca electrónica, el promedio diario de crecimiento fue de 0.033 ± 0.011 mm (Tabla XIV).

Es importante destacar que el sitio donde se depositaron los organismos marcados en Arrecife Sacramento, fue dentro de un manto de *Macrocystis pyrifera*, con una gran abundancia de frondas todo el año, por lo que se considera que los organismos estuvieron bien alimentados.

Los erizos recapturados se encontraron muy cerca del sitio donde fueron depositados (después de haber permanecido 12 meses), lo cual muestra el limitado movimiento de los organismos, posiblemente por la gran abundancia de alimento y altas densidades de erizo rojo, necesarias para garantizar la reproducción. Se colectaron todos los erizos que se encontraron hasta 12 m del sitio en donde se depositaron los erizos marcados, por lo que se revisó la marca electrónica y midieron un total de 757 erizos rojos, de los cuales la mayoría se encontraron entre las tallas de 60 a 77 mm (Fig. 37).

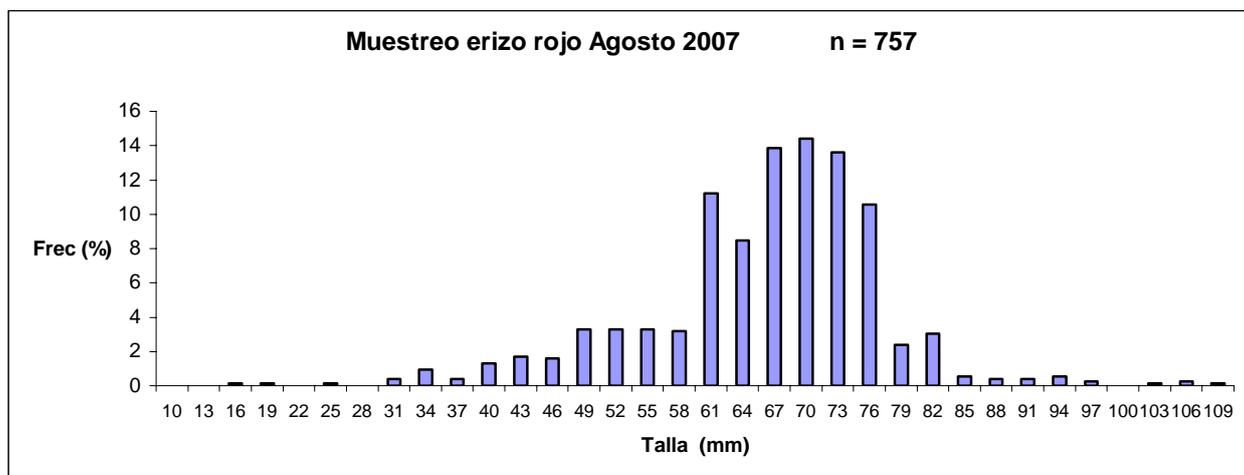


Figura 37.- Histograma de los erizos rojos muestreados en el Arrecife Sacramento para detectar organismos marcados (PIT-tag).

Tabla XIV.- Incremento de talla de erizo rojo en Arrecife Sacramento de junio 2005 a junio 2006

Organismo	Talla inicial (mm)	Talla final (mm)	Incremento (mm)	Incr. día (mm)
1	43.22	63.09	19.87	0.048
2	48.19	54.25	6.06	0.037
3	48.21	68.71	20.5	0.049
4	50.51	53.55	3.04	0.019
5	50.51	62.52	12.01	0.032
6	51.03	69.02	17.99	0.043
7	51.12	66.81	15.69	0.038
8	52.21	65.04	12.83	0.031
9	53.25	56.28	3.03	0.018
10	61.19	79.1	17.91	0.043
11	64.13	78.58	14.45	0.035
12	65.11	79.06	13.95	0.033
13	65.15	72.81	7.66	0.018
14	68.05	76.83	8.78	0.021
			Promedio	0.033
			Desv. est.	0.011

Se observó que el incremento diario de crecimiento de los erizos disminuyó conforme aumenta la talla del erizo (Fig. 38), similar a lo observado en el laboratorio.

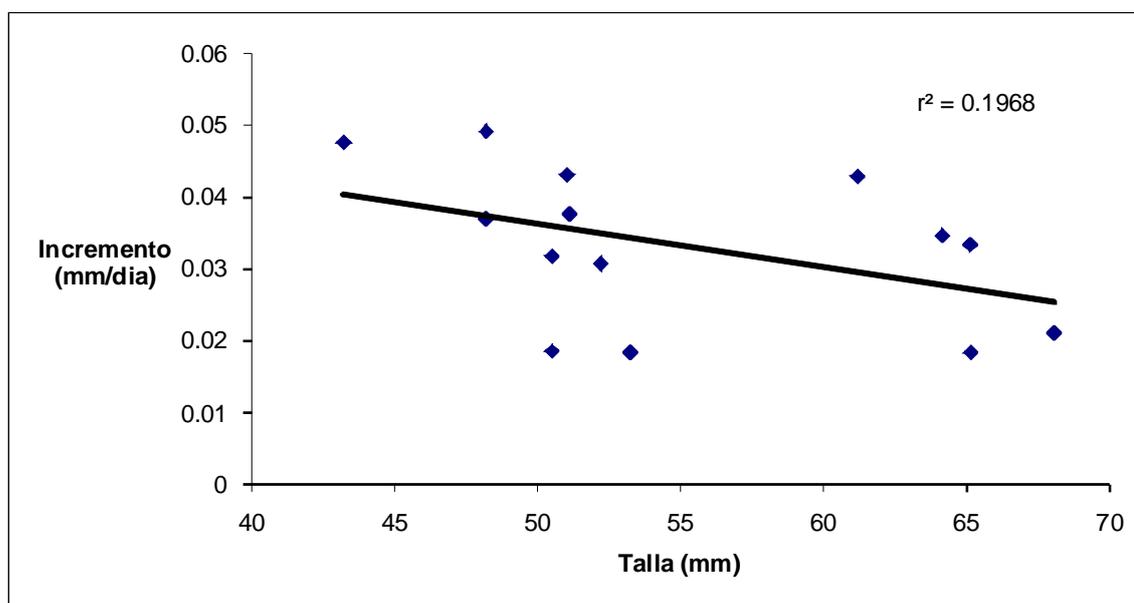


Figura 38.- Incrementos diarios de talla (mm) con relación a la talla de caparazón de erizo rojo en Arrecife Sacramento.

El incremento de talla del erizo rojo observado en su medio natural es menor al estimado en el laboratorio (con diferencias altamente significativas ANOVA $F = 30.15$ $p < 0.001$). Esta diferencia se debe posiblemente al poco gasto energético de los organismos en el laboratorio, utilizando la mayor parte de su energía para crecer, a diferencia de los erizos del medio natural que tienen un

gasto energético importante en la búsqueda de alimento, escape de depredadores y en condiciones oceanográficas adversas.

Con los datos de los incrementos diarios y la talla inicial de cada organismos se estimó la constante de crecimiento individual fue $K = 0.18 \text{ año}^{-1}$ con una $L_{\infty} = 118.98 \text{ mm}$.

Comparando la constante de crecimiento K con otros trabajos la estimada para los erizos en laboratorio es similar a la estimada por Morgan *et al.* (2000) en el norte de California (Tabla XV).

Tabla XV.- Estimaciones de los parámetros de crecimiento de erizo rojo *S. franciscanus* en California, EUA y Baja California, México.

Referencia	Localidad	Tipo de estudio	K (año ⁻¹)	L _∞ (mm)
Baker (1973)	San Diego, Cal.	Silvestre	0.215	110.3
Palleiro (1982)	Santo Tomas, B.C.	Silvestre	0.189	109.5
Ebert (1999)	Norte California	Silvestre	0.13	144
Morgan <i>et al.</i> (2000)	Norte California	Silvestre	0.24	116
Este trabajo	A. Sacramento	Silvestre	0.18	118.98
Este trabajo		Laboratorio	0.24	89.25